Е.Н. Панов

Понятие «сигнал» в аспекте коммуникации животных. О чем идет речь?[1]

Рассмотрены три модели описания и объяснения коммуникации у животных, сменявшие друг друга во времени. В рамках классической этологии коммуникацию понимали как диалоговый обмен дискретными сигналами-демонстрациями (displays), стереотипными по форме и обладающими определенным семантическим содержанием (угроза, умиротворение оппонента, приглашение к копуляции и т.д.). Эта модель позже уступила место другой («градуальная сигнализация»), в которой доминирует понимание коммуникации как процесса, а идея дискретности сигналов сменяется представлениями о континуальности сигнальных средств. На рубеже 1970-х и 1980-х рядом исследователей была предложена комбинаторно-иерархическая модель, в которой идея континуальности сигнальных средств была усилена и формализована. В последние 20-30 лет идет интенсивный процесс вытеснения всех названных представлений, имеющих надежный эмпирический базис, к отвлеченным рассуждениям о «сигналах вообще». Начало этой утрате интереса к тому, что реально происходит в природе, было положено интервенцией в область поведенческих наук кабинетных теоретиков, стоящих на позициях генетического редукционизма. Позже, с началом возрождения интереса научного сообщества к проблеме происхождению языка, тема сигнального поведения животных привлекла к себе внимание лингвистов, психологов и философов. Попытки уяснить, что именно происходит в действительности, подменяются теперь перетасовкой словесных конструкций, смысл которых можно трактовать как угодно, в соответствии с пожеланиями того или иного автора. В рамках господствующих ныне представлений понятие «коммуникативный сигнал» полностью утрачивает свою содержательность и онтологическую опору. Лишь отдельные группы исследователей не оставляют попыток исследовать коммуникацию животных в природе и понять принципы эволюции их сигнального поведения.

E.N. Panov. Concept of "signal" in the framework of animal communication: What we are talking about? Three models that aimed to describe and explain animal communication that successively dominated the scholarly discourse are discussed. In the classical ethology, communication was understood as a series of dialogues (isolated from each other), in which animals exchange discrete signals (displays). These signals were regarded as discrete entities bearing a quite certain meaning (threat, appeasement, invitation to copulation etc). This model later gave place to another, the gradual signalization one, in which communication is understood as a process, and the concept of discrete signals is replaced by the idea of their continuality. In the late 1970es — early 1980es, several students offered the so-called combinative-hierarchical model, in which the idea of signal continuality was reinforced and formalized. During the recent 20-30 years all the aforementioned approaches that are based upon reiable empirical grounds are being replaced by purely abstract speculation about 'the signal per se'. The beginning of such loss of interest to what really takes place in the wild is a result of intervention into behavioral sciences of armchair theorists who hold to the concept of genetic reductionism. Later, with the beginning of revival of interest of the scientific community to the problem of language emergence, the signal behavior in animals attracted attention of linguists, psychologists and philosophers. Henceforth, the attempts to understand how animals communicate in reality are substituted by reshuffling word combinations which may be

[1] *Глава 2 из книги «Парадокс непрерывности: языковой рубикон. О непроходимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека», которая готовится к печати.*

treated any way a particular author likes. In the framework of the dominating notions, the concept of "signal" completely lost both its ontological basis and meaningful content. Only a few groups of zoologists are still trying to investigate animal communication in the field and to understand the real principles of their signal behavior evolution.

При том стиле умозрительных рассуждений о коммуникации у животных, который столь широко распространен в наши дни, термин «сигнал» превратился в своего рода модное словечко. Его то и дело используют таким образом, как будто здесь все ясно заранее и никаких развернутых преамбул не требуется.

В качестве характерного примера приведу определение понятия «сигнал» из книги В. Фитча. «В коммуникации животных, — пишет он, — сигналы — это заметные (постижимые — perceptible) реплики (cues), продуцируемые организмом в силу (because) их прошлых эволюционных воздействий (past evolutionary effects) на воспринимающих их особями (perceivers)» (Fitch, 2010: 517). Помимо этого странного пассажа, в котором слиты воедино причины эволюционного порядка (совершенно не очевидные) и следствие, в книге содержится еще одна фраза, говорящая, как будто, о том, что является общим для всех сигналов. Оказывается, в животном мире («до возникновения языка») отправитель сигнала, как правило (largely), генерирует сигналы или автоматически, в форме врожденных криков (e.g. innate calls), или в эгоистической манере (selfishly — «manipulation») (Fitch, 2010: 135).

Очевидно, автору книги кажется, что этих общих сведений о сигнале достаточно, чтобы углубиться в обсуждение различий между сигналами врожденными и приобретенными в онтогенезе, между сигнализацией непроизвольной и намеренной, обманной и «честной», а затем подробно остановиться на исключительной важности изучения эволюции «честных сигналов». Всему этому посвящены 30 страниц книги (Fitch, 2010: 173-204). К вопросу о том, насколько продуктивен такой подход, при котором речь идет о «сигналах животных вообще», вне зависимости от видовой их специфики и каналов связи, по которым они транслируются, я еще вернусь в конце этой главы.

Здесь я собираюсь подойти к обсуждению явления, именуемого «сигнализацией животных», с совершенно иных позиций. Основная мысль, ничуть не оригинальная, состоит в том, что первым делом стоит очертить границы понятия и обозначить спектр входящих сюда явлений. Затем следует остановиться на возможных способах их адекватного описания. И лишь имея в руках представление о структуре интересующих нас объектов, можно перейти к попыткам обсудить их функцию и, если необходимо, гипотетические сценарии эволюционной трансформации сигналов.

Далее, следуя терминологии Д. Харвея (1974), я буду называть процедуры формального структурирования интересующих нас объектов моделями описания, а основанные на них объяснительные схемы — моделями объяснения.

1. Отсутствие определенности относительно онтологического статуса категории «сигнал»

Если исходить из универсального определения понятия сигнал (любое наблюдаемое физическое событие — Полетаев 1958), сразу же возникает вопрос, что в поведении животного следует относить к этой категории? Вопрос не так прост, как это может показаться на первый взгляд.

Начиная с первых попыток рассмотрения коммуникации у животных, критерием коммуникативного сигнала считали его «броскость» и «заметность». Именно поэтому

на протяжении длительного времени роль «истинных» сигналов приписывали одному-единственному классу поведенческих проявлений, обозначаемых термином «демонстрация». О том же качестве «сигнала» говорит сегодня Фитч.

От внимания этологов ускользнул, однако, естественный вопрос: «заметность для кого?». Между тем, заметность для наблюдателя еще не означает, что именно так воспринимают данное проявление особи-конспецифики, которым, как принято думать, эта акция адресована.

Между тем, важнейшим звеном информационной связи в популяциях животных оказывается ориентация особей, выступающих в роли реципиента, на такие стимулы, которые возникают как побочный продукт общих процессов жизнедеятельности прочих особей — как конспецификов, так и относящихся к другим видам (Tavolga, 1974). Так, у комаров звуки, производимые крыльями летящего самца, служат стимулом привлечения самок (Жантиев, 1979). Всевозможные полости тела млекопитающих оказываются благоприятным убежищем для бактерий. Например, бактериальная флора, которая развивается во влагалище самок макака резуса *Macaca mulatta*, оказывается медиатором химических субстанций, действующих по типу полового феромона (Albone et al., 1977).

Можно показать, что важную коммуникативную функцию зачастую несут акции, которые наблюдателем либо выявляются с большим трудом (в ходе длительных пристальных наблюдений), либо их вообще не удается зафиксировать. Чтобы не быть голословным, приеду по одному примеру для каждой из этих двух ситуаций.

В поведении журавлей стерхов *Sarcogeranus leucogeranus* высоко информативными в процессе коммуникации оказываются акции, которые ни в какой мере не отличаются броскостью[2]. Среди прочих к их числу относится так называемое «дуэтное хождение» (unison-walking). Брачные партнеры проявляют готовность к дуэту, прохаживаясь на протяжении одной-двух минут параллельными курсами либо гуськом, друг за другом. Дуэт начинается внезапно, но практически одномоментно обеими птицами. Запоздание одной из них относительно другой исчисляется долями секунды. Уловить момент «выстрела стартового пистолета» в подавляющем большинстве случаев практически невозможно. Его начало может быть стимулировано именно замедленным хождением обеих птиц, изредка — отряхиванием одной из них. Иными словами, здесь имеет место процесс коммуникации за счет ориентации птиц на поведение друг друга, осуществляемое на уровне повседневных действий, таких как локомоция (Панов и др., 2010).

В статье Е. Мензела под названием «Коммуникация относительно внешнего окружения в группе молодых шимпанзе» описаны следующие эксперименты. Восемь молодых шимпанзе (в возрасте 4-6 лет) содержались совместно в обширном огороженном загоне. Перед каждым опытом их помещали в клетку, расположенную на периферии этого участка в таком месте, откуда нельзя было видеть происходящее внутри загона. Затем экспериментатор прятал в случайно выбранной точке огороженной территории тот или иной объект, который впредь именуется «целью». После этого одного из шимпанзе (условно обозначаемого в качестве лидера) подводили к тайнику, где ему показывали спрятанный предмет. Эту обезьяну вновь помещали в общую клетку, а цель тщательно маскировали травой и древесными листьями. Спустя две минуты экспериментатор, сидя в специальной наблюдательной будке, с помощью дистанционного устройства открывал дверь клетки, и все обезьяны выходили на территорию загона.

---

[2] *Тогда как наиболее экстравагантные, подпадающие под характеристики «ритуализованных демонстраций», функционально наименее информативны*

В одной из серий опытов в качестве цели использовали различные фрукты. Как только обезьян выпускали из клетки, они компактной группой направлялись вместе с лидером прямо к цели, следуя в большинстве случаев кратчайшим путем. При этом нельзя сказать, что группа пассивно следовала за лидером. Одна из самок, например, все время забегала вперед, то и дело оглядываясь на лидера, и начинала искать цель еще до того, как группа подходила к месту тайника. Достигнув его, все шимпанзе обнаруживали склад почти одновременно, и лидер доставал из него фрукты лишь несколькими секундами ранее своих партнеров. В 55 опытах, проведенных по этой схеме, обезьяны каждый раз находили тайник в течение двух-трех минут после выхода из клетки. Когда же среди них не было лидера, предварительно осведомленного о расположении тайника, шимпанзе бесцельно бродили по участку. Они случайно обнаружили спрятанные фрукты лишь в одном из этих опытов.

Сейчас для нас важно следующее: в большинстве из более чем тысячи этих опытов экспериментаторы, весьма искушенным в тонкостях поведения шимпанзе, не смогли обнаружить у лидера каких либо специфических звуков, жестов или изменений в мимике, которые могли бы объяснить, с помощью каких средств обезьяна информирует своих партнеров о содержимом тайника (Menzel, 1971).

Из сказанного здесь очевидно, что коммуникация как процесс, регулирующий долговременные отношения между особями (в брачной паре, в социальной группе, в локальной популяции в целом) ни в какой мере не может быть сведен к обмену «заметными (perceptible) репликами» (по терминологии Фитча). Достаточно сказать, что при анализе поведения приматов даже такое нейтральное событие, как нахождение особей неподалеку друг от друга (proximity) рассматривается в качестве важнейшего звена коммуникативного процесса, которое в значительной степени определяет последующие взаимодействия его участников. Нечто подобное описано и в отношении грызунов (Wolfgramm, Heyne, 1990). В поведении птиц совместная работа партнеров по устройству гнезда играет в развитии их взаимоотношений ничуть не меньшую, если не большую коммуникативную роль, по сравнению с локальными эпизодами «парадирования» самца перед самкой.

Помимо всего прочего, характер функционирование морфологических систем, генерирующих физические сигналы (будь то двигательные органы, изменение относительного положения которых приводит к появлению различных поз; голосовой аппарат, порождающий звуковые сигналы; или кожные железы, выделяющие пахучие субстанции) таков, что транслируемые сообщения имеют скорее континуальный характер. Поэтому их едва ли можно представить себе в качестве неких дискретных сущностей, индивидуализированных с точки зрения структуры.

Выяснить это возможно лишь путем пристального аналитического изучение структуры сигнализации (см. например Kraemer, 1979; Miller, 1979). Этот этап работы подготавливает твердую почву для дальнейшего изучения ее в действии. Прекрасными примерами такого рода стратегии исследования могут служить работы: Mairy, 1979*а*, *б*, Jürgens, 1979.

2. Модели описания сигнализации в исследованиях по коммуникации животных

2.1. Модель коммуникации в классической этологии

В рамках этой концепции коммуникацию понимали как серию диалогов, изолированных друг от друга во времени. Такие парные контакты рассматривали в качестве двустороннего обмена их участниками сигналами-демонстрациями (displays), стереотипными по форме и обладающими определенным семантическим содержанием (угроза, умиротворение оппонента, приглашение к копуляции и т.д.). Судя по определению сигнала в книге Фитча, эти представления сохраняются, в явной или неявной форме, и по сей день[3].

При таком подходе описание сигнального репертуара конкретного вида можно назвать «отбором самых характерных кинокадров»: внимание фиксируется на тех наиболее «броских» (и кажущихся устойчивыми стереотипами) элементах структуры, которые характеризуются максимальной повторяемостью в протоколах наблюдений. Итогом описания здесь оказывается аннотированный перечень демонстраций, так называемая «этограмма». Ее определяют в качестве «сигнального кода вида» и негласно уподобляют некоему лексикону слов или выражений, приписывая каждому элементу более или менее определенное «значение».

