

тирующих паразитных сопротивлений и т. п.) не определяют изученных явлений.

ВЫВОДЫ

1. Пороги возбудимости двигательных нервных волокон седалищного нерва у кур пород леггорн и австралорн определяются генотипом животных.

2. Доминирующим является признак леггорнов — «более высокие пороги возбудимости».

3. Различия в величинах порогов возбудимости в области кратких стимулов раздражения определяются полигенно, а в области длительных стимулов раздражения — ограниченным числом генов, т. е. уровни порогов возбудимости для кратких и длительных стимулов определяются разными генетическими системами.

4. Величины порогов возбудимости при градуально нарастающих стимулах наследуются промежуточно, с неполным доминированием признака леггорнов — «более высокие пороги возбудимости».

ЛИТЕРАТУРА

- Веренинов А. А. 1959. «Цитология», 1, 4: 453—458.
Веренинов А. А. 1960. «Цитология», 2, 1: 89—93.
Головачев Г. Д. 1964а. Вестник ЛГУ, 21: 122—129.
Головачев Г. Д. 1964б. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2: 3—4.
Головачев Г. Д. 1965. Вестник ЛГУ, 21: 94—101.
Гольдбурт С. П. и П. О. Макаров. 1955. Проблемы физиол. оп., 11: 236—254.
Макаров П. О. 1963. «Биофизика», 8, 1: 69—74.
Насонов Д. П. и Д. Л. Розенталь. 1956. Физиол. журн. СССР, 42, 1: 78—87.
Рудашевский С. Е. 1958. Вестник ЛГУ, 15: 140—143.

К ВОПРОСУ О РОЛИ ПОВЕДЕНИЯ КАК ФАКТОРА МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Л. З. Кайданов

Поведение, выступающее как совокупность ответных реакций организма на внешние и внутренние раздражители, есть важнейшая форма проявления жизнедеятельности животных. По словам И. И. Шмальгаузена, «развитие органов чувств, централизация нервной системы и развитие высших координационных центров означают приобретение приспособлений, дающих огромные преимущества в борьбе за существование и сохраняющих свое значение в любых условиях, в любой среде и при любых ее изменениях» (1946, стр. 369).

Существенный результат эволюционного процесса состоит в постепенной автономизации развития, в ограничении зависимости организма от случайных колебаний внешней среды на основе механизмов физиологического гомеостаза. В ходе прогрессивной эволюции пределы норм реакций кровеносной, дыхательной, выделительной и прочих систем организма становятся заданными все более жестко, в то же время нормы реакций поведенческих признаков непрерывно расширяются. Совершенствование высших отделов центральной нервной системы обуславливает увеличение удельного веса индивидуального опыта, связанного с выработкой в онтогенезе систем условных рефлексов; поведение становится высшей формой активной адаптации (Северцов, 1945; Павлов, 1937; Орбели, 1945; Шмальгаузен, 1946; Лобашев, 1961).

Развитие поведенческих (индивидуальных) адаптаций связано с совершенствованием приспособительных механизмов и на популяционном уровне. Регуляция популяций высших животных — это в значительной мере саморегуляция, базирующаяся на механизмах внутривидовых отношений. Обоснование этого положения и является основной целью настоящего сообщения, но в качестве предварительного замечания нужно отметить еще следующее.

Механизм балансируемого полиморфизма, тщательно изученный в популяциях низших животных, и прежде всего у дрозофилы (Дубинин и Тиняков, 1946а, б; Дубинин, 1966; Dobzhansky, 1943, 1959, 1961; Wright и Dobzhansky, 1946 и др.), связан с различиями в адаптивной ценности классов гомозигот и гетерозигот и ведет к состоянию динамического равновесия, при котором в популяции в каждом поколении наряду с генетической элитой (гетерозиготные особи) выщепляются менее адаптированные особи гомозиготных классов. У низших животных, характеризующихся высокими темпами размножения, такая ситуация способна обеспечить в итоге преимущество всей популяции в целом (Dobzhansky, 1943, 1961; Epling и Lower, 1957; Cuhna, 1960 и др.). У высших животных, где самка зачастую выкармливает за сезон всего одного детеныша, подобного рода механизм вряд ли был бы эволюционно оправдан в качестве основы регулирования популяционной структуры. Есть основания полагать, что балансируемый полиморфизм, связанный с сверхдоминированием, в том числе инверсионный полиморфизм, представляет в большей степени привилегию популяций низших животных, чем высших. В популяциях высших животных в первый план выдвигаются, по-видимому, другие механизмы, обеспечивающие их лабильность и регуляцию, которые не предусматривают генетически жестко запрограммированного появления классов особей, существенно различающихся по своей адаптивной ценности. Некоторые из этих механизмов будут рассмотрены ниже.

Роль внутривидовых конкурентных отношений в регулировании численности и структуры популяций высших животных

Начиная с 20-х годов некоторые экологи и зоологи-экспериментаторы (например, Howard, 1920; Nicholson, 1929; Huxley и Howard, 1934) обосновывали точку зрения, согласно которой климат, болезни, паразитизм, динамика кормовых ресурсов, давление хищников и другие внешние по отношению к популяции факторы не всегда играют роль ведущего ее регулятора у многих видов птиц и особенно млекопитающих. Эту роль, по их мнению, могут выполнять некоторые механизмы внутривидовых (внутрипопуляционных) отношений.

