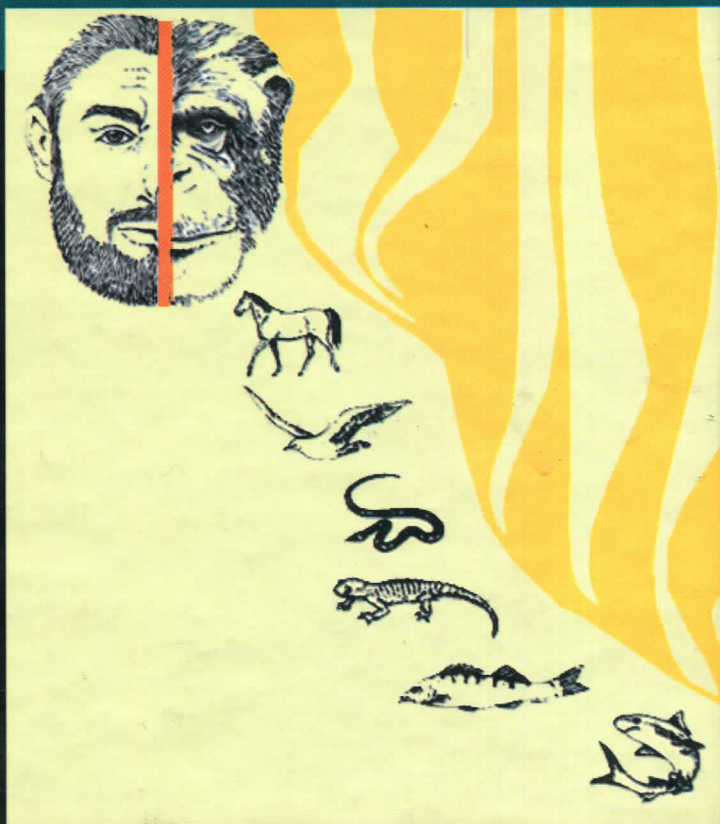
РАЗУМНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЯЗЫК
LANGUAGE AND REASONING

Е. Н. ПАНОВ

ПАРАДОКС НЕПРЕРЫВНОСТИ: ЯЗЫКОВЫЙ РУБИКОН

О непроходимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека



Е. Н. ПАНОВ

ПАРАДОКС НЕПРЕРЫВНОСТИ: ЯЗЫКОВЫЙ РУБИКОН

О непроходимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека

ЯЗЫКИ СЛАВЯНСКИХ КУЛЬТУР
МОСКВА 2012

Оглавление

Введение 11

Глава 1. Коммуникация у животных: разнообразие подходов и интерпретаций 22
1.1. Коммуникация в трактовке этологической теории инстинкта 25
1.2. Коммуникация как процесс 36
1.3. Коммуникация как «манипулирование» партнером 43
1.4. Точка зрения автора 51
1.5. Резюме 52

Глава 2. Понятие «сигнал» в аспекте коммуникации животных. О чем идет речь? 57
2.1. Отсутствие определенности относительно онтологического статуса категории «сигнал» 58
2.2. Модели описания сигнализации в исследованиях по коммуникации животных 61
2.2.1. Модель коммуникации в классической этологии 61
2.2.2. Модель градуальной сигнализации 70
2.2.3. Комбинаторно-иерархическая модель 75
2.3. Современное состояние представлений о сигнальном поведении животных 80
2.4. Позиция автора 100

Глава 3. Континуальность коммуникативного процесса и сигнальных средств: птицы 101
3.1. Репертуар сигнальных средств чайки хохотуньи с позиций комбинаторно-иерархического подхода 104
3.1.1. Сообщения, транслируемые по оптическому каналу связи 104
3.1.2. Сообщения, транслируемые по звуковому каналу связи 107
3.2. Особенности коммуникативных процессов на разных стадиях репродуктивного цикла у чаек хохотуний 112

3.2.1. Гнездовые поселения чаек хохотуний 112
3.2.2. Периодизация стадий гнездового цикла и сопутствующие им особенности взаимодействий 113
3.2.3. О псевдородительском поведении 129
3.3. Сигнальное поведение чайки хохотуньи: резюме 131

Глава 4. Континуальность сигнальных средств: насекомые 133
4.1. Коммуникация в репродуктивных поселениях стрекоз красоток *Calopterigidae* 134
4.1.1 Репродуктивные агрегации 134
4.1.2. Поведение самцов и взаимоотношения между ними 136
4.1.3. Поведение самок и копуляция 145
4.1.4. Описания и интерпретации полового поведения красоток в традициях представлений о диалоговом обмене демонстрациями 148
4.1.5. Как происходящее видится на основе наблюдений за реальным ходом процесса 151
4.2. Об отсутствии коммуникативной функции у так называемого «языка танцев» медоносной пчелы *Apis mellifera* 154
4.2.1. О причинах устойчивости заблуждений относительно структуры и функций коммуникативного поведения животных 157
4.3. Резюме 160

Глава 5. Об отсутствии семантики в «сообщении»: вырожденность сигналов 163
5.1. Сигнальное поведение стерха *Sarcogeranus leucogeranus* 164
5.1.1. Репертуар сигнальных средств (оптический канал связи) 165
5.1.2. «Сигналы», традиционно трактуемые в качестве демонстраций угрозы 167
5.1.3. «Сигналы», обслуживающие взаимодействия в период гнездования 174
5.1.4. Унисональный дуэт 176
5.1.5. Является ли поза «*d*» истинной поведенческой инновацией в структурном плане? 178

5.1.6. Является ли поза «*d*» персонально адресованным сигналом? ... 179
5.1.7. Каким может быть информационное содержание сообщения, транслируемого «ритуализованными» сигналами журавлей? ... 181
5.1.8. Сравнительный аспект ... 185
5.2. Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*: *Reptilia, Agamidae*): сигнальные функции или эндогенные ритмы? ... 186
5.2.1. Стереотип движений хвоста ушастой круглоголовки: временная организация и закономерности изменчивости ... 187
5.2.2. Изменчивость стереотипа движений хвоста ... 190
5.2.3. Стереотип движений хвоста в связи с прочими компонентами поведения ушастой круглоголовки ... 192
5.2.4. Особенности движений хвоста в разных контекстах ... 193
5.2.5. Сигнальная функции или эндогенный ритмы? ... 195
5.3. Об отсутствии строгой ситуационной специфичности в моторных координациях у черношейной каменки *Oenanthe finschii* ... 201
5.4. Заключительные замечания ... 206

Глава 6. Определяющая роль социально организованного пространства как арены эффективной коммуникации ... 208
6.1. Механизмы поддержания единства семейных ячеек у кавказской агамы *Laudakia caucasica* ... 209
6.1.1. Совместные ночевки ... 209
6.1.2. Церемонии ухаживания ... 210
6.1.3. Копуляция ... 217
6.1.4. Полимодальность «сигналов» ... 219
6.2. Процесс развития отношений в формирующейся семейной ячейке у индийского жулана *Lanius vittatus* ... 222
6.3. Резюме ... 228

Глава 7. Избыточность в трансляции сообщений ... 230
7.1. Территориальное поведение самцов степной агамы *Trapelus sanguineus* ... 230

7.2. Песенное поведение и демонстративные полеты у самцов лесного конька *Anthus trivialis* 238
7.3. Пение в период гнездования у большой синицы *Parus major* 239
7.4. Дистантная акустическая коммуникация у коростеля *Crex crex* 241
7.5. Территориальное поведение черношейной каменки *Oenanthe finschi* 244
7.6. Предсовокупительное поведение белошапочной черной каменки *Oenanthe picata capistrata* 255

Глава 8. Что может дать изучение коммуникации у приматов для проблемы происхождения языка? 262
8.1. Сигнальное поведение низших узконосых и мартышковых обезьян 264
8.1.1.Сигнальное поведение свинохвостого макака *Macaca nemestrina* 265
8.1.2. Вокальный сигнал «ку» у медвежьего макака *Macaca arctoides* 267
8.1.3. Вокальный сигнал «чак» у беличьих обезьян *Saimiri sciureus* 268
8.1.4. Вокальная коммуникация у гелад *Theropithecus gelada* 269
8.1.5. Обмен вокальными сигналами между двумя группами тамаринов *Saguinus oedipus* 272
8.1.6. Манифестация приветствия у самцов в гибридной группировке гамадрила *Papio hamadryas* и бабуина *P. cynocephalus* 274
8.2. Коммуникативное поведение белорукого гиббона *Hylobates lar* 276
8.2.1. Социальная структура локальной популяции 277
8.2.2. Акустическая сигнализация 278
8.2.3. Регулярность взаимодействий между группами 280
8.2.4. Пространственно-временные координаты взаимодействия между группами 281
8.2.5. Использование сигнальных средств 283
8.2.6. Информационный шум — главная составляющая рассмотренных взаимодействий 285

8.3. Коммуникативное поведение орангутана *Pongo pygmaeus* 287
8.3.1. Репертуар сигнальных средств 287
8.3.2. «Продолжительный крик» и его роль в коммуникативном процессе 294
8.3.3. Взаимоотношения между самцами 295
8.3.4. Взаимоотношения между самцами и самками и формирование брачных альянсов 296
8.3.5. Половые альянсы, копуляция 298
8.3.6. Заключительные замечания о коммуникативном поведении органгутана 298
8.4. О неоправданных параллелях между сигнализацией обезьян и языком человека 300
8.4.1. Антропоморфизм: несколько характерных примеров 300
8.4.2. О так называемых «референтных» сигналах у приматов 303
8.4.3. О гипотезе зарождения языка, предложенной в нейроэтологии 308

Глава 9. Естественная коммуникация у наших ближайших родичей из царства животных 311
9.1 Акустическое поведение в группах горных горилл *Gorilla gorilla beringei* 312
9.2. Коммуникация у двух видов рода *Pan* в естественных условиях их обитания 326
9.2.1. Социальная организация 328
9.2.2. Коммуникативный процесс: межвидовые различия 333
9.2.3. Коммуникативное поведение: репертуары сигнальных средств 338
9.3. Синдром шимпанзе 348

Глава 10. В поисках недостающего звена 352
10.1. Разногласия мнений о том, что представляет собой поведение «говорящих» обезьян 353
10.2. Новый подход к анализу проблемы в работах Севидж-Рамбо 354
10.3. Остин и Шерман 359

10.4. Феноменальные успехи бонобо по имени Канзи 368
10.5. Проект «Синтетическая культура человека и бонобо» 376
10.6. Симпозиум «Язык человека — сознание человека» и мнения его участников о «языке бонобо» 381
10.7. Хрупкий мостик между двумя мирами 386

Заключение 387

Приложение 1. Конкуренция за доступ к временным группам птенцов у чаек хохотуний *Larus cachinnans* 394
Приложение 2. Использование орудий и коллективная охота у обыкновенных шимпанзе *Pan troglodytes* 403

Литература 417

Предметный указатель

Именной указатель

Введение

Единственный значительный барьер
между животным и человеком — это *Язык*.
Человек говорит, но ни одно животное
никогда не вымолвило ни слова.
Язык — это Рубикон, и ни одно животное
не осмелится его перейти.

М. Мюллер (Müller 1891: 490;
курсив автора цитаты)

Владение речью и способность с ее помощью обмениваться мыслями — это уникальные свойства человека разумного как биологического вида. Наверное, в истории человечества ни один крупный мыслитель не обошел вниманием вопрос о том, откуда и каким образом пришло к людям это умение выражать свои мысли в звуках речи. Если оставить в стороне библейскую легенду о языке как божественном даре и подобные ей в других религиях мира, можно насчитать как минимум 6 разных гипотез происхождении языка, высказанных философами эпохи Просвещения и Нового Времени.

Коль скоро ни одна из них не казалась достаточно убедительной, к середине XIX века в научном сообществе сложилось представление, согласно которому проблема остается неразрешимой в принципе. Отсюда решение Французской академии, принятое в 1866 году, не рассматривать впредь работы по происхождению языка, если таковые будут представлены на ее суд. Казалось бы, попытки решения вопроса должны быть оставлены навсегда.

Однако примерно 100 лет спустя ситуация начала быстро меняться, причем на этот раз инициатива исходила не от философов и лингвистов, как прежде, а от исследователей поведения животных. Я полагаю, что первым шагом в возрождении интереса к проблеме послужили сенсационные результаты исследований образа жизни шимпанзе, полученные Джейн Гудолл в Танзании, в заповеднике Гомбе-Стрим. Наиболее неожиданным для этологов оказа-

лась открытая ею способность шимпанзе к регулярному целесообразному использованию предметов из своего окружения в качестве орудий для добывания пищи и в некоторых других целях. В своей книге «В тени человека» она писала: «человек достиг неизмеримых высот в своем эволюционном развитии: он превзошел шимпанзе, оттеснил его на второй план. Однако *значение шимпанзе для понимания эволюции человека трудно переоценить*. Человек затмил шимпанзе своим интеллектом; но в такой же мере можно сказать, что шимпанзе затмевает остальных животных своим умением решать довольно трудные задачи, *использовать орудия в разнообразных целях и даже изготовлять их*...» (курсив мой. — *Е. П.*).