Можно ли оценить количество демонстраций у данного вида? Такого рода практика инвентаризации сигнальных структур давала возможность (иллюзорную, как я постараюсь показать ниже) устанавливать количество коммуникативных сигналов, используемых разными видами животных. На этой основе предпринимались также попытки строить теорию эволюции коммуникативных систем.

Этой теме посвящена обширная статья Мартина Мойнайна, которая претендовала в свое время на статус программы, модернизирующей гипотезу ритуализации Н. Тинбергена (Moynihan, 1970). В этой статье ее автор попытался 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 разных видов постоянно остается в сравнительно узких пределах — от 15 до 35.

Я не буду останавливаться на разборе эволюционных аспектов этой схемы, весьма уязвимой для критики. Здесь я проанализирую доступные непосредственному анализу эмпирические и логические основания, лежащие в основе гипотезы 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. Эта цифра варьирует от 10 у трески *Cottus gobio* до 37 у

---

[3] *О том же свидетельствует неоднократное использование в этой книге термина демонстрация» (с. 52, 169, 177, 237, 249, 364, 367, 379, 380), хотя в словаре терминов он отсутствует.*

макака резуса *Macaca mulatta*. Хотя сам Мойнайн подчеркивает неизбежные неточности такого списка, он, тем не менее, считает его вполне репрезентативным в целом. На мой взгляд, с этим нельзя согласиться по ряду причин.

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 парах близкородственных видах двумя более чем квалифицированными этологами, работающими в разных традициях. Так, по данным К. Лоренца (Lorenz, 1953), число «главных демонстраций» у кряквы *Anas platyrhynchos* равно 19, а по исследованиям Ф. МакКинни (McKinney, 1975), соответствующая цифра для чирка-свистунка *Anas crecca* составляет 26. Разница такая же, как при сравнении тиляпии *Chemichromis bimaculatuus* (рыба) с игрунками *Callitrix jaccus* (приматы) или танагра *Ramphocelus dimidiatus* (птица) с северным оленем *Rangifer tarandus*. Хотя задача Мойнайна и состояла 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 Мойнайна, представляют собой «демонстрации« (Moynihan, 1970: 86, 99 и др.).

Я полагаю, что сказанного достаточно для того, чтобы показать бесплодность любой, даже самой остроумной концепции, построенной на столь шаткой эмпирической и логической основе. То же можно сказать и о другой теории, выдвинутой пятью годами позже ведущим социобиологом Э. Уилсоном (Wilson, 1975). Интересно, что она в каком-то смысле полностью противоречила гипотезе Мойнайна. Идея Уилсона более проста и состоит в том, что в процессе филогенеза количество демонстраций в репертуаре видов должно постепенно увеличиваться. Ссылаясь на работу Мойнайна, но не обратив внимания на примечания к его таблице, в которой подчеркивается заниженность числа демонстраций у всех видов рыб (которых исследовали в аквариумах), Уилсон 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.

Очевидный субъективизм любой процедуры, имеющей своей целью представить сигнальный репертуар вида в форме списка коммуникативно значимых структур, можно проиллюстрировать на следующем примере. В таблице 1 дано сравнение описаний сигнального поведения одного и того же вида — пингвина Адели *Pygoscelis adeliae*, принадлежащих двум разным авторам (Ainley, 1975; Spurr, 1975)[4].

Нетрудно видеть, что эти описания кардинально разнятся. В работе Д. Эйнли, который насчитал у данного вида около 25 «демонстраций», к их числу относятся такие действия, как, например, нападение на оппонента (атака), сгорбленная поза и опускание

[4] *И, по иронии судьбы, помещенных в одном и том же сборнике статей.*

глазного яблока. Все эти акции фигурируют в окончательном списке как равноценные друг другу единицы, хотя сам автор пишет (с. 507), что опускание глазного яблока «...является компонентом всех (прочих — *Е.П.*) главных демонстраций». В статье Е. Спарра 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: 1) отсутствие четко оговоренных критериев для выделения той категории поведения, которую 2) принято именовать «демонстративным поведением». Последнее рассматривают как последовательность событий одного уровня интеграции, а не как иерархически организованную систему (о необходимости второго подхода см. Миллер и др., 1962). Отсюда — чисто логические ошибки в построении типологической классификационной схемы: выделяемые категории широко перекрываются, поскольку некоторые из них целиком входят в состав других (подробнее см. ниже, 2.3).

Категория «демонстрация»: отсутствие определенности в формулировании понятия и в очерчивании его границ. Расплывчатость в понимании того, что же такое есть «демонстрация», неизбежно приводит к нарушениям базовых принципов построения классификаций, что весьма характерно для всей анализируемой системы взглядов (альтернативный подход к описанию репертуара сигнальных средств см. ниже, 2.3).

Демонстрация определяется как ритуализованный, высоко стереотипный комплекс реакций (Moynihan, 1970). Степень стереотипности требует специальных количественных исследований (Schleidt, 1974), которые в период господства представлений о демонстрациях, как о главном инструменте коммуникации, не предпринимались. Ритуализованность определяется опосредовано через броскость, экстравагантность соответствующих акций. Однако и броскость, и экстравагантность — это оценочные категории, всецело зависящие от субъективной позиции наблюдателя (Панов, 1978: 13-14). Трудно спорить с тем, что ни один из названных признаков не является достаточно операциональным для отделения «демонстраций» от других категорий поведения. Об этом с очевидностью свидетельствует взаимозаменяемость терминов «демонстрация» и «элементарный акт» в двух перечнях сигнальных структур у пингвина Адели.

А. Партон (Purton, 1979) четко сформулировал логические основания, отрицающие познавательную полезность такого рода перечней. Источник неизбежных ошибок лежит здесь в присущем традиционному этологическому подходу смешении структурных, причинных и функциональных критериев при выделении и классификации предполагаемых единиц коммуникации (см. ниже).

Как проницательно заметил этот автор, этолог классической школы, говоря о демонстрации, имеет в виду некий фрагмент поведения, который по форме представляет собой, скажем, кивание головой, будучи в то же время сигналом агрессии и внешним проявлением той или иной мотивации (в данном случае агрессивной) (Purton 1978: 656). Одновременно подразумеваются и эволюционные механизмы формирования этого «ритуализованного» сигнала (что уже в явной форме выражено в том определе-

Таблица 1. Описания сигнального поведения пингвина Адели (*Pygoscelis adeliae*) двумя разными исследователями

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

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

нии «честного» сигнала, который приводит Фитч). Можно видеть, что в данном случае одновременно используются принципы структурного, функционального и причинного объяснений.

Тот факт, что в правильно построенной процедуре объяснений эти три его типа неизбежно будут в конечном счете 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[5] 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.

Поэтому на первом этапе осмысления эмпирических данных полезно разграничивать объяснения, апеллирующие к строению объекта (субстанциальные, атрибутивные и структурные), к следствиям его деятельности (следственные — в частности, функциональные объяснения) и к причинам его возникновения (генетические объяснения) (Никитин, 1970).

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) (там же). В современных построениях социобиологов, охотно рассуждающих о «сигнале вообще» и о его адаптивной эволюции, для этого этапа работы не оставлено места. Все то, что усилиями целой армии полевых этологов было сделано за несколько десятилетий в плане детального описания репертуаров сигнальных средств у множества видов животных, они игнорируют как материал «устаревший» и безвозвратно ушедший в прошлое[6].

Лишаясь, таким образом, реальной эмпирической базы для адекватного структурного анализа сигнальных средств, используемых животными, социобиологи незаметно минуют этот необходимый и трудоемкий этап работы и обращаются сразу к функциональным и генетическим объяснениям. Понятно, что при таком подходе эти объяснения могут быть только чисто умозрительными. Этот способ объяснений структуры через ее функцию и эволюцию находится в противоречии с общепринятым в науке: объяснение функции (и эволюцию) системы через ее структуру (Никитин, 1970: 107).

Легко согласиться с Партоном в том отношении, что категория демонстраций — это исходно функциональная категория. Разграничивая демонстрации по признаку их физической формы, следует помнить, что одна и та же структура этого типа может выполнять разные коммуникативные функции (Beer, 1976; Johnston, 1977; Bell, 1980; Brady,

---

[5] *От слова «генезис», а не «генетика».*

[6] *Те «демонстрации», о которых говорят этологи, а также подавляющее большинство прочих сигнальных средств, используемых животными, представляют собой полимодальные конструкции, в которых компоненты разных модальностей оказываются нерасторжимыми (подробнее см. в главе 3). Поэтому в широко распространенной практике анализа «вокальной сигнализации и коммуникации» (например, у птиц) схематизация происходящего столь сильна, что она, по сути дела, убивает живую ткань исследуемого процесса.*
Практика искусственного отрыва акустической сигнализации оформилась сравнительно недавно в силу появления почти неограниченных возможностей использовать в исследованиях устройства, предназначенные для звукозаписи и ее структурного анализа.. В книге Фитча речь идет в основном о «вокальных сигналах», без упоминания о том, что они представляют собой не более чем фрагменты полимодальных конструкций, искусственно вырванные из целостных структур. Ни одного примера информации такого рода читатель не найдет в книге Фитча, где речь идет о неких сигналах (преимущественно вокальных), грубо вырванных из контекста процесса коммуникации.

1981; Nuecherlein, 1981; Spalding, 1981) и что разные структуры выполнять одну и ту же функцию в разное время. Это еще раз говорит о том, что при попытке задать систему сигнальных средств данного вида списком «демонстраций», мы должны составить по крайней мере два разных перечня: 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 служит упомянутая выше работа Мойнайна.

В работе С. Бира также содержится критика построений Мойнайна как наиболее яркого отражения подхода, который провозглашает диалоговый обмен демонстрациями в качестве квинтэссенции коммуникации у животных. Бир не согласен с позицией Мойнайна в том отношении, что тот рассматривает демонстрацию как чисто структурную категорию, а не как функциональную[7]. Подчеркивая мультифункциональность тех коммуникативных сигналов, которые принято именовать демонстрациями, 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) (Beer, 1975: 49-51; см. также Панов, 1978: 42-43; 1983*а*: 3.6.2).

По мнению 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).

Вопреки тому обстоятельству, что необходимость в четком разграничении структурных (формальных), функциональных и причинных категорий неоднократно подчеркивалась многими авторами (см., например, 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, как мы видим из изложенного в книге Фитча, со второй половины 1970-х годов становится чуть ли не общепринятым правилом определять биологическую функцию через гипотетические механизмы ее эволюционного становления. Старт такого подхода был задан, в частности, работами Хайнда (Hinde, 1975) и Мейнард Смита (Смит, 1976: 159).

О других существенных пороках концепции демонстраций. К числу фундаментальных недостатков этого подхода следует отнести также вневременной характер взглядов на функционирование коммуникативных сигналов, что не дает возможности адекватно представить себе истинную суть происходящего. В действительности, те поведенческие («сигнальные») конструкции, которые помещаются под разными функциональными рубриками, сплошь и рядом воспроизводятся животными в единых последовательностях. Например, процесс формирования брачных пар зачастую насыщен антагонистическими актами, он может быть организован в рамках территориального поведе-

[7] *С моей точки зрения, в классификации Мойнайна, которая с формальной точки зрения выглядит как чисто структурная, функциональные и причинные критерии введены имплицитно (неявным образом).*

ния, а у многих видов птиц несет в себе элементы гнездостроительного поведения. В модели описания, основанной на традиционных взглядах классической этологии, эти органически взаимосвязанные компоненты единого процесса совершенно искусственно и необоснованно отрываются друг от друга.

2.2. Модель градуальной сигнализации

В период, охватывающий вторую половину 1970-х годов и 1980-е годы, наблюдается постепенный уход исследователей от представлений, согласно которым 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 — см. 1.2). 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).

Главная проблема, перед лицом которой исследователи оказываются на этом этапе развития представлений о механизмах коммуникации, 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 гораздо ранее, говорят, в частности, беглые замечания Н. Тинбергена об отсутствии серьезных трудностей в разграничении отдельных демонстраций у чаек. Он пишет, что если две разные демонстрации связаны гаммой промежуточных вариантов, то последние наблюдаются много реже, чем сами демонстрации (Тинберген, 1974)[8]. 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 подобное мы видим в статье Питера Марлера, посвященной анализу вокализации у шимпанзе *Pan troglodytes* (Marler, 1976). В работе было показано, что доля промежуточных сигналов среди всех проанализированных составляет 13%. Эта цифра достаточно велика, чтобы задуматься над ее объяснением, особенно если иметь в виду, что в ней скрыты 53%, 44% и другие высокие значения встречаемости промежуточных сигналов (см. Marler, 1976: 268).

Несомненной заслугой этой работы Марлера служит то, что в ней явление «промежуточных» сигналов уже не замалчивается, а всесторонне обсуждается в рамках проблемы так называемой «градуальной сигнализации». Однако, поскольку континуум сигналов (градуальная сигнализация) явно не укладывается в схемы классической этологии (основанные на представлении о дискретных сигналах с достаточно четко очерченны-

[8] *Эта точка зрения опровергается сопоставлением работ самого Тинбергена, выполненных им на чайках в разные годы (сравни столбцы 2 и 3 в табл. 2).*

ми «значениями»), Марлер не может уйти от ощущения, что градуальная сигнализация шимпанзе есть в каком-то смысле исключительный случай, присущий лишь немногим видам, по его мнению — преимущественно среди нетерриториальных приматов.

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

Марлер попытался объяснить явление градуальной сигнализации тем, что она, по сравнению с обменом дискретными, высоко стереотипными сигналами, обладает большей информативностью, поскольку сигналы здесь сами более вариабельны (Marler, 1970, 1976). В качестве аргументации этой точки зрения в более поздней работе этого автора в соавторстве с Грином (Green, Marler, 1979) проводятся широкие (и, на наш взгляд, мало оправданные) аналогии между коммуникацией животных и языком человека (критику этой позиции см., в частности, Leroy, 1979; Панов, 1983).

Источник трудностей, перед которыми оказался Марлер и его единомышленники, лежит, несомненно, в своеобразном функциональном детерминизме, согласно которому возможность существования нефункциональных элементов и связей в системе отрицается осознанно либо остается неосознанной. Фигурально выражаясь, здесь не проводится четкого различия между «движением» (которое может быть неизбежным побочным эффектом, эпифеноменом эндогенных процессов, идущих 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, которые не служат значимыми средствами коммуникации, а лишь отражают 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 сигнализация животных по принципу дискретности или градуальности, несомненно заслуживает обсуждения. Существует, в частности, точка зрения, согласно которой эти два принципа не обязательно исключают друг друга, так что задача может иметь и третье решение: например, существование явного хиатуса между «группами сигналов», в каждой из которых последние связаны полной гаммой промежуточных вариантов (см., например, Watts, 1980; Smith, 1980).

2.3. Комбинаторно-иерархическая модель

По крайней мере в тех случаях, когда речь идет о сигнализации с использование оптического и звукового каналов связи, многие (если не все без исключения) физические события, априорно рассматриваемые в качестве «сигналов», могут быть разложены на состав-

ляющие их элементы. Так, песня соловья состоит из строф, строфы — 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»). По мнению Д. Эйнли (Ainley, 1975), приподнимание хохла, поворот глазного яблока, ворчание и всю позу экстаза можно рассматривать как равноценные «сигналы» (см. выше, 2.1 и табл. 1). Однако с этим трудно согласиться по причинам, указанным в обсуждении правил построения адекватных классификаций (см ниже). На мой взгляд, нет сомнений в том, что наиболее рациональный способ описания сигнального репертуар вида состоит в том, чтобы отразить его в качестве системы иерархически организованных единиц разного уровня.

Принципиально важно то, что этот способ описания по необходимости всегда будет 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 единого уровня интеграции. 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, поза экстаза), 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. 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.

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

Правила эти таковы. Во-первых, необходимо четко оговаривать выбор критериев, на основе которого предполагается членить некий фрагмент реальности на классы событий. Если этого не сделано, то классификацию уже нельзя рассматривать как принадлежащую коллективному знанию. На втором этапе построения классификации из заданного набора критериев путем их комбинирования следует построить конечное число диагнозов. Их полный набор описывает универсальное пространство возможностей. Далее отбираются те из комбинаций, которым соответствуют реально существующие классы (те, что уже известны нам). Пустые клетки, отвечающие мыслимым (не обнаруженным) классам событий, приходится оставить без внимания. Для простоты оперирования с классификацией следует группировать значимые комбинации в более крупные классы, получая тем самым комбинаторно-иерархическую классификацию. Вся описанная процедура, если она выполнена грамотно, позволяет избежать перекрывания классов, которое представляет собой один из наиболее опасных дефектов классификации.

Рис. 1. Схематизированное представление в двумерном пространстве акций самца кряквы (*Anas platyrhynchos*) при ухаживании за самкой (из: Schleidt, Crawley, 1980).

Если вернуться к упомянутой выше этограмме пингвина Адели, построенной Эйнли, нетрудно видеть, что в ней все классы самого высокого уровня выделены на разных основаниях, с использованием разных критериев (сигнализация с использованием головы и конечностей; позы, сопровождаемые либо не сопровождаемые вокализацией; сигналы, ассоциированные с гнездостроением). Это ведет к широкому перекрыванию категорий более низких уровней интеграции, так что в ряде случаев кое-какие из них оказываются попросту составной частью других. Другой неустранимый дефект обоих описаний-классификаций (как у Эйнли, так и у Спарра) — это несопоставимость категорий, относимых к одному иерархическому уровню, по степени их структурной сложности. Например, к категории «элементарных актов» в работе Спарра отнесены оглядывание (действительно элементарный акт), гнездостроение (сложнейший ансамбль поведения) и копуляция (многоступенчатое взаимодействие двух особей).

Экономичность представления данных в комбинаторно-иерархической модели. В случае детального описания моторных компонент сигнального поведения (изменения конфигурации поз и характера локомоции) информация, содержащаяся в их полном каталоге, оказывается громоздкой и трудной для восприятия другими исследователями (например, для сопоставления с данными по другим видам). На ранних этапах становления сравнительной этологии эти дефекты способов описания материала игнорировали. Первые публикации с попытками формализации этограмм, что позволило бы представить их в более компактной форме в целях свертывания информации, появились лишь на рубеже 1970-х и 1980-х годов. Новый подход был отражен в пяти работах, увидевших свет почти одновременно (Golani, Mendelsson, 1976; Панов, 1978; Schleidt, Crawley, 1980; Van Rhijn, 1981; Schleidt et al., 1984).

Простейший вариант новой методологии был предложен Шлейдтом и Кроули (Schleidt, Crawley, 1980). Они модифицировали этограмму брачного поведения самца кряквы (*Anas platyrhynchos*), сконструированную еще К. Лоренцом, отобразив ее в виде двухмерного графика. Для его построения автором были взяты всего лишь два параметра поведения с несколькими состояниями каждый (рис. 1).

Такой способ отображения данных, помимо компактности, обладает еще одним неоценимым преимуществом перед теми этограммами, которые строятся на предъявлении изображений разных поз, как если бы те были дискретными состояниями, отделенными друг от друга хиатусами. Новый способ отображения гораздо более соответствует реальности, указывая на континуальность переходов между всеми позами, присутствующими в репертуаре вида.

Ван Рийн попытался избежать субъективного произвола в составлении перечней «демонстраций». В своей работе, посвященной моторике сигнального поведения озерной чайки *Larus ridibundus*, он пишет: «Эти демонстрации были выделены из «неритуализованного» потока поведения скорее на интуитивной основе. Мой подход позволяет из-

Таблица 2. Сравнение каталогов поз озерной чайки *Larus ridibundus*, выполненых четырьмя авторами (из Van Rhijn, 1981)

Moynihan, 1955	**Tinbergen, 1959**	**Tinbergen, 1965**	**Manley, 1960**	**van Rhijn, 1981**
--	(сгорбленная)	(сгорбленная)	нормальная	расслабленная*[2]
сгорбленная	(--)	(нормальная)	сгорбленная	расслабленная”[3]
--	(прямая настороженная)	(прямая-2)	нормальная	прямая*
прямая настороженная	прямая настороженная	прямая -2	прямая -2	прямая”
--	(наклонная)	(наклонная -2)	нормальная	наклонная*
наклонная	наклонная	наклонная -2	наклонная -2	наклонная”
наклонная	наклонная	наклонная -3	наклонная 3	прямая вверх
стартовая (forward)	стартовая	стартовая -3	стартовая -3	низкая вверх
стартовая	стартовая	стартовая -2	стартовая -2	стартовая
--	--	нормальная	нормальная	предвзлетная
--	(копуляция)	(копуляция)	нормальная	Hovering
агрессивная прямая	агрессивная прямая	прямая -1	прямая -1	клюв вниз
-	(агрессивная прямая ?)	(напряженная изогнутая)	нормальная	изогнутая *
агрессивная прямая ?	агрессивная прямая ?	напряженная изогнутая	напряженная изогнутая	изогнутая”
кашляние	кашляние	кашляние	кашляние	кашляние
--	(кашляние ?)	(низкая изогнутая)	нормальная	низкая*
кашляние?	кашляние ?	низкая изогнутая	низкая изогнутая	низкая”
8	**7**	**12**	**11**	**17**

[1] В статье не удалось найти объяснения скобкам.
[2] Сгибы крыльев прижаты к туловищу.
[3] Сгибы крыльев отставлены.

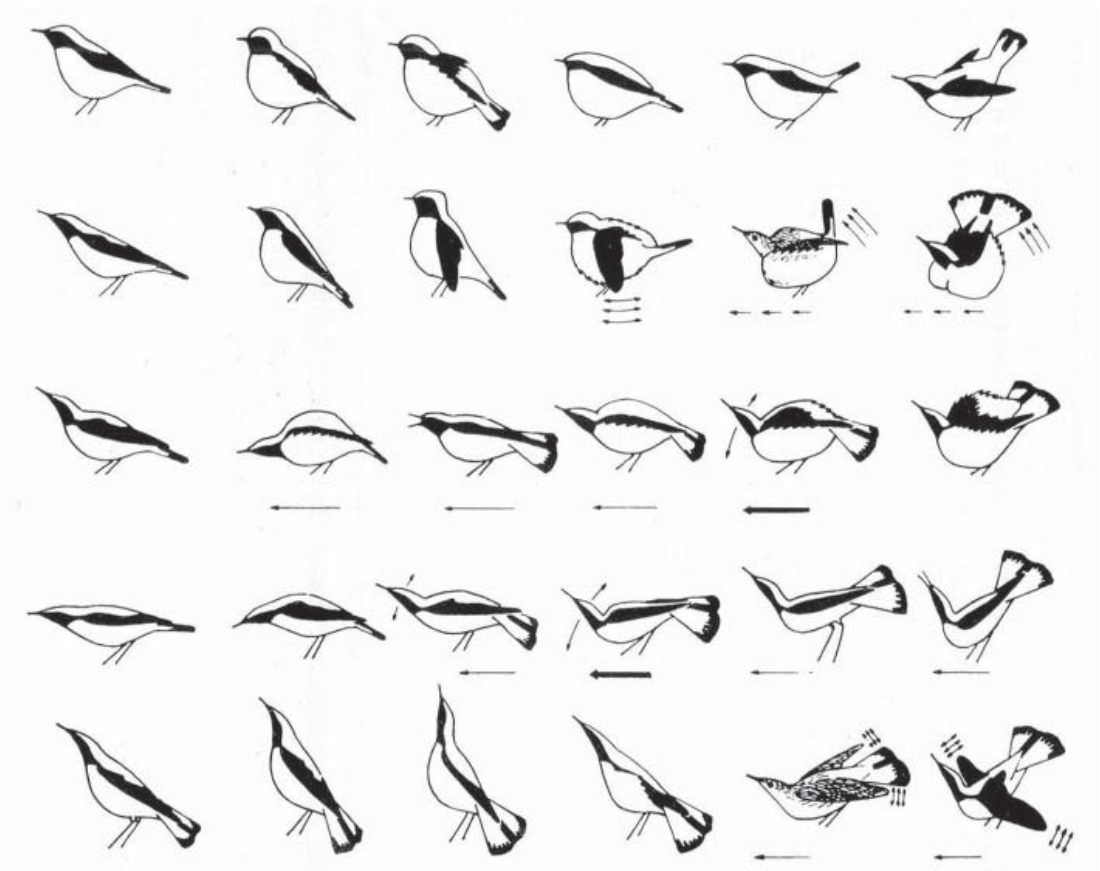

Рис. 2.. Континуум поз черношейной каменки (*Oenanthe finschii*), упрощенно отображенный в двумерном пространстве. Стрелками разной толщины показаны неодинаковые способы локомоции, характерные для птицы, принявшей данную позу (из: Панов, 1999).

бежать такого субъективизма» (van Rhijn, 1981: 591). К сожалению, этот автор в своих попытках преодоления субъективизма лишь удлинил предложенные ранее списки демонстраций у исследуемого им вида (табл. 2[9]). Ему не удалось выйти за границы привычного способа описания коммуникативного поведения и увидеть, что его классификация лишь немногим менее условна, чем предыдущие.

В работе Панова (1978) была предпринята попытка отобразить все континуальное разнообразие поз у черношейной каменки *Oenanthe finschii* по тому же принципу. Здесь взяты уже не 2, а 13 признаков с количеством состояний, варьирующих от 2 до 6. Изображение следовало бы дать в 13-мерном пространстве. Но поскольку это невозможно, континуум поз показан в упрощенном виде на плоскости (рис. 2). Экспрессивность движений (выраженная в «заметности», «броскости» поз с точки зрения наблюдателя) возрастает слева направо, сверху вниз и по диагонали от верхнего левого угла к нижнему правому. Возрастание экспрессивности отражено в нумерации поз. Обозначение их номерами позволяет уйти от функциональной их интерпретации, которая обычно затемняет

[9] *Из этой таблицы прекрасно видна вся шаткость попыток представить разнообразие поведения через перечень дискретных конструкций.*

суть дела, поскольку одна и та же поза наблюдается в самых разных контекстах и типах взаимодействий. Так, позу 19 каменки обоего пола неизменно принимают (помимо ряда других) в контексте напряженного антагонизма (например, при острых территориальных конфликтах), а самцы — также и в преддверии копуляции. В этом смысле сигнальный код» у птиц оказывается вырожденным, если пользоваться языком информатики[10].

Количество мерностей, образующих *n*-мерное пространство конструируемого континуума, зависит от числа выделенных исследователем элементарных признаков топологии, из которых строится комбинаторика сигналов более высоких уровней интеграции. Каждый такой признак принимает несколько квазидискретных состояний, то есть меняется континуально внутри себя. Следует подчеркнуть, что выбор количество мерностей — это процедура в известной степени произвольная. Она меняется в зависимости от целого ряда привходящих обстоятельств, например, от степени разнообразия поведения вида. В работе Шлейдта с соавторами (Schleidt et al., 1984) использованы 16 признаков с числом состояний от 1 до 4. Ван Рийн (Van Rhijn, 1981) взял 4 признака, и от 3 до 5 состояний для каждого из них.

Важно заметить, что рассмотренный здесь континуум моторных реакций, передающих «сообщение» по оптическому каналу связи, перекрывается с другим, образованным акустическими компонентами сигнализации. Если у большинства видов птиц обмен информацией идет одновременно по акустическому и оптическому каналам связи, то в других группах позвоночных полимодальность во внешних проявлениях поведения принимает иные, подчас гораздо более сложные формы. Например, у млекопитающих к двум названным каналам связи добавляется еще ольфакторный, а в коммуникации приматов огромное значение играет также тактильный. У большинства рептилий вокализация отсутствует, а в половых взаимодействиях у ряда видов задействованы оптический и тактильный каналы связи.

3. Современное состояние представлений о сигнальном поведении животных

Здесь я хочу максимально акцентировать ту систему взглядов, на противодействие которой направлены последующие главы этой книги. В начале главы 1 было сказано, что в последние десятилетия эмпирические исследования, направленные на поиски реальных механизмов организации коммуникативного процесса, оказались погребенными под лавиной отвлеченных, умозрительных спекуляций наивно адаптационистского толка. Суть этих рассуждений сводится к тому, каким образом сигнальное поведение особи может способствовать повышению ее приспособленности или, напротив, уменьшать ее. А коль скоро коммуникативное поведение рассматривается как непременно адаптивное, внимание переносится с анализа реально происходящего на гипотетические пути становления «сигналов» в эволюции на основе тех или иных форм отбора (в особенности, полового). В результате, рассмотрение проксимальных механизмов, работающих в коммуникативном процессе, подменяется схоластическими упражнениями по поводу того, например, почему сигналы животных непременно должны быть «честными» (reliable, honest). Причем речь идет не о каких-то конкретных сигналах в той или иной группе животных (скажем, насекомых, птиц или млекопитающих), не говоря уже об отдельных видах, но о «сигналах животных вообще».

Я вижу причину такого рода изменений в общей направленности взглядов в этой области знаний за последние 20-30 лет в резком изменении контингента лиц, считающих

[10] *В деталях этот подход описан в главе 5 книги.*

себя причастными к обсуждаемому вопросу. Если раньше это была сфера интереса зоологов, занятых конкретными этологическими изысканиями, то на протяжении рассматриваемого периода инициатива перешла здесь в руки тех, для кого животные ни в какой мере не являются непосредственных объектом исследований. Таким образом, свои знания они могут получить только из вторых рук (учебники этологии) или из третьих — через околонаучную и популярную литературу.

В этом не было бы особой беды, если бы процессы коммуникации у животных не были бы весьма тонкой материей, проникновение суть которой попросту невозможно без собственного длительного опыта непосредственного их изучения в природе. Можно задать вопрос, смог ли бы стать Нобелевским лауреатом Нико Тинберген, если бы он не посвятил годы жизни полевым экспериментам по коммуникативному поведению насекомых[11] и наблюдениям за поведением чаек. Все это теперь признано неинтересным на фоне споров о том, кто больше «выигрывает» в ходе коммуникации — отправитель «сигнала» или его приемник.

Начало этой утрате интереса к тому, что реально происходит в природе, было положено интервенцией в область поведенческих наук кабинетных теоретиков, стоящих на позициях генетического редукционизма. На протяжении 1970 годов литература по проблемам поведения животных оказалась наводненной надуманными схемами алгебраического характера (альтруизм, реципрокный альтруизм, итоговая приспособленность, отбор родичей и мн. др.) и моделями (типа «стабильной эволюционной стратегии»), которые, с точки зрения мыслящего натуралиста невозможно, при всем желании, сопоставить с чем-либо, реально происходящем в природе. Их авторы — У. Гамильтон, Р. Трайверс, Дж. Мейнард Смит[12] и др. выступили на правах высоколобых интеллектуалов, которые лучше специалистов-этологов осведомлены о скрытых *генетических* пружинах эволюции поведения животных (подробнее см. Панов, 1983: 8.1, 8.2; 2010; о стерильности этой системы взглядов см. Nowak et al., 2010).

Позже, в 1980-1990-е годы, с началом возрождения интереса к происхождению языка, тема сигнального поведения животных привлекла к себе внимание лингвистов, психологов и философов. Понятно, что при отсутствии у них какого-либо собственного опыта работы в этой сфере, их представления не могли сформироваться иначе, как под влиянием тех обрисованных выше абстрактных схем, которые стали доминирующими в предшествующие два десятилетия. Опираясь на них, о сигналах животных рассуждают философы Д. Деннетт (Dennett, 1983), Р. Милликан (Millikan, 1989) и У. Штегманн (Stegmann, 2005), лингвист и антрополог Т. Скотт-Филлипс (Scott-Phillips, 2008)[13]. Этот

---

[11] *Анализ реакций на модель конспецификов у бабочки бархатницы Eumenis semele (Satyridae). См. главу 9 в книге: Тинберген Н. 1970. Осы, птицы, люди. М.: МИР. 333 с.*

[12] *Согласно Википедии, У.Гамильтон — эволюционный биолог (конкретная специализация в какой-либо дисциплине не указана); Р. Трайверс — обучался математике, юриспруденции и психологии; Дж. Мейнард Смит — эволюционный биолог, специализировался в области генетики дрозофил и популяционной генетики.*

[13] *Сфера интересов Д. Деннета — философия мышления, науки и биологии в их отношении к эволюционной биологии и когнитивным наукам. Р. Милликан. — философ биологии, психологии и языковедения. У. Штегманн — философ биологии и когнитивных наук. Интересы Т. Скотта-Филлипса имеют междисциплинарный характер (эволюционная биология, когнитивные науки, лингвистика и антропология).*

перечень имен мог бы быть существенно увеличен. О направлении изысканий названных авторов можно судить по названиям некоторых их публикаций: Скотт-Филлипс: «Корректное применение теории сигнализации животных к коммуникации людей»; Штегманн: «Представления Джона Мейнарда Смита о сигналах животных».

Первая из этих статей начинается со слов: «Этологический вопрос, состоящий в том, что удерживает сигналы достоверными (reliable) вопреки эволюционному давлению, направленному против этого, обычно опирается на решение проблем теории коммуникации у животных (Maynard Smith, Harper, 2003)» (Scott-Phillips, 2008: 275). Вторая посвящена обсуждению взглядов, изложенных в той же книге Мейнарда Смита и Харпера.

3.1. О трактовке понятия «сигнал» в новейшем руководстве по коммуникации животных

Эта книга объемом 166 с. стала своего рода Евангелием для аудитории, которая эксплуатирует тему сигнализации животных в том ключе, о сути которого было только что сказано. На запрос в Google вы мгновенно получаете 58 800 ссылок ее цитирований. На взглядах, изложенных в этой работе, во многом основывается раздел о коммуникации животных в неоднократно упоминавшейся книге В. Фитча «Эволюция языка» (Fitch, 2010). Из книги Мейнарда Смита и Харпера этот автор заимствовал и определение понятия «сигнал», лишь немного изменив дефиницию (см. выше, начало этой главы).

В оригинале это определение звучит так: «Мы определяем «сигнал» как некий акт или структуру, которые меняют поведение другого организма. Они сформировались в эволюции на почве этого своего воздействия и эффективны потому, что ответная реакция также эволюционировала соответствующим образом» (Maynard Smith, Harper 2003: 3). В критических замечаниях по поводу этого определения Штегманн (Stegmann, 2005) подчеркивает его очевидную неполноту и логическую слабость.

С моей точки зрения, гораздо серьезнее другой порок этой дефиниции. Он состоит в том, что в нем смешаны обозначения сути явления и указания на чисто гипотетические пути его возникновения. Первое можно трактовать беспредельно широко (о чем говорит и Штегманн), а второе основано на привычной вере адаптационистов в силу отбора и практически недоказуемо. Все это делает предлагаемое определение лишенным каких-либо содержательности и операциональности. Авторы определения явным образом проигнорировали важнейший методологический принцип, наиболее четко сформулированный еще в начале XX века классиком лингвистики Фердинандом де Соссюром. «Совершенно очевидно, — писал он в 1916 г., — что в интересах всех вообще наук следовало бы более тщательно разграничивать те оси, по которым располагаются входящие в их компетенцию объекты. Всюду следовало бы различать ... 1) ось одновременности, касающуюся отношений между сосуществующими явлениями, где исключено всякое вмешательство времени, и 2) ось последовательности, на которой располагаются все явления первой оси со всеми их изменениями» (курсив мой — Е.П.).

Чтобы читатель уяснил себе, в каком ключе понимание «сигнала» обсуждается сегодня в англоязычной литературе, я вынужден уделить немного места описанию классификации сигнальных средств, которая в наибольшей степени привлекла внимание поклонников книги, о которой идет речь. Ее авторы первым делом подразделяют средства сигнализации на три класса: реплики, индексы и собственно сигналы. «Репликами» (cues) они называют такие качества особи, которые могут модифицировать поведение других (то есть подпадают под приведенное выше определение сигнала), но не являют-

ся продуктом отбора на выполнение сигнальных функций. Примером реплики могут служить размеры особи, способные повлиять на поведение оппонента при агонистическом взаимодействии.

Мало чем от реплик отличаются (если отличаются вообще) «индексы». Их структура в значительной степени зависит от показателей «качества» особи, его транслирующей. Поскольку животное не в состоянии намеренно изменить параметры индекса, тот оказывается, по мнению авторов, очень важным аспектом «честной» коммуникации.

Что касается сигналов в собственном смысле слова (эволюционно выработанных, по убеждению авторов) то в основу их классификации положена так называемая теория стоимости сигнализации (theory of costly signalling). В соответствии с уровнем затрат при трансляции сообщения выделяют 1) сигналы, свободные от затрат; 2) «минимальные сигналы», стоимость (cost) использования которых не выше, чем это необходимо для эффективной трансляции информации и 3) сигналы попадающие в категорию гандикапа. Последние стоят очень дорого, поскольку их стоимость, достаточная для адекватной трансляции сообщения (efficacy cost), нагружается некоей дополнительной (strategic cost).

Лейтмотивом книги Мейнарда Смита и Харпера служит проблема соотношения между достоверностью (reliability) коммуникации, с одной стороны, и ее «стоимостью», с другой. В таком контексте ставится, например, такой вопрос: Должен ли честный сигнал быть обязательно дорогостоящим? (раздел 2.6 книги).

Что касается меня, то после 50 лет, затраченных мной на полевое изучение принципов коммуникации у животных, я при всем желании не в состоянии каким-либо образом сопоставить все, мне известное, с системой представлений, выстроенных авторами книги. Их классификация представляется мне аморфной и не дающей ни малейших надежд на ее использование в применении к реальным ситуациям.

Неустранимым дефектом этой системы взглядов оказывается концентрация внимания на стоимости «единичного сигнала», взятого в качестве некой абстрактной сущности. Между тем, вопрос о стоимости (например, в плане энергетических затрат на сигнализацию) стал бы вполне реальным, если рассматривать его в рамках того, что я называю коммуникативным процессом. Как я попытаюсь показать в последующих главах, коммуникация животных неизменно весьма дорогостояща — в силу высокой неопределенности «ожиданий» коммуникантов (из-за вырожденности системы сигнальных средств и высокой избыточности трансляции сообщений). Именно этим процесс кардинально отличается от обмена информацией при общении людей.

В то же время, расплывчатость категорий[14], выделяемых в критикуемой системе понятий, создает богатую почву для отвлеченных рассуждений схоластического свойства, примеры которых я вынужден привести для оправдания своей точки зрения.

---

[14] *Категории расплывчаты хотя бы уже потому, что стоимость (cost) сигнала оценивается чисто умозрительно, а в применении к неким конкретным ситуациям — совершенно субъективно. Я не вижу способа привлечь к этой процедуре какие-либо реальные количественные оценки. Этот порок классификации заметили даже те, кто рассматривает ее с чисто формальных позиций, то есть не имея в виду некие реально происходящие процессы. Например, «Операциональные суждения о стратегической стоимости (strategic cost) будут спорными до тех пор, пока не существует строгой методологии ее отделения от эффективной стоимости (efficacy cost). По той же причине не информативно понятие сбалансированные затраты (equilibrium cost)... Только измерение пограничных значений потерь (costs) и выигрыша (benefits) при трансляции сигнала может говорить о том, действительно ли его честность (honesty) поддерживается за счет неких затрат» (Számadó, . 2011: 8). Я лично не вижу способа осуществить такого рода пожелания, поскольку все, о чем здесь говориться, есть не более чем виртуальная реальность.*

Вот цитата на эту тему из книги В. Фитча: «Коммуникация у социальных видов животных была в деталях проанализирована Мейнардом Смитом с использованием "игры сэра Филиппа Сидни" (Maynard Smith, 1991). В этой модели особь решает, стоит ли ей делить некоторый ресурс с другой особью на основе информации, полученной из сигналов, ею транслируемых. Степень родства двух индивидов оценивается коэффициентом *r*. Если особи родственны друг другу в достаточной степени, могут возникнуть сигналы «дешевые» и «честные», которые станут эволюционно стабильными. Действительно, если цена за обмен «честной» информацией очень мала, то даже незначительная выгода будет способствовать эволюции дешевой коммуникации и также между отдаленными родичами» (Fitch, 2010: 199).

А вот другой фрагмент текста на ту же тему: «Когда функция стоимости сигнала есть в то же время функция качества транслируемой информации, возможно свободное от затрат равновесие, при котором потерями со стороны честного отправителя сигнала можно пренебречь. Если же, с другой стороны, функция стоимости сигнала не зависит от качества сообщения, сбалансированные затраты (equilibrium cost) честного отправителя сигнала неминуемо будут больше нуля». Сделав этот вывод на основе своей чисто формальной модели, автор цитаты пишет: «Исследования должны быть направлены на изучение проксимальных механизмов честной сигнализации и на выявление потенциального набора ограничений, которые могли бы выявить связь между потенциальными потерями обманщиков (cheaters) и реальными (realized cost) — честного отправителя сигнала, что, в свою очередь, могло бы вести к сбалансированным затратам» (Számadó, 2011: 10). Приятно слышать это от человека, который никогда сам не занимался непосредственно изучением коммуникации у животных, хотя и написал на эту тему значительное количество статей[15].

В этой последней цитате содержится явный намек на то обстоятельство, что построения Мейнарда Смита и Харпера пока что остаются голой схемой, никак не проверенной и, вероятно, непроверяемой в принципе, в ее отношении к реальности. На мой взгляд, она абсолютно стерильна и лишь отвлекает внимание исследователей от попыток понять истинные принципы коммуникации животных.

Причины отвлеченного характера и очевидной слабости построений Мейнарда Смита и Харпера вполне объяснимы. Дело в том, что ни тот, ни другой не являются специалистами в области поведения животных вообще и коммуникативного поведения в частности. Весь опыт первого в изучении коммуникации животных ограничивается его ранней работой по размножению дрозофил, где был затронут вопрос о брачном поведении этих мух (Maynard

---

[15] *Несколько слов о С. Сзамадо. Будучи студентом, он в 1995 г.получил первую премию на XXII Венгерском конкурсе научных работ за исследование в области* ***экологии растений****. Диссертация на соискание степени Ph.D написана им на тему «Правдивость коммуникации животных» на основе применения* ***моделирования в области теории игр****.*
Им написаны статьи: «Угрожающие демонстрации — это не гандикап» (2003); «Как работают угрожающие демонстрации: видоспецифическая техника борьбы, оружие и риск при сближении (2008); «Долговременные обязательства способствуют честной сигнализации о статусе» (2011); «Взлет и падение принципа гандикапа» (2011). В соавторстве (с F. Szalai): «Стратегии честности и обмана в простой модели агрессивной коммуникации» (2009).
Кроме того, в соавторстве (с M. Lachmann, и C.T. Bergstrom) «Затраты и конфликт в сигналах животных и в языке человека» (2001); с E. Szathmáry: «Избранные сценарии возникновения языка» и «Язык: социальная история слов».

Smith, 1956)[16]. Позже он занимался более глобальными проблемами, написав книги «Теория эволюции», «Математическте идеи в биологии», «Эволюция полового размножения», «Эволюция и теория игр», «Основные направления в эволюции», и лишь за год до смерти, в возрасте 83 лет, решил опубликовать свои представления о сигналах животных.

Этому событию предшествовали статья под названием «Логика конфликта у животных», написанная Мейнардом Смитом в соавторстве с популяционным генетиком Дж. Прайсом (Maynard Smith, Price, 1973)[17] и две статьи относительно коммуникации у животных в соавторстве с британским орнитологом Д. Харпером — об эволюции агрессивного поведения и по классификации сигналов (Maynard Smith, Harper, 1988, 1995). Именно последняя из них легла в основу книги, выпущенной ими 6 лет назад.

На своей странице в Интернете Д. Харпер обозначает свои научные интересы в четырех рубриках. Это 1) роль жировых накоплений у птиц-дальних мигрантов; 2) сравнительный анализ паразитирование клещей на птицах; 3) изучение биологии овсянки-просянки, находящейся под угрозой исчезновения в Великобритании. (о четвертой будет сказано ниже). Из 50 статей, приведенных здесь же в полном перечне публикаций Д. Харпера[18], только одна статья (помимо упомянутых выше двух, написанных в соавторстве с Мейнардом Смитом), посвящена непосредственно проблеме коммуникации (Harper, 1991). Она опубликована в сборнике «Поведенческая экология» и представляет собой обзор исследований, выполненных по этой проблеме другими авторами.

Тема, непосредственно касающаяся феномена коммуникации, поставленная Харпером на первое место среди его интересов, звучит так: «Почему некоторые сигналы жи-

---

[16] *Вот резюме этой статьи: «Яйца, отложенные аутбредными самками, собирали с момента начала их участия в размножении и до смерти, оценивая успех вылупления личинок. Первоначально свыше 99 % яиц от спариваний самок с аутбредными самцами были успешными. После примерно 30 дней количество спермиев в вентральном спермоприемнике самки недостаточно, чтобы вызвать осеменение, так что яйца, дающие личинок, немногочисленны или вообще отсутствуют. После спаривания с инбредными самцами начальная доля успешных яиц составляет 43 - 84%, а резкое снижение этого показателя наступает примерно через 10 дней. Таким образом, инбредные самцы имеют преимущество как в количестве продуцируемой ими спермы, так и в ее качестве».*

[17] *В этой статье на основе машинного моделирования была сделана попытка применить идею так называемой «эволюционно стабильной стратегии», ранее предложенная Мейнардом Смитом, к эволюции конфликтов у животных. К работе был привлечен Дж. Прайс, специалист в области химической физики. На компьютере смоделировали более 30 тыс. конфликтов между гипотетическими животными, пользующимися пятью разными типами стратегий (миролюбивая «мышь», кровожадный «ястреб», «забияка», «отвечающий мирным поведением на мирное и нападением на нападение», «пробующий разные ходы, прежде чем ответить партнеру»). Авторы пришли к выводу, что эволюция агрессивного поведения* ***должна*** *приводить к смягчению агрессии и к постепенному преобразованию кровопролитных драк в ритуализованные взаимные угрозы.*

[18] *Из них 16 — это заметки в 1-2 страницы об орнитологических наблюдениях (преимущественно в журнале British Birds), 7 — такие же короткие тексты, по отдельным видам птиц, помещенные в сводку «Птицы Западной Палеарктики», и в «Атлас гнездящихся птиц Британии и Ирландии». Полноценные статьи посвящены биологии овсянки-просянки (5) и зарянки (8). Десять статей (4 написанные совместно с 1-6 соавторами) затрагивают самые разные аспекты орнитологии (например, о методике измерения птиц и определении их пола, наследуемость внешних признаков морфологии, влияние перьевых клещей на состояние оперения и т.д.). Среди этих публикаций только три имеют отношение к поведенческой тематике (отдельные аспекты песенного поведения птиц и конкуренция в местах искусственной подкормки у уток).*

вотных столь сложны?». «Сигналы животных часто поразительно сложны (gloriously complex)», — пишет он, указывая в качестве примера на «демонстрации» самца павлина. В литературе по коммуникации животных понятие эпитеты «сложный», «отработанный» (elaborated)[19] обычно неявно подразумевают, во-первых, существование некого скрытого (не выявленного до поры до времени) богатства содержания информации, транслируемой такими сигналами (см., напр., Clark, 1983). А во-вторых, в этой «сложности» видят аргумент в пользу того, что становление таких структур не могло обойтись без отбора на «улучшение» их коммуникативной эффективности. Как пишет Харпер, «Меня интересует, какие потери и выигрыши имело наращивание сигнальных компонентов в процессе эволюции при усложнении сигнализации». На мой взгляд, этот подход грешит наивной априорной верой в постулаты адаптационизма, что я попытаюсь аргументировать в другой главе книги.

3.2. Взгляды Мейнарда Смита и Харпера как парадигма «нормальной науки»

Из сказанного в последних двух параграфах следует, что вся система понятий, выстроенных в книге этих авторов относительно того, что есть сигнал в коммуникации животных, не могла быть ничем иным, как отвлеченной схоластикой чисто умозрительного свойства (см. сноску 14). Успех этих построений в глазах всех тех, кто так же далек от практики изучения этих явлений, как и авторы книги, объясняется, на мой взгляд, авторитетом первого из них как человека, знающего ***все*** об эволюции органического мира. Беда, однако, состоит в том, что псевдоэволюционные схемы, предложенные в этом учебнике, стали завершающим этапом в конструировании парадигмы, заложенной усилиями таких кабинетных теоретиков, как В.Гамильтон и Р. Докинз. Как известно, парадигма, в отличие от тех систем знаний, которые формируются по принципу поиска истины, «определенно включает в себя, в качестве ключевого момента, процесс усвоения соответствующих идей *на веру, вне зависимости от того, что имеет место в действительности* (Bohm, Peat 1987: 52; курсив мой — Е.П.).

Как и всякая парадигма, «теория стоимости сигнализации» с ее антопоморфическими основополагающими категориями «честности» и «обмана» процветает в настоящее время, несмотря на ее бросающуюся в глаза ее полную оторванность от реальной почвы. Иными словами, «теория» живет теперь собственной жизнью, вовлекая в сферу своего влияния не только гуманитариев, но и тех зоологов, которым не под силу разобраться в фундаментальных дефектах ее исходных положений.

В 2005 году вышла еще одна книга той же направленности под названием «Эволюция коммуникации животных: достоверность и обман в системах сигнализации» (авторы W Searcy и S. Nowicki). Мы вновь видим, что внимание авторов сосредоточено не на ознакомлении читателя с тем, что такое коммуникация в плане структуры сигналов и как реально осуществляются процессы взаимодействий между особями, а на совершенно гипотетических представлениях об ее эволюции. Те факты, которые получены самими авторами и другими исследователями, подгоняются под готовые априорные

[19] *Строго говоря, структура заслуживает наименования «сложной» в том смысле, что она не поддается лаконичному описанию. Или, иными словами, процедура свертывания информации, касающейся строения данной структуры, оказывается чрезвычайно трудоемкой и зыбкой по своим результатам, что в общем случае характерно для хаотических субстанций, лишенных строгой организации (см., например, Adami, Cerf, 2000).*

схемы «классиков»: Мейнарда Смита и Харпера. Вот названия основных глав: «Сигнализация, когда интересы перекрываются», «Сигнализация, когда интересы различаются», «Сигнализация, когда интересы противоположны», «Честность и обман». Во введении 4 страницы отведены под рубрику «Эволюция интересов отправителя сигналов и адресата» и столько же посвящены описанию все той же неработоспособной классификации Мейнарда Смита и Харпера («Категории платы за сигнализацию»).

Приходится только сожалеть, что опытные зоологи, обладающие серьезным материалом[20], не смогли предложить что-нибудь более оригинальное и не столь бесполезное с точки зрения воспитания умения критически мыслить у будущих поколений исследователей. Но такова уж сила модных представлений в современной науке — то, что А. Веннер и П. Уэллс (2011) называют «тисками парадигмы». Во все этом я вижу поистине разрушительную роль этих шаблонных воззрения для дальнейших перспектив развития интересующей нас области знаний.

Печально то, что практикующие зоологи начинают вовлекаться в дискуссии, затеянные вокруг темы коммуникации у животных людьми, знающими о ней лишь понаслышке. Характерным образцом этой тенденции может служить статья двух герпетологов, весьма активных на поприще идущей здесь полемики риторического характера (Font, Carazo, 2010). Текст статьи явно претендует на теоретическую новизну. Авторы предлагают новый термин — «функциональная информация», которая извещает других о «размерах отправителя сигнала, его индивидуальности (identity), местопребывании, репродуктивном состоянии, родительских способностях, вкусовой привлекательности...». На этот раз перед нами причудливая смесь первоначальных представлений о *демонстрациях* из арсенала ранней этологии, о *манипулировании* партнером отправителем сигнала, а также построений, изложенных в книге Мейнарда Смита и Харпера. Пафос статьи состоит в том, что все эти взгляды вполне совместимы, а их синтез ведет к заключению, что сигнал «*имеет значение, но не может рассматриваться в качестве носителя сообщения* (message)». В этом пассаже содержится явное логическое противоречие. Перед нами еще один пример подмены попыток уяснить, что именно происходит в действительности, перетасовкой словесных конструкций, смысл которых можно трактовать как угодно, в соответствии с пожеланиями того или иного автора.

Приходится признать, что в рамках рассмотренных представлений понятие «коммуникативный сигнал» полностью утрачивает свою содержательность и онтологическую опору. Его границы не удается очертить сколько-нибудь очевидным образом ни в структурном, ни в функциональном плане.

3.3. Альтернативная стратегия: *изучение* эволюции сигнальных средств

Пустопорожним словопрениям о «честной» и «вводящей в заблуждение» коммуникации противостоит принципиально иная методология, применение которой давно стало нормой во всех биологических дисциплинах сравнительного характера. Я имею в виду структурно-функциональный подход, при котором познанию функции исследуемых объектов предшествует отображение в сознании исследователя их структурных

[20] *Основные интересы Сеарси (W.A. Searcy, Университет Майами, Флорида) лежат в сфере изучения функциональных аспектов песенного поведения птиц (в частности, влияния раннего голодания на развитие тех областей мозга, которые управляют пением, и, соответственно, на качество научения видоспецифической песне). В лаборатории Новицки (S. Nowicki, Duke University, Северная Каролина) проводятся исследования по поведенческой экологии и нейроэтологии, в основном на птицах, но также с использованием других групп животных (пауков, ракообразных, ящериц, дельфинов и приматов.*

особенностей. Именно на этом принципе была построена сравнительная этология, которую ее создатель К. Лоренц уподобил сравнительной анатомии. В отличие от жонглирования терминами, предлагаемого в двух книгах, о которых только что шла речь, здесь практика исследований требует оперирования широким спектром реально существующих структур. Они должны быть сопоставлены друг с другом с применением всего арсенала устоявшихся в науке сравнительных методов (в том числе и количественных). Цель таких сопоставлений — выявление преемственности структур (в нашем случае — сигнального характера) во времени и гипотетических трендов их трансформации в ходе филогенеза конкретной группы организмов. С учетом сказанного именно этот подход может быть назван изучением эволюции сигналов, чего, на мой взгляд, нельзя сказать о построениях Мейнарда Смита и его последователей. Вместо того, чтобы навязывать эволюции придуманные в кабинете схемы того, каким «правилам» она должна была подчиняться, в сравнительной этологии предпринимаются попытки реконструировать ход событий в канве филогенеза определенной ветви животного мира.

Ни о чем таком из книг сторонников отвлеченного абстрагирования узнать не удастся. То ли им неизвестно о существовании сравнительной этологии, то ли они о ней сознательно умалчивают. Второе более вероятно, поскольку явно не в их пользу сравнение результатов, достигнутых к сегодняшнему дню на поприще практикуемых ими спекулятивных построений, с тем, что эволюционная биология приобрела в результате исследований в области сравнительной этологии.

Еще около 20 лет назад видный этолог Р. Прум писал: «С середины 1960-х годов в сравнительных биологических дисциплинах произошла революция в методах реконструкции филогенеза путем выдвижения гипотез относительно хода эволюции (Hennig, 1966; и др.). Помимо таксономии и филогенетической систематики, эти подходы нашли применение в биогеографии, функциональной и эволюционной морфологии. Однако за тот же период интерес к этологическому подходу, выдвинутому Лоренцом (1941, 1970, 1971), Тинбергеном (1951, 1952, 1959) и их последователями, увял под напором адаптационизма, социобиологии и нейробиологических перспектив в сфере эволюции поведения» (Prum, 1990).

К счастью, отельные (немногие) группы исследователей остались верны желанию понять, как именно могут идти структурные преобразования сигнальных средств в ходе эволюции органического мира. Недостаток места не позволяет мне дать полный обзор даже наиболее значимого, что было сделано в этой области (более полную картину см. в работах: Панов, 2005). Поэтому я остановлюсь здесь лишь на двух ярких примерах, касающихся изучения эволюции сигнализации у птиц.

Еще в конце 1950-х годов Е.Т. Джиллард положил начало сравнительным исследованиям сигнального поведения птиц-шалашников (сем. Ptilonorhynchidae) и, в частности, их способов сооружения особых материальных структур (так называемых «беседок»), возводимых самцами этих видов (Gilliard, 1959*a*, 1959*b*). Он же уловил определенные параллели между поведением шалашников (и другой) группы птиц, южноамериканских манакинов (сем. Pipridae), которые определенным образом модифицируют объекты внешнего окружения с тем, чтобы использовать их в качестве субстрата при исполнении сложно организованных акций сигнального характера (Gilliard, 1959*b*, 1962)[21].

Исследования по эволюции структуры беседок шалашнков и привязанных к ним форм оптической и акустической сигнализации были продолжены в работах само-

[21] *Об этих блестящих исследованиях, входящих в золотой фонд исследований по поведению птиц, вы не найдете упоминания в книгах Мейнарда Смита и Харпера, Серси и Новицки.*

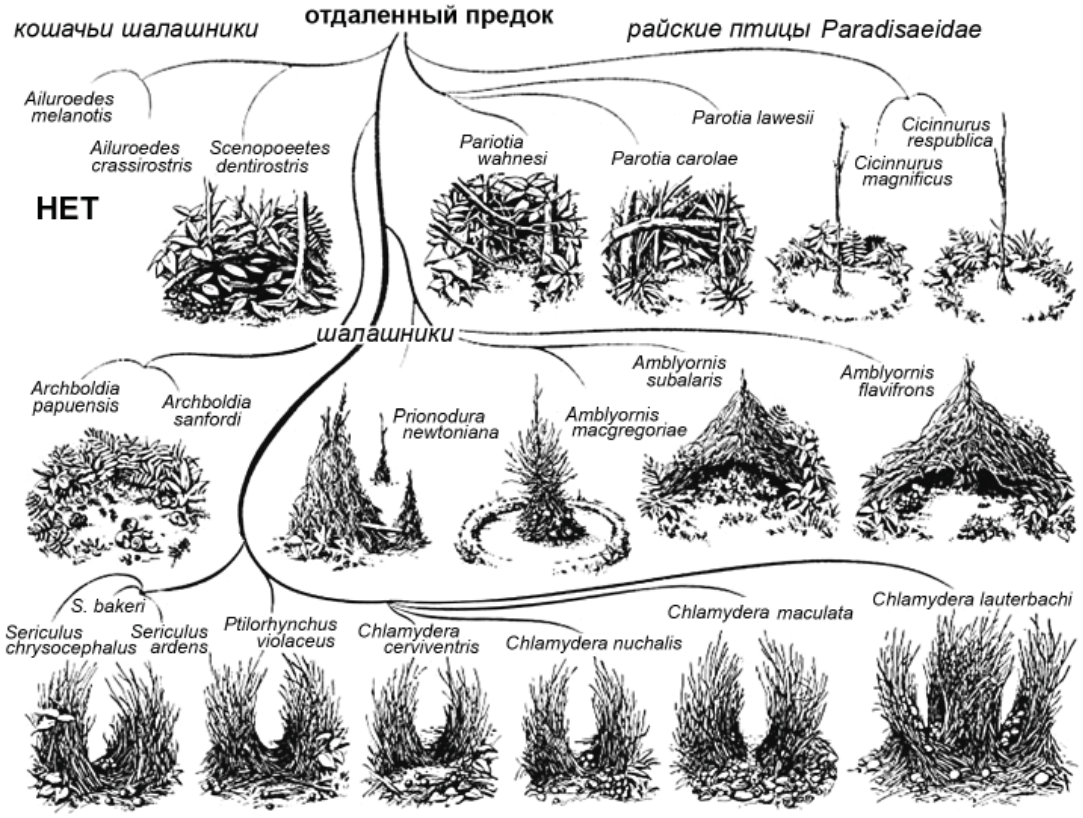

Рис. 3. Варианты обустройства индивидуальных токовых площадок самцами райских птиц и шалашников. Гипотетическая схема эволюции поведенческого комплекса. По: http://www.life.umd.edu/biology/borgialab/, с изменениями.

го Джилларда (Gilliard, 1969), Дж. Диамонда (Diamond, 1986), супругов Фрит (Frith, Frith, 2008) и в ходе реализации обширной программы коллектива под руководством Г. Борджиа (2002-2011 — см. http://www.researchgate.net/researcher/38820262). Результатом стало формулирование сценария эволюции структуры беседок шалашников (рис. 3)[22]. Здесь перед нами нечто вполне осязаемое, по своей содержательности не идущее ни в какое сравнение с фантазиями о прогрессивной эволюции неких мифических «честных» сигналов.

Объектом другой линии исследований того же плана послужили высоко дифференцированныt и весьма разнообразные видоспецифические системы сигнализации у манакинов — обширного семейства т.н. кричащих (не певчих) воробьинообразных. О высоком уровне дивергенции внешней морфологии этой неотропической группы пернатых (разнообразие окраски и перьевых украшений) говорит тот факт, что около 40 их видов распределены между 21 родами.

У всех изученных видов манакинов готовые к размножению самки посещают демонстрирующих самцов на токах. На току каждый самец под пологом тропического

[22] *Подробнее см. статью Р.Кусимиерски с соавторами в этом номере журнала.*

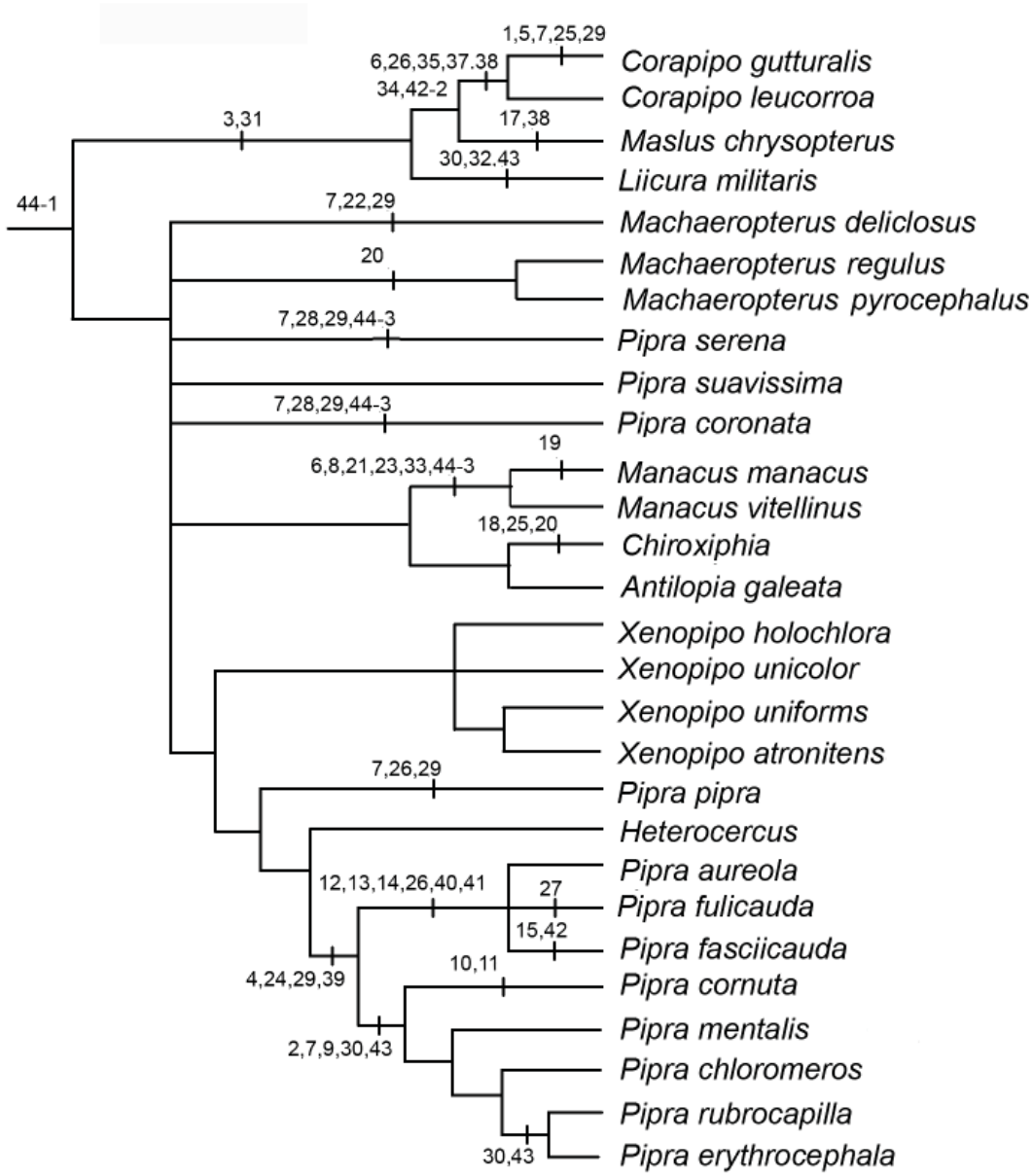

Рис. 4. Распределение 44 признаков сигнального поведения на дендрограмме, построенной на основе сравнения строения сиринкса у 28 видов манакинов. Из: Prum, 1990.

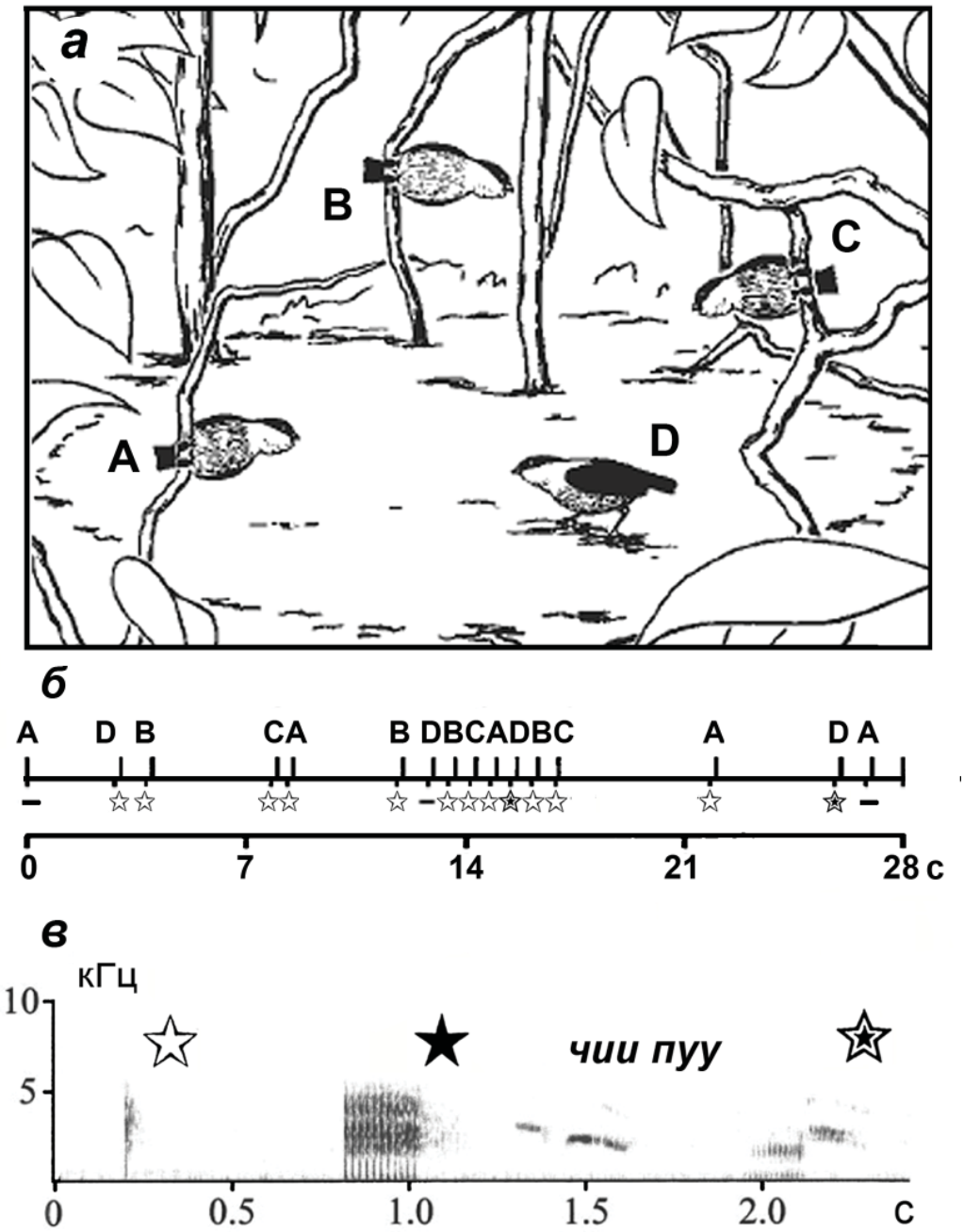

Рис. 5. Схема поведения самца манакина *Manacus vitellinus* на токовой площадке. В позиции *а* литерами A-D обозначены моменты прыжков птицы, сопровождаемых механическими звуками. Их характер показан звездочками в позиции *б*, а акустическая структура — в позиции *в*. Тот, что обозначен здесь послелним символом, конвергирует по звучанию с вокальным сигналом «чии пуу». По: Schlinger et al., 2001, с изменениями.

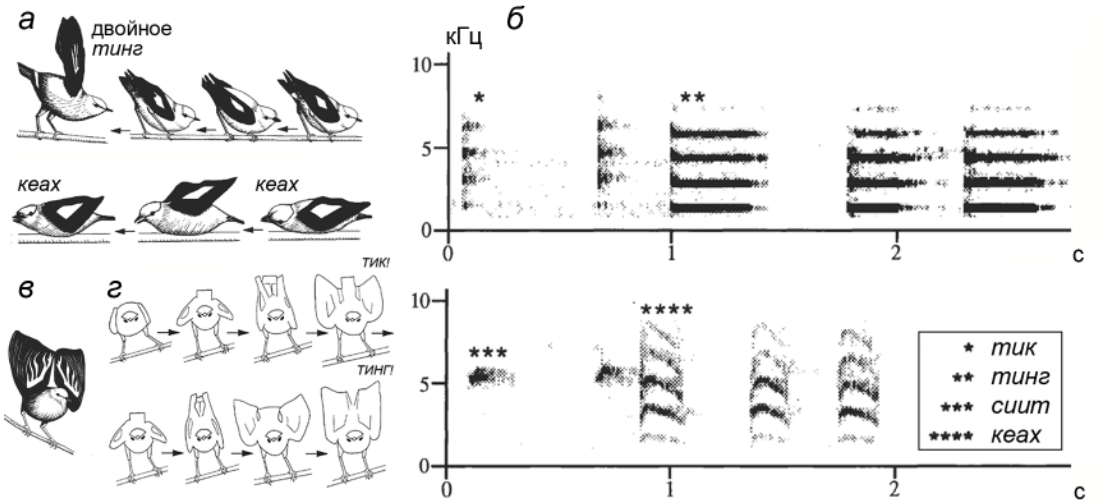

Рис. 6. Сигнальные позы и звуки самца манакина *Machaeropterus delicios*. В позициях *а* (вверху), *в* и *г* — характер движений крыльев, приводящих к воспроизведению двух типов механических звуков. Их акустическая структура (как и вокального сигнала «кеах» показана в позиции *б*. Из: Bostwick, 2000, с изменениями.

леса расчищает от опада и растительной ветоши клочок земли диаметром около метра, посредине которого возвышается тонкий древесный побег. Его самец освобождает от листьев, создавая таким образом шест для своих акробатических упражнений. Держась на небольшом расстоянии друг от друга, самцы быстро крутятся вокруг своих шестов, одновременно издавая звуки, часть которых производится вокальным трактом, а другие (механические) — движениями крыльев.

Р. Прум (Prum, 1990) использовал методы кладистического анализа для построения филогенетического древа манакинов с использованием признаков моторики их сигнального поведения, а также данных по строению сиринкса[23]. Материалом для анализа послужили сведения по 21 видам, хорошо изученным в этологическом плане самим автором и рядом других. Из кладограммы, показанной на рис. 4, следует, что, согласно предлагаемому сценарию, один и тот же стереотип сигнального поведения может появляться в процессе эволюции группы в разных ее ветвях (например, 4 раза в случае особого демонстративного полета, обозначенного № 26).

Особый интерес Прума и ряда других исследователей вызывает вопрос об эволюции и дивергенции механических звуков, производимых крыльями. Такими звуками у манакинов сопровождаются по крайней мере 18 из примерно 40 моторных сигнальных акций. У большинства видов это одиночные шумовые посылки предельно простой структуры или короткие их серии. В то же время, у *Manacus vitellinus* удается выделить четыре типа таких звуков, а среди них — два с большей длительностью и с дифференцированной структуры, из которых один довольно близок по звучанию к видоспецифической вокальной позывке (Schlinger et al., 2001; рис. 5). У *Machaeropterus deliciosus* механические звуки отличаются значительной длительностью и включают в себя чистые тона гармонической структуры, что еще более сближает их с вокальными сигналами. Выяснение принципов работы столь уникального физического механизма звукоизлуче-

[23] *Предыдущие варианты систематики группы базировались главным образом на окрасочных признаках.*

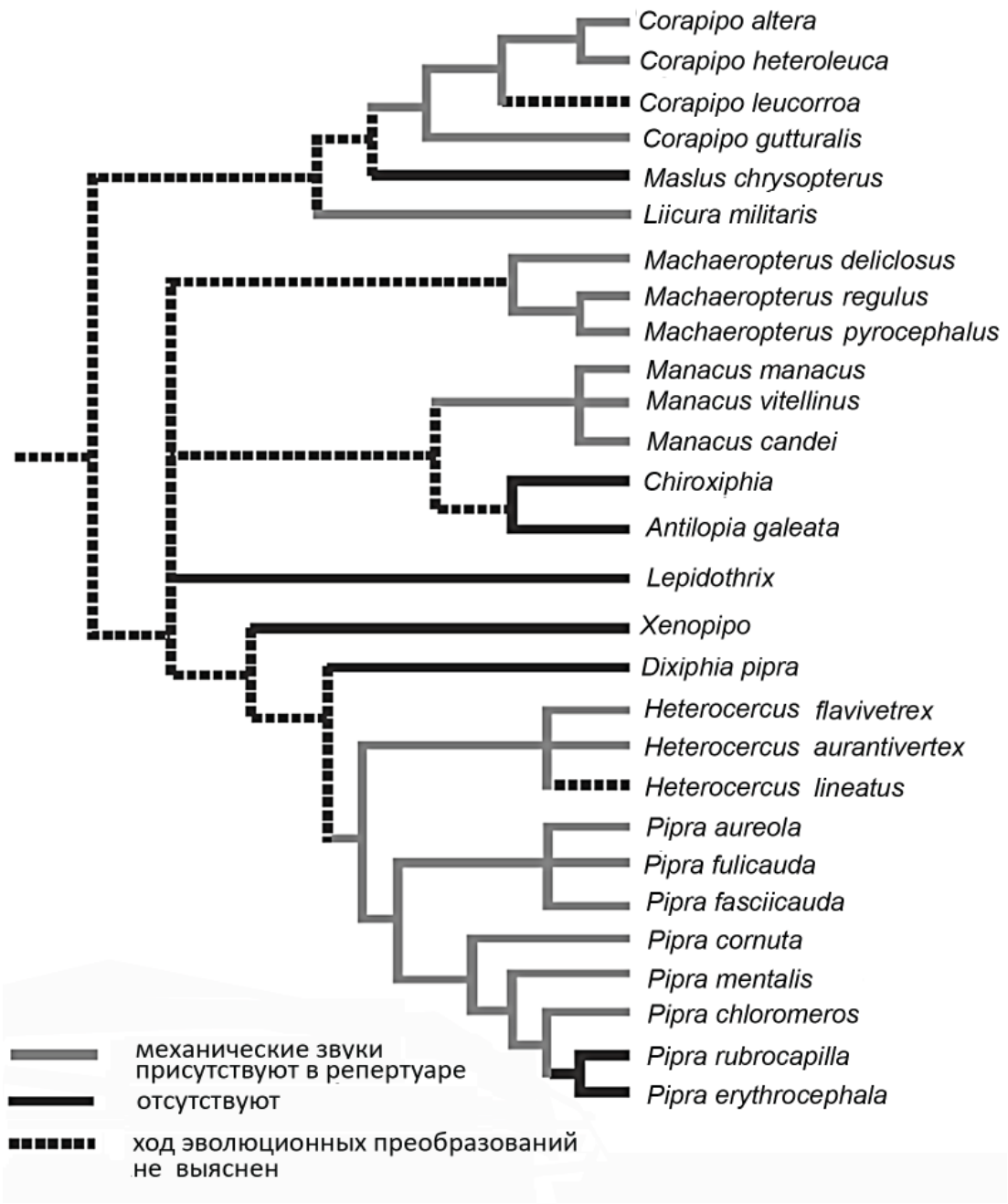

Рис. 7. Гипотетическая схема становления механических звуков в эволюции манакинов. Из: Prum, 1998.

ния требует дальнейших исследований (Bostwick, 2000; рис. 6). Сценарий обогащения акустических систем видов механическими звуками в процессе их дивергенции показан на рис. 7.

Научная ценность результатов, полученных в ходе рассмотренных исследований, состоит еще и в том, что они ставят перед эволюционистами широкий спектр новых задач самого разного биологического свойства. Среди них можно назвать поиски корреляций между характером моторики сигнальных акций у разных видов и структурными особенностями крыла (Thery, 1997); выяснение роли окраски оперения и эксцессивных перьевых структур как компонента видоспецифических сигнальных акций (Doucet et al., 2007)[24]; принципы эволюционной оптимизации действенности стимулов окраски оперения на фоне зелени и при сигнализации на участках тока, освещенных солнцем (Anciäes, Prum, 2008); механизмы нейрологического и эндокринологического контроля над моторикой сигнальных акций (Schlinger et al., 2001; Fusani, Schlinger, 2012); и многое другое.

Должен сказать, что я не согласен с рядом интерпретаций, которых придерживаются авторы цитируемых работ. В частности, сомнительна, с моей точки зрения, идея, согласно которой движущей силой исследуемых эволюционных трансформаций непременно служит половой отбор.[25] Едва ли украшения беседок у шалашников следует рассматривать в качестве прообраза эстетики у людей. Однако сам эмпирический материал, полученный в этих исследованиях, несомненно, имеет непреходящую научную ценность.

Следует также заметить, что методология описания и классификации сигнальных средств, принятых в этих исследованиях, продолжает основываться на принципах классической этологии. Именно, всю коммуникацию у животных пытаются свести к обмену несколькими «ритуализованными демонстрациями», искусственно вычленяемыми из целостного контекста. Так, Прум полагает, что репертуар средств коммуникации у манакинов можно свести к 44 таким демонстрациям. Об опасностях такого подхода было подробно сказано выше, в разделе 1.

4. Позиция автора этой книги

Мой собственный, существенно иной взгляд на коммуникацию у животных, основывается на понимании ее как процесса, основополагающими характеристиками которого оказываются четыре принципа, сформулированные в заключению к главе 1. Аргументации реальности этих кардинальных свойств коммуникативного процесса у животных (с привлечением конкретных характерных примеров) будут посвящены последующие пять глав книги. Речь там будет идти о континуальности репертуара сигнальных средств, об отсутствии у них сколько-нибудь определенных значений, о ведущей роли контекста, как непременного условия для адекватного обмена информацией между коммуникантами, и о колоссальной избыточности в трансляции того, что можно условно назвать «содержательными сообщениями». Тем самым я попытаюсь вернуть эту тему в русло понимания происходящего с точки зрения зоолога, стоящего на позициях сравнительной этологии.

---

[24] *Эти вопросы блестяще разработаны на примере скального петушка R. rupicola из сем. Cotingidae, близкого к манакинам (Gilliard, 1962).*

[25] *См. комментарий к статье Р. Кусмиерски с соавторами в этом номере журнала*

Литература

Веннер А., Уэллс П. 2011. Анатомия научного противостояния. Есть ли «язык» у пчел? М.: языки славянских культур. 487 с.

Жантиев Р.Д. 1981. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ. 256 с.

Корбут В.В. 1982. Вокализация и звуковое общение в раннем постнатальном развитии воробьиных. Зоол. ж. 61(2): 265-277.

Кун Т. [1962] 1975. Структура научных революций. М.: Прогресс. 146 с.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.

Миллер Дж., Галантер У., Прибрам К. 1962. Планы и структура поведения. М.: Прогресс. 238 с.

Никитин Е. П. 1970. Объяснение — функция науки. М: Наука. 278 с.

Панов Е.Н. [1978] 2009. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения. С. 1-70 в: Итоги науки и техники. Зоология позвоночных Т. 12. М.: ВИНИТИ.

Панов Е. Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии. Зоол. журн. 84 (1): 104-123.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю., Непомнящих В.А. Сигнальное поведение журавлей (стерх *Sarcogeranus leucogeranus*, даурский *Grus vipio*, японский *Grus japonensis*) в свете гипотезы ритуализации. Зоол. журн. 89(8): 1-29

Полетаев И. А. 1958. Сигнал. М.: Советское радио. 399 с.

Смит Дж.М. 1976. Модели в экологии. М.: Мир. 184 с.

Тинберген Н. 1970. Осы, птицы, люди. М.: Мир. 333 с

Тинберген Н. 1974. Мир серебристой чайки. М.: Мир. 243 с.

Хайнд Р. 1963. Энергетические модели мотивации. С. 273—298 в: Моделирование в биологии. 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.

Abs M. 1978. Lautproduction der Haustaube. Verh. Dtsch. 71. Jahrsversamml. Konstcmz 1978. Stutgart-N.Y. 151 S.

Adami C. Cerf N.J. 2000. Physical complexity of symbolic sequences. Physica D. V. 137: 62-69.

Ainley D.G. 1975. Displays of Adeliae penguins: a reinterpretation. Pp. 503-534 in: The Biology of Penguins. Lnd.-Basingstoke.

Akesson T.R. Raveling D.G. 1982. Behaviors associated with seasonal reproduction and longterm 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. Pp. 35-44 in: Chemical signals in vertebrates. N.Y.-Lnd.

Anciäest M., Prum R.O. 2008. Manakin display and visiting behaviour: a comparative test of sensory drive. Anim. Behav. 75, 783-790.

Beer C.G. 1975. Multiple function and gull displays. Pp. 16-64 in: Function and evolution of behaviour. Oxford: Clarendon Press.

Bell D.J. 1980. Social olfaction in lagomorphs. Pp. 141-164 in: Olfactions mammals. Proc. Symp. London 24-25 Nov. 1978. Lnd.-N.Y.

Bohm D., Peat F. D. 1987. Science, order, and creativity. New York: Bantam Books.

Borgia G. Bowerbirds as a model system for understanding the evolution of complex male display. http://www.life.umd.edu/biology/borgialab/

Bostwick K.S. 2000. Display behaviors, mechanical sounds, and evolutionary relationships of the club-winged manakin (*Machaeropterus deliciosus*). Auk 117(2): 465-478.

Brady Ch.A. 1981. The vocal repetroire of the bush dog (*Speothos venaticus*), crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). Anim. Behav. 29: 649-669.
Clark C.W. 1983. Acoustic communication and behavior of the southern right whale. Pp. 163-198 in: Communication and Behavior of Whales (R. Payne ed.). Boulder, Colorado: Westview Press.
Dennett D. C. 1983. Intentional systems in cognitive ethology: The «Panglossian paradigm» defended. Behavioral and Brain Sciences 6: 343—390.
Diamond J. 1986. Animal art: Variation in bower decorating style among male bowerbirds *Amblyornis inornatus*. Proc. Nat. Acad. Sci. of the United States of America 83(9): 3042-3046.
Doucet S.M., Mennill D.J., Hill G.E. 2007. The evolution of signal design in manakin plumage ornaments. Amer. Naturalist 169, suppl.: 62-80.
Fitch W.T. The evolution of language. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 610 p.
Font E., Carazo P. 2010. Animals in translation: why there is meaning (but probably no message) in animal communication? Anim. Behav. 80: e1- e6.
Frith C.B., Frith, D.W. 2004. The Bowerbirds: Ptilonorhynchidae. Oxford: Oxford University Press.
Fusani L., Schlinger B.A. 2012. Proximate and ultimate causes of male courtship behavior in golden-collared manakins. in press.
Gilliard E. T. 1959*a*. The courtship behavior of Sanford's Bowerbird (*Archboldia sanfordi*). Amer. Mus. Novitates 1935: 1-18.
Gilliard E. T. 1959*b*. Notes on the courtship behavior of the Blue-backed Manakin (*Chiroxiphia pareola*). Amer. Mus. Novitates 1942: 1-19.
Gilliard E. T. 1962. On the breeding behavior of the Cock-of-the-Rock (Aves, *Rupicola rupicola*). Bull. Amer. Mus. Nat. Yist/ 124(2): 35-68.
Gilliard E. T. 1969. Birds of Paradise and Bowerbirds. NY: Natural History Press, Garden City.
Golani I., Mendelsson H. 1971. Sequences of pre-copulatory behaviour in jackal (*Canis aureus*). Behaviour 38(1-2): 169-192.
Harper D.G.C. 1991. Communication. Pp. 374-397 in: Behavioural ecology (Krebs J.R., Davies N.B. eds). Oxford: Blackwell.
Jonston R.E. 1977. Sex pheromones in golden hamsters. Pp. 225-249 in: Chemical signals in vertebrates. N.Y.-Lnd.
Jouventin P. 1975. Mortality parameters in Emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. Pp. 435-446 in: The biology of penguins (ed. B. Stonehouse). Macmillan Press.
Jürgens U. 1979. Vocalization as an emotional indicator. A neuroethological study in the squirrel monkey. Behaviour 69: 88-117.
Kitchen D.W., Bromley P.T. 1974. Agonistic behavior of territorial pronghorn buck. Pp. 365-381in IUCN Publs New ser. 21/1(eds. Geist V., Walther F.).
Klingholz F., Meynhardt H. 1979. Lautinventare der Saugetiere — diskret oder kontinuierlich? Z. Tierpsychol. 50: 250-264.
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.
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.
Lorenz, K. 1951-1953. Comparative studies on the behaviour of the Anatinae. Avic. Mag., 57: 157-182 ; 58: 8-17, 61-72, 86-94, 172-184; 59: 24-34, 80-91.
Mairy F. 1979*a*. Le roucoulement de la tourterelle rieuse domestique *Streptopelia risoria* (L). I. Variation morphologique sa structure acoustique. Bull. Soc. roy. sci. Liege 48: 355-377.

Mairy F. 1979*б*. Le roucoulement de la tourterelle rieuse domestique *Streptopelia risoria* (L.). II. Aspects causaux et semantiques de la variation de sa morphologie acoustique. Bull. Soc. roy. sci. Liege 48: 378-390.

Marler P. 1976. Social organization communication and graded signals: the chimpanzee and the gorilla. Pp. 239-280 in: Growing points in ethology. Lnd.-N.Y.-Melbourne.

Maynard Smith J. 1956. Fertility, mating behaviour and sexual selection in *Drosophila subobscura*. J. Genet. 54: 261—279.

Maynard Smith J. 1991. Honest signalling: The Philip Sydney game. Anim. Behav. 42: 1034—1035.

Maynard Smith, J.; Price, G.R. 1973. The logic of animal conflict. Nature 246 (5427): 15-18

Maynard Smith J., Harper D.G.C. 1988. The evolution of aggression - can selection generate variability. Philosophical Transactions of the Royal Society, London B 319: 557-570.

Maynard Smith J, Harper D.G.C. 1995. Animal signals: models and terminology. Journal of Theoretical Biology 177: 305-311.

Maynard Smith J., Harper, D. G. C. 2003. Animal signals. Oxford: Oxford University Press.

McKinney F. 1975. The evolution of duck display. Pp. 331-357 in: Function and evolution of behaviour. Oxford: Clarendon Press.

Menzel E.W., Jr. 1971. Communication about the environment in a group of young chimpanzees. Folia Primatologica, 15 (3-4): 220-232.

Miller E.H. 1979. An approach to the analysis of graded vocalizations in birds. Behav. and Neural Biol. 27: 25-38.

Millikan R.G. 1989. Biosemantics. J. Phil. 81: 281—297.

Moynihan M. 1970. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of display. J. Theor. Biol. 29: 85-112.

Nowak M.A., Tarnita C.E., Wilson E.O. 2010. The evolution of eusociality. Nature 466(26): 1057-1062.

Nuechterlein G.L. 1981.Variations and multiple functions of the advertising displays of western grebe. Behaviour 76: 289-317.

Parsons T. 1937. The structure of social action. New York: Free Press.

Post W., Greenlaw J. S. 1975. Seaside sparrow display: their function in social organization and habitat. Auk 92(3): 461-492.

Prum R.O. 1986. The displays of the White-throated Manakin *Corapipo gutturalis* in Suriname. Ibis 128: 91-102

Prum R.O. 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the Neotropical manakins (Aves: Pipridae). Ethology 84, 202-231.

Prum R.O. 1998. Sexual selection and the evolution of mechanical sound production in manakins (Aves: Pipridae). Anim. Behav. 55: 977-994.

Purton A.C. 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Anim. Behav. 26: 633-670.

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.

Schleidt W.M., Crawley J.N. 1980. Patterns in the behaviour of organisms. J. Soc. and Biol. Structures 3(1): 1-15.

Schleidt W.M., Yakalis G., Donnely M., McGarry J. 1984. A proposal for a standard ethogram, exemplified by an ethogram of a blue-brested quail (*Coturnix chinensis*). Z. Tierpsychol. 64: 193-220.

Schlinger B.A., Schultz D., Hertel F. 2001. Neuromuscular and endocrine control of an avian courtship behavior. Hormones and Behavior 40: 276—280.

Scott-Phillips T.C. 2008. On the correct application of animal signalling theory to human communication. Pp. 275-282 in: Proc. 7th Intern. Conf. on the Evolution of Language (A.D.M. Smith, K. Smith, R. Ferrer-i-Cancho, eds).

Searcy W.A., Nowicki S. 2005. The evolution of animal communication: Reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Smith M. 1980. Behaviour of koala *Phascolarctos cinereus* Goldfuss in captivity. III. Vocalizations. Austral. Wildlife Res. 7: 13-34.

Spalding D.W. 1981. Communication in prairie grouse. I. Information content and intraspecific functions of principal vocalizations. Behav. and Neural Biol. 32: 463-486.

Spurr E.B. 1975. Communication in Adeliae penguin. Pp. 449-502 in: The Biology of Penguins. Lnd.-Basingstoke.

Stahlberg B.-M. 1974. Development of rank order in a group of juvenile greylag goose. Wildfowl 25: 67-73.

Stegmann U.E. 2005. John Maynard Smith's notion of animal signals. Biology and Philosophy 20:1011—1025

Számadó S. 2011. The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. Anim. Behav. 81: 3-10.

Tavolga W.N. 1974. Application of the concept of levels of organization to study of animal communication. Pp. 51-76 in: Nonverbal communication. N.Y.-Lnd.

Thery M. 1997. Wing-shape variation in relation to ecology and sexual selection in five sympatric lekking manakins (Passeriformes: Pipridae). Ecotriopica 3: 9-19.

Tinbergen N. 1952. Derived actvities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. Quart. Rev. Biol. 27(1): 1-32.

Tinbergen N. 1963. On aims and methods of ethology. Z. Tierpsychol. 20: 410-435.

van Rhijn J.G.. 1981. Units of behaviour in the black-headed gull *Larus ridibundus* L. Anim. Behav. 29: 586-597.

Watts C;H.S. 1980. Vocalizations of nine species of rat (*Rattus*; Muridae). J. Zool.. 191: 531-555.

Wilson E.O. 1975. Animal communication. Pp. 264-272 in: Animal behavior. San Francisco.

Wolfgramm J., Heyne A. Tetradic encounters of wistar rats (*Rattus norvegicus*) after social deprivation: Individual behavioural features. Behaviour 113(3-4): 205-222.

Панов Евгений Николаевич,
доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник Института
проблем экологии и эволюции РАН
panoven@mail.ru