В 1920 г. Е. Говард (Howard, 1920) выступил с концепцией «территориальности» в жизни птиц. В соответствии с этой концепцией территория, занимаемая популяцией, подразделяется на отдельные индивидуальные участки, захватываемые наиболее активными особями. Особи, не захватившие участки, не образуют пар, устранившись от оставленного потомства, составляя так называемый внутрипопуляционный резерв. Еще Ч. Дарвин отмечал: «... странно, что в одной и той же местности в самый разгар поры размножения существует такое множество самцов и самок, всегда готовых заместить потерю одного из супругов» (1953, стр. 481). По имеющимся теперь оценкам, внутрипопуляционный резерв может быть весьма значительным. Так, размножающаяся часть популяции у шотландских пеганок (п/сем. *Tadorninae*) составляет в разные годы от 20 до 40% (Young, 1964); у австралийской сороки (*Gymnorhina tibicen*) в размножении участвует всего 25—28% птиц (Carrick, 1963); у марабу (*Leptoptilos crumentiferus*) — 10—20% (Kahl, 1966) и т. д.

Основную часть внутрипопуляционного резерва составляют молодые половозрелые самцы и самки, но существенная доля приходится также и на вполне взрослых особей. Как показывают данные обследования популяции канадской казарки (*Branta canadensis maxima*), среди самцов в возрасте одного года в гнездовании не участвовало 90% особей, среди двухлетних самцов — 36% и среди трехлетних — 30% особей (Brakhage, 1965).

Наличие территориальности установлено теперь для представителей всех классов позвоночных животных, начиная от рыб и кончая высшими млекопитающими (Nice, 1941; Hinde, 1956; Carpenter, 1958; Calhoun, 1963). Таким образом, внутривидовая конкуренция за территорию выступает в качестве фактора отбора, способного вести к жесткой элиминации менее адаптированных особей и обеспечивающего постоянное улучшение состава популяции за счет сохранения наиболее конкурентоспособных особей.

В начале 20-х годов было открыто еще одно важное явление, которое, как оказалось впоследствии, носит весьма общий характер и тесно связано с предыдущим. Норвежский зоопсихолог Т. Схельдеруп-Эббе, экспериментируя на курах, обнаружил, что в каждом стабилизированном стаде можно вскрыть определенную «социальную» структуру — отношения господствования — подчинения, т. е. некую иерархию. При наличии такой иерархии в стаде имеется доминирующее животное, способное безнаказанно клевать всех других особей, и имеются животные, стоящие на более низких ступенях иерархической лестницы вплоть до самого слабого, которое вообще не способно оказывать сопротивления при любом нападении; у самок и самцов существует своя иерархия, но у последних она носит значительно более жесткий характер (Schjelderup-Ebbe, 1922, 1923; Guhl, 1962). Накапливавшиеся затем факты показывали, что занятие животными господствующего положения в сообществе обеспечивает им явные преимущества в борьбе за существование.

А. Аллен (Allen, 1934) в работе с ворончиковыми рябчиками (*Bonasa umbellus*) установил, что победа на току содействует подъему общего тонуса и половой активности самцов, тогда как поражение приводит к утрате способности к спариванию на весь сезон размножения, а в отдельных случаях — даже к гибели. Таким образом, прежнее представление о том, что наиболее активные токовики не получают преимуществ в спариваниях (Житков, 1910; см. также: Чельцов-Бебутов, 1965), должно было подлежать пересмотру. Дж. Скотт (Scott, 1942b) исследовал половую конкуренцию у полынного тетерева (*Centrocercus urophasianus*). Он установил, что в 77% случаев спаривания самок осуществляются с доминирующими самцами, так называемыми «хозяевами токовища», численность которых составляет всего около 1% от общего количества самцов в популяции.

Четкая зависимость между социальным рангом самцов и частотой оставяемого ими потомства была продемонстрирована А. Джалом и Д. Уорреном (Guhl a. Warren, 1946) в работе на курах. К аналогичным заключениям пришел недавно В. Уайн-Эдвардс с сотрудниками (Wynne-Edwards, 1964, 1965), который в течение ряда лет исследовал популяцию шотландской куропатки (*Lagopus lagopus scoticus*). Особенно резко преимущество доминантных самцов выявилось на провокационном фоне, в те годы, когда имел место неурожай вереска — основного источника корма для данного вида.

Уже из приведенных примеров на птицах следует, что внутрипопуляционные конкурентные отношения выступают в качестве механизма, обеспечивающего жесткую и вместе с тем точную апробацию особей и направленного на совершенствование структуры популяции. Но наи-

более важные результаты, относящиеся к обсуждаемому вопросу, были получены в недавнее время на млекопитающих.

Еще Т. Ветулани (Vetulani, 1931) и Е. Ретцлав (Retzlaff, 1938) в исследованиях на мышах проследили четкую связь между некоторыми важными физиологическими показателями отдельных особей и численностью популяций, куда они входили. Однако лишь в 1950 г. Дж. Кристьян (Christian, 1950) впервые привел убедительные доказательства того, что само по себе возрастание численности популяций мышевидных грызунов влечет у них развитие особого состояния — так называемой адаптационного синдрома (Селье, 1962). Это состояние возникает обычно как первый общий неспецифический ответ организма на действие повреждающих агентов и выражается в гипертрофии коры надпочечников, усилении секреции передней доли гипофиза, изменениях в селезенке и зубной железе, снижении резистентности к различным внешним влияниям и т. д. Весь этот комплекс изменений может быть обратимым, и когда численность популяции снижается, сохранившиеся особи возвращаются к норме и снова приступают к нормальному размножению. Таким образом, постулировалось, что в самой популяции содержится весьма надежный работающий тонкий механизм регулирования ее численности. Численность популяции поддерживается в оптимальных пределах, которые обрабатываются в процессе эволюции вида.

После открытия Дж. Кристьяна появилось большое количество работ, посвященных изучению данного явления. В исследованиях Д. Чилли (Chilly, 1955, 1957, 1960) популяций полевки *Microtus agrestis*, в исследованиях К. Лаучем (Louch, 1957, 1958) популяций другого вида полевков *Microtus pennsylvanicus*, в многолетних работах Т. В. Кошкочева (1958, 1965, 1966) по изучению динамики популяций некоторых видов мышевидных грызунов и в работах других авторов (David a. Christian, 1957; Calhoun, 1962; Earl, 1962; Christian, 1963; Wynn Edwards, 1965; Bailey, 1966; Petrusevich, 1966, и др.) получен фактический материал, свидетельствующий, что действенный механизм, регулирующий численность у многих видов грызунов, может быть заложен в самой популяции и связан с нейрогуморальным контролем процесса размножения.

Важные результаты для понимания данного механизма получены на искусственных лабораторных популяциях. Оказалось, что неблагоприятное действие перенаселения не затрагивает доминирующих, господствующих животных, которые и в этих условиях продолжают нормально осуществлять репродуктивную функцию. Так, например, Дэ Уорнок (Wagnock, 1965), работая с лабораторными популяциями пексильванской полевки, установил, что потомство оставляют в основном доминирующие самцы. Особенной остроты конкуренция достигает на провокационном фоне — при нехватке воды и пищи. Подобные же результаты получены и в ряде других работ (Barnett, 1963, 1967; Terma 1965; Cloudsley-Thompson, 1965).

Большой интерес представляет вопрос о факторах, которые обуславливают различия между животными, влияющие на их успех в половой конкуренции и имеющие столь важное селективное значение. У кур (Fennell, 1945; Potter, 1949; Siegel, 1959), мышей (Scott, 1942; Fredericson a. Birnbaum, 1954; Bauer, 1956), крыс (Hall a. Klein, 1947; Scott, 1954), собак (Крушинский, 1938, 1960; James, 1951; Scott, 1954; Scott a. Fuller, 1965) получены линии, различающиеся по агрессивности, что свидетельствует о генетической детерминации этой особенности. А. Джал и его сотрудники (Craig a. oth., 1965) отселектировали две пары линий кур пород белый леггорн и родайленд, контрастирующие по агрессивности и способности к доминированию. Петухи из домини-

рующих линий при попарных испытаниях с самцами из подчиненных линий одерживали победы в 75—85% случаев. Наследование способности к доминированию носит полигенный характер, коэффициент наследуемости составляет 0,30.

Изменение агрессивного поведения животных может быть достигнуто с помощью гормональных воздействий. Введение мужских половых гормонов усиливает агрессивность и повышает «социальный ранг» у самцов и самок (Alee a. oth., 1939; Alee a. oth., 1955), тогда как введение женских половых гормонов обуславливает противоположный эффект (Alee a. oth., 1939; Guhl, 1958).

Существенное влияние на формирование социального поведения оказывают также условия жизни, как они складываются в ходе онтогенеза. Важные результаты по данному вопросу были получены еще в известных опытах на собаках, выполненных в школе И. П. Павлова (Выржиковский и Майоров, 1933; Зевальд, 1938) по исследованию проявления активнооборонительного и пассивнооборонительного рефлексов в зависимости от свободного и тюремного условий воспитания. Резкие различия в поведении животных при создании подобных же контрастирующих условий были получены и в работах других авторов (Крушинский, 1947; 1960; Бурдина и др., 1960). Изменение агрессивного поведения с помощью специальной тренировки удавалось осуществлять у кур, мышей, крыс (Radlow a. oth., 1958; Ratner, 1961; Kahn, 1951; Denenberg a. oth., 1964).

Вопрос о влиянии различий в свойствах основных нервных процессов (силы, уравновешенности и подвижности возбудительного и тормозного процессов) на успех в половой конкуренции исследовался нами (Кайдинов, 1966) в опытах на курах. При этом удалось выявить высокую положительную корреляцию между показателями силы возбудительного процесса самцов и показателями их агрессивности ($r = +0,83$). Наибольшего успеха в половой конкуренции достигали сильные уравновешенные самцы, способные максимально долго выдерживать агрессию со стороны других самцов. Поражение во время драк относительно сильных петухов приводило к резкому падению у них показателей половой и пищевой активности. Иными особенностями характеризовалось поведение петухов с относительно слабым возбудительным процессом. Эти животные благодаря четкому выражению пассивнооборонительной реакции успешно избегали столкновений с более сильными животными. Агрессивность сильных самцов на их фоне падала, гасилась. В результате показатели пищевой и половой активности слабых самцов сохранялись достаточно высокими даже тогда, когда они ссечались в опыте с сильными агрессивными животными.

В табл. 1 приведены показатели агрессивного, полового и пищевого поведения группы петухов леггорн, имеющих разную силу возбудительного процесса (каждый самец испытывался в двадцати двухчасовых опытах при попарных сочетаниях с другими самцами).

Как показывают данные табл. 1, сильные и слабые петухи леггорн резко различаются по агрессивности, а также по частоте «ухаживаний». Приспособительный смысл последнего различия связан, очевидно, с тем, что «окрыление», или преследование кур слабыми петухами, немедленно провоцирует агрессивные реакции сильных петухов, так что сниженная частота «ухаживаний» у слабых петухов способствует увеличению частоты их спариваний. По частоте спариваний и подходов к кормушке сильные и слабые петухи леггорн в обследованной выборке статистически достоверно не отличались.

Приведенные выше данные позволяют предположить, что отбор направленно действует на поддержание контрастирующих по свойствам

Характеристика активности поведения петухов леггорн, различающихся по силе возбудительного процесса

Животные	Среднее количество за опыт				
	атак	спариваний	«ухаживаний»	подходов к кормушке	
-Сильные»	4938	16,7 ± 4,58	5,4 ± 1,22	13,0 ± 1,69	8,5 ± 1,60
	6141	23,0 ± 7,44	4,5 ± 0,79	26,0 ± 2,19	5,1 ± 1,11
	4181	14,0 ± 5,81	4,0 ± 0,62	17,1 ± 2,56	5,9 ± 1,14
	6103	17,0 ± 5,8	3,8 ± 0,74	23,0 ± 1,98	6,4 ± 0,95
	4248	9,8 ± 2,36	5,1 ± 1,24	24,5 ± 2,34	3,5 ± 1,33
-Слабые»	6537	2,9 ± 1,41	3,1 ± 0,57	16,5 ± 2,38	5,8 ± 1,19
	4117	7,4 ± 2,73	4,4 ± 1,05	13,7 ± 1,81	5,4 ± 0,81
	4148	3,3 ± 1,15	2,6 ± 0,57	11,0 ± 2,11	3,5 ± 1,02
В среднем по сильным	16,1 ± 2,40	4,6 ± 0,43	20,1 ± 0,97	5,9 ± 0,56	
В среднем по слабым	4,5 ± 1,11	3,4 ± 0,44	13,7 ± 1,22	5,1 ± 0,59	
<i>t</i>	0,01	0,05	0,01	> 0,05	

нервных процессов классов особей, устраняя от оставления потомства менее адаптивные промежуточные формы. Весьма вероятно, что подобно роли функциональный полиморфизм может играть важную роль, обеспечивая преимущество всей популяции в целом.

Таким образом, из имеющегося к настоящему времени материала (достаточно пока лишь для предварительных заключений) следует, что успех в половой конкуренции, а следовательно, и шансы на оставление потомства определяются целым комплексом генетических и онтогенетических факторов, среди которых важное значение имеют особенности высшей нервной деятельности и индивидуальный опыт, приобретаемый животными в складывающемся стереотипе жизненных условий.

Подводя итог краткому рассмотрению вопроса о роли внутривидовых конкурентных отношений в регулировании популяционной структуры высших животных, необходимо отметить еще следующее. Конечно, каждая популяция, находясь в системе биоценоза, является частью биоценоза и как таковая испытывает действие всего сложного комплекса биоценологических факторов, и все же внутривидовым (внутрипопуляционным) отношениям среди факторов популяционной динамики принадлежит особое место. По-видимому, прав был И. И. Шмальгаузен, когда, говоря о качественных различиях в характере межвидовой и внутривидовой конкуренции, писал: «В межвидовой конкуренции один вид вытесняет другой и может не только вытеснить всех представителей другого вида на данной территории, но привести и к полному его вымиранию. Во внутривидовой конкуренции этого не может быть. Хотя и здесь одни особи вытесняют или подавляют других, однако если имеются побежденные, то всегда есть и победившие... которые не только с успехом поддерживают существование вида как целого, но и ведут к его дальнейшему совершенствованию» (1948, стр. 6). И далее: «... внутривидовые противоречия оказываются, таким образом, в роли движущих сил эволюции» (стр. 8).

Значение поведенческих реакций в формировании полового подбора и половой изоляции

Вопрос о значении поведенческих факторов в возникновении, развитии и поддержании изолирующих механизмов также является наряду с вышерассмотренным одним из основных в проблеме роли поведения как фактора микроэволюции.

Половое поведение животных, направленное на обеспечение воспроизводительной функции, отличается особенно высокой видовой специфичностью. Зоологами-экспериментаторами и особенно школой этологов дан тонкий анализ приспособительного смысла сложного ритуала брачного поведения у целого ряда видов (Кустяковский, 1958; Шовен, 1965; Tinbergen, 1951, 1952; Hinde, 1959; Welty, 1964; Tembrock, 1965). В этих работах показано, что даже слабое отклонение от видового стереотипа полового поведения — комплекса половых врожденных реакций, проявляющихся в ответ на действие строго специфических раздражителей, — влечет за собой уменьшение шансов особи на спаривание и оставление потомства. Большинство исследователей сходится на том, что брачный наряд, сложный ритуал «ухаживаний», песни (у птиц) направлены на осуществление двух основных функций: во-первых, на опознавание и сближение особей противоположного пола и синхронизацию их половых циклов и, во-вторых, на предотвращение спариваний между особями разных видов, т. е. на обеспечение репродуктивной изоляции (Гексли, 1940; Машковцев, 1940; Tinbergen, 1954; Mayr, 1963 и др.).

Впервые Ф. Г. Добжанский (Dobzhansky, 1941) выступил с обоснованием того, что возникновение механизмов половой изоляции является не просто побочным следствием предшествующего пространственного разобщения, но может направленно контролироваться отбором. Впоследствии в ряде работ, выполненных на дрозофиле (Коорман, 1950; Knight et al., 1956), была продемонстрирована принципиальная возможность изменения, с помощью генетико-селекционного метода, характера избирательности спаривания самцов по отношению к самкам разных формотипов в пределах одного вида. Таким образом, было доказано, что механизмы поведенческой (половой) изоляции находятся под полным генетическим контролем и могут формироваться без пространственного разобщения, т. е. половое поведение и механизм избирательного спаривания могут выступать в качестве фактора скимпатрического видообразования.

Наряду с фактами такого рода постепенно накапливались данные, показывающие, что реализация в онтогенезе нормального стереотипа полового поведения в сильнейшей степени зависит от средовых (прежде всего биотических) факторов и что чем выше на эволюционной лестнице стоят организмы, тем больший удельный вес в проявлении полового поведения и формировании избирательности спаривания играет у них индивидуальный опыт, базирующийся на выработке половых условных рефлексов. Нами было выявлено (Кайданов, 1953), что даже у дрозофилы характер избирательности спаривания может быть модифицирован за счет индивидуального опыта самцов в зависимости от предшествующих спариваний, однако такое влияние не может быть достаточно сильным. Аналогичные наблюдения сделаны и другими авторами (Mainardi, 1964).

У рыб, как свидетельствуют исследования К. Хэскинса и Э. Хэскинса (Haskins a. Haskins, 1950) на представителях отр. *Poeciliidae*, механизм выработки половых условных рефлексов может играть уже существенную роль как в обеспечении межвидовой изоляции, так и в проявлении полового подбора в пределах одного и того же полиморфного по фенотипическим особенностям (окраске тела) вида.

У птиц складывающийся жизненный стереотип, состав популяции, в которой выращиваются животные, могут отложить существенный отпечаток на все последующее половое поведение особей. Рассмотрим более подробно результаты наших опытов, проведенных на курах совместно с Хоанг Ван Заном.

Опыты проводились на курах пород леггорн (с белой окраской строения) и австралорп (с черной окраской). Были созданы четыре экспериментальные изолированные группы, включавшие цыплят недельного возраста (самцов и самок), выведшихся в начале июня 1966 г. 1-я группа состояла только из цыплят леггорн (25 особей), 2-я группа — только из цыплят австралорп (25 особей), смешанные 3-я и 4-я группы включали цыплят обеих пород: по 25 леггорн и 25 австралорп в каждой. Когда подопытные животные достигли полутора месяцев, в 3-ю группу были подсажены два петушка леггорн в возрасте трех месяцев, а в 4-ю — два петушка австралорп также в возрасте трех месяцев, которые оставались там в течение пяти месяцев, до конца декабря 1966 г. В феврале—апреле 1967 г. подопытные петухи из всех четырех групп были испытаны на избирательность спаривания по отношению к новым для них курам леггорн и австралорп в условиях свободного выбора. Устанавливалось количество спариваний и «ухаживаний» (обрызгивания, преддекастрики) по отношению к курам каждой породы. Суммарные результаты испытаний представлены в табл. 2.

Таблица 2

Избирательность спаривания петухов леггорн и австралорп, выращенных в группах различного состава

Группа	Состав группы (порода петухов и петушков)	Методика введения петушков	Количество спариваний с курами		Количество «ухаживаний» за курами	
			леггорн	австралорп	леггорн	австралорп
1	Только леггорн	Леггорн	174	1	647	53
2	Только австралорп	Австралорп	81	220	251	1436
3	Леггорн; австралорп (подсаженные леггорн)	Леггорн	135	16	534	102
		Австралорп	39	53	289	794
4	Леггорн; австралорп (подсаженные австралорп)	Леггорн	30	95	142	568
		Австралорп	18	183	43	1046

Наблюдаемые соотношения сопоставлялись со случайным распределением (1:1) по методу χ^2 , во всех вариантах (за исключением частот спариваний самцов австралорп из 3-й группы) вероятность отсутствия различий $P < 0,01$.

Как показывают данные табл. 2, состав групп, в которых выращивались петушки, оказал существенное влияние на формирование у них избирательного характера половых реакций. Совместное изолированное воспитание птиц только одной породы обуславливает возникновение у многих самцов чуть ли не полной половой изоляции по отношению к самкам чужой породы (группы 1-я и 2-я). Аналогичные результаты были получены и другими исследователями, работавшими с курами (Lill, 1966), утках (Schutz, 1964, 1965) и голубях (Waglinger *et al.*, 1963).

Пожалуй, особый интерес в наших опытах представляет поведение самцов из 3-й и 4-й групп, испытывавших воздействие более старших по возрасту петушков — леггорн или австралорп. Петушки леггорн, подвергшиеся воздействию старших петушков леггорн (3-я группа), обладали четкую избирательность спаривания по отношению к курам

породы леггорн; в то же время петушки леггорн, которые подвергались воздействию старших петушков австралорп (4-я группа), выявили прямо противоположный характер избирательности спаривания — у них большинство половых реакций было обращено на кур австралорп. Очень высокой избирательностью к курам своей породы характеризуется поведение петушков австралорп из 4-й группы, что, вероятно, также можно связать с воздействием старших петушков австралорп. Что же касается петушков австралорп из 3-й группы, то на их поведение пребывание с более старшими петушками леггорн, в отличие от остальных вариантов, видимым образом не сказалось.

Для объяснения этого последнего результата необходимо принять во внимание следующее. Темп роста самцов мясо-яичной породы австралорп существенно превышает темп роста самцов яйценоской породы леггорн, так что разница в размерах между более молодыми и более взрослыми петушками австралорп и леггорн в 3-й группе весьма быстро сглаживалась, и последние не могли уже оказывать особого влияния на первых, тогда как воздействие, производимое друг на друга в ходе социальных контактов особями австралорп, все более возрастало и, очевидно, определило в итоге характер вырабатываемых половых условных рефлексов.

Четкая избирательность спаривания к курам австралорп выявилась и в том случае, когда испытанию в специальном опыте подверглись петухи леггорн и австралорп, выращенные в общем стаде, сформированном из цыплят обеих пород только одного возраста. Из 342 зафиксированных спариваний самцов той и другой породы 224 было с самками австралорп и только 118 с самками леггорн ($\chi^2 = 32,9; P < 0,01$). Этот результат также, вероятно, связан с более сильным влиянием, оказываемым быстрее растущими особями австралорп в сравнении с особями породы леггорн.

Представленные выше данные, полученные в опытах на курах, свидетельствуют в пользу того, что ведущую роль в формировании избирательности спаривания самцов играют состав популяции и фенотип особи, в непосредственном окружении которых они находятся; причем влияние, оказываемое окружающими самцами и самками, не одинаково — более значительное действие производят старшие по возрасту, более крупные особи. Сигнальное значение в проявлении избирательных реакций имеют не столько различия в конституции и экстерьере самок, сколько различия в окраске их оперения (Кайданов, 1964).

Формирование избирательных реакций идет, по-видимому, на основе механизма «запечатления», открытого и подвергнувшегося тщательному изучению в школе этологов (Lorenz, 1935, 1952; Scott, 1958a; Hess, 1964; Guiton, 1961; Hinde, 1959; Klopfer, 1964). Посредством этого механизма раздражители, действующие на организм в раннем онтогенезе, могут оказать столь сильное влияние, что во многом определяют все последующее поведение особи. Вместе с тем следует согласиться, что для явления «запечатления» нет необходимости «искать какие-то иные физиологические основы, чем механизм временных связей» (Промптов, 1956, стр. 20). Изменение состава групп, в которых находились подопытные петухи со сформированными половыми реакциями, влекло за собой, как показано нами в другом исследовании, частичную или даже полную переделку у них прежнего характера избирательности спаривания.

В еще большей степени, чем у птиц, влияние «социальной» среды, т. е. состава популяции, сказывается на половом поведении млекопитающих. Половые рефлексы млекопитающих, как это установлено многолетними работами В. К. Милованова с сотрудниками (Милованов и

Смирнов-Угрюмов, 1940; Смирнов-Угрюмов, 1945, 1951; Милованов (1962), начатыми еще в 30-х годах по инициативе А. С. Серебровского (Серебровский, 1935), отличаются особенно высокой лабильностью подвижностью. Ненормальные условия выращивания (например, с помощью чужого вида) могут сделать половое поведение животного малым, совершенно вывести его за пределы видовой стереотипности (Серебровский, 1935; Милованов, 1962; Hafez, 1962).

Вопрос о формировании полового поведения животных, в частности избирательности спаривания (половой изоляции) в зависимости от характера складывающихся внутривидовых отношений, находится в непосредственной связи с проблемой передачи, восприятия, усвоения и образования информации особями в процессе эволюции вида, вполне четко поставленной М. Е. Лобашевым и обобщенной им в концепции «сигнальной наследственности» (Лобашев, 1961). Согласно этой концепции, в ходе прогрессивной эволюции непрерывно увеличивается доля информации, передаваемой от родителей к потомкам и между членами сообщества на основе непосредственных контактов за счет выработки раздражительно-условных рефлексов. Наибольшее значение механизмы сигнальной наследственности приобретают на высших этапах эволюции, при становлении вида *Homo sapiens*. Можно полагать, что без отработки и совершенствования этих механизмов все развитие человеческой цивилизации было бы невозможным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном сообщении затронуты лишь некоторые аспекты проблемы о роли поведения как фактора микроэволюции. В вышеизложенном мы исходили из того, что поведение выступает одновременно как объект и как фактор эволюции и что в ходе прогрессивной эволюции активная роль поведения в возникновении адаптаций и в регулировании численности и структуры популяций животных организмов непрерывно возрастает. При этом особое значение приобретают некоторые механизмы внутривидовых отношений, через которые в значительной мере реализуется действие отбора и посредством которых обеспечивается коренное воспроизведение популяционной структуры, а также половая изоляция.

По-видимому, в настоящее время правильной является констатация того факта, что все биологические дисциплины постепенно концентрируются по трем ведущим направлениям: молекулярной биологии, онтогенетике и популяционной биологии. Основная задача популяционной биологии состоит в установлении закономерностей микроэволюционного процесса, разыгрывающегося на популяционном уровне, и в нахождении путей, способных обеспечить направленную, контролируемую эволюцию популяций. Для решения этой задачи во всей ее сложности должно произойти объединение, синтез достижений таких дисциплин, как генетика популяций, селекция, экология, экспериментальная зоология и этология. Однако до сих пор такого объединения не произошло. Это связано, по-видимому, с тем, что пока еще не выработаны подходящие действительно комплексные исследования. Наиболее перспективным подходом в этой связи представляется проведение исследований на материале искусственно создаваемых синтетических популяций с заранее программируемыми генетическими, онтогенетическими и популяционными параметрами.

Для реализации такого подхода необходимо: 1) получение с помощью генетико-селекционных методов линий животных, четко различающихся по выбранным особенностям поведения (агрессивность, пол-

вая активность, эмоциональность и т. д.), и тщательный генетико-физиологический анализ этих линий; 2) составление синтетических популяций с требуемой генетической и «социальной» структурой и оценка физиологических и поведенческих характеристик входящих в них особей в течение всего онтогенеза; 3) систематический направленный контроль общепопуляционных параметров, таких, как возрастной и половой состав, численность, динамика частот генотипических классов и др.

В более отдаленной перспективе видится проведение работ на искусственных (синтетических) биоценозах с контролируемыми параметрами. Подобные подходы не исключают, а, наоборот, предусматривают изучение природных популяций, причем здесь важны систематические многолетние исследования одних и тех же достаточно изолированных естественных популяций, в которых особи подвергались бы массивному индивидуальному мечению с последующим точным учетом места, занимаемого ими в структуре популяции.

Лишь комплексный эколого-физиолого-генетический подход позволит объективно отразить сложную, противоречивую и динамическую картину микроэволюционного процесса и вычленить роль поведения в качестве одного из важнейших его факторов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурдина В. Н., В. К. Красуский, Д. А. Чебыкин. 1960. Журн. высш. нервн. деят., 10, 3: 427—433.
- Выржиковский С. Н., Ф. П. Майоров. 1933. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 5, 171—192.
- Геккер Дж. 1940. «Усп. совр. биологии», 13, 2: 306—323.
- Дарвин Ч. 1953. Соц., 5. М., Изд. АН СССР.
- Дубинин Н. П. 1966. Эволюция популяций и радиации. М., Атомиздат.
- Дубинин Н. П. и Г. Г. Тилляков. 1946а. ДАН СССР, 51, 2: 151—154.
- Дубинин Н. П. и Г. Г. Тилляков. 1946б. ДАН СССР, 51, 9: 715—718.
- Дубинин Н. П. и Г. Г. Тилляков. 1947. ДАН СССР, 56, 8: 865—867.
- Житков Б. М. 1910. Журн. министерства нар. просв.: 36—154.
- Землялд Л. О. 1938. Тр. Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 8: 231—243.
- Кайдаров Л. З. 1963. Вестник ЛГУ, 9: 143—149.
- Кайдаров Л. З. 1964. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2: 25—36.
- Кайдаров Л. З. 1966. Журн. общ. биол., 27, 1: 71—79.
- Кистяковский А. Б. 1958. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Киев, Изд. КГУ.
- Кошкина Т. В. 1958. Тр. Кандалякшк. заповедника, 1.
- Кошкина Т. В. 1965. Булл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 70, 1: 9—19.
- Кошкина Т. В. 1966. Булл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 71, 3: 14—26.
- Крушинский Л. В. 1938. Булл. журн., 7, 4: 869—891.
- Крушинский Л. В. 1947. Тр. Ин-та эволюц. физиол. и патол. высш. нервн. деят. им. акад. И. П. Павлова (Колтуши), 1: 39—42.
- Крушинский Л. В. 1960. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., Изд. МГУ.
- Лобашев М. Е. 1959. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 8: 133—141.
- Лобашев М. Е. 1961. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 1: 3—11.
- Лобашев М. Е., Н. Г. Лопатина, И. А. Никитина, Е. Г. Чеснокова. 1962. «Усп. совр. биологии», 53, 2: 152—168.
- Лобашев М. Е., Н. Г. Лопатина, И. А. Никитина, Е. Г. Чеснокова. 1964. «Энтомологическое обозрение», 44, 3: 557—562.
- Машковцев А. А. 1940. ДАН СССР, 27, 1: 91—94.
- Милованов В. К. 1962. Биология воспроизведения и искусственное осеменение животных. М., Сельхозгиз.
- Милованов В. К., Д. В. Смирнов-Угрюмов. 1940. Вестник сельскохозяйственных наук, секц. животноводства, 5: 138—153.
- Орбели Л. А. 1945. Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. М.—Л., Изд. АН СССР.
- Павлов И. П. 1937. Лекции о работе больших полушарий головного мозга, изд. 3-е. Л.—М., Биомедгиз.

- Виромптов А. Н. 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.—Л., Изд. АН СССР.
- Северцов А. С. 1945. Собр. соч., 3: 289—311.
- Селье Г. 1962. Очерки об адаптационном синдроме. М., Медгиз.
- Серебровский А. С. 1935. Гибридизация животных. М.—Л., Сельхозгиз.
- Смирнов-Угрюмов Д. В. 1945. Тр. лаб. искусств. осеменения ВИЖа, 2.
- Смирнов-Угрюмов Д. В. 1951. В кн.: Новое в биологии размножения сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз: 95—101.
- Чельцов-Бebutov А. М. 1965. В сб.: Орнитология. Изд. МГУ, 7: 389—397.
- Шмальгаузен И. И. 1946. Проблемы дарвинизма. М., изд. «Советская наука».
- Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. М., Изд. АН СССР.
- Шмальгаузен И. И. 1948. В кн.: Внутривидовая борьба у животных и растений. Изд. МГУ: 3—14.
- Шмальгаузен И. И. 1961. Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 66: 2: 104—131.
- Шовен Р. 1965. От шлеи до гориллы. М., изд. «Мир».
- Allee W. N., Collins C., Lutherman. 1939. *Physiol. Zool.*, 4: 412—440.
- Allee W. D., Foreman, M. Sanks, C. Holabird. 1955. *Physiol. Zool.*, 28: 89—115.
- Allen A. 1941. *Anim.*, 51, 2: 180—199.
- Barlow E. 1960. *Canad. J. Zool.*, 41, 6: 1067—1012.
- Barlow E. 1961. A Study in Behaviour. Principles of ethology and behavioural psychology. A study of display in the red L.
- Barlow E. 1962. *Sci. Amer.*, 216, 1: 78—87.
- Barlow E. 1959. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 49, 1: 356—361.
- Barlow E. 1959. *J. Wildl. Manage.*, 23, 1: 751—771.
- Barlow E. 1961. *Sci. Amer.*, 206, 2: 129—138.
- Barlow E. 1961. *Physiol. and Mammalogy*, Mammalian populations. N. Y.—L., 4: 1—19.
- Barlow E. 1958. In: *Behaviour and Evolution*, Ed. A. Roe and G. Simpson. New York: 188—209.
- Barlow E. 1964. Harlow W. Wynne-Edwards. 1965b.
- Barlow E. 1964. *Genetics*, 46, 3: 553—567.
- Batty D. 1965. In: *The Numbers of Man and animals*. Ed. J. Cragg and N. Rivie. L.: 71—76.
- Batty D. 1957. *Brit. J. Phil. Sci.*, 8: 61—66.
- Batty D. 1960. *Canad. J. Zool.*, 38: 99—113.
- Christian J. 1950. Harlow Christian J. 1963.
- Christian J. 1963. In: *Physiological Mammalogy*. Ed. M. Mayer and R. Van Gelder. N. Y., Acad. Press, 1: 189—353.
- Claudisley-Thompson J. 1965. *Animal Conflict and Adaptation*, I.
- Cragg J. E. Ortman, A. Guhl. 1965. «*Anim. Behav.*», 13, 1: 114—131.
- Cuhna A. 1960. *Ann. Rev. Entomolog.*, 5: 85.
- Davis D., J. Christian. 1957. *J. Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 94, 4: 728—731.
- Denenberg V., J. Hudgens, M. Zarrow. 1964. «*Science*», 143, 3604: 380—381.
- Dobzhansky Th. 1941. *Genetics and Origin of Species*. N. Y., 2nd ed., 1953, 3-d ed.
- Dobzhansky Th. 1943. «*Genetics*», 28, 2: 162.
- Dobzhansky Th. 1959. In: *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 24: 15—30.
- Dobzhansky Th. 1961. In: *Insect polymorphism*. Ed. J. Kennedy. L.: 30—42.
- Earl P. 1962. *J. Mammal.*, 43, 3.
- Epling C., W. Lower. 1957. «*Evolution*», 11: 248—258.
- Etkin W. (edit.). 1964. *Social Behaviour and Organization among Vertebrates*. L.—Chicago.
- Fennell R. 1945. «*Amer. Natur.*», 79, 2: 142—151.
- Fredericson E., T. Birnbaum. 1954. *J. Genet. Psychol.*, 85: 271—280.
- Guhl A. 1958. «*Anim. Behav.*», 6, 1: 92—111.
- Guhl A. 1962. In: *The Behaviour of Domestic Animals*. Ed. E. Hafez. Baltimore: 491—530.
- Guhl A., D. Warren. 1946. «*Poultry Sci.*», 18, 4: 365—390.
- Guilou Ph. 1961. «*Anim. Behav.*», 9, 3-4: 167—177.
- Hafez H. (ed.). 1962. *The Behaviour of Domestic Animals*. Baltimore.
- Hall C., G. Klein. 1942. *J. Comp. Psychol.*, 23, 4: 371—383.
- Haskins C., E. Haskins. 1950. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 36, 9: 464—476.
- Hess E. 1964. «*Science*», 146, 3648: 1128—1139.
- Hinde R. 1956. «*Ibis*», 98, 3: 340—369.
- Hinde R. 1959. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 34, 1: 85—128.
- Howard E. 1920. *Territory in Bird Life*. L.
- Huxley J., E. Howard. 1934. «*Nature*», 133, 5.
- James W. 1951. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 44, 1: 71—77.
- Kahl M. 1966. *J. Zool.*, 148, 3: 289—311.

- Kahn M. 1951. *J. Genet. Psychol.*, 79: 117—130.
- King J. 1954. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 96: 327—336.
- Kioppfer P. 1964. «*Amer. Natur.*», 98, 900: 173—182.
- Knight J., A. Robertson, C. Waddington. 1956. «*Evolution*», 10, 1: 14—22.
- Koopman K. 1950. «*Evolution*», 4, 2: 135—148.
- Lill A. 1966. «*Anim. Behav.*», 14, 4: 588—589.
- Lorenz R. 1935. *J. Ornithol.*, 83: 137—213; 289—413.
- Lorenz R. 1952. *King Solomon's Ring: new light on animal ways*. N. Y.
- Louch C. 1957. «*Ecology*», 38: 701—713.
- Louch C. 1958. *J. Mammal.*, 39: 109—116.
- Mainardi D. 1964. *Annals zool. Agra*, 4, 11: 119—121.
- Mayr E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge.
- Nice M. 1941. *Amer. Midland Nat.*, 26, 3: 441—587.
- Nicholson E. 1929. *How Birds Live*. L.
- Petrusevich K. 1966. «*Ecol. polska*», A14, 25: 413—436.
- Potter J. 1949. *Physiol. Zool.*, 22, 3: 261—280.
- Radlow R., T. Hale, W. Smith. 1958. «*Psychol. Rep.*», 4, 4: 579—581.
- Ratner S. 1961. «*Anim. Behav.*», 9, 1/2: 104—106.
- Retzlaff E. 1938. «*Biol. Gener.*», 14: 238—265.
- Schjelderup-Ebbe Th. 1922. *Zs. f. Psychol.*, 88: 225—252.
- Schjelderup-Ebbe Th. 1923. *Zs. f. Psychol.*, 92, 1: 60—87.
- Schjelderup-Ebbe Th. 1924. *Zs. f. Psychol.*, 95, 1: 36—38.
- Schutz F. 1961. «*Zool. Anzeig.*», 27, Suppl. 8: 282—287.
- Schutz F. 1965. *Zs. f. Tierpsychol.*, 22, 1: 50—103.
- Scott J. R. 1912a. «*Heredity*», 33, 1: 11—15.
- Scott J. R. 1912b. «*Aeka*», 59: 477—493.
- Scott J. 1951. *J. Nat. Can. Instit.*, 15: 739—758.
- Scott J. 1958a. *Animal Behaviour*. Chicago.
- Scott J. 1958b. *Aggression*. Chicago.
- Scott J., J. Fuller. 1965. *Genetics and the social behaviour of the dog*. Chicago—L.
- Siegel P. 1959. «*Poultry Sci.*», 38, 1: 115—118.
- Symposia of the Zool. Soc. of London. No 14. *Social organization of animal communities*. 1965. Ed. E. Ellis. L.
- Teubrock C. 1965. *Verhaltensforschung. Eine Einführung in die Tier Ethologie*. 2-te Aufl. Jena.
- Terman C. 1965. «*Ecology*», 46, 6: 890—895.
- Tinbergen N. 1951. *The Study of Instinct*. Oxford.
- Tinbergen N. 1952. *Quart. Rev. Biol.*, 27, 1: 1—32.
- Tinbergen N. 1951. In: *Evolution as a Process*. Ed. J. Huxley, A. Hardy, E. Ford. L.: 233—250.
- Vedulani T. 1931. «*Biol. Gener.*», 7, 1: 71—98.
- Warnock J. 1965. «*Ecology*», 46, 5: 649—661.
- Warriner C., W. Lesmon, Th. Ray. 1963. «*Anim. Behav.*», 11, 2/3: 221—224.
- Welty J. 1964. *The Life of Birds*. L.
- Wright S., Th. Dobzhansky. 1946. «*Genetics*», 31: 125—156.
- Wynne-Edwards W. 1964. *Sci. Amer.*, 211, 2: 68—74.
- Wynne-Edwards W. 1965a. «*Science*», 147, 3665: 1543—1518.
- Wynne-Edwards W. 1965b. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, 2nd ed. Edib.-L.
- Young C. 1964. *Upr. no: W. Wynne-Edwards*. 1965b.