Данные, полученные Джейн Гудолл[1], послужили толчком к созданию в ряде научных центров США и Европы «полуодомашненных» популяций шимпанзе. В этих условиях стало возможным не только фиксировать естественные проявления психических и поведенческих особенностей этих наших ближайших родичей из мира животных, но и экспериментировать с ними. Для многих стало очевидным, что эти исследования имеют не только узкий зоологический интерес. Ученые почувствовали, что появилось еще одно окошечко, глядя через которое можно лучше понять, как именно могло происходить становление языка на заре эволюции человека (Gardner, Gardner 1969).

Среди первых, кому эта идея стала наиболее близка, оказались психологи, супруги Беатриса и Аллен Гарднеры. Уже в середине 1960-х годов они положили начало опытам по обучению шимпанзе так называемым языкам-посредникам. В 1969 г. в журнале «Science» появилась их статья «Обучение шимпанзе языку знаков». В ней утверждалось, что шимпанзе по имени Уошо оказалась способной тем или иным образом использовать жестовые знаки-символы в качестве средства общения с экспериментатором.

Тремя годами позже были опубликованы результаты другого исследования того же плана, выполненные, однако, по другой методике. В статье «Обучение человекообразной обезьяны языку» описаны эксперименты, в которых шимпанзе Сару обучали составлять «фразы» (порой достаточно длинные), выкладывая в ряд пластмас-

[1] Позже Джейн Гудолл в качестве консультанта принимала участие в одном из «обезьяньих проектов», о которых речь пойдет ниже.

совые фигурки разной формы. Каждая из них отвечала одному-единственному слову (Premack, Premack 1972).

На протяжении 1970-х и 1980-х годов метод, предложенный Гарднерами (с теми или иными модификациями) они сами и ряд других исследователей из разных приматологических центров многократно применяли в отношении отдельных особей шимпанзе, а также целых их групп. Испытуемыми стали также другие виды крупных человекообразных обезьян — горилла и орангутан (подробный обзор этих исследований можно найти в книге Ю. Линдена «Обезьяны, человек и язык» (Linden,1974).

Следует сказать, что экспериментаторам не удалось придти к единству мнений как относительно адекватности применяемых методов[2], так и в вопросе о «языковых способностях» шимпанзе. Этот вопрос в то время состоял в том, понимают ли «говорящие» шимпанзе, что именно они делают, и не являются ли их лингвистические упражнения простым подражанием поведению их воспитателей, усвоенному обезьянами наподобие так называемых инструментальных условных рефлексов. Как писал профессор Колумбийского университета Герберт Террейс, работавший с шимпанзе, которого он в шутку назвал Ним Чимпский[3], «беда в том, что смысл увиденного понят человеком, а он приписывает эту способность обезьяне».

Все эти события, первоначально ограниченные сравнительно узким кругом приматологов этологической направленности и психологов, должны были рано или поздно привлечь к себе внимание профессиональных лингвистов. Позиция многих из них сводились к следующему. Какова, собственно, структура языка, которому обучали шимпанзе, и вообще, язык ли это в строгом смысле слова?

---

[2] Супруги Гарднеры в одной из своих статей резко критиковали метод Д. Примака, указывая при этом, что успехи Сары нельзя рассматривать в качестве показателя ее лингвистического развития. Полученные Примаком результаты лишь демонстрируют высокую способность шимпанзе к автоматическому заучиванию рядов определенных зрительных стимулов. По мнению Гарднеров, в данном случае перед нами умелая и изощренная дрессировка психически высокоразвитого животного, способного усвоить достаточно сложные трюки, но никак не обучение языку.

[3] По созвучию с именем классика лингвистики Ноама Хомского, твердого сторонника идеи о том, что язык свойственен только людям и обусловлен генетической уникальностью человека. Американцы, говоря о шимпанзе, часто пользуются сокращенным «chimp» (чимп).

Обучая шимпанзе жестовому языку (так называемому Американскому языку жестов, АЯЖ), имеющему весьма специфическую грамматику, совсем не похожую на грамматику английского языка, исследователи анализировали полученные результаты, обращаясь к английской грамматике. В этом смысле язык, преподаваемый обезьянам, не был ни языком глухих, ни тем более английским языком. В лучшем случае это своего рода пиджин, свойства которого не были вполне поняты самими «преподавателями». В любом случае, как неоднократно подчеркивали и сами Гарднеры, жестовая сигнализация их питомцев весьма далека от настоящего языка знаков, используемого глухонемыми, — это своего рода «жестовый лепет», очень похожий на тот первичный, еще неразвитый язык, которым пользуются двухлетние глухие дети. К числу скептиков принадлежал, в частности, и выдающийся знаток языка глухих В. Стоко.

К решению вопроса о том, каково же здесь истинное положение вещей, научное сообщество существенно продвинулось несколько позже, благодаря блестящим экспериментам с обыкновенными и карликовыми шимпанзе, которые были проведены в 1980—1990-х годах Сью Севидж-Рамбо и ее коллегами (Savage-Rumbaugh 1984; 1990; Savage-Rumbaug et al. 1990; Greenfield, Savage-Rumbaugh 1991; Savage-Rumbaugh, Rumbaugh 1993; см. главу 10 наст. книги).

Надо сказать, что итоги всей обширной серии «обезьяньих проектов» неодинаково оцениваются представителями разных дисциплин. Точку зрения профессиональных лингвистов высказал выдающийся специалист в этой области Стивен Пинкер. По его мнению, «обезьяны *не* выучили АЯЖ». На самом деле обезьяны вообще не выучили *никаких* знаков в строгом смысле этого слова. Один глухой человек, для которого этот язык является родным и который был в команде, работавшей с Уошо, позже описал свои впечатления от этих экспериментов. Каждый раз, — говорил он, — когда шимпанзе делал знак, мы должны были заносить его в журнал... Меня всегда укоряли за то, что в моем журнале было слишком мало знаков. У всех слышащих людей были журналы с длинными списками жестов. Они все время видели больше жестов, чем я... Но я действительно смотрел внимательно. Руки шимпанзе все время двигались. Может быть, я что-то пропустил, но я так не думаю. Я просто не видел никаких жестов. Слышащие люди записывали каждое движение, которое делал шимпанзе, как жест. Каждый раз, когда шимпанзе

клал себе палец в рот, они говорили: “Ага, он делает жест *пить”,* и давали ему молока... Когда шимпанзе почесывался, они записывали это как жест “*чесаться*”... Когда обезьяны чего-то хотели, они протягивали руку. Иногда наблюдатели говорили: “Потрясающе, посмотрите, это в точности знак АЯЖ, означающий *дай”. Но* это было не так».

Пинкер продолжает: «Чтобы насчитать сотни слов обезьяньего словаря, исследователи также «переводили» указующее движение шимпанзе как жест *ты,* объятия как знак *обнимать;* подбирание чего-либо с пола, щекотание и поцелуи как знаки *подбирать, щекотать* и *целоваться.* Зачастую одно и то же движение шимпанзе истолковывали как разные «слова», в зависимости от того, каким, по мнению наблюдателей, могло быть соответствующее слово в данном контексте. В том эксперименте, где шимпанзе общались с компьютером, клавиша, которую шимпанзе должен был нажать, чтобы включить компьютер, была переведена как слово *пожалуйста.* По некоторым оценкам (Pettito, Seidenberg 1979) при более строгих критериях истинное количество слов в лексиконе шимпанзе будет ближе к 25, чем к 125» (Пинкер 1994: 320—321).

Совершенно иначе видит результаты опытов с «говорящими обезьянами» психолог Майкл Томаселло. Он пишет:

> Коммуникативные способности этих обезьян поистине удивительны в том смысле, что они научаются новым коммуникативным жестам и знакам и эффективно используют их с представителями другого биологического вида, и являют собой наиболее чистый и поразительный пример коммуникативной гибкости из когда-либо описанных [у животных]. Возможно, они даже пользуются последовательностями для более совершенной коммуникации, чем при использовании только одноэлементных коммуникативных актов, — т. е. обладают очень простой разновидностью грамматики. Это может говорить о том, что эти виды обезьян, фактически, обладают способностью к синтаксическому анализу — а именно, разложению смысловой ситуации (conceptual situation) на две различные составляющие, такие, как событие и его участник, что не слишком отличается от механизма грамматического анализа у человека. Возможно, что это различение событий и их участников происходит из умения подражать, которое более наглядно проявляется у обезьян, выращенных в неволе, чем у диких обезьян, и все же при этом лучше развито у детей (Томаселло 2011: 214).

В более нейтральных тонах выдержано мнение биолога Т. Фитча. По его словам, «Опыты по обучению человекообразных обезьян языку полезны в практическом отношении для реконструкции когнитивных и коммуникативных возможностей нашего ближайшего общего предка с шимпанзе. Они помогли понять, во-первых, каковы были ограничения, преодоленные в ходе эволюции гоминид (например, вокальное научение), и, во-вторых, что представляли собой латентные качества, которые могли стать важными предпосылками становления языка» (Fitch 2010: 164).

В любом случае, к началу XXI века стало совершенно очевидно, что одна из немногих, если не единственная осязаемая сфера реальности, изучение которой дает надежду получить хотя бы приблизительные ответы на вопрос о начальных этапах становления языка — это социальное и коммуникативное поведение наших ближайших родичей из числа человекообразных обезьян, именно шимпанзе (обыкновенного и бонобо).

Как мне кажется, именно рост интереса к этим феноменам в рамках продуктивного сравнительного подхода послужил важным стимулом к возрождению веры ученых в саму возможность реконструкции начальных этапов становления языка. Материалы, полученные во второй половине прошлого века в ходе исследований поведения шимпанзе и бонобо в поле и в лаборатории, стали одной из опор разнообразных гипотез относительно того, какой, в принципе, могла быть коммуникация ранних гоминид на той начальной стадии их эволюции, когда проходило становление так называемого протоязыка. Тема происхождения языка, поставленная вне закона в середине XIX века, внезапно оказалась в центре внимания целого содружества представителей гуманитарных и естественных дисциплин. Это обстоятельство отразилось в названиях множества публикаций, к числу которых следует отнести пионерский труд Дерека Бикертона «Язык и виды» (Bickerton 1990) и сборники статей «Подходы к эволюции языка» (Hurford et al. (eds.) 1998), «Эволюционное становление языка: социальная функция и происхождение лингвистических форм» (Knight et al. (eds.) 2000), «Эволюция языка» (Christiansen et al. (eds.) 2003), а также недавние монографии Майкла Томаселло «Становление коммуникации у человека» (Томаселло 2008) и Уильяма Фитча «Эволюция языка» (Fitch 2010).

Основная идея книги Бикертона состоит в следующем. Преемственность, будучи более чем очевидной в эволюции морфологи-

ческих структур и неврологии при переходе от млекопитающих (и приматов, в частности) к человеку, резко прерывается в сфере коммуникативных возможностей. Именно это автор называет «парадоксом преемственности». Тем самым Бикертон отвергает предположение, согласно которому язык развился в эволюции из сигнальных систем животных. Кардинальный разрыв между коммуникацией у животных и системой языковых связей среди людей может оставаться не очевидным лишь для тех, кто не отдает себе отчета во всей необычайной сложности языка. Гипотеза Бикертона состоит в том, что язык сформировался преимущественно как способ репрезентации окружающего мира и лишь вторично приобрел коммуникативную функцию[4]. «До тех пор, — пишет он, — пока мы будем рассматривать язык в качестве системы, возникшей ради нужд коммуникации, нам не удастся уйти от парадокса преемственности» (Bickerton 1990: 16).

Сходная точка зрения была детально аргументирована в моей книге «Знаки, символы, языки» (Панов 2005а/2011). Она станет и главной темой настоящей работы.

Бикертон опирается в своих построениях на данные по когнитивным способностям животных, которые указывают на существование у них базовых концептов. По его мнению, эти концептуальные структуры, существующие миллионы лет, позволительно рассматривать в качестве некой предтечи языка.

Будучи высказана в столь общей форме, эта идея едва ли может вызвать возражения. Однако ее полезность становится в высшей степени сомнительной, если ее детализировать таким образом, как это делает Фитч. «Вполне возможно, — пишет он, — что для каждой черты языка можно найти нечто сходное в поведении тех или иных видов, и все это оказалось удачным образом объединенным в нем. Понятно, — продолжает он, — что для понимания этого требуется тщательное рассмотрение сходства и различий между языком, с одной стороны, и *системами коммуникации и обработки информации* (*cognition*) *у животных*, с другой» (Fitch 2010: 6; курсив мой. — *Е. П.*).

Выделяя курсивом заключительный фрагмент этой цитаты, я хочу подчеркнуть, что ее автор неявно приравнивает друг другу

[4] Близкой точки зрения придерживались очень многие теоретики, в частности наш соотечественник, выдающийся лингвист В. А. Звегинцев.

категорию «естественной коммуникации животных»[5] и все то, что принято называть их «когнитивными способностями». Между тем, едва ли есть убедительные данные о существовании каких-либо очевидных корреляций между эффективностью коммуникации у разных видов и уровнями их психической конституции, если не считать ситуацию с *Homo sapiens*. Это свое утверждение я постараюсь аргументировать в дальнейшем на страницах этой книги.

Сказанное заставляет меня заострить внимание на анализе всей той системы взглядов на коммуникативное поведение животных, которую Фитч проводит в своей книге. Это фундаментальная сводка, предлагающая широкий междисциплинарный подход к анализу проблемы эволюции языка, именуемый автором «биолингвистикой». Фитч позиционирует себя в качестве специалиста по поведению животных, стоящего на принципах эволюционизма. Не удивительно поэтому, что он всячески акцентирует важность изучения сигнальных систем животных в попытках решения проблемы становления языка.

К сожалению, следует сказать, что глава 4 книги «Когнитивные способности и коммуникация животных» (62 с.) оказалась, на мой взгляд, наиболее слабой ее частью. Я рассматриваю ее как компиляцию, вобравшую в себя все те заблуждения в интерпретациях, против которых я систематически выступал на протяжении 45 лет моей деятельности в качестве профессионального этолога. Поэтому в дальнейшем я буду постоянно полемизировать с автором этой книги[6].

По мнению Фитча, «Многие аспекты когнитивной сферы (такие как научение, память и категоризация) ***напрямую связаны с овладением языком***. Все они представляют собой основной “набор инструментов”[7], общих для большинства позвоночных и, по крайней мере, некоторых беспозвоночных» (курсив мой. — *Е. П.*).

---

[5] Друг с другом в природной среде, а не в условиях обучения их «языкам посредникам».

[6] Случилось так, что мне предложили перевести книгу Фитча на русский язык, и я согласился. Не исключено, что, не будь у меня возможности основательно ознакомится с ее текстом, я не взялся бы за написание книги, которую вы держите в руках.

[7] По Фитчу, к их числу относятся: категоризация и научение, восприятие времени и планирование, умозаключения, способность к элементарному

Однако при внимательном рассмотрении аргументации Фитча создается впечатление, что здесь имеет место неявная подмена понятий. Исходной посылкой всей этой аргументации служит тривиальный факт целесообразности поведения животных. Фитч повышает статус этого явления, называя его «бессознательным мышлением»[8]. Суть его, по Фитчу, в том, что животные многих видов (не только приматов) способны строить новую линию целесообразного поведения на основе объединения разных репрезентаций, полученных ранее на индивидуальном опыте (например, путем сопоставлений на основе принципа транзитивности). Здесь автор, по сути дела, ломится в открытую дверь. Для каждого, кто исследует поведение животных не по литературным источникам, а наблюдая за ними в природе, совершенно очевидно, что «для большинства из них понимание происходящего является... естественным состоянием» (Bluff et al. 2007: 20). Без этого ни одно животное попросту не смогло бы выжить и дня.

Под всем этим кроется некая логика, которая, возможно, не осознается явным образом даже самим Фитчем. Суть ее в следующем. Известно, что у человека язык неразрывно связан с мышлением. Но если животным свойственно мышление (пусть даже «бессознательное»), то это, якобы, позволяет искать у них и «скрытые потенции к использованию коммуникативных систем, подобных языку».

В этом-то и состоит неявная подмена понятий в аргументации Фитча. Она базируется на принципе ложных аналогий. Ведь совершенно очевидно, что понимание у животных имеет совершенно иные глубокие корни, нежели понимание у людей.

Кратко предваряя сказанное мной далее, хочу первым делом обратить внимание на следующее обстоятельство. Совершенно очевидно, что Фитч находится в плену господствующей сегодня парадигмы, именуемой «когнитивной революцией». Ее суть изложена в программной, хотя и мало убедительной заметке под многозначительным названием «Почему животные когнитивны?» (да простит мне читатель буквальный перевод, необходимый для точ-

счету, соблюдение упорядоченности (serial order) в поведенческих последовательностях.

[8] Отдавая себе отчет в неуклюжести этого словосочетания, Фитч предлагает для него эрзац: «когнитивная обработка информации (cognitive processing)». Еще в конце 1970-х годов Л. В. Крушинский (1977) предложил адекватное понятие «элементарная рассудочная деятельность».

ной передачи всей нелепости поставленного вопроса). Ее авторы пишут: «Вообще говоря, подход на почве когнитивизма дает ***единственную возможность оперировать научными методами*** (scientifically) со всеми теми способностями животных, которые определяют их лабильные (flexible) и изощренные (sophisticated) формы поведения. [Эти последние] могут оказаться более широко распространенными, чем это часто выглядит с нашей, по необходимости антропоцентричной позиции[9]» (Byrne, Bates 2006; курсив мой. — *Е. П.*).

Фитч не только ссылается с одобрением на эту заметку как на некое откровение[10], но и приводит собственную развернутую аргументацию в пользу высказанных в ней положений. В частности, обсуждая вопрос о применении правила Ллойда Моргана[11], которое по своей значимости в науках о поведении равносильно принципу бритвы Оккама (и может рассматриваться как его частное приложение), Фитч пишет: «Главная трудность в применении этого подхода состоит в опасности априорного ранжирования психологических механизмов по линейной шкале от «простого» к «сложному». Должны ли объяснения неизменно начинаться со скепсиса в отношении когнитивных способностей, чтобы потом придти к убеждению в обратном? Является ли приобретенное знание о том, что есть боль, «более сложным», чем цепь бессознательных изменений

[9] Дабы не перегружать основной текст цитированием других мест этого опуса, отмечу пренебрежительное отношение ее авторов ко всему тому, что было сделано до них в науках о поведении животных. «Таким образом, рассмотрение животных в качестве когнитивных систем не следует ограничить только лишь феноменами лабильного поведения, напоминающего наше с вами, оставив объяснения поведения более простых (simpler) организмов как обязанное “попросту” (“merely”) врожденным механизмам либо научению посредством ассоциаций». Хочется задать авторам вопрос, где в профессиональной этологической литературе они нашли столь примитивные объяснения?

[10] Той же чести удостоилась еще лишь одна публикация — книга Дональда Гриффина «Ведут ли себя животные осознанно?» (Griffin 1976), о некоторых очевидных дефектах которой еще будет сказано ниже в соответствующем месте.

[11] Оно гласит: «Ни в коем случае не следует интерпретировать действие как результат проявления более высоких психических способностей; если есть возможность объяснить его как проявление способностей, отвечающих более низкой психологической шкале» (Morgan 1903).

в мозгу, ведущих к ее избеганию? Является ли «осознание себя» более либо менее сложным, чем запоминание синицами 10 тысяч укромных мест, где они прячут семечки про запас? Как только мы осознаем, что такого рода вопросы не имеют простых ответов, полезность правила Моргана при проведении экспериментов по выявлению когнитивных способностей существенно снижается.

Весь строй воззрений сторонников когнитивистской парадигмы диктуется отказом от правила Ллойда Могана (Панов 2011). О том, к чему это неизбежно приводит, свидетельствует судьба гипотезы Нобелевского лауреата Карла фон Фриша относительно существования так называемого «языка танцев» у пчел. Как оказалось, Фитч остался в неведении относительно краха этой гипотезы, окончательно опровергнутой еще 20 лет назад (Wenner, Wells 1990).

Венер и Уэллс показали, что танец не используются пчелами в качестве значимого коммуникативного сигнала. Поиски источников корма осуществляются ими по ольфакторным ориентирам, *как и у всех прочих летающих насекомых, которые разыскивают пропитание по запаху* (подробнее об этом см. ниже, 4.2). Печальная судьба гипотезы «языка танцев» обязана именно пренебрежению ее автором правилом Моргана. И в самом деле, предположение, согласно которому насекомые могут обладать системой референтных знаков, противоречит всем общим принципам эволюционных преобразований поведения в мире животных.

Обсуждая обширную литературу по коммуникации у животных, Фитч всячески пытается акцентировать рациональные аспекты в такого рода процессах. Его внимание направлено на все то, в чем он видит отдаленные предпосылки языковой способности людей. Он называет все это «*скрытыми возможностями животных к использованию коммуникативных систем,* ***подобных языку***». В этой книге я попытаюсь показать на основе собственных и литературных данных, что в реальности таких систем не существует. Пропасть между принципами организации ***естественных*** коммуникативных систем у всех изученных в этом плане животных (включая человекообразных обезьян) и языком людей настолько глубока, что не может быть и речи о какой-либо эволюционной преемственности между этими двумя феноменами.

Глава 1. Коммуникация у животных: разнообразие подходов и интерпретаций

Изучение коммуникации у животных на основе строгих научных подходов (или их имитации) охватывает период длительностью около 80 лет. Основы этого направления исследований были заложены в момент становления так называемой классической этологии, ядром которой следует считать этологическую теорию инстинкта Конрада Лоренца.

На протяжении названного периода взгляды на сущность коммуникации у животных не раз претерпевали значительные изменения, обязанные приверженностью той или иной группы исследователей к неодинаковым познавательным и методологическим установкам. Характер последних, в свою очередь, определялся общим научным климатом сменяющих друг друга этапов в развитии биологии и других так или иначе связанных с ней дисциплин.

С моей точки зрения, ход событий удобно подразделить на следующие три основных этапа.

1. Нащупывание пути (описания качественного характера). Сущность коммуникации интерпретируется, исходя из существующих на данном этапе представлений о механизмах индивидуального поведения. Для особи, как полагают, характерны автоматизированные реакции на определенный набор высоко стереотипных коммуникативных сигналов, составляющих видоспецифический дискретный код с фиксированным числом элементов.

На основе представлений, существовавших в те годы, коммуникация может быть представлена в виде отдельных, изолированных друг от друга эпизодов («парных контактов»). Они идут по принципу диалога, основанного на обмене семантически индивидуализированными, дискретными сигналами типа броских, «экстравагантных» демонстраций. При этом большая часть акций коммуникантов особей низводится до аморфного фона, нейтрального в плане комму-

никативной функции. В такой трактовке ход событий целиком определяется некими локальными «точками перегиба», когда в качестве сигналов начинают использоваться броские демонстрации.

Структуру и конкретную функцию каждого такого сигнала объясняют через его эволюционное происхождение (гипотеза ритуализации Н. Тинбергена).

Важно заметить, что в этой системе взглядов неявно подразумевается (и обычно не оговариваемое открыто) уподобление коммуникации у животных семиотическим принципам в общении людей: дискретность сигналов, их якобы знаковый характер (невозможность объяснить структуру сигнала прочими особенностями данного вида животных создает ощущение его немотивированности в том смысле, как ее понимал Ф. де Соссюр; диалоговый обмен сигналами в ходе взаимодействия, уподобление последнего ритуальному действу и т. д.).

В целом, методологическая установка тяготеет к принципу «приоритет части (индивид, сигнал) над целым (взаимодействие, взятое в широком контексте)»: исследовать целое следует путем сведения его к элементарным частям, которые и определяют свойства целого.

Вторая важная черта этих воззрений состоит в детерминистическом подходе к пониманию акта коммуникации. Его исход предопределен в силу непременного адекватного соответствия ответной реакции особи-реципиента на высоко стереотипный, фиксированный по форме и по функции сигнал особи-донора.

2. Интенсивные эмпирические исследования количественного характера. Коммуникация рассматривается теперь в качестве стохастического процесса. Как и на первом этапе, понимание коммуникации определяется бытующими в данное время, существенно изменившимися взглядами на поведение индивида. Теперь оно трактуется в качестве цепи акций, внутренне детерминированной по марковскому принципу. Соответственно, взаимодействие двух особей-коммуникантов уподобляется двум «параллельным» во времени марковским цепям, так что поведение особи Б есть источник возмущений для цепи поведения особи А (и наоборот).

В итоге появляется необходимость при анализе этих событий принимать во внимание не только (иногда и не столько) стереотипные видоспецифические «сигналы», но и прочие «несигнальные» элементы целостных последовательностей поведения, таких как

«приближение», «уход», и даже временное отсутствие каких-либо действий.

При обработке данных применяются методы теории информации, которые позволяют количественно оценивать параметры коммуникации в стандартных единицах измерения (битах). Это дает возможность сравнивать ход процессов при использовании его участниками каналов связи разных модальностей, а также проводить межвидовые сопоставления.

В ряде наиболее продвинутых исследований коммуникация рассматривается как длительный процесс, который разворачивается во времени и в социально организованном пространстве. Такой «популяционистский» подход знаменует собой очевидный шаг вперед по сравнению с «типологическим» подходом, трактующим коммуникацию как диалоговый обмен стереотипными дискретными сигналами. Его применение намечает пути плодотворного синтеза между изучением коммуникативных систем и анализом долговременных социальных процессов в популяциях животных.

Поскольку такого рода исследования базируются на весьма обширном, качественном эмпирическом материале и требуют строгого аналитического подхода, здесь не остается места для надуманных аналогий между коммуникацией у животных и языком человека.

В методологическом плане приоритет здесь принадлежит целостным структурам, а в их компонентах ищут сущность целого. В частности, понятие «сигнал» не имеет на этом этапе столь самодовлеющего значения, как это имело место в предыдущий период. Детерминистический подход уступает место вероятностному.

3. Отвлеченное теоретизирование, потеря реальных ориентиров. Поиски реальных механизмов организации коммуникативного процесса уступают место отвлеченным, умозрительным спекуляциям псевдоэволюционного характера. Суть их в том, каким образом сигнальное поведение особи может способствовать повышению ее приспособленности или, напротив, уменьшать ее. Обсуждение ведется в рамках таких понятий, как манипулирование отправителем сигнала теми, кто его принимает; асимметрия между особью-донором и особью-реципиентом в плане их результирующей приспособленности; гандикап как следствие полового отбора и т. д.

Коль скоро гипотетические построения такого плана не могут быть ни верифицированы, ни опровергнуты эмпирически, оценка

их правдоподобности становится делом лиц, владеющих математическими способностями и формальным аппаратом моделирования, но не имеющих ни малейшего представления ни о животных, ни об их коммуникации. В результате всего этого «теория» все более удаляется от реальности и превращается в парадигму, живущую своей собственной жизнью.

Перед нами набор догматов, сложившихся на почве синтеза неодарвинизма и социобиологии. Как известно парадигма, переросшая в догму, «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.*).

Сама лексика, господствующая в публикациях на обсуждаемую тему (честная коммуникация, обман и т. д.), очевидным образом свидетельствует об их антроморфической направленности.

Методологический дефект этой системы взглядов состоит в следующем. Объяснения структуры (если о таковой здесь вообще может идти речь) дается через ее функцию и эволюцию этой функции, тогда как более продуктивной стратегией считается как раз обратная: объяснение функции системы через ее структуру (Никитин 1970: 107).

Далее я дам более развернутое описание того, что было сделано на каждом из обозначенных этапов, акцентируя те результаты и выводы из них, которые не утрачивают своей значимости для дальнейших исследований в области коммуникации животных.

1.1. Коммуникация в трактовке этологической теории инстинкта

Формулирование каркаса теории. Основы этой теории были заложены еще во втором десятилетии прошлого века Уоллесом Крэгом из Мэйнского университета (США). В 1912—1914 гг. в «Journal of Animal Behavior» были опубликованы написанные им четыре короткие заметки о поведении смеющихся горлиц *Streptopelia risoria*, выращенных в искусственных условиях. О направленности этих исследований можно судить по названиям статей: «Наблюдения над горлицей, обучающейся пить», «Поведение птенца, вылупляющегося из яйца», «Стимулирование и подавление овуляции у птиц и млекопитающих», «Самец горлицы, выращенный в изоляции». Эти публикации представляли собой, по сути дела, лаконичные выписки

из дневника наблюдений. Они заложили фундамент более поздней теоретической работы автора: «Предпочтения и аверсии как компоненты инстинкта» (Craig 1912a; b; 1913; 1914; 1918).

В одной из этих работ ее автор пишет: «Если перед нами акт поведения, в котором инстинкт составляет главную часть, а научению и опыту принадлежит меньшая роль, ...улучшения в действиях (животного) могут происходить так быстро, что они сразу же ведут к полному совершенству. Чтобы обнаружить влияние (на преобразование инстинкта) индивидуального опыта или практики, мы должны вести наблюдения с самого первого проявления данного акта».

Крэг обнаружил в поведении юных горлиц два основных типа реакций. К одному типу относятся такие, которые не требуют ни малейшего обучения и при первом же своем появлении обнаруживают полную законченность и совершенство. Это реакции на особей своего вида, в частности, самца на самку. Обучения не происходит ни в голосовых реакциях, ни в сопровождающих их эмоциональных движениях (тех, которые позже стало принято называть демонстрациями, displays).

«Вокальные реакция и жесты, — пишет Крэг, — оказываются, таким образом, чрезвычайно полными в своей моторной части и определенно фиксированы за счет врожденной организации нервной системы. Что же касается врожденных сенсорных «входов», обусловливающих эти реакции, то их функционирование может быть гораздо менее детерминированным».

Самец горлицы, выращенный в полной изоляции от себе подобных, в возрасте около года отказывается спариваться с самкой своего вида и, игнорируя ее присутствие, постоянно «спаривается» с кистью руки своего воспитателя: «Он обращался с рукой, — пишет Крэг, — совершенно так, как если бы это была живая птица. Не только его поступки были направлены на руку, как будто это птица, но он в том же духе принимал и обращение руки с ним».

Для другого самца таким же стимулом или даже «фетишем» стал мужской ботинок.

Реакции другого типа, к которым принадлежит, например, питье воды, развиваются, по Крэгу, несколько иначе. Имея, подобно только что описанным половым реакциям, врожденный двигательный элемент в виде наклона головы и движений глотания, реакция питья вообще не обладает врожденным афферентным входом.

Ни вид воды, ни ее журчание, ни тактильные ощущения не стимулируют неопытного голубя к началу питья. Птицы не имитируют акт питья в ответ на соответствующие действия себе подобных (хотя охотно имитируют клевание). Молодые голуби начинают пить после нескольких случайных попыток «клевать» воду (как они клюют все блестящие предметы). Но даже после 25 дней индивидуального опыта голубь еще не узнает воду как таковую. У птицы может выработаться условный рефлекс (associative drink reflex) на поилку или на человека, наливающего воду в нее. Но при этом некоторые особи «пьют» раньше, чем успевают достичь воды. «Это заставляет по-новому взглянуть на целенаправленность (purposiveness) поведения животных», пишет У. Крэг. Замечание весьма существенное для всего дальнейшего развития этологической концепции инстинкта и для нашей темы.

Уже эти наблюдения родоначальника этологии свидетельствуют о том, что проблема целостного поведения с первых шагов науки трактовалась в рамках этой дисциплины с точки зрения единства и взаимодействия внутренних и внешних факторов, врожденного и приобретенного, инстинкта и обучения.

Рассматривая поведение животного как цепь врожденных и приобретенных элементов, Крэг делит ее на аппетентное поведение и заключительный акт. Аппетентное поведение может состоять как из врожденных, так и из приобретенных реакций во всевозможных их сочетаниях, заключительный акт всегда представляет собой врожденное действие. Аппетентное поведение целенаправлено, но целью его является достижение ситуации, в которой возможно «выплескивание» (discharge) конечного инстинктивного акта.

В каждом подобном цикле выделяются четыре стадии: 1) беспокойство, общее повышение активности, приводящее к пробам и ошибкам в поисках адекватной стимуляции, «зачаточные» заключительные акты; 2) достижение ситуации, выплескивание полного заключительного акта, состояние удовлетворения; 3) пресыщение стимулом, иногда аверсия (избегание стимуляции, своего рода негативная аппетенция); 4) покой, инактивность. После достижения четвертой фазы необходимо определенное время для нового повторения цикла. Как выяснилось в дальнейшем, подобная цикличность является существенным моментом многих форм инстинктивного поведения и играет весьма существенную роль в процессах коммуникации, с каких бы теоретических позиций она ни рассматривалась.

Важным моментом в наблюдениях У. Крэга оказались некоторые факты, заставившие его сформулировать мысль о сложности стимулирующего влияния внешней среды на проявление того или иного поведения. Так, яйцекладка у самки горлицы обусловлена отнюдь не влиянием какого-то одного стимула, но ситуацией в целом. Яйцекладка может начинаться и у неоплодотворенной птицы в ответ на брачное поведение самца, а при отсутствии самца — при содержании вместе с другой самкой. У самки, выращенной в изоляции от себе подобных, яйцекладка может стимулироваться действиями человека, поглаживающего рукой шейное оперение птицы. Иными словами, стимулы не всегда строго специфичны, могут быть взаимозаменяемыми, а действуя одновременно, находятся друг с другом в сложной связи. Эти представления Крэга, пока еще мало оформленные, послужили впоследствии одной из основ этологической концепции «суммации стимулов».

В своем классическом труде «über die Bildung des Instinktbegriffes» Конрад Лоренц обозначил те типы акций, которые не требуют, по Крэгу, каких-либо совершенствований по ходу постнатального онтогенеза, «врожденными моторными координациями». Те из них, которые по терминологии Ч. Дарвина известны как «выразительные движения», используются особями данного вида в их взаимодействиях друг с другом в качестве коммуникативных сигналов. В этой своей роли они, в силу своей строгой видоспецифичности и стереотипности выступают в качестве так называемых «социальных релизеров» (Auslöser), позже названных «знаковыми стимулами» (sign stimuli). Автоматический адекватный ответ особи-реципиента на такого рода сигнал, подаваемый особью-донором, обусловлен механизмами, которые Лоренц обозначил в качестве «врожденной схемы реагирования» (angeborene auslösende Schema).

Концепция Лоренца была основана на представлениях о спонтанном характере поведения, что определяется эндогенной ритмикой процессов, происходящих в организме. Сегодня известно, что эта ритмика определяется механизмами функционирования ретикулярной формации. Нейроны этой структуры находятся в состоянии активности и при отсутствии внешней стимуляции. Понимание спонтанного характера и динамики поведения легло в основу так называемых энергетических моделей мотивации, самой влиятельной из которых оказалась так называемая гидравлическая модель, предложенная Лоренцом в 1937 г.

Модель поведения на физиологическом уровне, предложенная Лоренцом, имеет чисто эвристический характер. Немногочисленные физиологические данные ее автор привлекал задним числом. Это типичная модель по аналогии, условность которой всячески подчеркивал сам ее автор. Центральная нервная система сравнивается с контейнером, в который постепенно накачивается газ. При этом давление внутри сосуда повышается. Отток газа возможен по нескольким трубкам, но блокируется клапанами. Последние открываются тем легче, чем выше давление газа, которое усиливается по мере его накопления. Для открывания газа требуется определенный внешний толчок. Если последний не появляется, может произойти взрыв — реакция вхолостую (Leerlaufreaktion), именуемая ныне «вакуумной активностью».

От этой наглядной модели легко перейти к описанию событий на поведенческом уровне. Возрастание внутренней мотивации (обусловленное физиологическими факторами) приводит к появлению особого типа таксиса, именно стремления (Trieb) выполнить соответствующий заключительный акт. Начинает функционировать аппетентное поведение. Оно выражается в поисках (направленных, обусловленных предыдущим обучением, или же случайных — по способу проб и ошибок) того комплекса внешних стимулов (в нашем случае, социального партнера определенной категории — «компаньона», по Лоренцу), который снимает блок, препятствующий оттоку «специфической энергии действия» от центра к моторным органам.

Поведение гидравлической системы, описанной Лоренцом, хорошо отражает многие феномены генетически детерминированного поведения, — именно, те четыре фазы о которых писал Крэг. Это снижение порога реагирования и повышение готовности к действию, если таковое давно не выполнялось, восстановление «работоспособности» после перерыва, а также реакцию на неспецифические стимулы при высоком уровне мотивации, который связывается с накоплением в нервных центрах так называемой «специфической энергии действия».

Посмотрим теперь, как в свете всего сказанного выглядит процесс коммуникации. Лоренц представлял себе ее распадающейся на несколько типовых ситуаций, например: готовые к спариванию самец и самка, родители и их потомки, два самца, конкурирующих за обладание территорией и т. д. Каждой такой ситуации соответ-

ствует свой набор знаковых стимулов, предоставляемых той категорией особей-коммуникантов, которая обозначалась понятием «компаньон» (Kumpan Lorenz 1935).

Для особи, реакции которой нам надо исследовать, «компаньон» представляет собой тот искомый комплекс внешних стимулов, на поиски которого направлено ее поведение на определенной стадии жизненного или годового цикла. Например, для самца данного вида птиц в начале весны, в период формирования пар, компаньоном, несущим искомый комплекс стимулов, будет самка того же вида. Эти стимулы, будучи восприняты особью-реципиентом, снимают блокирующие механизмы в ее центральной нервной системе и тем самым освобождают дорогу выплескиванию реакции типа заключительного акта. Каждому стимулу, поступающему от компаньона, соответствует своя врожденная схема реагирования, снимающая один из блоков в нервной системе особи-реципиента. Общую реакцию реципиента на компаньона можно рассматривать как равнодействующую, обусловленную снятием ряда блоков, каждый из которых устраняется в ответ на появление «своего» знакового стимула. Таким образом, мозаике знаковых стимулов компаньона комплементарно соответствует мозаика блоков, или элементарных «схем реагирования» реципиента. Для наблюдателя такая мозаика выступает как цельная адекватная реакция, которая отвечает биологической функции, уместной в данном взаимодействии. В трактовке Лоренца такого рода стимул и реакция на него выступают в отношении друг к другу наподобие ключа и замочной скважины.

Согласно этой схеме, взаимодействие двух особей выглядит как некий диалог. Особь-отправитель сигнала транслирует стереотипный сигнал, он принимается особью-приемником, которая сразу же сама становится отправителем и посылает новое сообщение первому коммуниканту, ставшему на этом этапе приемником, и т. д. Иными словами, роли отправителя и приемника непрерывно меняются в ходе взаимодействия. В качестве иллюстрации такой парного взаимодействия приводится последовательность действий самца и самки трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), когда первый приглашает вторую к выстроенному им гнезду, после чего происходит икрометание и оплодотворение икры.

В схеме Лоренца лишенное строгой стереотипности аппетентное поведение определяется как сумма рабочих реакций, целью которых служит разрядка, «выплескивание» заключительного инстин-

ктивного акта. В понятие «целенаправленного» поведения Лоренц включает «все те типы поведения, которые, будучи направлены на неизменную цель, сами по себе вариабельны». Коль скоро Лоренц не относит аппетентное поведение к категории инстинкта, то собственно инстинктивное поведение не есть в его понимании поведение целенаправленное. По этому поводу Лоренц пишет, что «нет прямой связи между биологическим, адаптивным значением данного типа инстинктивного поведения и той целью, к которой животное субъективно стремится». Вспомним поведение горлиц Крэга, которые «пили», еще не достигнув поилки.

Аппетентное поведение, строящееся на врожденной, инстинктивной основе и включающее, соответственно, большее или меньшее количество инстинктивных элементов, дополняется в ходе онтогенеза приобретенными реакциями и тем самым служит источником для формирования в эволюции всевозможных форм приспособительного (в том числе и разумного) поведения. Напротив, те формы поведения, которые функционируют по типу заключительных актов, полностью лишены приобретенных элементов и могут «улучшаться» в ходе онтогенеза лишь за счет созревания (подобно органу), но отнюдь не за счет научения. Это, по Лоренцу, и есть собственно инстинктивное поведение, «инстинкт в чистом виде», выступающий в виде всецело врожденных моторных координации, фиксированных последовательностей поведения. Типичные примеры подобных действий дают различные формы сексуальных и агрессивных реакций на особей своего вида, наблюдаемые в соответствующих вариантах коммуникации животных.

На том этапе своей творческой карьеры Лоренц отвергал антропоморфический подход. Он писал: «Термины, в которых мы привыкли описывать человеческие эмоции, совершенно непригодны для описания внутренних процессов у животных. Их (этих терминов. — *Е. П.*) слишком мало для этой цели». Лоренц полагает, что критерий функционального результата здесь мало надежен (эта точка зрения проистекает из представлений о нецеленаправленном характере инстинктивных актов) и что наиболее перспективен анализ в плане исследования «функциональных циклов» (в трактовке Якоба Юкскюля того, что он называл «внутренним миром животного») и «настроений» (Stimmung) по Оскару Хейнроту. Эти исследования, по мнению Лоренца, должны быть направлены на выявление «подциклов» внутри функционального цикла.

Говоря о функциональных циклах, родоначальники этологии подчеркивали, что в разные времена года и даже в ходе данного сезона репродукции реакция особи неодинакова в отношении ее физического окружения и в частности, особей своего вида. Смена характера взаимоотношений между конспецификами (например, переход от одиночного образа жизни к стайному, формирование и распадение пар и др.) тесно связана с изменениями интенсивности (зачастую и формы) реакции индивида на один и тот же комп-лекс стимулов. Как именно это происходит, я постараюсь показать в главе на примере динамики коммуникативного поведения некоторых видов птиц.

Гипотеза ритуализации Нико Тинбергена. Этологи классического периода полагали, что среди социальных релизеров основную коммуникативную функцию выполняют те из них, которые были названы демонстрациями (displays). Это особые фиксированные схемы действий (моторных и акустических), обладающие у каждого вида структурой, непредсказуемой на основе всех прочих характеристик вида. Эту «экстравагантность» демонстраций относили за счет того, что именно она делает данный тип акций легко выделяемым из континуального потока сведения и тем самым «разборчивым» для реципиента коммуникативным сигналом, обладающим к тому же определенным «значением».

Стандартный пример такой демонстрации, приводимый во всех учебниках этологии — это «зигзагообразный танец» самца трехиглой колюшки, используемый рыбкой для привлечения самки в выстроенное им гнездо. В попытке объяснить эволюционное происхождение демонстраций классик этологии Нико Тинберген, следуя ранее высказанным идеям (Selous 1901; Huxley 1923), выдвинул в 1952 г. так называемую гипотезу ритуализации. Суть ее состояла в следующем. Некоторые фрагменты так называемого «повседневного» поведения, которые первоначально не несли коммуникативной функции, под действием естественного отбора постепенно приобретают броские, экстравагантные формы и становятся тем самым социально значимыми коммуникативными сигналами.

Процесс был интерпретирован Н. Тинбергеном как «выделение» (эмансипация) коммуникативных сигналов из «аморфной» цепи повседневного поведения. Возникающие при этом поведенческие инновации, согласно гипотезе, приобретают свойство «раз-

борчивости» сообщения, посылаемого отправителем такого сигнала для особи-приемника. Как писал один из адептов гипотезы, Мартин Мойнайн, «...ясность, точность и интенсивность трансляции должны быть полезным качеством или характеристикой любого сигнала. Все это должно обеспечивать условие, что сигнал не может остаться незамеченным или нераспознанным. Такое условие может быть наиболее легко выполнено путем формирования демонстраций выразительными (экстравагантными), стереотипными и четко отличимыми от всех других форм поведения. Иными словами это может быть достигнуто путем ритуализации сигнала, делающей его демонстрацией» (Moynihan 1970: 86).

Примерно в тех же выражениях суть явления охарактеризована в другой работе. «Движение можно считать ритуализованным только в том случае если... оно претерпело преобразования *под давлением отбора*, *улучшившего его коммуникативную эффективность*» (Hazlett 1972; курсив авторов статьи.). По словам этого автора, процесс ритуализации ведет к усилению эффективности коммуникации за счет селекции «менее двусмысленных» сигналов в ущерб «более двусмысленным» (Ibid.: 97).

Основным материалом для отбора на ритуализацию служат, по мнению Тинбергена, акты так называемой смещенной активности (displacement activity). Это действия, которые для наблюдателя выглядят как «не соответствующие контексту» данного взаимодействия. Таковыми являются, в частности, наблюдаемые у птиц во время конфликта между особями судорожные, лихорадочные прикосновения клювом к оперению, напоминающие кратковременные его чистки. Они как бы выпадают из логики поведения птицы, и потому определяются как «неуместные» (irrelevant preening). По определению Тинбергена, «…смещенная активность есть моторика, находящаяся в ведении не того инстинкта, который активирован в данное время (в данном случае, не агрессивного, но комфортного поведения. — *Е. П.*). Она, судя по всему, проявляется в ситуациях, когда активированная мотивация (drive, в нашем случае агрессивная. — *Е. П.*) не может быть реализована через соответствующий ей заключительный акт» (нападение на оппонента. — *Е. П.*) (Tinbergen 1952: 25—26).

Процесс ритуализации актов смещенной активности состоит в преобразовании их моторики. В результате, ритуализованный акт становится отличным по форме от исходного, именуемого образцом

(example). Эволюционные преобразования сводятся к следующему. Это, во-первых, «преувеличение» (exaggeration) и «упрощение» (simplification). Речь идет о том, что одни элементы моторики интенсифицируются (например, путем увеличения их амплитуды), тогда как другие движения замедляются либо могут выпадать полностью. Это приводит к осуществлению второго принципа преобразований — потери координации (loss of coordination) между движениями разных частей тела (например, шеи с головой и крыльев). Каждая движется в своем собственном режиме, не согласованном с движениями других частей. Все это может быть определено как «схематизация» действий, делающая их «странными, бросающимися в глаза» (curious, conspicuous). Тинберген не сомневается в том, что параллельно с этими изменениями характера телодвижений идет процесс приобретения морфологических «сигнальных» структур, приуроченных к тем частям тела, движения которых становятся «преувеличенными».

Все это, согласно гипотезе, приводит к тому, что акт смещенной активности «превращается» в простой, но весьма заметный сигнал, обладающий теперь свойством знакового стимула. Второй отделяется от первого хиатусом (эмансипация), оказываясь некой новой формой поведения, производной (derived) от прежнего материала, нейтрального в плане коммуникативной функции.

«Все эти изменения, — пишет Тинберген, — преследуют, как кажется, одну и ту же цель: адаптацию к возможностям восприятия (сигнала) со стороны особи, которой он адресован» (Tinbergen 1952: 24).

До сих пор речь шла о «заметности» сигнала, которая обеспечивает его «разборчивость» для особи-реципиента. Далее возникает вопрос, а каково же может быть *содержание* сообщения, транслируемого посредством ритуализованного сигнала? К сожалению, в статье Тинбергена вопрос о том, какую конкретную информацию могут нести в себе ритуализованные акты поведения, не обсуждается в деталях. Создается впечатление, что, по мнению автора, предлагаемый им текст и без того будет понятен подготовленному читателю. Ибо тот должен знать, что ритуализованные демонстрации обычны в ситуациях противостояния особей (угрожающие) и в контексте полового поведения (брачные).

Лишь один пример, дающий представление о более определенном, конкретном «значении» демонстраций, касается так называе-

мых умиротворяющих (appeasing) сигналов. При встрече половых партнеров (реальных или потенциальных) у озерной чайки *Larus ridibundus* оба отворачивают друг от друга головы «быстрым, резким движением». Оно, по мнению автора, направлено на то, чтобы скрыть друг от друга темно-коричневую окраску головы и оружие (клюв), которые эти чайки демонстрируют друг другу в угрожающей позе, принимаемой ими при враждебных столкновениях (Tinbergen 1952: 28).

Здесь автор в какой-то степени изменяет сказанному в другом месте статьи, где он выступает против антропоморфических («психологических») толкований мотивов поведения птиц. На с. 11 он пишет: «Когда агрессивно настроенные рыбка колюшка или чайка проделывают зачаточные движения гнездостроения [смещенная активность], кое-кто может предположить, что животные пытаются показать противнику, будто бы они собираются строить здесь гнездо» (с. 28) и, таким образом, будут защищать это место до последнего. «Я рассматриваю такую интерпретацию — продолжает автор, — как антропоморфическую и несостоятельную».

Но, спрашивается, если такой взгляд верен в отношение актов смещенной активности, почему он уже не работает, когда речь идет о ритуализованных демонстрациях? Оказывается, теперь можно приписывать птицам те или иные «рациональные» мотивы. Такие, например, как стремление «умиротворить» социального партнера. Однако эта трактовка полностью расходится с этологическими представлениями об отсутствии целенаправленности инстинктивного заключительного акта (см. выше), которые входят и в систему взглядов Тинбергена.

Такая двойственность позиции классика этологии привела к тому, что антропоморфические интерпретации постоянно встречаются не только в публикациях того времени (например, позже опровергнутая идея существования «языка танцев» у пчел), но и в работах, выполненных много позже, вплоть до сегодняшнего дня. Например, в статье Кенингса утверждается, что у стрекозы *Calopteryx aequabilis* «демонстрация погружения в воду» служит для того, чтобы «показать самке локализацию и качество места для откладки яиц» (Cannings 2003).

Гипотеза ритуализации сформулирована в столь общей и нестрогой форме, что едва ли может быть тестирована на обширном эмпирическом материале. Это, впрочем, оказывается пороком боль-

шинства, если не всех построений эволюционного плана, включая и теорию естественного отбора, на которой гипотеза построена. Хотя гипотеза ритуализации сыграла важную эвристическую роль в период становления классической этологической теории и синтетической теории эволюции, с тех пор на протяжении почти 60 лет она не обогатилась ничем истинно новым и сегодня остается практически в том же виде, как и в момент своего создания. За это время гипотеза обрела статус достоверного знания, хотя мне неизвестны попытки рассмотреть ее критически на конкретном эмпирическом материале. Анализ приложимости ее к реальным ситуациям, проведенный на обширном эмпирическом материале по сопоставлению поведения трех видов журавлей (Panov et al. 2010), показал несоответствие полученных результатов предсказаниям гипотезы (см. об этом ниже, в главе 4). Об аналогичном результате исследований см. в работе Дитмана и Гротиуса (Düttmann, Groothius 1996) по «ритуализованному» поведению пеганки *T. tadorna*.

Более подробная критика самих оснований гипотезы ритуализации будет дана в заключительной части настоящей главы.

1.2. Коммуникация как процесс

К началу 1970-х годов становилось все очевиднее, что позиция, согласно которой процесс коммуникации может быть представлен в виде отдельных эпизодов парных взаимодействий, идущих по принципу диалога, сильно упрощена. Прежде всего, она далеко не универсальна, так как в принципе приложима лишь к немногим типам межиндивидуальных взаимодействий — например, к парным контактам, предшествующим копуляции.

Кроме того, к этому времени наметился переход от статичного типологизирования «стереотипных демонстраций» (как единственных, по сути дела, носителей информации в видоспецифическом «сигнальном коде») к анализу организованных во времени поведенческих цепей. Так, в основе построений Вольфганга Шлейдта лежала критика представлений о стереотипности сигнала (которая в рамках гипотезы ритуализации служила главным критерием его «разборчивости» для особи-премника). Сугубо интуитивным оценкам степени стереотипности автор противопоставил логический анализ системного объекта, каковым является даже сравнительно простой вокальный сигнал, а также строгие количественные оценки

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

Подчеркивая способность животных реагировать на длинные ряды сигналов, как бы аккумулируя предшествующие события, Шлейдт переносит акценты с анализа одиночного сигнала на анализ их длинных последовательностей (Schleidt 1973; 1982). В этой связи особую важность приобретает исследование повторяемости сигналов и изучение роли избыточности как фактора обеспечения надежности трансляции (см. о том же: Slater 1973).

Сходные выводы несколько по-иному аргументированы в работе С. Бира (Beer 1975: 49—51). Он критикует построения адептов концепции ритуализации (в частности, работу Moynihan 1970) за то, что они рассматривают «демонстрацию» как чисто формальную, а не как функциональную категорию. 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) (по этому поводу см. также: Панов 1978/2009: 42—43; 1983б: 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 огра-

ничен и малопродуктивен, как и типологический подход в систематике и теории эволюции (см. Майр 1968: 20).

Перенос акцентов с рассмотрения отдельных сигналов на анализ их последовательностей был стимулирован исследованиями по характеру организации индивидуального поведения. К этому направлению относятся, в частности, анализ индивидуального поведения искусственно изолированной особи (например, Slater, Ollason 1972) и рассмотрение последовательности реакций в цепи поведения одной особи в момент ее взаимодействия с другим коммуникантом.

Было многократно показано, что последовательность поведения особи, находящейся вне коммуникативного контекста, представляет собой внутренне детерминированную последовательность действий, которую можно уподобить марковскому процессу (см., например, в применении к песенному поведению птиц (Панов и др. 1978); в отношение комфортного поведения грызунов (Berridge 1990)). Таким образом, оказалось, что поведение двух особей-коммуникантов можно трактовать как две параллельные во времени марковские цепи (рис. 1.1.).

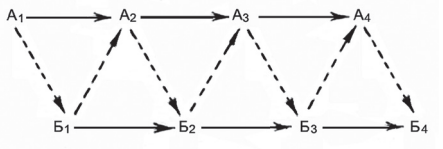


Рис. 1.1. Соотношения в силе внутренней и внешней детерминации коммуникативных актов.

А1 , А2, А3 — последовательные действия коммуниканта А; Б1, Б2, Б3 — то же, коммуниканта Б. (Из: Slater 1973).

Иными словами, характер каждого данного акта внутри секвенции диктуется предыдущими актами, уже выполненными животным, и определяет его последующие действия. Наиболее методически доступный способ описания такой детерминированной секвенции состоит в том, чтобы попытаться представить ее в виде марковского процесса первого порядка. Это значит, что данный акт секвенции должен зависеть только от непосредственно предшествующего ему акта и определять только непосредственно следующий за ним акт. В некоторых случаях секвенции индивидуального поведения удовлетворительно согласуются с такой моделью (Nelson 1964; Lemon, Chatfield 1971), тогда как другие исследования заставляют предполагать существование более сложных взаимос-

вязей типа марковских цепей второго или более высоких порядков (Slater, Ollason 1972; Fentress 1972). Методологические и методические проблемы, возникающие при анализе секвенций, подробно изложены в работе Слейтера (Slater 1973).

Ясное осознание того факта, что секвенция поведения особи представляет собой внутренне детерминированную последовательность действий, заставило по-новому трактовать суть коммуникативного взаимодействия. Именно, в нем каждый акт особи А в той или иной степени детерминирован ее предыдущими действиями и в то же время может модифицироваться за счет стимулов, поступающих от особи Б. Таким образом, поведение особи Б есть источник возмущений для цепи поведения особи А (и наоборот).

Возникает коренной вопрос: каково соотношение в силе внутренних и внешних влияний и какие из них являются определяющими в ходе парного взаимодействия. Это можно проверить путем анализа таких взаимодействий, где синхронизация действия коммуникантов теоретически должна быть максимальной. Таковы предкопуляционные контакты у видов с наружным оплодотворением (например, у рыб), а также у видов, где контакт половых партнеров заканчивается передачей сперматофора от самца к самке (паукообразные, тритоны и др.). Здесь действительно можно ожидать четкой работы механизмов обратной связи и высокой детерминированности в чередовании поведенческих актов самца и самки. Определенный акт одного из партнеров должен, казалось бы, с высокой вероятностью вызывать вполне определенный поведенческий ответ второго партнера.

Это предположение было экспериментально проверено на случае полового взаимодействия самца и самки тритона (Halliday 1975). Хотя автор и обнаружил в этом случае ряд точек взаимодействия, в которых поведение партнеров подчиняется «принципу диалога», существует также много звеньев, в которых «...изменения в поведении самца необъяснимы в терминах стимуляции со стороны самки. Эти изменения касаются в основном времени переключения от какой-либо данной фазы последовательности (поведения самца. — *Е. П.*) к последующей фазе...». Нельсон (Nelson 1964) исследовал предкопуляционные взаимодействия самца и самки у рыб рода *Glaudulocauda.* Он пришел к заключению, что изменения в поведении самки оказывают столь малое влияние на поведение самца, что этими влияниями вообще можно пренебречь. Сходной позиции придерживается и ряд других авторов. Таким образом, если в рам-

ках «диалоговой схемы», которая господствовала ранее, приоритет отдавали воздействиям извне (как однозначный ответ на стимул, поступающий от второго коммуниканта), то теперь многие исследователи стали склоняться к представлениям о большей важности внутренних механизмов детерминации.

Дайнгл (Dingle 1972), применивший методы теории информации к исследованию парных агрессивных взаимодействий у креветок рода *Gonodactylus*, делает вывод, что внутренняя детерминация поведения и влияния извне, со стороны оппонента, одинаково важны в плане временной организации секвенций.

Здесь важно заметить, что количественный анализ всех типов секвенций базируется на построении матриц, с помощью которых вычисляются вероятности перехода от данного типа поведенческого акта к другим типам. Такой матричный метод порождает ряд методических трудностей. Конечный результат анализа во многом зависит от критерия, при помощи которого будут выбраны такие акции, которые, с точки зрения исследователя, можно рассматривать в качестве реальных носителей информации («единицы коммуникации»). Проанализировав дважды одну и ту же секвенцию, но выбрав в качестве таких единиц структурные элементы разного уровня интеграции, мы несомненно получим совершенно различные результаты. Эти результаты будут справедливы для описания поведения только лишь на избранном уровне. Если же мы поместим в одну матрицу единицы разных уровней интеграции, то категории в разных клетках матрицы должны частично перекрываться, что сделает получен-ные результаты попросту неверными. Отсутствие универсальных критериев для выбора единиц описания делает почти невыполнимой задачу сравнительного рассмотрения результатов, полученных разными исследователями даже на близкородственных видах.

Для устранения этой сложности предлагается пользоваться методами теории информации, которые позволяют сопоставлять количественные характеристики процессов коммуникации в отдаленных группах животных и при использовании разных каналов связи. Эти методы позволяют получить все количественные характеристики в одних и тех же единицах измерения — в битах (Dingle 1972; Hazlett, Estabrook 1974a; 1974b; Rubinstein, Hazlett 1974). Однако, как указывают эти же авторы, количество информации в битах зависит от *числа* поведенческих единиц, включенных в анализ, тогда как коли-

чество этих единиц в свою очередь обусловлено выбором определенного уровня интеграции.

В частности, Дайнгл (Dingle 1972) пишет, что изучение коммуникации с использованием принципов теории информации может производиться как на базе классических «демонстраций», так и отдельных «телодвижений», не являющихся «демонстрациями» в их традиционном понимании. При этом для получения строгих результатов необходимо остановиться на анализе или первой, или второй категории, не смешивая их. Оптимальная стратегия, по мнению Дайнгла, — анализ элементарных движений нулевого уровня интеграции. Таким образом, на первом же этапе адекватного количественного анализа поведения мы оказываемся перед необходимостью выработки неких стандартных принципов описания иерархической структуры поведения (см. гл. 2).

Для полноты картины необходимо упомянуть ряд исследований, основанных на применении теории информации к анализу агрессивных взаимодействий у беспозвоночных (Hazlett, Estabrook 1974a; 1974b; Rubinstein, Hazlett 1974; Steinberg, Conant 1974). К сожалению, возникает ощущение, что подход к материалу в этих работах диктовался в первую очередь потребностями метода, который пропагандировали названные авторы. Ради получения матриц переходных вероятностей парное взаимодействие априорно уподобляется шахматной игре, где за каждым действием одной особи следует ответное действие другой. Важный вопрос о длине пауз между такими последовательными актами (подробно рассмотренный, в частности, в работе: Halliday 1975) здесь вообще не принимают во внимание, так что напрашивается вывод, что такие «последовательные ходы» могут оказаться фикцией и что в действительности единицей коммуникации может служить не отдельный акт, а более интегрированная последовательность актов каждого из оппонентов, см. (Dingle 1972). Возможность детерминации внутри поведенческих цепей каждого из оппонентов в этих работах обычно даже не оговаривается. Таким образом, здесь мы видим возврат к ранней «диалоговой схеме» взаимодействия.

Однако цепное взаимодействие и в этой трактовке носит уже явно стохастический характер. Специфика ответной реакции на данный акт зависит от особенностей взаимодействия как целого. В коротких агрессивных конфликтах, с одной стороны, и в длинных — с другой, ответные реакции на один и тот же стимул могут

быть различными. Последовательность поведения инициатора конфликта может заметно отличаться (по вероятности переходов между отдельными актами) от таковой у его оппонента. Различия обнаруживаются и в поведении «победителя» и «побежденного». Итак, первоначально обходя молчанием вопрос о внутренней детерминации поведения оппонентов, авторы этих работ приходят, по существу, к признанию большой значимости внутреннего настроя животного, определяющего интегральную схему поведения носителя той или иной роли. Все это способствует акцентированию стохастической сущности обмена сигналами у животных в ущерб мало пригодному здесь детерминистическому подходу.

Другая важная особенность этих исследований состоит в том, что при составлении «кода», используемого видом в данном типе взаимодействий, исследователь уже не ограничивается перечнем «ритуальных демонстраций». Наряду с ними в качестве операциональных единиц поведения используются типичные элементы «несигнального фона»: «приближение», «уход», а также «отсутствие каких-либо действий». Более того, в работе Стейнберга и Конента (Steinberg, Conant 1974) показано, что именно такие сигналы дают максимальный вклад в передачу информации от одного коммуниканта к другому. К сожалению, при «одномерном» дроблении секвенций, которое мы находим во всех рассмотренных статьях, невозможно избежать перекрывания отдельных единиц, — особенно если они относятся разным уровням интеграции поведения. По-видимому, здесь требуется разработка новых методов, которые позволили бы вести параллельный анализ по крайней мере на двух уровнях одновременно.

Наконец, важно подчеркнуть, что рассмотренные здесь принципы и методы тщательного эмпирического описания и анализа коммуникативного поведения приводят к более адекватным взглядам на его эволюцию, по сравнению с теми, что преподносятся гипотезой ритуализации и ей подобными (см. 1.3). Я полагаю, что эта стратегия дает надежду выйти из порочного круга, в котором механизмы коммуникации объясняются через гипотетическую историю их становления (ритуализацию), а она, в свою очередь, — через сугубо «ритуальный» характер коммуникации.

1.3. Коммуникация как «манипулирование» партнером

Взгляды на коммуникацию у животных, господствующие в западной литературе сегодня, в концентрированной форме изложены в книге Фитча (Fitch 2010). На с. 194 он пишет: «Такие этологи как Лоренц и Тинберген фокусировали внимание главным образом на форме сигналов и их становлении в филогенезе. Однако функциональный вопрос, *почему* такие сигналы возникли, оставался на периферии их сознания. Возможно, потому, что они неявно и интуитивно полагали, будто надежные (reliable) сигналы идут на пользу как их отправителю, так и приемнику. И только в начале 1970-х годов, под влиянием геноцентричных взглядов, подчеркивающих приоритет индивида, эволюционные биологи подвергли сомнению эту точку зрения. Докинз и Кребс аргументировали в своей программной (influential) статье (Dawkins, Krebs 1978), что сигнализацию лучше рассматривать не как взаимообмен (collaborative sharing) информацией, но как **манипуляцию,** осуществляемую отправителем сигнала над его приемником» (Fitch 2010: 194; курсив и полужирный автора цитаты), так что «эгоистическую пользу» из коммуникации извлекает преимущественно первый.

Позиция авторов этой статьи базировалась не на реальных фактах, накопленных в конкретных исследованиях поведения, а на формальных выкладках теории игр. Отвечая им, ведущий этолог Роберт Хайнд справедливо заметил, что изложение этологических взглядов, которые в статье были подвергнуты критике, дано неверно (Hinde 1981), чего, с моей точки зрения, и следовало ожидать от теоретиков, которые сами никогда не занимались на практике изучением коммуникации животных.

Спустя три года они выступили с новой программной статьей, которая, по мнению Фитча, может сегодня считаться «классической». В ней Кребс и Докинз сделали уступку здравому смыслу, согласившись с тем, что в коммуникации, помимо манипуляции и наравне с ней имеет место такое явление как «чтение намерений» (mind-reading) со стороны приемника сигнала (Krebs, Dawkins 1984).

Фитч продолжает: «…Подчеркивая неадекватность предположения, согласно которому имеет место взаимообмен (communal sharing) информацией, авторы акцентируют идею противостояния (tension) ролей отправителя и приемника сигнала. Отсюда идея, ставшая сегодня стандартной, что сигнализация лишь в том

случае окажется эволюционно устойчивой, если она предоставляет совместный выигрыш (net benefits) обоим участникам коммуникации. Хотя в типичном случае отправители сигнала расплачивается за то, что вынужден прибегать к преувеличению броскости сигнала, в противном случае информация не будет транслироваться надежно (reliably), так что со временем (over the long term) особи-реципиенты просто перестанут обращать внимание на данный сигнал» (Fitch 2010: 194—195).

Кажется, приведенная цитата как нельзя лучше иллюстрирует сугубо схоластический характер отвлеченных, умозрительных и надуманных представлений, господствующих сегодня в сфере интерпретаций феномена коммуникации у животных. Ярким примером может служить противостояние между двумя «гипотезами». Докинз и Кребс утверждают, что животные в процессе коммуникации обманывают друг друга, тем самым манипулируя социальным партнером (Dawkins, Krebs 1978; Krebs, Dawkins 1984). В противоположность им Захави выдвинул так называемую «концепцию гандикапа», суть которой в том, что сигналы животных должны быть «правдивыми» (honest communication — Zahavi 1975; 1993; Zahavi, Zahavi 1997).

И как же решается этот спор? При помощи математической модели. Как пишет Графен, «…я разрешаю (resolve) этот конфликт, предлагая математические модели. Эти модели из области тории игр показывают, что принцип гандикапа работоспособен: каждый организм максимизирует свою приспособленность, и сигналы следует признать честными (signals are honest)» (Grafen 1990: 517).

Совершенно очевидно, что все это невозможно, даже при всем желании, сопоставить с чем-либо, реально происходящим в природе. Перед нами как раз тот случай парадоксального мышления, характерный для современной социобиологии, который Стефен Гулд назвал «умением рассказывать сказки» (Gould 1978). Такие псевдотермины как «честная коммуникация», за которыми не кроется какого-либо реального биологического содержания, как и дискуссия вокруг противопоставления этого понятия «обману», служат удобным прикрытием для авторов, которым не удалось извлечь по настоящему содержательных, нетривиальных заключений из своих исследований.

Вот, к примеру, заключительный абзац статьи Боински с соавторами об акустической коммуникации у обезьян львиных тамаринов *Leontopithecus rosella.* «Короче говоря, характер вокального

поведения тамаринов согласуется с точкой зрения, что в группе преобладает честная коммуникация. Эта честная коммуникация ведет, по-видимому, к улучшению координации группового поведения (ссылка: Smith 1969; 1986), и в среднем (on average) выгодна для членов группы. В этой интерпретации нельзя найти отличий от объяснений, базирующегося на представлениях об отборе внутри групп на честные вокальные сигналы (ссылка: Zahavi 1975). Честность в вокальной коммуникации тамаринов может быть особенно выражена, поскольку большинство их социальных группировок — это расширенные семьи (две ссылки на другие работы одного из соавторов статьи). В этом случае ***теория отбора родичей должна предсказывать*** уменьшение выигрыша при манипуляции (партнерами. — *Е. П.*) и обмане (deception)» (Boinski et al. 1994).

Так авторы отдали должное теоретическим установкам эпохи. Нетрудно видеть, что здесь нет ничего, кроме жонглирования модными словечками.

Видный приматолог Ганс Каммер и его коллеги писали: «социобиологи начали публиковать гипотезы без тестов; изучение социального опознавания сейчас движется в сторону публикации анекдотов без гипотез, с сильнейшим уклоном в антропоморфические интерпретации в терминах социального манипулирования. Это не более, чем предубеждения отдельных лиц» (Kummer et al. 1990).

Честная коммуникация и обман. Упомянутая в вышеприведенной цитате «надежная» информация фигурирует ныне под названием «честных сигналов». Фитч пишет: …[изучение] эволюции достоверных (reliable) сигналов (часто именуемых **«честными»**, не подразумевая при этом намеренной «честности») — это сегодня центральная теоретическая тема проблемы коммуникации у животных» (Fitch 2010: 195; полужирный автора цитаты). Таким образом, взгляды, подобные высказанным еще на заре становления этологии (более полувека назад) К. Фришем относительно адаптивной ценности «языка танцев» у пчел и Н. Тинбергеном в его гипотезе ритуализации, возрождаются сегодня в новой, еще менее правдоподобной форме. Такова, в частности, идея «отбора на честную коммуникацию», которая, на мой взгляд, представляет собой ухудшенный вариант гипотезы ритуализации с ее отбором на броские и «разборчивые» сигналы. Эта гипотеза была ошибочной, но, по крайней мере, базировалась на наблюдаемых явлениях. Что же касается рассуждений о «честной коммуникации», то они не имеют под собой

ни малейшей реальной почвы. И это не удивительно, если вспомнить, что сама идея родилась в начале 1990-х годов в умах таких кабинетных теоретиков как Дж. Мейнард-Смит и была подхвачена исследователями, сидящими одновременно на двух стульях: лингвистики и психологии.

Хотя Фитч оговаривается, что понятие «честная коммуникация» свободно от коннотаций, связанных с фактором намеренности поведения, анализ новейшей литературы свидетельствует об обратном. Никто не будет спорить, что альтернативой честным намерением является обман. О популярности этой темы среди тех, кто занимается поведением животных, говорит тот факт, что на мой запрос «Обман у животных» (на английском языке) в Googl за 0,2 *с* выпало 6 690 000 ссылок. Очевидно, что обман возможен лишь в том случае, если обманщик в состоянии выстроить цепь силлогизмов, в которой принимаются во внимание возможные последствия его действий и реакций на них особи, подвергающейся обману. Именно это подразумевается неявным образом, когда речь идет о категории «чтение намерений», фигурирующей в статье Кребса и Докинза.

В гуманитарных науках сложилось твердое убеждение, согласно которому обман есть социокультурная категория, присущая исключительно человеку. Более того, как пишет Раппапорт в своей книге «Экология, значение и религия», не удивительно, что даже у человекообразных обезьян, для которых ложь представляется возможной, они, по-видимому, прибегают к ней лишь в редких случаях. Что касается других видов животных, то у них обман вряд ли возможен, принимая во внимание стереотипную природу их реакций на стимуляцию извне» (Rappaport 1979: 225). Еще определеннее на этот счет мнение выдающегося знатока поведения шимпанзе Майкла Томаселло. «Интересно и важно, — пишет он, — что, хотя обезьяны умеют прятаться от других (Melis et al. 2006), все-таки нет никаких экспериментальных доказательств того, что они умеют активно обманывать…» (Томаселло 2011: 165).

Все это, впрочем, оказывается неубедительным для целой армии научных работников, занятых сегодня попытками верифицировать идеи «честной» коммуникации» и «обмана». Как пишет Эвклид Смит, «…кажется, однако, маловероятным, что *сегодня* кто-то согласится с таким четким разделением (между способностью ко лжи у людей и неспособностью обманывать у животных. — *Е. П.*), хотя некоторые антропологи сомневаются в когнитивных возможностях

братьев наших меньших. *Важно все же заметить, что сходство в характере обмана между людьми и животными установлено и ясно провозглашено в последние четыре десятилетия*. Как указывал Уайл (Wile 1942: 294), “есть лишь небольшая разница между состоянием жука, когда он притворяется мертвым, и обмороком человека на поле боя”» (Smith 1987: 50; курсив мой. — *Е. П.*).

Этот автор поставил своей задачей выяснить с позиций антрополога, путем анализа литературных источников, действительно ли у животных существует поведение, которое можно было бы назвать «способностью обманывать». Из приведенного выше резюме к его статье (см. мой курсив) достаточно очевидно, каким будет конечный вывод.

«Из этого обзора, — пишет Смит, — ясно следует, что животные и приматы, в частности, используют разнообразные стратегии. Часть из них включают в себя компоненты, которые у людей считаются обманом в общепринятом смысле этого слова… Понятно, что при детальном рассмотрении поведения приматов, и, особенно, человекообразных обезьян, мы обнаруживаем множество примеров поведения столь сложного, что оно может служить полезными *аналогиями* многих форм поведения человека. Более того, изучение обмана у приматов создает почву и перспективы для прослеживания эволюции способности людей к обманному поведению» (Smith 1987: 62; курсив мой. — *Е. П.*).

Здесь уместно вспомнить следующее высказывание отечественного философа Ю. А. Урманцева (1973): «Пределов для сходства любых произвольно взятых систем, как бы далеко они ни отстояли друг от друга, откуда бы они ни были взяты, не существует… нет такого места, времени, границы, после которых начиналось бы уже полное несходство...». Это обстоятельство открывает широкий простор для аналогий, многие из которых впоследствии оказываются ложными. О них в свое время Джон Стюарт Милль писал следующее: «Существует еще один вид неправильной аргументации по аналогии, в более точном смысле заслуживающий названия “ошибки”: а именно, когда на основании сходства предметов в одной черте заключают о сходстве их в другой, причем не только не доказана причинная связь между этими двумя чертами, но, напротив, положительно известно, что такой связи нет» (Милль 1914).

Томаселло, утверждая, что ложь даже в эволюции человека возникла сравнительно поздно, добавляет: «…даже для того, чтобы сол-

гать другому человеку, необходимо сотрудничать с ним, поскольку ложь должна выглядеть убедительно, а человек должен вам доверять (иначе обман не сработает)». Этологу-профессионалу трудно себе представить, чтобы нечто подобное могло существовать у животных, даже тех, которые демонстрируют высокие когнитивные способности при прочих обстоятельствах.

Несмотря на все это очень многие проявляют поразительную доверчивость к модным сегодня идеям, освященным именами таких авторитетов, как, скажем, Докинз и Кребс. Например, Фитч с одобрением пересказывает результаты опытов по обнаружению «обманной коммуникации» у калифорнийской кустарниковой сойки *Aphelocoma californica.*

«Среди птиц, — пишет он, — врановые идут вровень с приматами: получены строгие экспериментальные доказательства того, что поведение кустарниковой сойки удовлетворяет предсказаниям концепции «чтения намерений» (Emery, Clayton 2004). Одной группе этих птиц было позволено следить за другими, когда те прятали корм, а затем первым предоставили возможность похитить эти запасы. Птицы этой группы запомнили, где была запасена чужая еда (что уже само по себе впечатляет, поскольку здесь есть потребность в удержании в памяти некой пространственной карты), легко нашли ее и съели».

Позже этим же птицам (ранее выступавшим в роле воров) предоставили возможность самим спрятать корм, в то время как другие наблюдали за ними через стеклянную перегородку. В этой ситуации, после удаления птиц-наблюдателей, те, что запасали корм, вернулись и перепрятали его. Так делали только те сойки, которые сами имели возможность воровать чужие запасы: «поймал вора — отплати ему тем же». Неопытные птицы не перепрятывали запасенный ими корм, а опытные не делали этого, если при его запасании не было свидетелей (Emery, Clayton, 2001);

«Таким образом, — резюмирует Фитч, — эти пернатые способны, по-видимому, «спроектировать» свой собственный опыт воровства (один из аспектов теории чтения чужих мыслей) таким образом, чтобы использовать его для модификации собственного поведения по защите запасов. Здесь мы видим наиболее изощренное (sophisticated) поведение среди всего, описанного для животных, которое основано на проникновение в намерении других. Сходные способности были недавно документированы у ворона,

также относящегося к семейству врановых. Все это еще раз свидетельствует, что несмотря на малые размеры мозга, умнейшие птицы оказываются среди умнейших животных вообще. Иными словами, филогенетическая близость к человеку еще не является надежным показателем степени когнитивных способностей» (Fitch 2010: 160).

Вот та самая цепочка силлогизмов, которую сойка должна «построить в уме», чтобы интерпретация ее поведения, предлагаемая здесь, была правдоподобной: «Если кто-то видел, как я прятала корм, следует вернуться и поместить его в другом месте». В возможность такого хода мыслей у птиц может поверить только тот, кто знаком с поведением животных только по книжкам или уж очень стремится выдать желаемое за действительное. Примерно это имели в виду Лукас Блюфф с соавторами, когда писали: «…исследования по поведению врановых во многих отношениях отстают от соответствующих программ по приматам. Это касается, в частности, долговременных исследований в природе, необходимых для согласования экспериментальных данных с общей экологической и эволюционной канвой. Поэтому в настоящее время было бы преждевременно делать какие-то строгие заключения» (Bluff et al. 2007: 21).

Читатель вправе спросить, а как же быть со «строгими экспериментальными доказательствами», о которых говорит Фитч? Здесь стоит вспомнить следующие слова Карла Поппера: «Нетрудно получить подтверждение почти любой теории, если есть намерение подтвердить ее. Подтверждения должны считаться таковыми только в том случае, если они получены из предсказаний, которые неочевидны, то есть не предусмотрены данной теорией… Теория, которую не удается опровергнуть какими-либо аргументами, не может рассматриваться как научная. Неопровержимость теории есть не достоинство теории (как часто думают), но наоборот… Некоторые теории, которые реально поддаются тестированию, оказываются ложными. При этом часть ее приверженцев продолжают поддерживать теорию…» (Popper 1957: 159—160).

Поппер продолжает: «Каждый истинный тест для проверки теории — это попытка отвергнуть (фальсифицировать) ее (testability is falsifiability). Может существовать несколько степеней доступности для проверки: Некоторые теории тестируются сравнительно легко и более уязвимы для отрицания их истинности, чем прочие. Можно было бы сказать, что они подвержены большему риску быть отвергнутыми» (Там же).

К сожалению, создается впечатление, что до попыток такого серьезного тестирования представлений, связанных с темой обмана у животных, еще очень далеко. Как пишет Фитч в работе, которая задумана им как программа на будущее: «Сейчас почти неопровержимым становится, что животные… *способны обманывать* (engage in deception) и в какой-то степени осознают себя отдельно от других (recognize the existence of themselves and others). Тем не менее, *когнитивная революция в сфере изучения поведения животных еще не закончена*» (Fitch 2010: 145; курсив мой. — *Е. П.*).

И в самом деле, способность обманывать выявляется у все новых и новых видов, стоящих на самых разных уровнях развития психики. В отношении соек косвенным подтверждением такой их способности послужило совершенно верное в целом представление о весьма высоком уровне развития психики у многих, если не у всех представителей семейства врановых. Серьезное преувеличение этих возможностей состоит лишь в попытках представить их в качестве «оперенных человекообразных обезьян». Так, Н. Дж. Эмери из отдела зоологии Кембриджского университета озаглавил свою статью следующим образом: «Являются ли врановые птицы “оперенными человекообразными обезьянами”?» (1960 ответов на запрос ссылки на эту статью из Google за 0,2 *с*). Вопрос не только задан, но и ответ на него дан, в общем, положительный, см. (Emery 2004).

Но едва ли удастся приравнять к человекообразным обезьянам по уровню психического развития серую американскую белку *Sciurus carolinensis*, для которой также «доказана» (теперь уже в полевом эксперименте) способность обманывать конспецификов, прикрывая у них на глазах хранилище, в котором не спрятано ничего съедобного (Steele et al. 2008). Впрочем, не только белки, но и такие беспозвоночные как креветки *Gonodactylus bredini*, как выясняется, способны «блефовать», вводя в заблуждение конспецификов. Именно так Адамс и Колдуэл объясняют агрессивное поведение этих ракообразных во время их линьки, когда мягкость их покровов не позволяет им реально нанести удар сопернику, оставляя возможность лишь демонстрировать перед ним угрожающие позы (Adams, Caldwell 1990).

Как это вообще характерно для так называемой «нормальной науки» по Т. Куну (1962/1977), во всей наблюдаемой ныне ситуации действует правило: «Делай, как я». В результате в ответ на появление публикаций типа статьи Докинза и Кребса пошел поток публи-

каций, направленных на «подтверждение» высказанных там идей. Книга Фитча, таким образом, естественным образом послужит продолжению этой печальной тенденции. Взгляды на коммуникацию у животных, изложенные в этой книге, дают адекватное представление о господствующей парадигме «когнитивной революции», которая, по сути дела, представляет собой очередной рецидив антропоморфизма в объяснениях поведения животных, с его характерным отказом от необходимости учитывать правило Ллойда Моргана в интерпретациях наблюдаемого в природе.

1.4. Точка зрения автора

В этой книге я попытаюсь раскрыть свое собственное видение процессов коммуникации у животных, которое сформировалось за десятилетия полевого изучения многих их видов (насекомых, рептилий, птиц и некоторых млекопитающих). Для меня совершенно очевидно, что истинные механизмы взаимодействий между особями в популяции можно адекватно понять лишь с позиции пристального всестороннего изучения всей структуры поведения данного вида в конкретных условиях его существования в природе.

На мой взгляд, коммуникация — это длительный процесс кумулятивной настройки каждого из коммуникантов на поведение социальных партнеров. Сами паттерны активности участников процесса меняются континуально, в первую очередь (и, возможно, главным образом) — как внешняя проекция динамики эндогенных детерминантов поведения.

Это обстоятельство определяет очевидную автономность многих поведенческих проявлений участников процесса, что идет вразрез с прогнозами наблюдателя, ожидающего непременной согласованности в действиях коммуникантов. В действительности, согласованность их действий достигается только в отдельных критических точках процесса, именуемых мной «ключевыми взаимодействиями» (например, в момент подготовки к копуляции), когда необходимость кооперации ради достижения биологического результата заставляет преодолеть постоянно присутствующий информационный шум, временами весьма интенсивный.

Все сказанное позволяет понять, почему обмен информацией в коммуникативном процессе у животных невозможно свести к трансляции и приему четко отграниченных друг от друга элементарных

«сигналов». Значимыми для хода и исхода взаимодействий оказываются протяженные во времени поведенческие цепи, бесспорно континуальные по своей природе (Панов 1978/2009; 1983а). Эту точку зрения разделяют и некоторые другие исследователи, занятые изучением коммуникации как у птиц, так и у приматов (см., например, Schleidt 1973; van Der Berken, Cools 1980).

В этой системе взглядов сформулированы четыре главные принципа, которые, на мой взгляд, можно считать определяющими для процессов коммуникации у животных:

1. Континуальность репертуара сигнальных средств, которая не дает возможности выделять внутри него некие дискретные сигналы, индивидуализированные в понятиях структуры.

2. Фрагмент такого континуума, которому ***априорно придают*** статус «сигнала», ***предельно вырожден*** с функциональной точки зрения. Это не позволяет приписать ему сколько-нибудь определенного «значения».

3. То, что можно условно назвать «значением» сигнала для социального партнера, приобретается лишь в ***конкретном пространственно-временном контексте*** (например, во взаимодействиях, привязанных к центрам социальной активности коммуникантов).

4. Все это ведет к ***колоссальной избыточности*** в трансляции сигналов.

Подробное рассмотрение каждого из этих принципов на конкретных примерах будет дано в главах 3—6 этой книги.

1.5. Резюме

Острый интерес к теме коммуникации у животных был стимулирован в 1930-х годах классическими работами Конрада Лоренца. В них ученый отталкивался от свойств объекта, пытаясь дать их объективное описание и объяснить происходящее исходя из структуры индивидуального поведения. По сей день в арсенале серьезных исследователей коммуникации работоспособными остаются по меньшей мере три принципа, выявленные Лоренцем.

1. Спонтанность эндогенной цикличности поведения, которое может быть названо «сигнальным».

2. Отсутствие прямой связи между биологическим значением данного типа сигнального поведения и той целью, к которой животное субъективно стремится.

3. Изменения интенсивности (зачастую и формы) реакции индивида на один и тот же комплекс стимулов определяется той стадией, которую в данное время проходят взаимоотношения партнеров по коммуникации.

Эволюцию коммуникативных систем Лоренц рассматривал как имманентное следствие дивергенции биологических структур, подчеркивая отсутствие сколько-нибудь очевидной связи между характером сигнального поведения и его адаптивной ценностью для данного вида.

В начале 1950-х годов шел интенсивный процесс становления так называемой синтетической теории эволюции на основе слияния дарвинизма и популяционной генетики. Представления тех лет о механизмах действия естественного отбора лежали еще в русле так называемой «генетики мешка с бобами». Полагали, что из всего необозримого числа свойств вида отбор в состоянии «распознать», вычленить, подхватить и закрепить то из них, даже самое незначительное, усиление которого будет способствовать оптимизации связанной с ним функции. Зоологи (и полевые этологи в их числе) быстро усвоили терминологию ранней генетики. Не вникая глубоко в непростое содержание этого новшества, они восприняли парадигму популяционной генетики как неоспоримое, объективное подтверждение дотоле чисто умозрительной дарвиновской идеи прогрессивной эволюции путем естественного отбора. Именно в этом ключе построена гипотеза ритуализации Нико Тинбергена.

Эти представления стали опорой воинствующего адаптационизма, господствующего в англо-американской биологической литературе и по сию пору. В 1979 году два выдающихся биолога — теоретик эволюции Стивен Гулд и генетик Ричард Левонтин так писали об этом: «Адаптационистская программа доминирует в мышлении эволюционистов Великобритании и Соединенных Штатов на протяжении последних 40 лет. Она базируется на вере во всемогущество естественного отбора как фактора оптимизации биологических систем. Суть ее в том, что организм мысленно расчленяется на некие унитарные “признаки” (traits), а затем для каждого из них предлагается собственный сценарий его адаптивной оптимизации. Компромиссы между конкурирующими требованиями оптимизации этих признаков рассматриваются лишь как фактор, тормозящий достижение совершенства. Таким образом, даже его отсутствие

на выходе также оказывается результатом адаптивного процесса» (Gould, Lewontin 1979). В построениях Тинбергена такими «признаками» оказались экстравагантные демонстрации.

В конце 1960-х — начале 1970-х годов наметился уход этологов от упрощенческих детерминистических схем коммуникации как диалогового обмена демонстрациями, несущими некую определенную содержательную информацию. В то время в биологии силу набирал системный подход, в котором важное значение придавали стохастике исследуемых процессов.

К несчастью, эта линия возврата к тщательному описанию реальных событий и последующему их глубокому анализу оказалась грубо нарушенной вторжением в биологию отвлеченных теоретических конструкций, имеющих лишь самое отдаленное отношение к феноменам социального поведения и коммуникации у животных. Таковы, в частности, понятия «совокупная приспособленность» и «отбор родичей». В соответствии с принципами «нормальной науки», внимание рядовых исследователей постепенно переключилось на поиски подтверждения этих формальных построений.

Успехи молекулярной биологии привели некоторых кабинетных теоретиков к совершенно ложному представлению о том, что начиная «с 70-х годов прошлого столетия эволюционная биология стала наукой не о животных, а о генах» (Ридли 2010). Широкому распространению этой ошибочной идеи во многом способствовала активность Р. Докинза, которая, по моему мнению, нанесла весьма серьезный урон развитию биологии.

Крупный философ науки П. Фейрабенд писал следующее о такого рода «теориях», которые быстро завоевывают всеобщее внимание и доверие: факт подобного успеха «...ни в какой мере нельзя рассматривать как знак ее истинности или соответствия происходящему в природе... Возникает подозрение, что подобный, не внушающий доверия, успех превратит теорию в жесткую идеологию вскоре после того, как эти идеи распространятся за пределы их начальных положений» (Feyerabend 1975: 43).

Томасу Куну удалось раскрыть психологические и социальные механизмы удивительной стойкости такого рода мысленных конструкций, которые полностью расходятся со строем и логикой предшествующего развития знаний в данной отрасли науки. Но вопреки тому, что идея находится в явном несоответствии со всем сделанным ранее и не подтверждена достаточно весомым

эмпирическим материалом (а то и противоречит ему), она поразительно быстро завоевывает популярность в научной среде и на десятилетия становится господствующей догмой, попытки борьбы с которой можно уподобить сражениям дон Кихота с ветряными мельницами.

Впрочем, рано или поздно наступает отрезвление. Это и случилось, наконец, с парадигмой, в основе которой лежат категории «совокупная приспособленность» и «отбор родичей». Вот что сказано недавно коллективом авторов с участием одного из некогда активных сторонников этих идей, Эдварда Уилсона: «На протяжении последних четырех десятилетий теория родственного отбора, основывающаяся на концепции совокупной приспособленности, оставалась главным теоретическим инструментом в объяснении эволюции социальности у животных… Из-за их оригинальности и ***кажущейся объяснительной силы*** представления об отборе родичей получили широкое распространение в качестве краеугольного камня социобиологии. Но при том, что эти воззрения играли роль парадигмы, доминировавшей в теоретическом изучении феномена социальности животных на протяжении 40 лет, их ***продуктивность должна быть признана весьма скудной***» (Nowack et al. 2010; курсив мой. — *Е. П.*).

Показательно, что У. Фитч и поныне остается адептом этих сомнительных взглядов. На с. 416, обсуждая современные подходы к пониманию коммуникации, он пишет: «Есть два главных фактора, относительно которых современные теоретики (вслед за Кребсом и Докинзом) едины во мнении, что в них лежит решение проблемы. Первый фактор, безоговорочно действующий наиболее часто — это **отбор родичей**. Индивид может оплачивать издержки сразу (pay an immediate cost), принося выгоду другому, в том случае если тот родственен ему по крови и имеет с ним общие гены. Сегодня **отбор родичей** широко принят в качестве главного объяснительного принципа кооперации на всех уровнях биологии» (E. Wilson 1975) (полужирный — автора цитаты).

Итак, перед нами, как и в гипотезе Н. Тинбергена, сугубо умозрительный сценарий эволюции коммуникативных «сигналов» (подробнее см. 2.3). Теперь это отбор родичей, который по мнению Фитча равно ответственен и за становления мифического «языка танцев» у пчел, и в качестве движущей силы в процессе становления языка у людей (Fitch 2010: 424—429).

С горечью осознавая всю бесплодность трактовок, предлагаемых Фитчем и другими «современными теоретиками» в отношении становления и функционирования феномена коммуникации у животных, я попытаюсь в этой книге вернуть рассмотрение вопроса на твердую почву конкретных зоологических материалов эмпирического характера.

Глава 2. Понятие «сигнал» в аспекте коммуникации животных. О чем идет речь?

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 особей (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») (Ibid.: 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 (Фитч 2012: 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.

2.1. 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» (см. о гипотезе ритуализации Н. Тинбергена раздел 1.1). 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, приведу 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[1]. 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 (Panov et al. 2010; более подробно см. 5.1).

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

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

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.

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 двухтрех 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 искушенные 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 (подробнее см. в 9.2). 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 (подробнее см. 6.2).

Помимо всего прочего, характер функционирования морфологических систем, генерирующих физические сигналы (будь то двигательные органы, изменение относительного положения которых приводит к появлению различных поз, или голосовой аппарат, порождающий звуковые сигналы, или кожные железы, выделяющие пахучие субстанции), 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 изучения 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 1979a; 1979b; Jürgens 1979).

2.2. Модели описания сигнализации в исследованиях по коммуникации животных

2.2.1. