

Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных

Е.Н. Панов

| | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Введение | 1 |
| 1. Коммуникация и социальное поведение: полезность разграничения | 3 |
| 2. Принципы изучения коммуникации в классической и в синтетической этологии | 5 |
| 2.1. Модели описания в исследованиях коммуникации животных | 7 |
| 2.1.А. Инвентаризация видовых сигнальных репертуаров: отсутствие единых принципов..... | 8 |
| 2.1.Б. Проблема выделения и разграничения коммуникативных сигналов..... | 9 |
| 2.1.В. Иерархический принцип описания структуры сигналов..... | 14 |
| 2.1.Г. Описание структуры как основа объяснительных схем..... | 16 |
| 2.2. Модели объяснения механизмов коммуникации в этологии | 19 |
| 2.2.А. Категории «структура», «причина» и «функция» в анализе коммуникации животных..... | 19 |
| 2.2.Б. Функциональный подход: проблема значения сигналов..... | 21 |
| 2.2.В. Причинно-генетический подход: эволюция коммуникативного поведения..... | 24 |
| 3. Социальное поведение и его организующая роль в популяции..... | 31 |
| 3.1. Проблемы описания и классификации социо-демографических систем | 33 |
| 3.2. Внутривидовая изменчивость социо-демографических систем и трудности их типологизации..... | 36 |
| 3.3. Объяснительные гипотетические схемы в социэкологии и социобиологии..... | 39 |
| 3.3.А. Структурные объяснения..... | 39 |
| 3.3.Б. Функциональные объяснения..... | 41 |
| 3.3.В. Генетические объяснения..... | 43 |
| 3.4. Стратегии тестирования гипотез в социэтологии..... | 47 |
| Заключение | 49 |

Введение

«...удручающе легко найти то, что ищешь и чрезвычайно трудно увидеть то, чего заранее не ожидаешь или не стремишься найти».

Г. Цопф. «Отношение и контекст».

В одной из своих статей с интригующим названием «Этология в меняющемся мире» нобелевский лауреат Нико Тинберген (Tinbergen 1976) указывает на беспрецедентный рост наук о поведении за последние 20 лет¹. Да и сейчас трудно представить себе серьезное исследование по физиологии, экологии, систематике или какой-либо другой традиционной биологической дисциплине, полностью игнорирующее поведенческие аспекты проблемы. У нас на глазах возникли такие направления биологических исследований, как генетика поведения, нейроэтология, экологическая этология и многие другие. Несомненна также явная тенденция к сближению между современной этологией и науками о человеке – как естественными (антропология, психология), так и гуманитарными (лингвистика).

Столь стремительный рост и столь мощное ветвление этологии, всего лишь 50 лет назад представлявшей собой сугубо локальное явление в научном мире, (кучка европейских исследователей-энтузиастов, занятая мало кому понятными в то время исследованиями поведения птиц - см. Панов, 1975a) немислимы на базе одного лишь количественного накопления фактов. Интенсивное развитие науки чревато тяжелыми «болезнями роста», трудностями совмещения в единой картине старых и новых представлений, напряженной конкуренцией между ними, ломкой привычных традиционных классических схем. В этом смысле история современной этологии дает богатейший материал для размышлений о путях эволюции научного знания. Это одна из увлекательнейших тем в методологии и в истории науки (см. например Кун, 1975; Marney, Schmidt, 1976).

Мало у кого сейчас остается сомнение в том, что так называемая классическая этология 30-х - 50-х годов основанная на трудах К. Лоренца, Н. Тинбергена и их учеников - это нечто совсем иное, чем «этология» 70-80-х годов. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить две программные статьи Н. Тинбергена, датируемые 1942 и 1976 гг. Период создания классической этологической теории – это, в

¹ Настоящая статья опубликована в 1983 г. в сб. «Итоги науки и техники. Зоология позвоночных Т. 12»

значительной степени, период активной самоизоляции, без которой трудно или невозможно создать строгий научный язык, необходимый для формирования исследовательской программы нового направления (Панов, 1975а). Начиная с 60-х годов, этология вступает в фазу ассимиляции достижений других дисциплин, отдавая им, в свою очередь, плоды своих предыдущих исканий. Это стадия синтеза, на которой теряются строгие границы еще недавно четко очерченной дисциплины. «Имея в виду постепенное слияние этологии – в старом узком смысле слова – с нейрофизиологией многими разделами психологии, экологией, эволюционными исследованиями и генетикой я буду использовать термин «этолог» в широком смысле, в приложении ко всем биологам изучающим поведение», – пишет Н. Тинберген (Tinbergen, 1976).

Тема коммуникации животных была одной из центральных в исследованиях классической этологической школы. По ряду причин, которых мы коснемся ниже, гораздо меньше внимания ранние этологи уделяли анализу долговременных связей между особями в составе группы – тому, что мы сейчас называем социальным поведением и социальной организацией. Вместе с тем, и в этой области имеются превосходные образцы работ классической школы – например многолетние исследования межперсональных связей в колониях галок (Logenz, 1931, 1935).

Задача настоящего обзора состоит в том, чтобы обрисовать картину эволюции наших взглядов на сущность коммуникации и социального поведения животных за последние четверть века и выявить те трудности, с которыми связана непрекращающаяся борьба мнений в этой области исследований. Мы коснемся также тех опасностей, которые таит в себе неосознанное эклектическое смещение разных подходов, каждый из которых органически связан с деятельностью определенной научной школы и логически оправдан в системе взглядов этой школы. Будучи вполне работоспособными и плодотворными сами по себе, такие чуждые друг другу подходы при их некритическом объединении ведут к чисто логическим несоответствиям, к неверным интерпретациям эмпирических данных и, подчас, к формулированию достаточно бесплодных гипотез и теорий (Purton, 1978).

1. Коммуникация и социальное поведение: полезность разграничения

Понятия «коммуникация» и «социальное поведение» в значительной степени перекрывают друг друга, так что некоторые авторы склонны рассматривать их почти как синонимы (например, Шебутани, 1969). Однако, здесь существуют некоторые тонкие различия, которые полезно подчеркнуть в контексте данного обзора.

Социальное поведение есть основа и средство поддержания социальной организации (Morrison, Menzel, 1972). Мы полагаем, что в этом смысле социальное поведение включает в себя как прямые, так и опосредованные связи между особями. Так, если в группе животных α -особь и не взаимодействует непосредственно с индивидами самых низших рангов, ее присутствие несомненно влияет на их поведение и дальнейшие жизненные перспективы. В данном случае между α -особью и аутсайдерами нет прямых контактов, нет коммуникации в строгом смысле слова, но есть причинно обусловленные связи обязанные социальному поведению всех членов группы.

Если рассматривать коммуникацию в этом сравнительно узком смысле (как реализацию непосредственных контактов), то ее можно считать средством реализации социального поведения а социальное поведение - средством установления и поддержания социальной структуры и организации (см. Панов, 1983).

При таком подходе события, происходящие в социуме, соотносятся друг с другом по иерархическому принципу (см. Dawkins, 1976). Попытки представить эту иерархию событий в явной форме были сделаны впервые в середине 70-х годов (Панов, 1975б; Hinde, 1976). Эти две схемы отличаются друг от друга в основном чисто терминологически. Мы именовали нашу иерархическую триаду как «контакты - взаимодействия - группировки», Р. Хайнд - как «взаимодействия - взаимосвязи – структура»². В обоих случаях, собственно, коммуникация (как процесс обмена коммуникативными сигналами) функционирует, по мнению авторов, в основном на первом низшем уровне организации событий.

Р. Хайнд, подчеркивая эвристическую полезность своей схемы, указывает, что она существенно отличается от «одномерной» схемы, привычной в

² Поскольку первый второй и третий элементы каждой данной триады комплементарно соответствуют таковым другой триады понятие "взаимодействие" в этих схемах несет разное содержание

классической этологии, и призвана сместить акценты с анализа парных взаимодействий (собственно «коммуникация» в нашем смысле) на анализ долговременных социальных процессов в группе (то есть, на социальное поведение и социальную организацию в сегодняшнем их понимании).

О необходимости подобного смещения акцентов, диктуемых нынешними задачами изучения социо-демографических систем, говорит и Дж. Крук (Crook, 1970б). Он пишет, что в свете этих задач совершенно недостаточен даже самый детальный анализ парных контактов между особями, изучение которых было одной из важнейших тем классической этологии. Описание социального процесса в группе в терминах парных контактов столь же бесплодно, как попытка прокомментировать футбольный матч, трактуя его исключительно как ряд последовательных контактов между разными парами игроков. Сама суть игры - в неповторимом разнообразии позиций всех участников матча, причем каждая такая позиция должна рассматриваться с учетом позиций остальных членов обеих команд.

Разумеется, проводимое здесь противопоставление между коммуникацией как обменом сигналами между непосредственными участниками парного контакта и социальным поведением как долговременным многоуровневым процессом в значительной степени схематично. Однако, подобный схематизм – это методологически неременное условие в изучении любой сложной системы. Большой запас степени свободы, которым обладают функционирующие элементы социо-демографической системы, придают последней облик аморфности, и уже одно это обстоятельство требует построения достаточно жестких моделей описания (см. Харвей, 1974: 277), сформулированных по возможности явным эксплицитным образом. Схематизм подобных моделей, на первых порах игнорирующих тонкости моделируемого объекта, является скорее их достоинством, нежели недостатком (Панов, 1975а: 28). Важно лишь, чтобы основания для формулирования модели были понятны и представлены в столь же эксплицитной форме, что и сама структура модели (см. Purton, 1978).

К сожалению, важное разграничение между сиюминутными актами коммуникации и долговременными социальными процессами не всегда очевидно для исследователей (см., напр., Ильина 1982). Ниже мы попытаемся более подробно проанализировать сущность этих различий, а также и историческую перспективу их формирования в умах исследователей.

2. Принципы изучения коммуникации в классической и в «синтетической» этологии

Теория поведения в ранних построениях этологии удовлетворяла одному весьма важному условию: она позволяла вывести значительное число положений и гипотез всего лишь из двух-трех исходных (априорных) посылок³. Самой важной из них было дедуктивное представление о существовании нескольких в целом автономных мотивационных систем, каждая из которых ответственна за свой собственный тип поведенческой активности – такой например как пищевое, агрессивное, половое поведение и т.д. (подробнее см. Хайнд, 1963; Slater, 1974; Панов, 1975a). Согласно взглядам Н. Тинбергена (Tinbergen, 1942, 1952), коммуникативные сигналы, именуемые демонстрациями, представляют собой своего рода незавершенные акции, обязанные интерференции и конфликту разных мотиваций (например, половой и агрессивной). Таково их эволюционное происхождение, и, вместе с тем, – каждое данное сиюминутное проявление.⁴ Согласно этой схеме, демонстрации дискретны (каждая из них может быть однозначно выделена из «потока поведения») и обладают достаточно стабильными и определенными значениями: приветствия, угрозы, подчинения и т.д.

В этом пункте описанные построения смыкаются с другим исходным положением классической этологии – о «фиксированных моторных координациях» (fixed action patterns), которые в сфере коммуникации играют роль ключевых «знаковых стимулов» (sign stimuli). Эти знаковые стимулы или релизеры, «предъявляемые» в поведении одного из коммуникантов, совершенно определенным образом активируют врожденную программу реагирования другой особи-коммуниканта, вызывая у нее соответствующий ситуации и полученному сигналу «фиксированный комплекс действий». Например, в ответ на стереотипную демонстрацию угрозы со стороны одного животного другое воспроизводит стереотипную демонстрацию подчинения.

Несколько забегаю вперед, отметим явную детерминистическую направленность этой схемы, обязанную несомненно культивировавшемуся в ранней этологии генетическому преформизму. Надо сказать, что исторически этот культ врожденного поведения был вполне оправдан необходимостью разработки

³ О методологической важности этого условия см. Кузнецов, 1980: 77-78 и далее.

⁴ О возникающих в этом пункте неясностях см. Панов, 1978: 23-24.

сравнительного подхода для нужд филогенетических построений (Панов, 1975a: 24; Bateson, Hinde, 1976: 5).

Рассмотренные представления о механизмах коммуникации животных органически связаны с т. н. «энергетическими моделями» индивидуального поведения разработанными К. Лоренцом и Н. Тинбергеном (Хайнд, 1963). Это значит, что предлагаемая ими схема коммуникации неизбежно должна оказаться под угрозой элиминации, как только возникнут серьезные сомнения в справедливости общей схемы поведения, выдвинутой классической этологией. Сейчас ни для кого не секрет, что именно это и случилось в последние два десятилетия (Хайнд, 1963; Slater, 1974; Bateson, Hinde, 1976 и мн. др.). Так, по мнению П. Слейтера, многие представления классической этологии (в частности, так называемая схема ключа и замка) уже в начале 70-х годов отошли в область истории науки (Slater, 1974: 92; Дьюсбери, 1981: 29; см. также БСЭ статья «Этология»).

В этой ситуации может показаться удивительным, что здание традиционных взглядов на сущность коммуникации продолжает существовать и по сей день, лишившись своего фундамента и, фактически, повиснув в воздухе. Однако мы перестанем удивляться этому, если вспомним, что анализируемый здесь локальный эпизод в эволюции человеческих знаний в действительности иллюстрирует весьма типичную ситуацию в истории науки. В подобной ситуации небольшая часть исследователей всеми силами пытается спасти гибнущую на глазах теорию (см. например Moynihan, 1970; Baerends, 1975), тогда как основная их масса, не задумываясь сколько-нибудь серьезно о теоретических основаниях своей деятельности, занята решением частных вопросов-«головоломок», как называет их Т. Кун (1975: 57-66 и далее). На этой стадии «нормальной» науки усилия ученых занятых анализом «аномалий», не согласующихся с господствующей теорией, остаются на заднем плане. Однако, когда аномалий становится слишком много, наступает период кризиса и революционной смены парадигмы. Можно думать, что сегодня проблема сущности коммуникации животных находится на стадии надвигающегося кризиса.

Пожалуй, одним из самых трудных вопросов, стоящих на повестке дня, является крайне запутанный вопрос о «единицах коммуникации». Что представляет собой тот самый «коммуникативный сигнал», о котором мы постоянно говорим? Представляет ли он собой некую дискретную сущность, однозначно отделимую от

прочих коммуникативных сигналов? Соответственно, является ли эманация и прием коммуникативных сигналов процессом преимущественно дискретным или главным образом континуальным? И вправе ли мы, подобно некоторым теоретикам (например Wilson, 1975a), устанавливать точное количество коммуникативных сигналов, используемых разными видами животных, строя на этой основе теорию эволюции коммуникативных систем? Вот те основные вопросы, которые нам предстоит обсудить в этом разделе.

В соответствии с логикой развития любого научного исследования (от описания объекта к его объяснению), мы рассмотрим сначала традиционные и приходящие им на смену принципы структурирования и классификации видовых коммуникативных систем, а затем – различные, подчас конкурирующие друг с другом, подходы, лежащие в основе гипотетических объяснений функции и эволюции коммуникативного поведения. Следуя терминологии Д. Харвея (1974), мы будем называть процедуры формального структурирования интересующих нас объектов «моделями описания» а основанные на них объяснительные схемы – «моделями объяснения».

2.1. Модели описания в исследованиях коммуникации животных

2.1.A. Инвентаризация видовых сигнальных репертуаров: отсутствие единых принципов

Одним из главных требований, предъявляемых к деятельности исследователя, является требование воспроизводимости полученных им результатов. На начальном этапе описания объекта это требование обеспечивается выбором неких конвенциональных принципов, в соответствии с которыми производится отбор структурных элементов (инвентаризация) и расстановка их относительно друг друга (классификация). Этот этап работы, предопределяющий научную весомость всех последующих построений и выводов, жизненно важен в сравнительных дисциплинах, имеющих дело с сотнями и тысячами высоко индивидуализированных (в каком-то смысле уникальных) объектов, каковыми являются зоологические виды. Кустарные описания видовых коммуникативных систем, построенные на одной лишь интуиции, без использования глубоко продуманной логической схемы, полностью исключают возможность сопоставления и аккумуляции результатов, полученных разными наблюдателями.

К сожалению, нечто подобное и происходит сегодня в той сфере этологии,

которая занята исследованием систем коммуникации у животных. Приведу лишь один весьма типичный пример. В работе Д. Эйнли (Ainley, 1975), который насчитал у пингвина Адели *Pygoscelis adeliae* около 25 демонстраций, к их числу относятся такие действия, как например нападение на оппонента (атака), сгорбленная поза и опускание глазного яблока. Все эти действия фигурируют в окончательном списке, как равноценные друг другу единицы («демонстрации»), хотя сам автор пишет (с. 507), что опускание глазного яблока «...является компонентом всех (прочих - Е.П.) главных демонстраций». В том же сборнике статье Д. Эйнли непосредственно предшествует работа Е. Спарра (Spurr, 1975), также посвященная коммуникации пингвина Адели. Здесь атака рассматривается уже не как демонстрация, а как «элементарный акт» (наравне с гнездостроением, копуляцией, бегством от соперника и «поведением избегания»), а суммарное число демонстраций приравнивается к 10 (в отличие от 25 у Д. Эйнли). Только три демонстрации (!) оказываются общими для обоих списков.

Стоит задуматься над тем, в чем причина столь явного несовпадения результатов, полученных двумя квалифицированными наблюдателями на одном и том же прекрасно исследованном виде. Обязано ли это несоответствие случайному стечению обстоятельств, или же здесь проявляются какие-либо методологические пороки, объективно присущие данному направлению исследований?

Второе предположение кажется более вероятным. Достаточно очевидны два главных источника недоразумений:

- отсутствие четко оговоренных критериев для выделения той категории поведения, которая именуется демонстративным поведением.

Оно рассматривается, как последовательность событий одного уровня, а не как иерархически организованная система (см. Миллер, Глантер Прибрам, 1962; Dawkins, 1976).

- отсюда – чисто логические ошибки в построении типологической классификационной схемы: выделяемые категории широко перекрываются, поскольку некоторые из них целиком входят в состав других.

Для дальнейшего обсуждения важно подчеркнуть, что первый пункт имеет самое непосредственное отношение к сложнейшей проблеме «дискретности-континуальности» коммуникативного поведения, а второй касается самых общих принципов описания и анализа поведения вообще и коммуникативного поведения

в частности. Возникающие здесь методологические и методические трудности будут рассмотрены в двух следующих подразделах обзора. Затем мы попытаемся показать, сколь шаткую основу представляют подсчеты числа демонстраций, выполненные на чисто интуитивной основе для дальнейших широких построений сравнительно-эволюционного плана.

2.1.Б. Проблема выделения и разграничения коммуникативных сигналов

Ретроспективно здесь можно выделить два исторических этапа. На первом этапе (классический период) проблема еще не формулируется явным образом. В качестве главных или единственных коммуникативных сигналов рассматриваются демонстрации, выделение которых из общей канвы поведения и разграничение между собой считается делом интуиции опытного наблюдателя. Демонстрация определяется как ритуализованный, высоко стереотипный комплекс реакций (Moynihan, 1970). Сейчас становится очевидным, что ни один из этих признаков не является достаточно операционным для отделения «демонстраций» от других категорий поведения. Степень стереотипности требует специальных количественных исследований (Schleidt, 1974), которые на этом раннем этапе почти никогда не проводились. Ритуализованность определяется опосредовано через броскость, экстравагантность реакций. Однако и броскость, и экстравагантность - это оценочные категории, всецело зависящие от субъективной позиции наблюдателя (Панов 1978: 13-14).

На втором этапе (современный период, 70-80-е годы) наблюдается уход от представления, что коммуникация осуществляется преимущественно или исключительно на базе демонстраций. В качестве важных коммуникативных сигналов отныне нередко рассматриваются «неритуализованные» и лишенные жесткой стереотипности акты «повседневного» поведения (приближение к партнеру уход от него даже отсутствие каких-либо действий). Одним из новых направлений, практикующих этот подход, становится анализ парных коммуникаций с применением методов теории информации (Dingle, 1969, 1972; Hazlett, Estabrook, 1974a б; Rubinstein, Hazlett, 1974; Steinberg, Conant, 1974; Костина, Панов, 1979; см. также Панов, 1978: 18-20) Такие понятия как демонстрация и ритуал еще сохраняются в лексиконе исследователей, но во многих случаях они не несут специальной концептуальной нагрузки, оказываясь лишь привычными этикетками для стенографического описания событий (Konishi, 1966).

Описанные различия в ориентации исследователей на этих двух этапах не всегда очевидны и требуют для своего выявления специального анализа. Так или иначе, главная проблема (еще не осознанная в полной мере на первом этапе и явным образом формулируемая лишь на втором) состоит в следующем: какими должны или могут быть рабочие принципы для выделения и разграничения коммуникативных сигналов, будь то демонстрации или нечто иное? О том, что этот вопрос существовал в скрытой форме уже на первом этапе, говорят в частности беглые замечания Н. Тинбергена об отсутствии серьезных трудностей в индивидуализации отдельных демонстраций у чаек. Он пишет, что если две разные демонстрации связаны гаммой промежуточных вариантов, то последние наблюдаются много реже, чем сами демонстрации (Tinbergen, 1975). В этом смысле промежуточные варианты выступают здесь в качестве так называемых «краевых категорий» (Parsons 1937) или «аномалий» (Кун 1975), которые не существенны для господствующей парадигмы и не требуют специального внимания в рамках этой парадигмы (в данном случае - классической этологической теории поведения).

Однако, как это хорошо показано многими историками науки, рано или поздно наступает момент, когда аномалии начинают привлекать к себе все большее внимание. На первых порах защитники господствующей парадигмы указывают на существование аномалий, хотя и пытаются ввести их в систему представлений «нормальной науки» (Кун, 1975). Нечто похожее мы видим в одной из недавних статей П. Марлера (Marler, 1976). Исследуя вокализацию шимпанзе *Pan troglodytes*, автор рассматривает каталог из 13 «типичных» акустических сигналов. (Важно заметить что более ранний каталог, составленный Дж. ван Лавик-Гудолл включал в себя 24 сигнала, число которых П. Марлер редуцировал почти вдвое – см. цитированный источник: 24). П. Марлер указывает, что 11 из 13 сигналов как бы окружены облаком промежуточных вариантов число которых неодинаково для разных сигналов и колеблется от 7 до 53% (от частоты суммарного использования «типичного» и промежуточных сигналов). В целом, доля промежуточных сигналов по отношению ко всем использованным сигналам составляет 13%. Эта цифра достаточно велика, чтобы задуматься над ее объяснением, особенно если вспомнить что в ней скрыты 53% 44% и другие высокие значения встречаемости промежуточных сигналов (см. Marler, 1976: 268).

Несомненной заслугой этой работы П. Марлера является то, что в ней (в отличие от многих более ранних этологических исследований коммуникации)

явление «промежуточных» сигналов не замалчивается, а всесторонне обсуждается в рамках весьма актуальной проблемы «градуальной сигнализации». Однако, поскольку континуум сигналов (градуальная сигнализация) явно не укладывается в схемы классической этологии (основанные на представлении о дискретных сигналах с достаточно четко очерченными «значениями») П. Марлер не может уйти от ощущения, что градуальная сигнализация шимпанзе есть в каком-то смысле исключительный случай, присущий лишь немногим, по его мнению – преимущественно нетерриториальным видам приматов.

Хотя сама идея градуальной сигнализации у животных отнюдь не нова (см. Звегинцев, 1968: 168 и далее) и подкрепляется в последние годы многими исследованиями (Панов, 1978; Mairy, 1979*a, б*; Klingholz, 1979; Miller, 1979; Bell, 1980; Leger et al., 1980; и др.), позиция П. Марлера легко объяснима. Вся схема коммуникации в классической этологии базируется на представлении о неразрывном единстве формы и функции коммуникативных сигналов (см. Purton, 1978). В рамках этой концепции привычным и понятным кажется двусторонний обмен сигналами с определенными значениями тогда как способ приема и различения весьма сходных друг с другом градуальных сигналов требует какого-то принципиально нового объяснения (Марлер 1976: 270 и далее).

Источник этих трудностей лежит, несомненно, в своеобразном функциональном детерминизме (которого мы не раз будем касаться в дальнейшем), явно или неявно отрицающем возможность существования нефункциональных элементов и связей в системе. Фигурально выражаясь здесь не проводится четкого различия между «движением» (которое может быть неизбежным следствием эпифеноменом самодовлеющих внутренних процессов в организме) и «действием» (то есть некой акцией ориентированной на внешние события – подробно об этом см. Purton 1978: 655). Если говорить только о вокализации, то с точки зрения большинства этологов классической школы невозможны или весьма маловероятны акустические проявления, не являющиеся значимыми средствами коммуникации, а лишь отражающими те или иные эндогенные процессы в организме, не связанные непосредственно с потребностями общения (типичный пример – осеннее пение мигрирующих птиц; см. также Abs, 1978; Корбут 1982). Иными словами, преобладает явная тенденция объяснить все наблюдаемые явления через их сугубо гипотетические функции, а не на основе биологических структур, вполне доступных непосредственному эмпирическому анализу.

Вопрос о том, построена ли коммуникация животных по дискретному или по континуальному принципу, является одним из самых сложных и интригующих в современной этологии. Эти два принципа не обязательно исключают друг друга, так что задача может иметь и третье решение (например, существование явного hiatusа между двумя группами «сигналов», в каждой из которых последние связаны полной гаммой промежуточных вариантов; см., напр., Watts, 1980; Smith, 1980).

Мы полагаем, что на первом этапе исследований полезно анализировать структуру сигналов (понимая сигнал как любое наблюдаемое физическое событие – Полетаев 1958), независимо от их вероятной коммуникативной функции. Другими словами имеет смысл отличать сигналов «градуальную сигнализацию» от «градуальной коммуникации», вопросу о реальности которой исследователю предстоит заняться в дальнейшем.

Учитывая способ функционирования морфологических систем, генерирующих физические сигналы (будь то двигательные органы, изменение относительного положения которых приводит к появлению различных поз, или голосовой аппарат, порождающий звуковые сигналы, или кожные железы, выделяющие пахучие субстанции), мы с большой вероятностью можем ожидать градуальной сигнализации. Изучение структуры сигналов как таковой представляет собой весьма важную задачу (см. например Kraemer, 1979; Miller, 1979), работа над которой подготавливает твердую почву для дальнейшего изучения сигнализации в действии (прекрасными примерами предлагаемой стратегии являются исследования: Mairy, 1979a, б и Jurgens, 1979).

Таким образом, в предлагаемой схеме детальный анализ физической структуры сигналов (без обсуждения их возможной коммуникативной функции или значения) предшествует анализу тех же сигналов в контексте взаимодействия особей. На этом втором этапе может оказаться, что сигналы которые в принципе могут быть выстроены в идеальный континуум, в реальной последовательности поведения располагаются по принципу контрастности (см., напр., Панов и др., 1978). В этом случае можно ожидать дискретную коммуникацию – вопреки явной континуальности сигнальной базы.

Но здесь следует вновь подчеркнуть, что до сих пор мы все еще имели дело с описанием реальной структуры, а не с объяснением ее гипотетической (коммуникативной?) функции. Совершенно не исключено, что биологически

значимы лишь некоторые сигналы или комбинации сигналов, тогда как другие представляют собой не более чем информационный шум, своего рода издержки деятельности генератора. То же можно сказать в отношении различных структурных компонентов того или иного сигнала. Так, у некоторых сверчков самки опознают песни самцов своего вида только по параметру межпульсовых интервалов. Другие параметры сигнала (например, число пульсов в серии) оказываются несущественными (Жантiev, 1981). Выделению информативных элементов в звуковых сигналах птиц (в частности, методом предъявления всевозможных синтетических сигналов) посвящена довольно обширная литература (напр., Winderle, 1979; Peters et al., 1980; Shiovitz, Lemon, 1980).

Принципы практического изучения коммуникативной системы в действии, в реальном пространственно-временном континууме подробно изложены в другой нашей работе (Панов, 1978), многие идеи которой широко перекрываются с некоторыми недавними исследованиями в этой области (Schleidt, 1973; Wenner, 1974; Beer, 1975; Simpson, 1976; Kraemer, 1979; Mairy, 1979б; Goldfoot, 1981; Nuechterlein, 1981; van Rhijn, 1981). Одним из основополагающих принципов упомянутой программы исследований является описание системы сигнализации (первый этап из трех разобранных выше) как иерархически организованного комплекса элементов разного структурного уровня.

2.1.В. Иерархический принцип описания структуры сигналов

Одной из первых и весьма важных задач классической этологии было детальное описание поведенческого многообразия на основе полевых наблюдений. Эта задача остается актуальной и сегодня. Однако все более насущным становится вопрос, что и как надо описывать. Как указывает А. Партон (Purton, 1978) любая программа гласящая «Описывай все что видишь» должна столкнуться с серьезными трудностями на следующей стадии анализа и объяснения материала.

Адекватная методика фиксации наблюдений по необходимости требует определенного отбора данных, существенных для поставленной задачи. Последующая аранжировка этих данных, которая, строго говоря, и представляет собой процедуру научного описания объекта наблюдения, неизменно представляет собой многоплановый и многоступенчатый гносеологический процесс, включающий операции анализа, абстрагирования, отождествления, обозначения и записи (Никитин, 1970: 202). Если же речь идет об описании достаточно сложных

объектов системной природы, к числу которых относится и поведение, то вопрос выливается в самостоятельную проблему, не вполне решенную по сей день (Шрейдер, 1975; Щедровицкий, 1976).

Если речь идет об описании сигнализации вида, то главная задача здесь состоит в том, чтобы выделить некие структуры, которые в дальнейшем будут исследоваться с точки зрения их возможной коммуникативной роли. Поскольку об этой роли на данном (первом) этапе деятельности ничего доподлинно неизвестно, при описании и анализе структуры сигналов полезно основываться на физических параметрах сигналов, оставляя в стороне все что касается гипотетической функции. На практике это значит, что наша классификация сигналов должна быть формальной, а не функциональной (например, «визг», «писк», «ворчание», а не «агрессивный», «тревожный», «бедственный» сигналы – см. Marler, 1976: 244).

По крайней мере в случаях визуальной и вокальной сигнализации многие (если не все без исключения) физические события, априорно рассматриваемые в качестве сигналов, в свою очередь могут быть разложены на составляющие их элементы. Песня соловья состоит из «колен», колена – из нот. Так называемая «поза экстаза» у пингвина Адели включает в себя вертикальную постановку туловища приподнимание оперения темени («хохол»), своеобразный поворот глазного яблока и, кроме того, специфическую вокализацию («ворчание»). Вопреки мнению Д. Эйсли (Ainley, 1975), который рассматривает хохол поворот глазного яблока, ворчание и всю позу экстаза как равноценные сигналы (см. выше 2.1А), мы с неизбежностью приходим к выводу, что сигнальный репертуар вида можно и полезно представить себе в виде системы иерархически организованных единиц разного уровня.

Можно спорить о том, является ли иерархическая организация имманентным свойством любой биологической системы (см. Dawkins, 1975), или же это всего лишь весьма удобный в работе способ ее описания. Для нашего изложения важно то, что этот способ описания по необходимости будет всегда условным, поскольку число выделенных уровней определяется постановкой задачи и чисто практическими требованиями. В частности, следует помнить, что модель описания не должна быть чрезмерно детализованной и громоздкой, иначе это может вызывать дополнительные трудности при ее практическом применении (см. Панов, 1978: 37).

Уже при выделении всего лишь двух уровней организации сигналов мы

получаем гораздо более строгое описание структуры нежели при одномерном механическом дроблении поведенческой цепи поведения на отрезки одного уровня. Если, например, в моторной сигнализации птиц различать уровень элементарных движений (поднимание хохла, поворот глазного яблока, взмахивание крыльями и т.д.) и уровень поз (вертикальная поза, сгорбленная поза), то здесь, по крайней мере, есть возможность избежать создания этограмм, находящихся в полном противоречии с основными законами логики классификации. В этом смысле такая простейшая схема оказывается более стройной, более конвенциональной и более пригодной для дальнейших сравнительно-этологических построений.

Одним из примеров такого рода сравнительных исследований коммуникации являются попытки сопоставления количества информации (в битах), передаваемой сигналами разной структурной сложности (Dingle, 1972; Hazlett, Estabrook, 1974 *a*, *б*; и др.). Здесь полученные результаты всецело зависят от единообразия в выборе уровня анализируемых структурных единиц. Например, если анализировать степень разнообразия песни южного соловья *Luscinia megarhynchos*, беря за основу крупные структурные блоки, то мы получим оценку в 5.88 бит. Если же основывать тот же анализ на единицах более низкого уровня, результат будет существенно иным (7.88 бит - см. Панов и др., 1978). Здесь уместно вспомнить точку зрения Дж. Миллера с соавторами (1962), которые считают, что адекватное описание поведения должно быть ориентировано одновременно на несколько уровней его организации (см. также 3.3 А).

Результаты наших исследований сигнализации у птиц (Панов, 1978) показывают что система визуальных сигнальных средств может быть представлена в качестве многомерного континуума (см. также Miller, 1979). Количество мерностей образующих n -мерное пространство этого континуума, зависит от числа выделенных исследователем «элементарных двигательных актов», из которых строится комбинаторика сигналов более высоких уровней (мы сейчас не касаемся акустических компонентов сигнализации, существование которых еще более усложняет общую картину). Например, систему моторных (визуальных) сигналов у черношейной каменки *Oenanthe finschii* теоретически можно представить в виде 13-мерного континуума. Дальнейшие исследования сигнализации неворобьиных птиц (в частности, речной крачки *Sterna hirundo*) показали несомненную перспективность предложенного подхода. Вопрос о том, в какой мере выполняма

чисто формальная задача столь сложного описания, выходит за рамки настоящего обзора (см. Schleidt, 1982).

2.1.Г. Описание структуры как основа объяснительных схем

В правильно спланированном научном исследовании описание объекта предшествует его объяснению⁵. При этом качество описания, естественным образом, определяет весомость и научную ценность объяснения. Нет нужды говорить, что успех компилятивной работы, основанной на материалах многих исследователей, обеспечен лишь в том случае, если эти материалы сопоставимы друг с другом в тех аспектах, которые интересуют автора компиляции (термин компиляция мы употребляем в позитивном смысле).

Ниже я приведу лишь два примера, показывающих, что перечисленные здесь условия могут не соблюдаться даже вполне компетентными авторами. Поскольку число исследований, посвященных эволюции коммуникативного поведения, в общем, невелико можно думать, что приводимые здесь примеры не только удобны для развития нашей темы, но и представляют собой достаточно типичную выборку из работ на данную тему. Знакомство с некоторыми другими, самыми недавними исследованиями (например, Andersson, 1980) хорошо подтверждает эту мысль.

В большой программной статье М. Мойнайна (Moynihan, 1970) сделана попытка объяснить, каким образом в процессе филогенеза естественный отбор удерживает количество «главных» демонстраций у представителей одного класса и разных классов позвоночных примерно на одном уровне. Основная идея работы состоит в том, что при увеличении у данного вида числа демонстраций сверх некой определенной нормы (именуемой точкой насыщения), отбор начинает действовать в сторону элиминации некоторых демонстраций. В результате отбор на ритуализацию, ведущий к появлению новых демонстраций, и на деритуализацию, приводящую к уничтожению старых, сбалансированы таким образом, что общее число демонстраций у вида постоянно остается в сравнительно узких пределах – от 15 до 35.

Мы не будем останавливаться на разборе эволюционных аспектов этой схемы, беглая критика которых дана в другой работе (Панов, 1978: 30-32). Гораздо

⁵ Разумеется подлинно научное описание невозможно "на голом месте". Оно строится с учетом той или иной теории то есть на основе предшествующего объяснения.

продуктивнее будет рассмотреть вполне доступные непосредственному анализу эмпирические и логические основания, лежащие в основе гипотезы М. Мойнайна. В качестве исходного материала он приводит перечень 12 видов рыб (4 отряда), 26 видов птиц (5 отрядов), и 24 видов млекопитающих (6 отрядов) с указанием числа «главных» демонстраций у каждого вида (это число варьирует от 10 у трески *Cottus gobio* до 37 у макака резуса *Macaca mulatta*). Хотя сам М. Мойнайн подчеркивает неизбежные неточности такого списка, он тем не менее считает его вполне репрезентативным в целом. На наш взгляд, с этим нельзя согласиться по ряду причин, которых мы уже бегло касались выше.

Прежде всего, ни одна из приводимых в перечне цифр не может считаться достаточно весомой, поскольку далеко не ясно, что именно в ней суммировано. По мнению автора, эти цифры отражают даже не общее число сигналов в репертуаре вида, а только количество «главных» демонстраций. Отделение их от прочих, «неритуализованных» сигналов есть, по мнению М. Мойнайна, дело интуиции опытного этолога (Moynihan, 1970: 90). Нельзя не видеть всей слабости этой позиции: два опытных этолога, один из которых занимается акустическим поведением птиц, а другой изучает визуальную коммуникацию рыб, едва ли дадут одинаковые оценки числа главных визуальных демонстраций у землеройки или лемура (см. также Beer, 1975: 49).

Невозможность объективных оценок подтверждается сопоставлением цифр, полученных на двух близкородственных видах двумя более чем квалифицированными этологами, работающими в разных традициях. Так, по данным К. Лоренца (1951), число «главных демонстраций» у кряквы *Anas platyrhynchos* равно 19, а по исследованиям Ф. МакКинни (McKinney, 1962), соответствующая цифра для чирка-свистунка *Anas crecca* составляет 26. Разница такая же, как при сравнении тилапии *Chemichromis bimaculatus* (рыба) с игрунками *Callitrix jaccus* (приматы) или танагра *Ramphocelus dimidiatus* (птица) с северным оленем *Rangifer tarandus*. Хотя задача Мойнайна и состоит в том, чтобы показать и объяснить нечто подобное, приведенные цифры не могут не шокировать опытного этолога. Пикантность ситуации усугубляется тем, что каждая из приведенных цифр являет собой сумму числа «главных» визуальных демонстраций и акустических сигналов. Не ясно, как производится отбор последних, поскольку все они, по мнению М. Мойнайна, представляют собой «демонстрации» (Moynihan, 1970: 86–99 и др.).

Мы полагаем, что сказали достаточно для того, чтобы показать бесплодность любой даже самой остроумной теории, построенной на столь шаткой эмпирической и логической основе. Однако история с перечнем М. Мойнайна еще не закончена. В 1975 г. видный социобиолог Е. Вильсон положил ее в основу другой теории, в каком-то смысле полностью противоречащей гипотезе самого М. Мойнайна. Идея Е. Вильсона более тривиальна и состоит в том, что в процессе филогенеза количество демонстраций в репертуаре видов должно постепенно увеличиваться. Не обратив должного внимания на примечания М. Мойнайна к его таблице, в которой подчеркивается заниженность числа демонстраций у всех видов рыб (исследовавшихся в аквариумах), Е. Вильсон утверждает, что у рыб демонстраций в среднем меньше, чем у птиц, а у птиц в среднем меньше, чем у млекопитающих. Так появляются еще и средние цифры, выведенные из совершенно субъективных первичных подсчетов.

Здесь можно задать вопрос, в чем же глубокие корни такого рода заблуждений. Мы полагаем, что их главная причина – в ложном представлении, согласно которому существует возможность задать сигнальный репертуар вида в виде простого перечня «демонстраций» или каких-либо иных сигнальных средств. А. Партон (Purton, 1979) четко сформулировал логические основания, отрицающие познавательную полезность такого рода перечней. Источник неизбежных здесь ошибок лежит в присущем традиционному этологическому подходу смешении структурных, причинных и функциональных критериев при выделении и классификации предполагаемых единиц коммуникации.

2.2. Модели объяснения механизмов коммуникации в этологии

2.2.А. Категории «структура», «причина» и «функция» в анализе коммуникации животных

Анализ физической структуры видового сигнального репертуара осуществляется на стадии его описания. При этом мы тем или иным способом разбиваем спектр известных нам сигналов на классы по принципу сходства и различий в их физических характеристиках. Дальнейшее относится уже к сфере объяснения. Если задача состоит в выяснении коммуникативной значимости выделенных сигналов и их классов, то исследователь прибегает к функциональным объяснениям, относящимся к разряду следственных объяснений. Существенно иная группа объяснений – это причинные объяснения, направленные на выявление

физиологических коррелятов данного сигнала (таких например как гормональный контроль) или возможных эволюционных путей становления коммуникации (генетические объяснения⁶).

Хотя необходимость четкого разграничения структурных (формальных), функциональных и причинных категорий неоднократно подчеркивалась многими авторами (напр., Tinbergen, 1963; Хайнд, 1975), на деле этот рецепт выполняется далеко не всегда (в качестве типичных примеров см. Kitchen, Bromley, 1974; Stahlberg, 1974; Post, Greenlaw, 1975; Akesson, Raveling, 1982). Более того, в последние годы становится правилом определять биологическую функцию через гипотетические механизмы ее эволюционного становления (Hinde, 1975; Мейнард Смит, 1976: 159).

Смешение формальных, функциональных и причинных категорий является одним из самых тяжелых пороков этологической концепции демонстраций. По словам А. Партона (Purton 1978: 656), обычным является случай, когда о некоем элементе поведения говорится как «... о наклоне головы, который представляет собой демонстрацию с функцией вызвать уход оппонента, а также агрессивно мотивированную демонстрацию – в том смысле, что агрессивно мотивированное поведение – это поведение, причинно обусловленное теми же механизмами, которые вместе с тем причинно обуславливают нападения, драку с противником и т.д. ».

Легко согласиться с А. Партоном в том отношении, что категория демонстраций – это исходно функциональная категория. Разграничивая демонстрации по признаку их физической формы, следует помнить, что один и тот же сигнал (демонстрация) может выполнять разные коммуникативные функции (Beer, 1976; Johnston, 1977; Bell, 1980; Brady, 1981; Nuecherlein, 1981; Sparling, 1981) и что разные демонстрации могут выполнять одну и ту же функцию в разное время. Это значит, что при попытке задать систему сигнальных средств списком демонстраций, мы должны составить по крайней мере два разных списка: один – по формальным и другой – по функциональным признакам. Вероятно, можно попытаться совместить подобные списки в форме матриц, но не в виде некоего единого перечня демонстраций. В последнем случае мы неизбежно получим неудовлетворительный результат, примером которого и служит

⁶ От слова генезис, а не генетика.

цитированная выше работа М. Мойнайна (см. 2.1Г).

Сходные выводы несколько по-иному аргументированы в работе С. Вира (Beer, 1975: 49-51). Он критикует разобранные нами построения М. Мойнайна за то, что тот рассматривает демонстрацию как чисто формальную, а не как функциональную категорию⁷. Подчеркивая мультифункциональность тех коммуникативных сигналов, которые принято именовать демонстрациями, С. Бир указывает также на иерархический характер организации коммуникативных функций. Например, песня самца зяблика одновременно выполняет функцию охраны территории (функция первого порядка), рассредоточения пар (функция второго порядка) и регуляции плотности популяции (функция третьего порядка) (по этому поводу см. также Панов, 1978: 42-43; 1982б: 3.6.2).

По мнению С. Бира, коммуникативная система вида должна рассматриваться как сложная многоуровневая, иерархически организованная система, которую именно в силу ее системного характера невозможно описать через статичный перечень элементов (демонстраций). Этот автор подчеркивает, что типологический подход в этологии (основанный на принципе функциональной автономии жестко разграниченных коммуникативных сигналов) столь же ограничен и малопродуктивен, как и типологический подход в систематике и теории эволюции (см. Майр, 1968: 20).

2.2.Б. Функциональный подход: проблема значения сигналов

Исходным моментом всей концепции коммуникативного поведения в классической этологии является представление о необходимости «разборчивости» сигнала для особи-приемника. По словам М. Мойнайна (Moynihan, 1970: 86), «...ясность, точность и интенсивность трансляции должны быть полезным качеством или характеристикой любого сигнала. Все это должно обеспечивать условие, что сигнал не может остаться незамеченным или нераспознанным. Это условие может быть наиболее легко выполнено путем формирования демонстраций выразительными (экстравагантными), стереотипными и четко отличимыми от всех других форм поведения. Иными словами это может быть достигнуто путем ритуализации

⁷ С нашей точки зрения в чисто формальную внешне систему классификации М. Мойнайна функциональные и причинные критерии введены имплицитно (неявным образом).

сигнала делающей его демонстрацией».

Сегодня эту точку зрения нельзя считать общепризнанной среди исследователей поведения и коммуникации. Ей можно противопоставить целый ряд возражений как теоретического, так и эмпирического характера. Рассмотрим очень коротко лишь некоторые из них.

1. Анализируемые положения опираются на фундамент классических представлений о демонстрациях как о результате конфликта «унитарных побуждений» (к нападению, бегству, спариванию). Эти построения чрезмерно схематичны и не отражают истинной сложности явлений мотивации (Hinde, 1959a; Хайнд, 1963; Slater, 1974; Fentress, 1976; противоположную точку зрения см. Baerends, 1975). Кроме того, логику рассматриваемых классических построений нельзя признать вполне последовательной. Конфликт побуждений разной интенсивности должен приводить к континууму демонстраций, то есть к отсутствию их стереотипности и, следовательно, к «двусмысленности» с точки зрения особи-приемника (см. ниже пункт 3).

2. Из только что сказанного естественно вытекает явление семантической полифункциональности сигнала, которая подчас столь всеобъемлюща, что приводит к почти полной его вырожденности (Панов, 1978). Пример – некоторые элементы звуковой сигнализации у птиц столь инвариантные по отношению к сезонам и к разным типам активности, что их описание фигурирует в кратких полевых определителях в качестве не менее устойчивого видового признака, чем морфологические особенности и окраска.

3. Сами этологи классической школы не отрицают что явление градуальной сигнализации не вполне укладывается в привычную картину коммуникации как обмена четко различающимися сигналами (см. 2.1Б). Вполне тривиален случай высоко согласованного поведения особей, не требующего обмена стереотипными сигналами с какими-либо фиксированными «значениями» (явление имитации – в самом широком смысле, социального облегчения и т.д.). Если одновременно с этим со стороны участников взаимодействия наблюдаются акты демонстративного поведения, их далеко не всегда удается связать с целенаправленным поведением, обеспечивающим адекватный исход взаимодействия (Иваницкий, 1982).

5. Такие понятия как «ясность», «точность» и «экстравагантность» сигналов, весьма существенные в критикуемой системе взглядов, не только абсолютно субъективны, но и мало операциональны в практической работе. Было показано,

что отсутствие четко различимых наблюдателем сигналов не препятствует передаче весьма дифференцированных сообщений у высших приматов (Menzel, 1971). Из этого факта можно сделать вывод, что критерий броскости сигнала не обязателен для осуществления коммуникации, или же утверждать, что животные обладают иными, чем наблюдатель, критериями оценки происходящего. В последнем случае мы не продвинемся ни на шаг вперед, пока не займемся вплотную исследованием этих различий в восприятии человека и животных.

Здесь возникает чисто практический вопрос: какова должна быть стратегия исследования, посвященного попыткам выявить «значение», «смысл» или «семантическое содержание сигнала»? (см. Smith 1981). Для начала необходимо сказать, что стратегия поиска и полученные результаты в огромной мере предопределены принадлежностью исследователя к той или иной школе. Этолог классического направления едва ли сможет в своем анализе семантики коммуникативных отношений полностью порвать с критикуемыми здесь представлениями, даже если для согласования их с эмпирическими данными требуется введение новых допущений – не только достаточно произвольных, но и находящихся в известном противоречии с исходной оберегаемой автором концепцией. Например, П.Марлер (Marler, 1970 1976; см. 2.1.Б) пытается объяснить явление градуальной сигнализации в плане еще большей информативности, обеспечиваемой большой вариабельностью сигналов. Для подтверждения этой точки зрения в одной из последних работ этого автора (Green, Marler, 1979) проводятся широкие (и, на наш взгляд, неоправданные) аналогии между коммуникацией животных и языком человека (критику этой позиции см., в частности, Leroу, 1979; Панов, 1980).

Основой всех построений такого рода служит понимание коммуникации животных как диалога, основанного на обмене семантически индивидуализированными, дискретными сигналами низких иерархических уровней типа демонстраций. В самой грубой схеме, при встрече двух особей доминант воспроизводит сигнал (или демонстрацию) угрозы, в ответ на что подчиненная особь принимает позу подчинения. Это сдерживает нападение доминанта и ведет к дальнейшему закреплению статуса оппонентов. Логические слабости разграничения категорий угрожающих и умиротворяющих демонстраций детально разобраны А.Партоном (Purton, 1978: 662-665) с использованием так называемой «кластер-концепции» (см. Putnam, 1966).

К аргументации А. Партона можно добавить, что некий сигнал можно квалифицировать как угрожающий или умиротворяющий лишь в том случае, если для наблюдателя очевиден исход взаимодействия (что на практике является скорее исключением чем правилом). Обычно взаимодействие двух особей (мы не берем гораздо более трудный случай взаимодействия с участием трех и более коммуникантов) представляет собой длительный процесс, идущий с переменным успехом и с использованием большого числа сигналов разных модальностей (Johnson, 1977; Goldfoot, 1981)⁸. В этих условиях обычно не может быть и речи о каком-либо обмене изолированными друг от друга сигналами, каждый из которых обладает вполне определенным «значением».

На наш взгляд, гораздо более перспективен принципиально иной подход к анализу коммуникации животных. Мы понимаем ее как длительный процесс континуальной настройки каждого из коммуникантов на поведение партнера (Панов, 1978). На некоторых этапах действия коммуникантов в значительной степени автономны и определяются эндогенными факторами (Slater, 1973; Halliday, 1975). На других этапах поведение оказывается более согласованным. В целом, коммуникация выступает как стохастический процесс, для которого характерна огромная избыточность средств. Единицами коммуникации здесь оказываются не элементарные сигналы уровня телодвижений или демонстрации, а длинные поведенческие цепи, построенные иногда из дискретных, иногда – из континуальных сигналов.

Сами по себе эти сигналы в большинстве своем предельно вырождены и не несут сколько-нибудь определенного значения. Они оказываются значимыми лишь в цепи событий, происходящих в реальном времени и ориентированных на определенным образом упорядоченные (в ходе предыдущих взаимодействий) пространственные координаты. Сходные идеи высказаны в ряде других работ (Schleidt, 1973, 1974, 1982; Simpson, 1973; Wenner, 1974). Отрабатываются методические принципы и алгоритмы анализа коммуникации, понимаемой в таком аспекте (Van den Baerken, Cools, 1980).

2.2.В. Причинно-генетический подход: эволюция коммуникативного поведения

⁸ Это обстоятельство вносит дополнительные трудности в семантический анализ коммуникации. Едва ли их можно преодолеть, сказав, например, что 45% сообщений транслируется через визуальный канал, 41% - через тактильный и 14% через акустический (см. Chevalier-Skolnikoff, 1974).

Существование популяции немислимо в отсутствие информационных связей между особями. Поэтому неудивительно, что вполне эффективная и достаточно дифференцированная химическая коммуникация существует уже у простейших (Bonner, 1969). Рассматривая дальнейшую эволюцию как процесс дифференциации морфологических структур, сопровождаемой параллельной дифференциацией функций (в том числе и поведения), мы должны в качестве неизбежного следствия ожидать увеличения разнообразия сигнальных средств. Поступательное развитие моторных, сенсорных и рецепторных систем приводит к параллельному использованию в качестве каналов связи разных модальностей в различных сочетаниях. Например, у хвостатых амфибий основными каналами связи оказываются зрительный и химический, а у бесхвостых – зрительный и звуковой (Madison, 1977).

Важнейшим, если не главным звеном внутривидовой коммуникации является взаимная ориентация особей на такие сигналы, которые можно считать побочным результатом основных процессов жизнедеятельности (Tavolga, 1974). У комаров звуки, производимые крыльями летящего самца, служат сигналом, привлекающим самок (Жантеев 1979). Всевозможные полости тела млекопитающих являются благоприятным убежищем для бактерий. Бактериальная флора, развивающаяся во влагалище самок макака резуса *Macaca mulatta*, оказывается медиатором химических сигналов, действующих по типу полового феромона (Albon et al., 1977). Понятно, что происхождение такого рода сигналов может быть выяснено в рамках эволюционной морфологии и экологии, и не требует специальных этологических подходов. Для этолога проблема состоит скорее в том, каким образом формируется способность адекватно принимать эти сигналы.

Вместе с тем, на всех этапах филогенетического развития мы обнаруживаем некие морфологические структуры и формы поведения, которые не кажутся связанными непосредственно с поддержанием собственного существования особей. Таковы, например, резонаторы самцов бесхвостых амфибий и беседки птиц-шалашников Ptilonorhynchidae. Интуитивное желание приписать этим явлениям чисто сигнальную функцию может быть подкреплено как прямыми наблюдениями, так и экспериментально. Однако дело не всегда обстоит столь благополучно. Остается спорным вопрос, можно ли объяснить все немислимое разнообразие форм, красок, звуков и запахов в животном мире одними лишь потребностями внутривидовой и межвидовой (мимикрия, апосемангическое поведение)

коммуникации. Даже в том случае, если функция данной структуры представляется очевидной, сплошь и рядом вызывает удивление явно гипертрофированное, эксцессивное развитие структуры (обзор по ископаемым рептилиям см. Давиташвили, 1961). У птиц с очень длинной трахеей, дающей многочисленные петли, эта особенность рассматривается как резонирующее устройство; однако если длина трахеи более чем вдвое превышает длину самой птицы (Дементьев 1940: 273), явление может показаться труднообъяснимым для этолога-эволюциониста.

В попытках объяснить происхождение подобных структур и их возможных функций было высказано немало гипотез. Среди них упомянем теорию полового отбора Ч.Дарвина (1871), согласно которой экстравагантные морфологические структуры и формы поведения самцов вырабатываются в результате выбора самками наиболее красивых, громкоголосых, и т.д. партнеров. Иными словами движущим моментом развития здесь служат внутривидовые отношения. В другой концепции, основанной на идее изолирующих механизмов, дивергенция сигналов обязана их отбору на несходство у близких видов и, таким образом, во главу угла ставятся межвидовые отношения. Не останавливаясь на этих двух точках зрения, не получивших всеобщего признания (обзоры: Давиташвили, 1961; Панов, 1968; см. также Davison 1981), обратимся к третьей точке зрения – концепции ритуализации (КР), которая во многих моментах перекликается с двумя предыдущими (см. Hinde, 1959б; Hazlett, 1972; Molenock, 1975).

Ритуализацию понимают как эволюционный процесс формирования структур, выполняющих сугубо коммуникативную функцию и возникающих на основе ранее существовавших структур, не обладавших этой функцией или выполнявших ее лишь факультативно (Selous, 1901; Huxley, 1923; Tinbergen, 1952). «Движение можно считать ритуализованным только в том случае если ... оно претерпело преобразования *под давлением отбора, улучшившего его коммуникативную эффективность*» (Hazlett, 1972; курсив мой – Е.П.). В этой работе говорится не только о ритуализации визуальных и акустических сигналов, но также тактильных и химических (сходную точку зрения см.: Quay, 1977).

Таким образом, КР затрагивает лишь такие эволюционные преобразования коммуникации, которые связаны с ее улучшением путем селекции «менее двусмысленных» сигналов в ущерб «более двусмысленным» (Hazlett 1972: 97). Уже в этом проявляется известная узость КР, претендующей на роль

универсального принципа в объяснении эволюции коммуникации.

Следует заметить, что в системе взглядов классической этологии КР логически непротиворечива, и в этом смысле вполне оправдана. Если же анализировать ее с более широких позиций, сразу возникает вопрос о степени операциональности таких, например, понятий как «улучшение» коммуникации и устранение «двусмысленности» сигнала. По замечанию Т. Добржанского в лексиконе ученого не должно быть места словам «хорошо» и «плохо» (цитировано по: Simpson, 1941). Но даже заменив слово «улучшение» термином «увеличение эффективности», мы не избавляемся от бросающейся в глаза неопределенности этих оценочных категорий. Если не вводить явным образом критериев для оценки эффективности коммуникации (проблема, по-видимому, не только не решенная, но и едва только ставящаяся в этологии)⁹, легко утверждать, что коммуникация у почвенных амёб (Vonner, 1969) столь же эффективна, как и у шимпанзе, или даже более эффективна – ввиду меньшего числа сигналов, действующих с механической точностью и с минимумом информативного шума (неизбежно возникающего при использовании в общении континуальных сигналов нескольких разных модальностей). Здесь мы сталкиваемся со всеми сложностями трактовки общей проблемы прогрессивного развития в живой природе (см. Яблоков, 1969).

Говоря об эффективности коммуникации, можно иметь в виду два принципиально разных явления. Это, во-первых, усиление чисто физического эффекта – например увеличение дальности действия звукового сигнала за счет поступательного развития звукоизлучающих систем и резонаторов. Во-вторых – дифференциация содержания транслируемых сообщений и выработка у особи-приемника способности их адекватного распознавания. Мы полагаем, что КР достаточно правдоподобна для объяснения первого ряда явлений, но сталкивается с серьезными трудностями в применении ко второму. Чтобы развить эту мысль, требуется, несомненно, гораздо более развернутая аргументация, чем содержание предыдущих разделов этого обзора. Но за неимением места наши доводы могут быть здесь лишь весьма схематичными и упрощенными (детальное изложение нашей позиции см. Панов, 1978).

Благополучие видов с половым размножением всецело зависит от успешной

⁹ Сюда отчасти примыкает вопрос о энергетической стоимости территориального поведения, которому посвящена большая серия работ по нектароядным видам птиц (см. например Evald, Carpenter, 1978; Pyke, 1979).

встречи поповых партнеров. В этом смысле отбор, по-видимому, будет благоприятствовать всякой инновации, которая увеличивает дальность действия видовых опознавательных сигналов (см. Cherfas, 1979). Что касается всех прочих коммуникативных контекстов, возникающих в деме, то они могут обслуживаться или одним и тем же «маяковым» сигналом, варьирующим чисто модификационно (например на основе запечатления и обучения, как это происходит с песнями многих видов птиц) или с использованием немногих других столь же или менее вариабельных сигналов. Последние в своем становлении могут быть коррелятивно связаны с первым или друг с другом, и совсем не обязательно должны эволюционировать как самостоятельные генетически детерминированные сущности, каждая из которых подвергается независимым давлениям отбора (о явлениях системных корреляций см. Шмальгаузен, 1946; Gould, Levontin, 1979).

В основе затронутых выше адапционистских взглядов лежит наивный генетический атомизм, который имеет очень мало общего с истинным положением вещей. Несколько перефразируя слова С.В. Мейена (1975: 89), можно сказать, что отбору не под силу заниматься мелочной опекой каждого отдельного сигнала. При этом не следует упускать из виду, что наши процедуры выделения сигналов в значительной степени условны. Именно поэтому там где один исследователь видит, скажем, 24 сигнала, другой выделяет только 13 (Marler 1976; см. 2.1Б).

Рассмотрим коротко лишь два случая, которые принято считать своего рода парадными примерами ритуализации. У манящих крабов рода *Uca* самец привлекает самку к своей норе, размахивая в воздухе гипертрофированной по размерам и контрастно окрашенной клешней (вторая маленькая клешня служит крабу при кормлении и не участвует в сигнальных движениях). Приближающуюся самку краб хватает «за руку» и уводит в свою норку. Но тот же самый флажный код хозяин норы использует для ее охраны от прочих самцов, а при сближении противников гипертрофированная клешня захватывает клешню оппонента и служит для борьбы с ним. Нам кажется естественным видеть в этих двух последовательностях событий одну форму поведения, используемую по-разному в зависимости от обстоятельств. Иначе думает Б. Хазлетт (Hazlett, 1972), который считает размахивание клешней визуальным агонистически-сексуальным ритуализованным сигналом, а захват клешни соперника – другим, тактильным агонистическим ритуализованным сигналом. Несомненное сходство сигналов,

адресуемых хозяином территории и самцам и самкам своего вида вполне объяснимо, если рассматривать охрану территории как один из возможных способов обеспечения надежной встречи половых партнеров в условиях изоляции от конкурентов. Поэтому не вызывает удивления, что процесс ритуализации (или какой-либо иной) привел к выработке универсального сигнала (или комплекса сигналов) привлечение-отпугивание, а не двух контрастирующих друг с другом сигналов, которые по логике приверженцев КР должны были бы более эффективно обслуживать два существенно разных типа взаимодействий (полового и антагонистического). Между тем ни самцы ни самки краба не испытывают, по видимому, каких-либо затруднений в трактовке такого универсального сигнала с двумя взаимно уничтожающимися, казалось бы, значениями» (да-нет) или, по сути дела, вообще лишнего значения вне конкретного контекста.

У австралийского атласного шалашника *Ptilonorhynchus violaceus* (Aves) мы находим один из самых поразительных случаев брачного ритуала во всем животном мире. Самец строит из ветвей и травы шалаш высотой до 2 м, покоящийся на плетеном мате со своеобразными парапетами. Стенки шалаша самец украшает цветами, раковинами, костями и раскрашивает соком плодов, наносимым на субстрат с помощью особой кисти, изготовляемой хозяином сооружения из размочаленной на конце палочки. Вместе с тем, как указывает Дж. Д. Дамонд (Diamond, 1982), брачные и агрессивные демонстрации самца, рекламирующего свой шалаш, настолько сходны, что самки сталкиваются с большими трудностями во время свиданий около беседки, которые лишь редко заканчиваются копуляцией. Самец нередко пытается изгнать самку, приближающуюся к шалашу, а в случае завершения копуляции та обычно настолько психически травмирована, что с большим трудом покидает место встречи.

Заметим, что в данном случае не вполне сбывается одно из главных предсказаний КР, согласно которому за счет ритуализации взаимоотношения коммуникантов должны оптимизироваться. Как полагают, это в частности должно заключаться в том, что у видов с ритуализованным поведением (в отличие от тех коммуникация которых не ритуализована) конфликты редко ведут к смерти или к травмированию соперника (см., напр., Kramer, 1972; экспериментальные доказательства: Hazlett 1972). Гипотеза КР сформулирована в столь общей и нестрогой форме, что едва ли может быть тестирована на обширном эмпирическом

материале. Дж. Мэйнард Смит (1981) попытался вместо этого построить чисто формальную модель эволюции конвенциональных отношений у животных (так называемая «теория устойчивой эволюционной стратегии»), которая была подвергнута серьезной критике в ряде недавних работ (напр., Waser, Wiley, 1979; Caryl, 1981).

Хотя КР сыграла важную эвристическую роль в период становления классической этологической теории и синтетической теории эволюции, с тех пор на протяжении по крайней мере 30 лет она не обогатилась ничем истинно новым (если не считать принципа деритуализации М. Мойнайна, который трудно признать удачным) и сегодня остается практически в том же виде, как и в момент своего создания. Вероятно, этим объясняется несомненный спад интереса исследователей к явлению ритуализации в последние годы. Становится все более очевидным, что КР не может уже претендовать на роль единственного или главного принципа в объяснении эволюции коммуникации.

Мы полагаем что основными пороками КР являются, во-первых, ее в целом умозрительный характер (что затрудняет строгое тестирование КР) и, во-вторых, лежащие в ее основе чисто типологические представления о коммуникативной системе как о простой сумме генетически фиксированных структурно-функциональных единиц (см. 2.1. Г).

Очевидно, рождение новых перспективных подходов к изучению эволюции коммуникации возможно лишь на основе адекватного понимания механизмов коммуникативного поведения, доступных сегодня непредвзятому научному анализу. Эта стратегия позволит выйти из порочного круга, в котором механизмы коммуникации объясняются через гипотетическую историю их становления (ритуализацию), а она, в свою очередь, – через сугубо ритуальный характер коммуникации. Стоит заметить, что иной, интересный и перспективный путь к адекватному описанию и анализу коммуникативного поведения показан в ряде исследований последнего десятилетия, среди которых отметим в первую очередь работы В. Шлейдта (Schleidt, 1973, 1974, 1982).

В основе его построений лежит критика ранних представлений о стереотипности сигнала (которая в рамках КР является собой главный критерий его разборчивости). Сугубо интуитивным оценкам степени стереотипности автор противопоставляет логический анализ системного объекта, каковым является даже сравнительно простой вокальный сигнал, а также строгие количественные оценки

регулярности присутствия отдельных элементов сигнала в популяции данных сигналов (воспроизведенных одной особью или многими особями), степени связанности этих элементов друг с другом и вариабельности многих параметров каждого элемента. В. Шлейдт приходит к выводу об отсутствии однозначной связи между строгой стереотипностью сигнала и его коммуникативной эффективностью. Высокая вариабельность сигнала (которую мы находим в частности в песнях птиц) может повышать, а не снижать эффективность коммуникации. Эта мысль согласуется с увеличением разнообразия акустической сигнализации у высших позвоночных (птиц и млекопитающих) по сравнению с низшими (бесхвостые амфибии) и с насекомыми (прямокрылые и др.).

Подчеркивая способность животных реагировать на длинные ряды сигналов, как бы аккумулируя предшествующие события, В. Шлейдт переносит акценты с анализа одиночного сигнала на анализ их длинных последовательностей. В этой связи особую важность приобретает исследование повторяемости сигналов и изучение роли избыточности как фактора обеспечения надежности трансляции (см. также Slater, 1973).

Понимание коммуникации как длительного процесса, развертывающегося во времени и в социально организованном пространстве – это своего рода «популяционистский» подход в изучении коммуникации животных, отвечающий духу времени и, несомненно, противостоящий типологическому подходу, трактующему коммуникацию как диалоговый обмен стереотипными дискретными сигналами. Этот новый «процессуальный» подход к анализу коммуникации животных дает сегодня ростки в самых различных отраслях современной этологии (Simpson, 1973; Slater, 1973; Wenner, 1974; Halliday, 1975; Панов, 1978; Van Der Berken, Cools, 1980) и тем самым намечает возможности плодотворного синтеза между изучением коммуникативных систем и анализом долговременных социальных процессов в популяциях животных.

3. Социальное поведение и его организующая роль в популяции

Одно из главных направлений современной этологии, сложившееся в основном в последние 20 лет, сосредоточило свои усилия на выяснении взаимосвязей между аутэкологией вида, его популяционной экологией и той категорией поведения, которая обеспечивает взаимосвязи между особями в популяции и обозначается как социальное поведение. Это комплексное направление получило название

социоэтологии (Stoock, 1970*б*). По мнению этого автора, в социоэтологии можно выделить три тесно взаимосвязанных раздела: 1) социоэкология, исследующая соотношения между аутэкологией вида и способами организации его популяций; 2) социодемография, занятая изучением поло-возрастной структуры популяции и ее роли в динамике численности; 3) изучение социального процесса в целом и тех его особенностей, которые создают почву для социально обусловленной селективной смертности (социальный отбор). Хорошо видно, что тематика названных разделов широко перекрывается, давая возможность рассмотреть одно и то же явление с разных точек зрения.

В середине 60-х годов начало оформляться другое направление в исследовании биосоциальности, именно – социобиология. В отличие от социоэкологии здесь основные акценты перенесены с экологической проблематики на эволюционно-генетическую. Для объяснения становления социальности выдвинут целый ряд дедуктивных формально-логических моделей (эволюции альтруизма путем родственного отбора, эволюции реципрокного альтруизма, манипуляции родительским вкладом и т.д.), основанных на теоремах математической генетики. Изложение этих взглядов см.: Hamilton, 1964; Trivers, 1972; Alexander, 1974; Wilson, 1975; Vehrencamp, 1979; Дьюсбери, 1981; Мэйнард Смит, 1981, их критику: Гаузе, Карпинская, 1978; Gould, 1978; Sade, 1980; Панов 1982, 1983; данный обзор - 3.3.

Социальное поведение, обеспечивая взаимосвязь особей в популяции, объединяет множество индивидов в некое единство, обладающее свойствами системы. Эта система именуется разными авторами популяционной, социальной социо-демографической, самовоспроизводящейся (breeding) и т.д. Все эти термины, являются, по существу, синонимами, хотя и подчеркивают разные аспекты явления.

В рамках системы полезно разграничивать категории структуры и организации. Под структурой популяционной системы мы понимаем способ членения популяции на группировки более низких уровней, обладающие определенным демографическим составом и так или иначе размещенные друг относительно друга в пространстве. Примерами могут служить моногамные семьи (самец самка детеныши одного или нескольких поколений), относительно равномерно размещенные в пространстве по взаимоисключающим территориям, или же группы, включающие многих особей каждого пола и возраста, живущие

на широко перекрывающихся участках обитания. Фигурально выражаясь, структура – это одномоментный срез через систему, отражающий ее статику (Малиновский, 1970). Множество последовательных временных срезов дают динамическую картину, позволяющую перейти к описанию организации. Организация – это способы взаимодействия структурных единиц разного уровня друг с другом: их взаимное притяжение, отталкивание, вытеснение одних другими и т.д.¹⁰ Эти взаимодействия могут быть как непосредственными (собственно коммуникация), так и опосредованными. В последнем случае наблюдаемый исследователем результат (например, вытеснение одной группировки другой) может быть следствием событий, существенно удаленных в пространстве и во времени от непосредственно исследуемой ситуации - например исходом взаимодействия группы-узурпатора с другими ее соседями (см. напр., Vanderbergh, 1967; Morrison, Menzel, 1972).

Следует заметить, что словосочетание «этологическая структура», традиционно используемое в русскоязычной литературе, является стенографическим ярлыком для всего круга затронутых выше явлений. Хотя этимологически оно апеллирует к структуре, в действительности здесь речь идет также и об организации популяционных систем средствами социального поведения. В этом смысле, на наш взгляд, неоправданно рассмотрение в одном ряду в качестве более или менее равнозначных категорий понятий поло-возрастная (демографическая), пространственная и этологическая структуры. Две первые категории целиком входят в состав третьей.

3.1. Проблемы описания и классификации социо-демографических систем

Вероятно, нет необходимости доказывать что классификация, как способ упорядочения накопленных и вновь поступающих данных, есть основа не только всякой науки, но и любой рациональной деятельности. «Классификация является, пожалуй, основной процедурой, посредством которой мы вносим некоторый порядок и связность в обильный поток информации из реального мира. Группируя данные чувственного восприятия в классы или «множества», мы преобразуем массу громоздкой информации делая ее более обозримой и пригодной для дальнейшего

¹⁰ Описание своеобразия связей между элементами данной системы выявляет те ограничения, которые налагаются на все пространство возможностей при осуществлении подобных связей. Если возможны все без исключения варианты связей, то организация в строгом смысле слова отсутствует. Отсюда можно понимать организацию, как спектр ограничений или запретов, налагаемых на отношения между структурными элементами системы (Эшби, 1966).

обобщения» (Харвей, 1974). В зависимости от задачи исследователя, классификация может служить также для поиска фактов, из которых мы намерены построить гипотезу или же для упорядочивания фактов ради проверки уже существующих гипотез. Таким образом, классификация являет собой начальную точку и кульминацию научного исследования (там же).

Построение работоспособной классификации требует знакомства с общими принципами систематики (см. например Любищев, 1972; Красилов, 1975). Один из них состоит в том, что полезная классификация может быть построена лишь при условии ясного осознания задачи, стоящей перед исследователем. Поскольку число задач в принципе неисчерпаемо, одни и те же объекты могут быть аранжированы в самые различные классификационные схемы. Не только бесполезно, но и воистину нереалистично требовать раз и навсегда заданной классификации. Есть только одна вещь, которая хуже, чем слишком часто меняющиеся классификации – это классификация, которая никогда не меняется, даже если ясно, что она совсем не отвечает новым условиям (Харвей, 1974).

Вероятно, полезно различать общие классификации, предназначенные для широкого использования исследователями, работающими в рамках данной дисциплины (в нашем случае – социозтологии), и частные классификации предназначенные для специальных целей. Примером первой может служить классификация социальных систем Е. Вильсона (Wilson, 1975), выделяющего такие крупные классы как «одиночный образ жизни», «семисоциальность», «парасоциальность», «квазисоциальность» и «эусоциальность». Примером специальной классификации может служить схема Дж. Брауна (Brown, 1978), упорядочивающая различные случаи коммунальных ячеек у птиц (см. ниже).

Можно назвать много других общих (Wilson, 1975; Шилов, 1977; Рошевский, 1978) и частных (Breder, Rosen, 1966; Eisenberg, 1966; Struhsaker, 1969; Wilson, 1971; Estes, 1974; Pitelka et al., 1974) схем классификации социальных систем в целом или их отдельных подсистем – например, пространственного структурирования (Hinde, 1956; Brown, Orians, 1970) или половых и семейных связей (Jenni, 1974; Wittenberger, 1978). Однако легко видеть, что существующие общие схемы слишком общи, чтобы их можно было использовать в практике повседневной работы (например схема Alexander, 1974: 327, в основу которой положен критерий родственных связей). Напротив, частные классификации обычно охватывают слишком узкий круг явлений (данные по одному таксону

уровня семейства, отряда или класса; один аспект социальной структуры в отрыве от всех прочих и т.д.) и при этом подчас чрезмерно детализированы, чтобы их можно было экстраполировать на другие таксоны и на охват феномена биосоциальности в целом. О важности построения моделей (в нашем случае - моделей описания), обладающих слабой специфичностью и оставляющих простор для интерпретации возможно более широкого спектра явления см.: Ф. Джордж (1963: 86).

Мы убеждены в том, что одной из первоочередных задач социозтологии является создание предварительной классификации «среднего уровня», которая могла бы привести в обозримую систему поистине колоссальное число фактов, накопленных за последнюю четверть века. Эта классификация будет весьма схематичной на уровне выделения классов высокого порядка, но каждый из них в дальнейшем можно детализировать с учетом уже существующих частных схем или за счет создания новых. Учитывая прагматическую направленность такой классификации (организация эмпирических данных), она на первых порах будет скорее «искусственной», нежели «естественной». Однако, как мы полагаем, лишь на основе подобных широких построений возможно дальнейшее превращение описательной социозтологии в сравнительную дисциплину, способную увидеть свой предмет с «высоты птичьего полета» и сконцентрировать усилия на конечной задаче объяснения принципов эволюции социальной организации. Первая попытка создания общей типологической схемы социальных систем уже предпринята (Панов, 1983). Хотя мы и пытались действовать методом дедуктивной классификации (разделение на классы с использованием предварительно заданного набора признаков), в целом наша классификация носит интуитивистский характер, будучи построена путем группировки объектов вокруг нескольких эталонных типов (см. Любищев, 1972: 54; Харвей, 1974: гл. 17).

Вопрос о том какова должна быть истинная стратегия создания необходимой всеобъемлющей классификации, слишком обширен чтобы обсуждать его в этом обзоре. Чисто методические трудности здесь поистине колоссальны. Хотя вполне очевидно, что искомая классификация должна строиться с использованием в качестве критериев неких параметров пространственной и демографической структуры, выделение и отбор разумного числа параметров сами по себе порождают серьезную методическую проблему. Вопрос о том, какие из признаков существенны и каким должно быть их необходимое и достаточное количество –

это общая трудность всех систем классификации. Она неизмеримо возрастает, если к тому же учитывать вес признаков, которые в нашем случае имеют континуальную природу, изменяясь от популяции к популяции и от вида к виду от максимальной выраженности до почти полного отсутствия (см. 3.2).

Сказанное можно проиллюстрировать интересной работой Дж. Брауна (Brown, 1978). В целях строгой классификации коммунальных систем у птиц автор выделяет 8 критериев, каждый из которых имеет от двух до трех состояний (всего 19 признаков). После присвоения каждому из 34 рассмотренных видов набора характерных для него признаков получается 25 комбинаций, в том случае если придавать всем признакам одинаковый вес, и 28 комбинаций, если признаки интуитивно взвешивать. Иными словами, в любом случае 21 вид (61% от всей выборки) оказываются обладателями уникальных наборов признаков (представляя собой таким образом самостоятельные группы) и лишь 13 видов объединяются в группы от 2 до 5 (таблица).

Таблица

Схема классификации коммунальных ячеек у 34 видов птиц по 18 признакам (крестиком показано присутствие данного признака). По: Brown, 1978, упрощенно.

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| 2 | + | + | + | + | | + | + | | | | | | | | | | | |
| 3 | + | + | | | | | + | + | | | | | | | | | | |
| 4 | + | | + | + | | | | + | + | + | | | | | | | | |
| 5 | + | | + | | | | | + | + | | + | | | | | | | |
| 6 | + | + | + | + | | | | + | | | | | | | | | | |
| 7 | + | | + | | + | | | + | | | + | + | | | | | | |
| 8 | + | + | + | + | | + | | | | | | | | | | | | |
| 9 | + | | + | + | | + | | + | + | + | | | | | | | | |
| 10 | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | | |
| 11 | + | | | | | | | | + | + | + | | | | | | | |
| 12 | + | | + | + | | + | | + | + | + | | | | | | | | |
| 13 | + | | + | + | | + | | + | + | + | | | | | | | | |
| 14 | | + | + | + | | + | | | | | | | | + | + | + | | |
| 15 | | + | | | + | | + | | | | | | | + | + | | + | + |
| 16 | + | + | | | + | | + | | | | | | | | | | + | + |
| 17 | + | + | | | + | | | + | | | | | | | | | + | + |
| 18 | | + | + | | + | + | | | | | | | | + | + | | | + |
| 19 | + | | + | + | | + | | + | + | | | | | | | | | |
| 20 | + | + | | + | | | | + | | | | | | | | | | |
| 21 | + | + | | + | | + | | | | | | | | | | | | + |
| 22 | | + | + | + | | + | | | | | | | | + | + | | | |
| 23 | + | + | | + | | | | | | | | | | | | | | |
| 24 | + | + | + | + | | + | | + | | | | | | | | | | |
| 25 | + | + | + | + | | + | | + | | | | | | | | | | |
| 26 | | + | | | | | | | | | | | | + | | + | | + |
| 27 | + | + | | + | | + | | | | | | | | | | | | |
| 28 | + | + | + | + | | | | + | | | | | | | | | | |
| 29 | + | + | + | + | | + | | + | | | | | | | | | | |
| 30 | + | | + | | | + | | + | + | | + | | | + | | | | |
| 31 | + | + | + | + | | + | | + | | | | | | | | | | |
| 32 | + | + | | + | | | + | | | | | | | | | | + | |
| 33 | + | + | | + | + | | + | | | | | | | | | | | |
| 34 | + | + | | | | + | | + | | | | | | | | | | |
| Σ | 29 | 25 | 21 | 22 | 10 | 21 | 14 | 15 | 9 | 5 | 5 | 1 | 5 | 4 | 1 | 5 | 5 | 1 |

Эти группы, как правило, включают в себя представителей разных отрядов, тогда как близкие виды подчас имеют совершенно разные наборы признаков (сравни например строки 2 и 3 приведенной таблицы).

Хотя в данном случае все изученные виды составляют так называемую политетическую группу (см. Бейли, 1970: гл. 7), иллюстрируя более чем правомерный случай классификации, невольно возникает вопрос, имеем ли мы дело с естественным классом явлений или с произвольной выборкой несущностного характера (см. например Ricklefs, 1975 о биологической разнородности явлений коммунального гнездования). В данном случае этот вопрос не стоит особенно остро, поскольку задача Дж.Брауна состояла скорее в попытке выявить общие и различные свойства видов, традиционно именуемых коммунальными, чем в стремлении обосновать биологический униформизм явления коммунальности у птиц.

Однако нельзя упускать из виду тех опасностей, которые таит в себе объединение в границах одной категории явлений принципиально разной биологической сущности – например, с использованием одного-единственного признака, истинная цена которого мала или неизвестна. Дальнейший причинный анализ такого рода сборных категорий может приводить к совершенно неадекватным выводам (см. Панов, 1983: гл. 4).

Приведенный пример классификации делает понятной всю сложность задачи возникающей при попытках типологизации популяционных систем в объеме всего царства животных.

3.2. Внутривидовая изменчивость социо-демографических систем и трудности их типологизации

То, что сегодня принято называть популяционной (социальной, социо-демографической) системой – это в сущности способ существования вида (Armitage, 1981), сложившийся в определенных, хотя и широко варьирующих условиях внешней среды. Нетрудно предположить, что структура и организация социо-демографической системы небезразличны к внешним влияниям и будут претерпевать те или иные изменения при достаточно резких сдвигах средовых факторов. Можно также допустить *a priori*, что спектр возможных состояний системы не беспределен: если структура социальных отношений хоть в какой-то мере предопределена генетическими особенностями социального поведения, эти

особенности будут создавать запреты для выхода системы за некие критические рамки, за пределами которых системе грозит разрушение (например, вымирание популяции).

Начиная с 60-х годов в социозтологии намечается явная тенденция к переходу от жесткого генетического детерминизма и типологизма в сторону эпигенетических взглядов, допускающих весьма широкую изменчивость социальной структуры и организации вида.

Например, группировки приматов до этого рассматривались как имеющие на всем протяжении ареала вида жесткую, неизменную структуру, поддерживаемую посредством половых связей и иерархического доминирования (Morrison, Menzel, 1972). Последующие сравнительные полевые исследования социозтологии одного и того же вида в разных регионах, где он занимает различные местообитания (например саванных и лесных популяций бабуина *Papio cynocephalus*) привели к другой крайности. Возникло сомнение в том, можно ли вообще говорить о некоем типичном для вида способе социальной организации, о какой-либо видоспецифической норме (Rowell, 1966, 1967). Х. Куммер (Kummer, 1967) занимает в этом вопросе особую позицию, полагая, что видоспецифическое социальное поведение достаточно жестко детерминировано генетически и остается в целом одинаковым в разных условиях среды, тогда как социальная организация есть по своей сути подвижный механизм адаптации к меняющимся условиям, и может, таким образом, претерпевать весьма существенные преобразования в пространстве и во времени. Мимоходом следует заметить, что в самые последние годы этим несомненно плодотворным эвристическим концепциям приходится выдерживать тяжелую конкуренцию с упомянутым выше вульгарным генетическим детерминизмом, показавшим свою несостоятельность в 50-е годы и вновь возродившимся в формалистических концепциях социобиологии (см. 3.3Б).

Сейчас возможность широкой вариабельности в строении видовой социодемографической системы не подлежит сомнению. Помимо обширных данных по географической изменчивости, доказанной для многих видов птиц и млекопитающих (Armitage, 1977; Caraco, Wolf, 1975; Kruuk, 1975; Monfort-Braham, 1975; Hrdy, 1979; Stacey, 1979), многолетние исследования ряда модельных видов свидетельствуют также о биотопической изменчивости и временной изменчивости по сезонам и по годам (Vehrencamp, 1978; Walsberg, 1978; Craig, 1979; Marsh,

1979; Myers et al., 1979; Trail, 1980). Однако важно то, что даже в случае существования у данного вида двух или нескольких вариантов социальной структуры и организации, эти варианты обычно не охватывают всего спектра систем, описанных в пределах отряда или класса (а иногда – и семейства), к которому принадлежит интересующий нас вид. Например кустарниковая сойка может существовать в составе моногамных пар (*Aphelocoma coerulescens insularis* – Atwood, 1980) или коммунальных ячеек с помощниками нескольких поколений (*Aphelocoma c. coerulescens* – Woolfenden, Fitzpatrick, 1978), но эти группировки всегда территориальны и не образуют колониальных поселений (типичных, например, для сосновой сойки *Gymnorhinus cyanocephalus* – Brown, 1974).

Мы не будем сейчас останавливаться на интересном и важном вопросе о том, являются ли подобные географические варианты необратимыми этапами дивергенции социо-демографических систем или же типичными модификациями ненаследственного характера. В данный момент для нас важно другое. Поскольку крайние варианты (в случае географической изменчивости) или отдельные состояния (в случае сезонной изменчивости) данной социо-демографической системы оказываются очень близкими или даже не отличимыми от социо-демографических систем иных типов, спектр объектов, подлежащих классификации предстает перед нами не как множество дискретных объектов с четко очерченными границами, а как типичный континуум. Процедура подразделения подобного континуума на отдельные, требующие названий (номинация) и последующего их различения, иногда называется упорядочиванием (Creig-Smith, 1964, цитировано по: Харвей 1974).

Рассматривая упорядочивание как специальный, наиболее сложный случай классификации, Д. Харвей пишет: «Если переменные непрерывно распределены в пространстве (или во времени), то различить такие объекты, не делая определенных предположений, невозможно». Однако, замечает далее автор, с методологической точки зрения важен даже не столько характер этих предположений, зависящих от характера задачи, сколько необходимость помнить в дальнейшем о том, что сделаны такие-то и такие-то предположения. Иными словами, нельзя забывать, что способ разбивки континуума задан самим исследователем априорно, как звено аналитической процедуры, а не навязан классификатору однозначно объектом его изучения (см. Цопф, 1966).

Важным моментом создания работоспособной классификации является

присвоение выделенным классам явлений (или типам) определенных имен, названий. Лишь в том случае если такая этикетка воспринимается одинаково всеми работниками данной дисциплины, возможна адекватная коммуникация между ними. В этом смысле система конвенциональных терминов, рождаемых классификацией, делает последнюю основой внутридисциплинарного языка. В настоящее время язык социозтологии нельзя считать достаточно организованным, чтобы он мог выполнять эффективные коммуникативные функции. Одни термины (агрегация, стая и пр.) являются слишком общими, другие (коммуна, прайд, клан) – чересчур частными, применимыми лишь к отдельным видам. Многие термины (такие, например, как колония, стая, кооперация) чересчур многозначны и, таким образом, не являются научными терминами в строгом смысле слова. Наведение порядка в социозтологической терминологии является одной из важных текущих задач (см. Brown, 1978: 145).

3.3. Объяснительные гипотетические схемы в социозологии и социобиологии

Описание социо-демографических систем и группировка их в классы на основе структурного подобия (изоморфизма) – это необходимый этап работы, предшествующий любой попытке объяснения сущности исследуемых нами феноменов. Сама же эта сущность может рассматриваться с разных точек зрения – через анатомию (структуру) объекта или класса однотипных объектов, через его функцию и через его происхождение. Соответственно, на первых порах полезно разграничивать объяснения, апеллирующие к строению объекта (субстанциальные, атрибутивные и структурные объяснения), к следствиям его деятельности (следственные – в частности, функциональные объяснения) и к причинам его возникновения (генетические объяснения) (см. Никитин, 1970). Тот факт, что впоследствии эти три типа объяснений неизбежно будут объединены в составе сложного (комбинированного или смешанного) объяснения, дающего всесторонний взгляд на сущность интересующих нас явлений, не отрицает возможности и необходимости четкого разграничения структурного, функционального и генетического подходов на ранних этапах познавательной деятельности. Более того, отсутствие ясности в их разграничении приводит к нарушению основных законов логики – например к смешению категорий причины и следствия.

3.3. А. Структурные объяснения

Структурное объяснение объекта состоит либо в установлении его внутренних элементов и способа их сочетания в единое целое, либо в установлении места объясняемого объекта в некой большой системе (суперструктуре) (Никитин, 1970). Из этого на наш взгляд следует, что грамотное детальное описание событий, происходящих в популяции, уже само по себе является серьезным шагом в сторону понимания ее сущностных характеристик. Сегодня такие описания социодемографического состава и его динамики во времени (устойчивость внутривидовых ячеек в связи с процессами эмиграции и иммиграции), пространственных связей между ячейками, соотношений между величиной ячейки и ее репродуктивным успехом и т.д. сделаны на большом числе модельных видов (см., напр., Lill, 1974; Armitage, 1977; Armstrong, Whitehouse, 1977; De Vos, 1979; Saitou, 1979; Maxon, Oring, 1980; Rood, 1980; Baeyens, 1981; McCracken, Bradbury, 1981; Rowley, 1981).

Важно заметить, что в структурных объяснениях те события, которые имеют место на более высоких уровнях, должны строиться через анализ явлений ближайшего более низкого уровня. В нашем случае события на популяционном уровне (например, динамика численности популяций) и на уровне таких субпопуляционных единиц, как коммуны, кланы, колонии, требуют объяснений через поведение слагающих их особей. Однако объяснение событий на уровне группировок разного ранга может быть адекватным лишь в том случае, если правильно поняты принципы индивидуального поведения особей, исследуемые классической этологией, зоопсихологией, нейроэтологией и т.д. Иными словами, полезные построения в анализе популяционных систем требуют от исследователя пристального и непредвзятого внимания к основам и результатам деятельности названных дисциплин.

Но если это необходимое требование выполняется в работах социэтологов, вышедших из классической этологии (например Crook, 1970б; Hinde, 1974; Slater, 1981), то совсем иное наблюдается в среде нового поколения социобиологов. Громадная область исследований индивидуального поведения во всей его сложности и противоречивости зачастую остается вне рамок их видения. Поведение индивидуума задано априорно как автоматически целесообразное, поскольку, исходя из упрощенческих дедуктивных схем социобиологии, в генотипе

особи закодированы готовые решения на все случаи жизни (пример подобного генетического детерминизма см. Clutton-Brock, Harvey, 1976). Если для этолога инстинкт одновременно и мудр и слеп (Фабр 1911), то для социобиолога он только мудр. Поэтому у социобиолога часто и не возникает вопроса как именно стохастика поведения индивидов обуславливает динамику поведения социума. Вместо этого пытаются выяснить, почему при данной социальной структуре поведение индивидов оказывается таким, как его склонен видеть социобиолог. Вот типичное описание социобиологического подхода: «В последние годы центр внимания в изучении социо-сексуальных взаимодействий у птиц сместился с изучения взаимосвязей как таковых к оценкам вознаграждения каждого из участников в плане их генетической приспособленности (fitness). Подходы направленные на описание сил, связывающих особей в диады (например, супружество привязанность) привлекают сейчас меньше внимания, чем описание индивидуальных программ (тактика, стратегия). С этой новой позиции взаимосвязь между особями становится не более чем побочным продуктом взаимной эксплуатации особями друг друга в качестве некоего ресурса» (Lumpkin et al., 1982).

Лишаясь реальной базы для адекватного структурного объяснения социодемографических систем, социобиологи обычно незаметно минуют этот необходимый и трудоемкий этап работы, обращаясь сразу к функциональным и причинным объяснениям – зачастую совершенно произвольным. В результате социобиологи идут по пути объяснения структуры через ее функцию и эволюцию этой функции, тогда как более продуктивной стратегией считается как раз обратная: объяснение функции системы через ее структуру (Никитин, 1970: 107).

3.3.Б. Функциональные объяснения

Статья, из которой взята предыдущая цитата, называется так: «Поддержание контактов между половыми партнерами...: социальные связи или надзор (surveillance)?» Последний термин обозначает тип поведения, который якобы позволяет его носителю (в данном случае – самцу) воспрепятствовать другим самцам оплодотворить партнершу надзирателя и стать отцом ее потомства. В противном случае, утверждают социобиологи, самцу из пары придется воспитывать чужое потомство, что снизит генетическую приспособленность этого самца. Отсюда вывод, что «отбор должен благоприятствовать тем самцам, которые

обнаруживают и отвергают уже оплодотворенных самок или любыми другими способами охраняют свое генетическое отцовство» (Trivers, 1972, цитировано по Zenone et al., 1979).

Вот типичное функциональное объяснение, опирающееся на распространенную идею, что функцией биологической системы можно считать лишь такие выигрышные следствия ее деятельности, которым благоприятствует естественный отбор и которые, таким образом, сформировались в прошлом под действием этого механизма (Hinde, 1975; Мэйнард Смит, 1976). Так Р. Везерхед и Р. Робертсон (Weatherhead, Robertson, 1980), показав в полевом эксперименте, что агрессивность самца саванной овсянки *Passerculus sandwichensis* по отношению к чучелу самца того же вида снижается по ходу сезона размножения, объясняют это тем, что самцу выгодно защищать самку до откладки яиц и необязательно после, когда его отцовство уже гарантировано. Отсюда вывод, что социальное поведение самца селектировано в эволюции как механизм уменьшения риска быть «обкраденным» в генетическом отношении (с. 995, 996). Мимоходом замечу, что это типичный ход мысли социобиологов с их антропоморфическими категориями «обмана», «дезертирования», «адольтера», «воровства гамет» (клептогамии - см. Govati, 1981), «проституции» (Wolf, 1975), «сексуального сына» (Weatherhead, Robertson, 1981) и т.д.

Разумеется, нет никаких оснований отрицать полезность функциональных объяснений вообще. Например, одним из серьезных завоеваний социозтологии явилось выяснение важной роли территориального поведения в ограничении плотности и в регуляции численности популяции (Watson, Moss, 1970; Klomp, 1972; Patterson, 1981). Будучи предложена в качестве гипотезы, встреченной первоначально не слишком доброжелательно, эта идея имела четкое альтернативное решение и к тому же могла быть проверена экспериментально (методом изъятия части территориальных особей, участки которых, как оказалось, быстро заселяются резервными, нетерриториальными животными - обзор см. Панов, 1983: 3.6.3).

Однако при использовании функциональных объяснений возникает ряд серьезных трудностей. Первая из них состоит в потенциальной бесконечности такого рода объяснений, каждое из которых может оказаться одинаково правдоподобным и одинаково непроверяемым. Как пишут С. Гоулд и Р. Левонтин (Gould, Levontin, 1979: 153), спектр адапционистских трактовок столь же

неограничен, сколь неограниченна плодовитость ума ученого. В цитированной работе речь идет о многочисленных попытках социобиологов верифицировать упомянутую выше гипотезу охраны генетического отцовства. Характерно, что в тех случаях, когда у какого-либо данного вида агрессивность особей не снижается, а возрастает к концу сезона размножения, гипотеза «охраны отцовства» с легкостью уступает свое место гипотезе «родительского вклада» (LaPrade, Graves, 1982). Такого рода произвольный функционализм ведет к подмене широкого биологического анализа явлений цепью внешне правдоподобных силлогизмов (Татаринов, 1976) или попросту к беллетристическим упражнениям (Gould, 1978; Gould, Levontin, 1979: 587-589). Кажущееся правдоподобие многих таких построений зачастую базируется на их тривиальности, апеллирующей к житейскому здравому смыслу, в силу чего они на редкость резистентны к любой критике и, не будучи опровергнуты, накапливаются в науке, отвлекая внимание исследователей от более важных проблем (см. Brown, 1978: 144).

Вторая опасность состоит в том, что, определяя функцию через механизм отбора, мы рискуем смешать воедино причину и следствие, на что, кстати, указывал еще Н. Тинберген (1963). В этом смысле такой способ определения функции по крайней мере неудовлетворителен, и во всяком случае неоперационален (см. Purton, 1978: 659). Более удачным можно считать определение функции как способа поведения (типа следствий), инвариантно присущего объекту и способствующего сохранению существования этого объекта (Никитин, 1970: 97).

Как подчеркивает этот автор, в сложных динамических системах (каковыми и являются объекты изучения социозтопии) далеко не все элементы могут быть объяснены функционально. Возможны нефункциональные и дисфункциональные следствия деятельности системы, отражающие ее прошлую историю и требующие не столько функциональных, сколько продуманных генетических объяснений (см. также Hinde, 1975; Waddington, 1976: 14-15).

3.3. В. Генетические объяснения

Генетическими называются такие объяснения объекта, которые апеллируют к предшествующему состоянию данного объекта. Среди них полезно различать квазигенетические объяснения, основанные на рассмотрении простого временного следствия, и собственно причинные объяснения. Этот момент важен в том

отношении, что хотя причинная связь и включает в себя отношение временной последовательности явлений, она отнюдь не сводится к ним: «после» еще не означает «по причине» (Никитин, 1970).

Задача генетических объяснений в социозтологии состоит в поисках предшественников данной социо-демографической системы (ее прошлых состояний или другой системы, из которой могла произойти данная), а также механизмов предполагаемых преобразований. Схематично мы имеем некую описанную нами систему Б и два неизвестных – предшествующую ей систему А и механизмы, обусловившие переход от А к Б.

В последние годы наблюдается быстро растущий интерес к генетическим объяснениям. Причина этого вероятно, в усилении связей между социозологией и синтетической теорией эволюции, посредником между которыми стала социобиология. Среди множества различных построений, претендующих на объяснения генезиса систем и их трактовки через предшествующие состояния, можно выделить несколько различных классов объяснений.

1. Постулируются преимущества системы Б (через функциональные объяснения) и предлагается тот или иной вариант отбора (например родственный отбор), могущий быть ответственным за становление данной системы. Вопрос о том, какова могла бы быть система А, не ставится в явной форме. Иными словами поиски направлены на выявление механизмов преобразования, а не предшественников исследуемой системы Б (Bertram, 1976; Emlen, 1978; Stacey, 1982; см. также West Eberhard, 1975). Важно заметить, что здесь преимущества системы рассматриваются безотносительно к другим типам систем, то есть сравнительный подход по существу отсутствует.

2. Система А принимается во внимание, но ее свойства вводятся априорно, без достаточных обоснований. Типичный пример – точка зрения, что у птиц полигиния всегда производна от моногамии. Постулировав систему А, ищут механизмы, ответственные за переход от А к Б (например половой отбор, рассматриваемый в известной модели Вернера - Виллсон - Орианса) (см. Orians, 1969; Wittenberg, 1978; Carson et al., 1981).

3. Задачей исследования является поиск системы А, а затем - механизмов перехода от А к Б. Здесь могут использоваться два типа сравнительного подхода для выявления промежуточных ступеней перехода от А к Б.

а. Структурные варианты, рисующие ряд промежуточных стадий, набираются

из всего спектра известных систем, даже если эти системы описаны у видов, не состоящих в близком родстве. Эти варианты выстраиваются в феноменологический (структурный) ряд, полезность которого несомненна, если не приравнять его явным или неявным образом к искомому филогенетическому ряду. Типичный пример подобного структурного ряда в орнитологических исследованиях эволюции биосоциальности: моногамия - система множественных кладок - последовательная полиандрия - одновременная полиандрия (см., напр., Jenni, 1974). В начале ряда стоят филогенетически сравнительно молодые виды (например песочники р. *Calidris*), в конце – наиболее примитивные (яканы *Jacaniidae*). Иными словами ряд, внешне выглядящий как преемственный во времени, в действительности таковым не является (см. Панов, 1982a).

б. Рассматривается весь спектр систем, характерный для четко очерченной таксономической группы, и гипотетическая филогения данной группы, построенная ранее без учета социозтологических данных. Структурные типы социо-демографических систем накладываются на филогенетическое древо (см. напр., Winn, 1958; Малышев, 1966; Kaufmann, 1974).

Нам представляется, что наиболее эвристически полезной является последняя стратегия, прибегающая к традиционным методам сравнительно-биологического подхода. К сожалению работы такого плана весьма редки по сравнению с другими вышеназванными типами исследований. Это объясняется большой трудоемкостью стратегии 3б, которая к тому же не дает столь простых и внешне правдоподобных (см. Gould, Levontin, 1979: 588) объяснений, как, скажем, широко практикуемая в социобиологии стратегия 1, основанная на смешении генетических и функциональных категорий. Широкий биологический подход, характерный для стратегии 3б, неизбежно приводит к постановке новых вопросов, не создавая видимости истины в конечной инстанции, и в этом его высокая эвристическая ценность.

В сфере генетических (или как их иногда называют временных – см. Харвей, 1974) объяснений нельзя упускать из виду три основополагающих момента. Первый из них касается масштаба времени, незримо присутствующего в наших построениях. Выводы, справедливые для больших времен, могут оказаться недействительными для сравнительно малых времен. Так, если можно говорить об общей тенденции к переходу от промискуитета к моногамии в классе птиц в целом (большие времена), то эта тенденция не обязательно должна выдерживаться в

сравнительно молодых таксонах ранга семейства, где развитие может идти и в противоположном направлении (малые времена).

Второй важный момент тесно связан с предыдущим. Имея некий достаточно плавный структурный ряд, мы далеко не всегда можем сколько-нибудь достоверно судить о векторе направления развития. Если этот вектор просматривается на больших временах (например, общая тенденция к переходу от одиночного к групповому образу жизни), то это не значит, что на малых временах он не может иметь обратного значения (хорошо известный пример – десоциализация орангутанов *Pongo pygmaeus* – см. MacKinnon, 1974).

Третье правило касается необходимости ясного разграничения между ближайшими (proximate) и исходными, или конечными (ultimate) причинами исследуемых нами событий. Например, неоднократно показано что у горлицы *Streptopelia risoria* самец стремится к поддержанию постоянного контакта с самкой до того момента, когда отложено первое яйцо, после чего отношения партнеров становятся более независимыми. К моменту начала кладки уровень тестостерона у самца резко падает (O'Connell et al., 1981), и это можно считать ближайшей причиной наблюдаемых изменений в его поведении. Уже упоминавшаяся функциональная гипотеза, утверждающая, что такое поведение самца связано с функцией охраны генетического отцовства (Lumpkin et al., 1982), предполагает существование удаленных в прошлое событий, под воздействием которых сложились упомянутые гормональные циклы и детерминируемое ими поведение. Как полагают социобиологи, такими событиями могла быть систематическая элиминация генотипов, носители которых не были способны воспрепятствовать «изменам» своих половых партнеров и в результате теряли в плане своей итоговой генетической приспособленности. Хорошо видно, что эта гипотеза обладает весьма малой объяснительной силой, поскольку содержит в себе явный логический круг.

Из сказанного следует, что ближайшие причины (детерминанты) могут быть выявлены путем тщательного эмпирического исследования наблюдаемых событий, тогда как поиски конечных причин – чисто логическая процедура, нередко выливающаяся в формулирование внешне правдоподобных, но не поддающихся проверке спекуляций. При отсутствии широкого биологического подхода подобные гипотезы не могут быть ни доказаны, ни опровергнуты, что лишает их статуса истинно научного знания.

Разграничение ближайших и исходных причин указывает на логическую возможность того, что факторы, существенные для системы на прошлых этапах ее развития, не обязательно столь же существенны сегодня. Это значит, что экстраполяция от нынешнего состояния системы к ее прошлым состояниям требует большой осторожности. Например, тот факт, что группировки с высокой плотностью особей обладают в настоящее время известной резистентностью к воздействию хищников, не может быть использован как окончательное доказательство предположения (напр., Hoogland, 1981), согласно которому именно пресс хищников был главным фактором становления в эволюции компактных группировок жертв.

Вообще говоря, как указывает Е.П. Никитин (1970: 88), объяснение характера системы через внешние причины (такие, в частности, как пресс хищников в нашем случае) обладает меньшей познавательной ценностью, нежели объяснение системного объекта через его внутреннюю структуру. Поэтому среди прочих типов объяснений именно структурное объяснение обычно дает наиболее полную картину сущностных характеристик объекта.

3.4. Стратегии тестирования гипотез в социозтологии

Хорошо известно, что правдоподобная гипотеза, выдвинутая первоначально только как гипотеза, со временем становится привычным общим местом и незаметно приобретает статус истинного утверждения, принимаемого большинством исследователей как не требующее дальнейшей проверки. В этот момент полезно обернуться назад и с высоты накопленных позднее знаний обсудить логические основания, положенные в основу гипотезы, равно как и ее сегодняшнее соответствие новым данным. Здесь мы рассмотрим несколько показательных примеров такого рода переоценок ценностей.

Начиная с работ Д. Лэка, опубликованных в начале 1950-х годов, в экоэтологии господствует мысль, что асинхронное вылупление птенцов (весьма широко распространенное явление у птиц) является адаптацией, направленной на регулирование величины выводка. Эта идея позже легла в основу ряда социобиологических построений, таких, например, как «манипулирование родительским вкладом», «отбор на детоубийство и братоубийство» и т.д. (см. Alexander, 1974; O'Connor, 1978). Критическое рассмотрение обширного материала по гнездовой биологии 87 видов птиц позволило А.Кларку и Д.Вильсону

(Clark, Wilson, 1981) показать, что асинхронное вылупление есть, вероятно, всего лишь неизбежный побочный эффект, своего рода неустранимые издержки нормального репродуктивного процесса. Альтернативное решение (синхронизация вылупления) возможно, но лишь в известных пределах (неполная синхрония), и именно эти относительно редкие случаи требуют специального объяснения.

Еще более глубоко коренящееся убеждение состоит в том, что в составе любой социальной ячейки доминантным особям гарантирован максимальный доступ к самкам, и тем самым максимальный успех размножения. Недавний прекрасный обзор Д. Дьюсбери (Dewsbury, 1982) показывает, что вопреки кажущейся незыблемости этого положения, оно основано на весьма небольшом объеме строго документированных данных. Не говоря уже о том, что сама концепция доминирования, равно как и способы выявления ранжирования, требуют более строгого обоснования, имеющиеся факты свидетельствуют в пользу справедливости обсуждаемой гипотезы только по отношению к двум отрядам млекопитающих – хищных и копытных. Что же касается двух других отрядов, прекрасно изученных в этологическом плане – именно, грызунов и приматов, то здесь ситуация остается спорной и противоречивой, и требует по меньшей мере интенсификации строгих исследований для проверки гипотезы о тесной связи между успехом размножения и рангом доминирующих особей.

С целью тестирования уже упоминавшейся социобиологической гипотезы «уверенности в отцовстве» М.Гросс и Р.Шайн (Gross, Shine, 1981) проанализировали структуру половых отношений и распределение обязанностей при заботе о потомстве в 181 семействе костистых рыб и в 35 семействах амфибий. Тот факт, что забота о потомстве со стороны самцов явно преобладает при внешнем оплодотворении, находится, по мнению авторов, в явном противоречии с гипотезой уверенности в отцовстве. Критике других широко распространенных гипотез и концепций посвящены обзорные работы П. Гринвуда и Дж. Майерса (Greenwood, 1981; Myers, 1981), а также ряд детальных эмпирических исследований по отдельным видам (например Taub, 1980; Noordvijk, Scharloo, 1981; Procter-Gray, Holmes, 1981; Post, Greenlaw, 1982).

Обилие рождающихся чуть ли не каждый день социобиологических построений, претендующих на роль научных гипотез, имело полезным следствием увеличение числа работ, сознательно направленных на проверку соответствия этих построений реальным фактам. За счет этого быстро накапливаются эмпирические

данные, которые сами по себе имеют непреходящую ценность. Вместе с тем среди такого рода исследований четко выделяются две категории. К числу первой относятся работы, сознательно направленные на подтверждение тестируемых логических схем (см. З.ЗБ), к числу второй – исследования критического плана, ставящие своей задачей ниспровержение (фальсификацию) той или иной гипотезы. Трудно сомневаться в том, что исследования второго направления много более перспективны, хотя бы уже потому, что они обнаруживают слабые места существующих представлений и, тем самым, ставят новые вопросы, не давая теории превратиться в застывшую догму. Нет нужды говорить, что любое исследование критического плана должно основываться на достаточно обширном эмпирическом материале. Весьма перспективны в этом плане обзорные работы, охватывающие достаточно полно накопленный ранее материал и использующие его для сравнительного анализа нескольких конкурирующих гипотез (см., в частности, Goines, McClenaghan, 1980; Clark, Wilson 1981; Gross, Shine, 1981; Procter-Gray, Holmes, 1981).

Заключение

Одна из главных задач этого обзора – показать сложность современной обстановки в сфере изучения коммуникации и социального поведения животных. Развитие этих исследований отнюдь не выглядит как плавный постепенный процесс накопления эмпирических данных. Скорее здесь можно говорить о существовании острой конкуренции между различными идейными направлениями.

В основе этих разногласий лежит подчас осознанная, а чаще интуитивная приверженность разных групп исследователей к различным познавательным установкам, каждая из которых отвечает одной из двух противостоящих друг другу мировоззренческих позиций (Шрейдер, 1975). В основе первой из них лежит представление о том, что целое есть комбинация исходных элементов или частей (элементаризм, атомизм) и что его следует изучать путем сведения к элементарным частям, которые и определяют свойство целого. Согласно второй позиции целое организовано таким образом, что сама сущность его частей может быть понята лишь через специфику целостного объекта (организмизм, холизм).

В 30-х – 50-х годах монополия в изучении коммуникации и социального поведения принадлежала классической этологии, которая в этой области выступала проводником элементаристских концепций. Это выразилось, в частности, в

представлениях о коммуникативном коде как о статичном множестве неких сигналов, каждый из которых определяется собственными генетическими детерминантами (генетический атомизм) и, таким образом, может эволюционировать достаточно независимо от прочих элементов кода (концепция ритуализации). В дальнейшем, за счет быстрого сближения с физиологией, экологией и другими дисциплинами, объект этологии предстает перед своими исследователями в столь сложном и многоплановом виде, что элементаристский подход становится все менее работоспособным и вынужден сдавать свои позиции перед приходящими ему на смену системными представлениями. Одновременно появляется все больше сомнений в полезности прямолинейного генетического детерминизма (см., напр., Hailman, 1967). Однако возникновение и стремительный рост социобиологии приводит с середины 60-х годов к возврату атомистических концепций и одновременно – генетического детерминизма, уже в значительной степени оставленного в социоэтологии, выросшей из классической этологии.

Сегодня не всегда легко провести границу между социоэтологией – дисциплиной в целом экологического плана и социобиологией, ориентированной на математическую генетику. Однако это отсутствие строгих рубежей еще не говорит о плодотворном синтезе. Мы полагаем, что важным моментом, препятствующим органическому слиянию этих двух направлений, является отсутствие у социобиологов глубокого интереса к механизмам индивидуального поведения. Ориентируясь на дедуктивные схемы математической генетики, социобиологии совершенно игнорируют эмпирические результаты генетики поведения, которые зачастую никак не соотносятся или мало согласуются с модными в социобиологии алгебраическими выкладками.

Агрессивное проникновение социобиологии в круг эколого-этологических дисциплин грозит, вероятно, следующими серьезными опасностями:

1. Дальнейшим углублением разрыва между изучением индивидуального поведения (являющегося в широком смысле генератором всех коммуникативных сигналов), с одной стороны, и социального поведения, с другой.

2. Недооценкой системного характера событий, происходящих в социуме. Речь идет о привносимом социобиологией генетическом атомизме, трактующим социальную структуру как конгломерат (или мозаику) неких элементарных составляющих (traits – см. Clutton-Brock, Harvey, 1976: 225). Подобно дискретным сигналам коммуникативного кода в понимании ранних этологов,

каждая из этих составляющих детерминируется независимыми генетическими факторами. Эта точка зрения недооценивает эпигенетические аспекты развития и функционирования системы, равно как и важность всевозможных коррелятивных связей между ее элементами (см. Gould, Levontin, 1979).

3. Монополизацией функционального объяснения как единственного объяснительного принципа. Неизбежный результат – недооценка нефункциональных и дисфункциональных следствий, вытекающих из деятельности любой сложной системы.

Мы полагаем что дальнейшее перспективное изучение общих закономерностей коммуникации и социального поведения животных возможно лишь на базе глубокого синтеза этологии (в широком смысле) с такими традиционными биологическими дисциплинами, как сравнительная морфология, палеонтология, зоогеография, систематика и др. Это вернет нам общебиологическую перспективу, нередко утрачиваемую в последние годы в силу углубления узкопрофессиональной специализации этологов, и позволит ввести интересующую нас проблематику в общее русло эволюционной биологии (подробнее см. Панов, 1982, 1983; Никольский настоящий сборник).

Библиография

- Бейли Н. 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир. 326с.
- Гаузе Г.Ф.Б Карпинская Р.С. 1978. Эгоизм или альтруизм? Вopr. философии № 8: 145-150.
- Давиташвили Л.Ш. 1961. Теория полового отбора. М.: Изд-во АН СССР. 536 с.
- Дементьев Г.П. 1940. Руководство по зоологии. Т.6: Птицы. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 856 с.
- Джордж Ф. 1963. Мозг как вычислительная машина. М.: ИЛ. 528 с.
- Дьюсбери Д. 1981. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир. 480 с.
- Жантиев Р.Д. 1981. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ. 256 с.
- Звегинцев В.М. 1968. Теоретическая и прикладная лингвистика. М.: Просвещение. 335 с.
- Иваницкий В.В. 1982. Социальное поведение каменки-плясуньи (*Oenanthe*

- isabellina*) в период формирования гнездовой популяции. Зоол. ж. 61(1): 71-81 (РЖБиол. 1982 5И295).
- Ильина Т.А. 1982. Социальное поведение зябликов. В сб. Популяционная экология зяблика: 107-130. Л.: Наука
- Корбут В.В. 1982. Вокализация и звуковое общение в раннем постнатальном развитии воробьиных. Зоол. ж. 61(2): 265-277 (РЖБиол. 1982 6И311)
- Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1979. О степени стереотипности полового поведения двух видов пустельг *Cerhneis tinnunculus* и *C. naumanni*. Зоол. ж. 58(9): 1380-1390 (РЖБиол. 1979 12И363)
- Красилов В.А. 1975. Современные проблемы соотношения филогении и систематики. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных 7: 118-147.
- Кузнецов Б.Г. 1980. Эйнштейн. Жизнь смерть бессмертие. М.: Наука. 680 с.
- Кун Т. 1975. Структура научных революций. М.: Прогресс. 288 с.
- Любищев А.А. 1972. К логике систематики. В сб. Проблемы эволюции. Т.2: 45-68. Новосибирск: Наука.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Малиновский А.А. 1970. Теория структур и ее место в системном подходе. В сб. Системные исследования. Ежегодник 1970: 10-22. М.: Наука
- Мальшев С.И. 1966. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: Изд-во АН СССР 327 с
- Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных 7: 66 - 117 (РЖБиол. 1976 1А36)
- Миллер Дж. Галантер Е. Прибрам К. 1962. Планы и структура поведения. М.: Прогресс. 273 с.
- (Мэйнард) Смит Дж. 1976. Модели в экологии. М.: Мир. 184 с.
- Мэйнард Смит Дж. 1981а. Эволюция поведения. В сб. Эволюция: 195-218. М.: Мир.
- Мэйнард Смит Дж. 1981б. Эволюция полового размножения. М.: Мир. 271 с.
- Никитин Е.Н. 1970. Объяснение – функция науки. М.: Наука 278 с.

- Панов Е.Н. 1968. Этологические механизмы изоляции. В сб. Проблемы эволюции. Т. 1: 142-168. Новосибирск: Наука.
- Панов Е.Н. 1975а. Этология - ее истоки становление и место в исследовании поведения. М.: Знание. 64 с.
- Панов Е.Н. 1975б. Социальное поведение и эволюция организации. В сб. Проблемы эволюции. Т. 4: 24-43. Новосибирск: Наука.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с. (РЖБиол. 1978 5И596).
- Панов Е.Н. 1980. Знаки символы языка. М.: Знание. 191 с.
- Панов Е.Н. 1982. Современное состояние и перспективы развития эволюционной социобиологии. Зоол. ж. 61(7): 988-999.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 420 с.
- Панов Е.Н., Костина Г.Н., Галиченко М.В. 1978. Организация песни у южного соловья (*Luscinia megarhynchos*). Зоол. ж. 57(4): 569-581 (РЖБиол/ 1978 8И711).
- Полетаев И.А. 1958. Сигнал. М.: Советское радио. 404 с.
- Рощевский Ю.К. 1978. Особенности группового поведения животных Куйбышев. 68 с.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
- Фабр Ж.А. 1911. Жизнь насекомых. СПб. 516 с.
- Хайнд Р. 1963. Энергетические модели мотивации. В сб. Моделирование в биологии: 273-298. М.: ИЛ.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 855 с.
- Харвей Д. 1974. Научное объяснение в географии. М.: Прогресс. 502 с.
- Цопф Г. 1966. Отношение и контекст. В сб. Принципы самоорганизации: 399-427. М.: Мир.

- Шебутани Т. 1969. Социальная психология. М.: Прогресс. 535 с.
- Шилов И.А. 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 262 с. (РЖБиол 1977 11И741).
- Шмальгаузен И.И. 1946. Факторы эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 293 с.
- Шрейдер Ю.А. 1976. Сложные системы и космологические принципы. В сб. Системные исследования. Ежегодник 1975: 149-171.
- Щедровицкий Г.П. 1976. Проблемы построения системной теории сложного популятивного объекта. Системные исследования. Ежегодник 1975: 172—214. М.: Наука.
- Эшби У.Р. 1966. Принципы самоорганизации. В сб. Принципы самоорганизации: 314-343. М.: Мир.
- Яблоков А.В. 1968. О разных формах прогрессивного развития в органической природе. В сб. Проблемы эволюции. Т. 1: 98-115. Новосибирск: Наука.
- Abs M. 1978. Lautproduktion der Haustaube. Verh. Dtsch. 71. Jahrsversamml. Konstanz 1978. Stuttgart-N.Y. 151 S. (РЖБиол. 1980 7И291).
- Ainley D.G. 1975. Displays of Adeliae penguins: a reinterpretation. In The Biology of Penguins: 503-534. Lnd.-Basingstoke (РЖБиол. 1976 6И573).
- Akesson T.R. Raveling D.G. 1982. Behaviors associated with seasonal reproduction and long—term monogamy in Canada geese. Condor 84: 188-196.
- Albone E.S. Gosden P.E. Ware G.C. 1977. Bacteria as a source of chemical signals in mammals. In Chemical signals in vertebrates: 35-44. N.Y.-Lnd. (РЖБиол. 1980 8И503).
- Alexander R.D. 1974. The evolution of social behaviour. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-383 (РЖБиол. 1975 8А24).
- Andersson M. 1980. Why are there so many threat displays? J.Theor. Biol. 186: 773-781 (РЖБиол. 1981 3И8).
- Armitage K.B. 1977. Social variety in the yellow-bellied marmot: a population-behavioural system. Anim. Behav. 25: 585-593 (РЖБиол. 1978 2И660).
- Armitage K.B. 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. Oecologia

- 48:36-49 (РЖБиол. 1981 10И510)
- Armstrong E.A. Whitehouse H.L.K. 1977. Behavioural adaptations of the wren (*Troglodytes troglodytes*). Biol. Revs Cambr. Phil. Soc. 52: 238-287 (РЖБиол. 1978 1И524).
- Atwood J.-L. 1980. Social interactions in Santa Cruz Island scrub jay. Condor. 82: 440-448 (РЖБиол.1981.9И264).
- Baerends G.P. 1975. An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays. In Function and evolution in behaviour: 187-227. Oxford.
- Baeyens G. 1981. Functional aspects of serial monogamy: the magpie pair-bond in relation to its territorial system. Ardea 69: 145-166 (РЖБиол. 1981 12И389).
- Bateson P.P.G. Hinde R. A 1976. Editorial I. In Growing points in ethology: 5-6. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
- Beer D.J. 1975. Multiple functions and gull displays. In Function and evolution in behaviour: 16-54. Oxford.
- Bell D.J. 1980. Social olfaction in lagomorphs. In Olfactions mammals: 141-164. Proc. Symp. London 24-25 Nov. 1978. Lnd.-N.Y. (РЖБиол. 1981 11И554).
- Bertram B.C.R. 1976. Kin selection in lions and evolution. In: Growing points in ethology: 281-302. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
- Banner J.T. 1969. Hormones in social amoebae and mammals. Sci. Amer. 229: 78-91.
- Brady Ch.A. 1981. The vocal repertoire of the bush dog (*Speothos venaticus*) crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). Anim. Behav. 29: 649-669 (РЖБиол. 1982 1И610).
- Breder C.M., Rosen D.E. 1966. Modes of reproduction in fishes. N.Y. 941 p.
- Brown J.L. 1974. Alternate routes to sociality in jays—with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. Amer Zool. 14: 63-80 (РЖБиол. 1975 1И580).
- Brown J.L. 1978. Avian communal breeding systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 123-155 (РЖБиол. 1979 5М322).
- Brown J.L., Orians G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. Ibid. 1: 239-262.

- Caraco T., Wolf L.L. 1975. Ecological determinants of group sizes of foraging lions. Amer. Natur. 109: 343-352 (РЖБиол.1976. 4И714).
- Caryl P.G. 1981. Escalated fighting and the war of nerves: games theory and animal combat. In Perspect. Ethology. Vol. 4: 199-224. N.Y.- Lnd. (РЖБиол. 1981 9И15).
- Cherfas J. 1979. I sing therefore I am. New Sci. 82: 716-718 (РЖБиол.1980 6И327).
- Chevalier-Skolrakoff S. 1974. The ontogeny of communication in the stump-tail macaque (*Macaca arctoides*). Contribs Primatol. 2[^] 174 (РЖБиол. 1975 2И756).
- Clark A.B., Wilson D.S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony brood reduction and nest failure. Quart. Rev. Biol. 56: 253-277 (РЖБиол. 1982 3И207).
- Glutton-Brock T.H., Harvey P.H. 1976. Evolutionary rules and primate societies. In Growing points in ethology: 195-237. Lnd. - N.Y.- Melbourne .
- Craig J.L. 1979. Habitat variation in the social organization of a communal gallinule the pukeko *Porphyrio porphyrio melanotos*. Behav. Ecol. Soelobiol.. 5: 331-358 (РЖБиол. 1980 2И335).
- Crook J.H. 1970a. Social organization and environment: aspects of contemporary social ethology. Anim. Behav. 18: 197-209.
- Crook J.H. 1970b. Social behaviour and ethology. In Social behaviour in birds and mammals: XXI-XL. N.Y.
- Davison G.W. 1981. Sexual selection and the mating system of *Argusia— nus argus* (Aves: Phasianidae). Biol. J. Linnean Soc. 15: 91-104.
- Dawkins R. 1976. Hierarchical organisation: a candidate principle in ethology. In Growing points in ethology: 7-54. Lnd. -N.Y.- Melbourne.
- De Vos G.T. 1979. Adaptedness of arena behaviour in black grouse (*Tetrao tetrix*) and other grouse species (Tetraonidae). Behaviour 68: 277-314 (РЖБиол. 1979 9И344).
- Dewsbury D.A. 1982. Dominance rank, copulatory behaviour and differential reproduction. Quart. Rev. Biol 57: 135-159 (РЖБиол. 1983).
- Diamond J.M. 1982. Evolution of bowerbirds' bowers: animal origins of aesthetic sense. Nature 297: 99-102 (РЖБиол. 1982 11И222).

- Dingle H. 1969. A statistic and information analysis of aggressive communication in the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* Manning. *Anim.Behav.* 17: 561-575 (РЖБиол. 1970 6Д28).
- Dingle H. 1972. Aggressive behavior in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication. In *Behavior of marine animals*. Vol.1: 126-156. N.Y. (РЖБиол. 1973 3Д169).
- Eisenberg J.F. 1966. The social organization of mammals. *Handb. Zool.* 10: 1-92.
- Emlen J.M. 1978. Territoriality: a fitness set—adaptive function approach. *Amer. Natur.* 112: 234-241 (РЖБиол. 1978 10И523)
- Estes R.D. 1974. Social organization in African Bovidae. In: *The behaviour of ungulates and its relation to management*. In Geist V. Walther F. IUCN Publs New ser. 324/1: 167-205 (РЖБиол. 1975 2И763).
- Ewald P.W. Carpenter F.L. 1978. Territorial responses to energy manipulation in the Anna hummingbird. *Oecologia* 31: 277-292 (РЖБиол.1978 6И734).
- Fentress J.C. 1976. Dynamic boundaries of patterned behaviour; interaction and self—organization. In: *Growing points in ethology*: 135-170. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
- Gaines M.S., McClenagan L.R. Jr. 1980. Dispersal in small mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 163-196 (РЖБиол.1981 8И347).
- Garson P., Pleszczyńska W.K. Holm G.H. 1981. The polygyny threshold model: a reassessment. *Can. J.Zool.* 59: 902-910 (РЖБиол. 1982 6И306).
- Goldfoot D.A. 1981. Olfaction, sexual behavior and the pheromone hypothesis in resus monkey: a critique. *Amer. Zool.* 21: 153-164 (РЖБиол.1981.9И441).
- Gould S.J. 1978. Sociobiology: the art of storytelling. *New Sci.* 80: 530-533.
- Gould S.J. Levontin R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc.Lond. ser. biol.* 205: 581-598.
- Gowati S.J. 1981. Aggression of breeding eastern bluebird (*Sialia sialis*) toward their mates and models of intra- and interspecific intruders. *Anim.Behav.* 29: 1013-1027 (РЖБиол. 1982 9И250).
- Green S., Marler P. 1979. The analysis of animal communication. In *Handbook of*

- behavioral neurobiology Vol.3: 73-158. N.Y. -Lnd.
- Greenwood P.J. 1980. Mating systems philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28: 1140-1162 (РЖБиол. 198 19И7).
- Gross M.R., Shine R. 1981. Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. Evolution. 35: 775-793 (РЖБиол. 1982 1И12).
- Hoilman J.P 1967. The ontogeny of an instinct. The pecking response of the laughing gull (*Larus atricilla*) and related species. Behaviour Suppl. 15. 159 p.
- Halliday T.R. 1975. An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia, Salamandridae). Anim. Behav. 23: 291-322 (РЖБиол. 1975 12И307).
- Hamilton W.D. 1964. The genetic evolution of social behaviour. I II. J.Theor. Biol. 7: 1-16; 17-52.
- Hazlett B.A. 1972. Ritualization in marine Crustacea. In: Behavior of marine animals. Vol.1: 97-125. N.Y. (РЖБиол. 1973 3Д123).
- Hazlett B.A., Estabrook G.F. 1974a. Examination of agonistic behavior by character analysis. I. The spider crab *Microphyres bicornutus*. Behaviour 48: 131-144.
- Hazlett B.A., Estabrook G.F 1974б. Examination of agonistic behavior by character analysis. II. Chermit crabs. Ibid. 4988-110 (РЖБиол. 1974 9Д121).
- Hinde R.A. 1956. The biological significance of territories in birds. Ibis 98: 340-369
- Hinde R.A. 1959a. Unitary drives. Anim. Behav. 7: 130-141.
- Hinde R.A. 1959б. Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates. Biol. Rev. 34: 85-128.
- Hinde R.A. 1974. Biological bases of human social behaviour. N.Y. 462 p.
- Hinde R.A. 1975. The concept of function. In Function and evolution in behaviour: 3-15. Oxford.
- Hinde R.A. 1976. Interactions, relationships and social structure. Man 11: 1-17.
- Hoogland J.L. 1981. The evolution of coloniality in white-tailed and black-tailed prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus*). Ecology 62: .252-272 (РЖБиол.1982 5И4?3).

- Hrdy S.B. 1979. Infanticide among animals: a review classification and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 13-40 (РЖБиол. 1980 7И481).
- Huxley J. 1923. Courtship activities in red-throated diver (*Colymbus stellatus* Pontopp), together with a discussion on the evolution of courtship in birds. *J. Linn. Soc.* 35: 253-293.
- Jenni D.A. 1974 Evolution of polyandry in birds. *Amer. Zool.* 14: 129-144.
- Jonston R.E. 1977. Sex pheromones in golden hamsters. In *Chemical signals in vertebrates*: 225-249. N.Y.-Lnd.
- Jurgens U. 1979. Vocalization as an emotional indicator. A neuroethological study in the squirrel monkey. *Behaviour* 69: 88-117.
- Kaufmann J.H. 1974. The ecology and evolution of social organization in the kangaroo family. *Araer. Zool.* 14: 51-62 (РЖБиол. 1974 12И579).
- Kitchen D.W., Bromley P.T. 1974. Agonistic behavior of territorial pronghorn buck. *IUCN Publs New ser.* 21/1: 365-381 (РЖБиол. 1975 2И768).
- Klingholz F., Meynhardt H. 1979. Lautinventare der Säugetiere – diskret oder kontinuierlich? *Z.Tierpsychol.* 50–250-264 (РЖБиол. 1980 3И537).
- Klomp H. 1972. Regulation of the size of bird populations by means of territorial behaviour. *Netherl. J.Zool.* 22: 456-488 (РЖБиол.1973 4И498).
- Konishi M. 1966. The attributes of instinct. *Behaviour* 27: 316-328.
- Kraemer H.Ch. 1979. A study of reliability and its hierarchical structure in observed chimpanzee behavior. *Primates* 20– 553-561 (РЖБиол. 1980 5И635).
- Kramer S. 1972. Conflict and concordance in the development of animal societies. In *Man for humanity*. Springfield Illinois 5-68.
- Kruuk H. 1975. Functional aspects of social hunting by carnivores. In *Function and evolution in behaviour*: 119-141. Oxford.
- Kummer H. 1967. Dimensions of comparative biology of primate groups. *Amer. J. Physiol. Anthropol.* 27: 357-366.
- LaPrade H.R., Graves H.B. 1982. Polygyny and female aggression in red-winged

- blackbird (*Agelaius phoeniceus*). Amer. Natur. 120: 135-138.
- Leger D.W., Owing D.H., Gelfand D.L. 1980. Single-note vocalizations of California ground squirrel: graded signals and situation specificity of predator and socially evoked calls. Z.Tierpsychol. 52: 227-246 (РЖБиол. 1980 11И430).
- Leroy Y. 1979. Que peut-on dire de la communication animale. A propos d'un ouvrage collectif dirigé par Th. Sebeok: How animals communicate. J.Psychol. norm et pathol. 76: 85-91 (РЖБиол. 1980 3И14)
- Lill A. 1974. Social organization and space utilization in the lek-forming white-bearded manakin *Manacus manacus trinitatis* Hartert. Z.Tierpsychol. 36: 513-530 (РЖБиол. 1975 11И499).
- Lorenz K. 1931. Beitrage zur Ethologie sozialer Corviden. J.Ornithol. 79: 67-120.
- Lorenz K. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J.Ornithol. 83: 137-213, 289-413.
- Lumpkin S., Kessel K., Zenone P.G., Etickson C.J. 1982. Proximity between the sexes in ring doves: social bonds or surveillance? Anim. Behav. 30: 506-513 (РЖБиол.1982 9И253).
- MacKinnon J. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). Anim. Behav. 22: 3-74.
- Madison P.M. 1977. Chemical communication in amphibians and reptiles. In Chemical signals in vertebrates: 135-168. N.Y.-Lnd.
- Mairy F. 1979. Le roucoulement de la tourterelle rieuse domestique *Streptopelia risoria* (L.). I. Variation morphologique sa structure acoustique. Bull. Soc. roy. sci. Liege 48: 355-377 (РЖБиол. 1980 8И357).
- Mairy F. Le roucoulement de la tourterelle rieuse domestique *Streptopelia risoria* (L.). II. Aspects causaux et sémantiques de la variation de sa morphologie acoustique. Bull. Soc. roy. sci. Liege 48: 378-390 (РЖБиол.1980 8И358).
- Marler P. 1974. Animal communication. In Nonverbal communication Vol.1: 25-50. N.Y.-Lnd.
- Marler P. 1976. Social organization communication and graded signals: the chimpanzee and the gorilla. In Growing points in ethology: 239-280. Lnd.-N.Y.-Melbourne.

- Marney M., Schmidt P.P. 1976. Evolution of scientific method. In Evolution and consciousness. Human systems in transition: 185-197. Lnd.
- Marsh C.W. 1979. Comparative aspects of social organization in the Tana river red colobus *Colobus badius rufomitratu*s. Z. Tierpsychol. 51: 337-362 (РЖБиол. 1980 7И472).
- Maxon S.J., Oring L.W. 1980. Breeding season time and energy budget of the polyandrous spotted sandpiper. Behaviour 74: 200-263 (РЖБиол.1981 3И321).
- McCracken G.F., Bradbury J.W. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 8: 11-34 (РЖБиол. 1981 11И546)
- Menzel E.W. 1971. Communication about environment in a group of young chimpanzees. Folia Primatol. 15: 220-232 (РЖБиол. 1972.2И650).
- Miller E.H. 1979. An approach to the analysis of graded vocalizations in birds. Behav. and Neural Biol. 27: 25-38 (РЖБиол. 1980 6И326).
- Molenock J. 1975. Evolutionary aspects of communication in the courtship behavior of four species of anomuran crabs. Behaviour 53: 1-30 (РЖБиол. 1975 12Д108).
- Monfordt-Braham N. 1975. Variations dans la structure sociale du topi *Damaliscus korrigum* Ogilbi au Parc National de l'Akagera Rwanda. Z.Tierpsychol. 39: 332-364 (РЖБиол. 1976 8И686).
- Morrison J.A., Menzel E.W. Jr. 1972. Adaptation of a free-ranging rhesus monkey group to division and transplantation. Wildlife Monogr. N31: 78 (РЖБиол.1973.6И681).
- Moynihan M. 1970. Control suppression decay disappearance and replacement of display. J.Theor. Biol.. 29: 85-112 (РЖБиол. 1971 4И712).
- Myers J.P. Cross—seasonal interactions in the evolution of sandpiper social systems. Behav. Ecol. Sociobiol 1981 8 195-202 (РЖБиол. 1981 12И387).
- Myers J.P., Connors P., Pitelka F.A. 1979. Territoriality in non-breeding shorebirds. Stud. Avian Biol. 2: 231-246 (РЖБиол. 1981.7И329).
- Noordwijk A.J., van Scharloo W. 1981. Inbreeding in island population of the great tit. Evolution. 35:674-688 (РЖБиол. 1982 3И341).
- Nuechterlein G.L. 1981. Variations and multiple functions of the advertising displays of

- western grebe. Behaviour 76: 289-317 (РЖБиол. 1981 9И282).
- O'Connell M.E., Silver F.L., Feder H.H., Reboulleau Ch. 1981. Social interactions and androgen levels in birds. II. Social factors associated with decline of plasma androgen levels in male ring doves (*Streptopelia risoria*). Gen. and Comp. Endocrinol. 44: 464-469 (РЖБиол. 1982 1И438).
- Parsons T. 1937. The structure of social actions. N.Y.
- Patterson I.J. 1981. Territorial behaviour and limitation of population density. In Integrated study bird populations: 53-62. Amsterdam (РЖБиол. 1982 6М300)
- Peters S., Searcy W.A., Marler P. 1980. Species song discrimination in choice experiments with territorial male song and swamp sparrows. Anim. Behav 28: 393-404 (РЖБиол. 1981 1И355).
- Pitelka F. A., Holmes R.T., MacLean S.F. Jr. 1974. Ecology and evolution of social organization in Arctic sandpipers. Amer. Zool. 14: 185-204 (РЖБиол. 1975 1И517)
- Post W., Greenlaw J.S. 1975. Seaside sparrow display: their function in social organization and habitat. Auk. 92: 461-492 (РЖБиол. 1976 2И552).
- Post W. Greenlaw J.S. Comparative cost of promiscuity and monogamy: a test of reproductive effort theory. Behav. Ecol. Sociobiol. 1982 10. 101-107 (РЖБиол. 1982 9И251).
- Procter-Gray E., Holmes R.T. 1981. Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male American redstart: test of two hypotheses. Evolution 35: 742-751 (РЖБиол. 1982 5И423).
- Purton A.C. 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Anim. Behav. 26: 633-670 (РЖБиол. 1979 1И10).
- Putnam H. 1966. The analytic and the synthetic. In: Minnesota Stud. in Philosof. Sci. Vol. 3: 20-46. Minneapolis.
- Pyke G.H. 1979. The economics of territorial size and time budget in the golden-winged sunbird. Amer. Natur. 114: 131-145 (РЖБиол. 1980 1И297).
- Quay W.B. 1977. Structure and function of skin glands. In: Chemical signals in vertebrates: 1-16. N.Y.-Lnd.

- Ricklefs R.E. 1975. The evolution of co-operative breeding. *Ibis* 117: 531-534 (РЖБиол. 1976 4И466).
- Rhijn J.G. van. 1981. Units of behaviour in the black-headed gull *Larus ridibundus* L. *Anim. Behav.* 29: 586-597 (РЖБиол. 1981 10И316).
- Rood J.P. 1980. Mating relationships and breeding suppression in the dwarf mongoose. *Anim. Behav.* 28 143-150 (РЖБиол.1980 8И507).
- Rowell T.E. 1966. Forest living baboons in Uganda. *J. Zool.* 149: 344-364.
- Rowell T.E. 1967. Variability in the social organization of primates. In *Primate ethology*: 219-235. Chicago.
- Rowley I. 1981. The communal way of life in the splendid wren *Malurus splendens*. *Z.Tierpsychol.* 28: 143-150 (РЖБиол. 1981 12И386)
- Rubenstein D.I., Hazlett B.A. 1974. Examination of agonistic behavior of the crayfish *Orconectes virilis* by character analysis. *Behaviour* 50: 193-216 (РЖБиол. 1975 3Д79).
- Sade D.S. 1980. Can fitness be measured in primate populations? *Life Sci. Res. Rept.* 18: 97-114 (РЖБиол.1981 12И613).
- Saitou T. 1979. Ecological study of social organization in great tit *Parus major* L. IV. Pair formation and establishment of territory in the members of basic flocks. *J. Yamashina Ins. Ornith.* 11: 172-188 (РЖБиол. 198012И333).
- Schleidt W.M. 1973. Tonic communication; continual effects of discrete signals. *J.Theor. Biol.* 42: 359-386.
- Schleidt W.M. 1974. How fixed is the fixed action pattern? *Z. Tierpsychol.* 36:184-211 (РЖБиол. 1975 11И502).
- Schleidt W.M. 1982. Stereotyped feature variables are essential constituents of behavior patterns. *Behaviour* 79: 230-238 (РЖБиол. 1982 11И212).
- Selous E. 1901. *Bird watching*. Lnd.
- Shiovitz K.A. Lemon R.E. 1980. Species identification of song by indigo buntings as determined by response to computer generated sounds. *Behaviour* 74:167-199 (РЖБиол. 1981 3И306).

- Simpson G.G. 1941. The role of the individual in evolution. J.Wash. Acad. Sci. 31: 1-20.
- Simpson M.J.A. 1973. Social displays and the recognition of individuals. In: Perspect. ethology In: Perspect. in ethology 225-280. N.Y.-Lnd.
- Slater P.J.B. Describing sequences of behaviour. In: Perspect. ethology: 131-153.
- Slater P.J.B. 1974. A reassessment of ethology. In Biol. of brains: 89-113. Lnd.
- Slater P.J. 1981. Individual differences in animal behaviour. In Perspect. ethology. Vol. 4: 35-49. N.Y.-Lnd. (РЖБиол. 1981 9И17)
- Smith M. 1980. Behaviour of koala *Phascolarctos cinereus* Goldfuss in captivity. III. Vocalizations. Austral. Wildlife Res. 7: 13-34 (РЖБиол.198010И416).
- Smith W.J. 1981. Referents of animal communication. Anim. Behav. 29: 1273-1275.
- Spalding D.W. 1981. Communication in prairie grouse. I. Information content and intraspecific functions of principal vocalizations. Behav. and Neural Biol. 32: 463-486 (РЖБиол. 1982 1И403).
- Spurr E.B. 1975. Communication in Adeliae penguin. In The Biology of Penguins: 449-502 Lnd.-Basingstoke (РЖБиол.1976 6И567).
- Stacey P.B. 1979. Habitat saturation and communal breeding in the acorn woodpecker. Anim. Behav. 27: 1153-1166 (РЖБиол. 1980.4И414).
- Stacey P.B. 1982. Female promiscuity and male reproductive success in social birds and mammals. Amer. Nat. 120: 51-64.
- Stahlberg B.-M. 1974. Development of rank order in a group of juvenile greylag goose. Wildfowl 25: 67-73 (РЖБиол.1975 8И509).
- Steinberg J.B. Conant R.C. . 1974. An information analysis of inter-male behaviour of grasshoper *Chortophaga viridifasciata*. Anim. Behav. 22: 317-327.
- Struhsaker T.T. 1969. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. Folia Primatol. 11: 80 – 118.
- Taub P.M. 1980. Testing the agonistic buffering hypothesis. I. The dynamics of participation in triadic interaction. Behav. Ecol. Sociobiol.. 6: 187-197 (РЖБиол. 1981 8И439).
- Tavolga W.N. 1974 Application of the concept of levels of organization to study of

- animal communication. In: *Nonverbal communication*: 51-76. N.Y.-Lnd.
- Tinbergen N. 1942. An objectivistic study of the innate behaviour of animals. *Bibl. Biotheor.* 1: 39-98.
- Tinbergen N. 1952. Derived activities: their causation biological significance origin and emancipation during evolution. *Quart. Rev. Biol.* 27: 1-32.
- Tinbergen N. 1963. On aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.* 20.: 410-435.
- Tinbergen N. 1975. The evolution behaviour in gulls. In: *Animal behavior*: 273-278. San Francisco.
- Tinbergen N. 1976. Ethology in a changing world. In *Growing points in ethology*: 507-528. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
- Trail P.W. 1980. Ecological correlates of social organization in a communally breeding bird the acorn woodpecker *Melanerpes formicivorus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 83-92 (РЖБиол. 1981 8И214).
- Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*: 136-179. Chicago.
- Vandenbergh T.G. 1967. The development of social structure in free-ranging rhesus monkeys. *Behaviour* 29: 179-194.
- Van Den Berken J.H.L. Cools A.R. Information—statistical analysis of factors determining ongoing behaviour and social interactions in Java monkeys (*Macaco fuscicularis*). *Anim Behav.* 1980 28: 189-200 (РЖБиол. 1980 9И507).
- Vehrencamp S.L. 1978. The adaptive significance of communal nesting in grove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behav Ecol. Sociobiol.* 4: 1-53 (РЖБиол. 1979 7И222)
- Vehrencamp S.L. 1979. The roles of individual kin and group selection in the evolution of sociality. In *Handbook of behavioral neurobiology*. Vol.3: 351-394. N.Y.-Lnd.
- Waddington C.H. 1976. Evolution in the sub-human world. In: *Evolution and consciousness. Human systems in transition*: 11-15. Lnd.
- Walsberg G.E. 1978. Brood size and use of time and energy by the *Phainopepla*. *Ecology* 59: 147-153 (РЖБиол. 1979 1И309).

- Waser P.M. Wiley R.H. 1979. Mechanisms and evolution of spacing in animals. In: Handbook of behavioral neurobiology. Vol.3: 159-224. N.Y.- Lnd.
- Watson A., Moss R. 1970. Dominance spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. In Animal populations in relation to their food resources: 167-222. Oxford—Edinburgh.
- Watson A., Moss R. 1980. Advances in our understanding of the population dynamics of red grouse from a recent fluctuations of number. *Ardea* 68: 103-113 (РЖБиол.1981 4И176).
- Watts C;H.S. 1980. Vocalizations of nine species of rat (*Rattus*; Muridae). *J. Zool.* 191: 531-555 (РЖБиол. 1980 12И613).
- Weatherhead P.J., Robertson R.J. 1980. Sexual recognition and anticucoldry behaviour in savannah sparrows. *Can. J. Zool.* 58: 991-996 (РЖБиол. 1980 11И231)
- Weatherhead P.J., Robertson R.J. 1981. In defence of sexy son hypothesis. *Amer. Natur.* 117: 349-356 (РЖБиол. 1982 7И222).
- Wenner A.M. 1974. Information transfer in honey bees: a population approach. In: Nonverbal communication: 133-170. N.Y.- Lnd.
- West Eberhard M.J. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Quart. Rev. Biol.* 50: 1-33 (РЖБиол. 1976 1А34).
- Wilson E.O. 1971. The insect societies. Cambridge IX+548 p.
- Wilson E.O. 1975a. Animal communication. In *Animal behavior*: 264-272. San Francisco
- Wilson E.O. 1975b. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge. 697 p.
- Winderle J.M. 1979. Components of song used for species recognition in the common yellowthroat. *Anim. Behav.* 27: 982-966 (РЖБиол. 1980 4И434).
- Winn H.E. Comparative reproductive behaviour and ecology of fourteen species of darters (Pisces, Percidae). *Ecol. Monograph* 1958. 28: 156-191.
- Wittenberger J.F. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. In: Handbook of behavioral neurobiology. Vol.3: 271-350. N.Y.-Lnd.
- Wolf L. 1975. Prostitution behavior in a tropical hummingbird. *Condor* 77: 140-144 (РЖБиол. 1976 2И549).

Woolfenden G.E., Fitzpatrick J.W. 1978. The inheritance of territory in group breeding birds. *BioScience* 28: 104-108 (РЖБиол. 1978 10И524).

Zenone P.G., Sims M.E., Erickson C.J. 1979. Male ring dove behavior and the defence of genetic paternity. *Amer. Natur.* 114: 615-626 (РЖБиол. 1980 6И324).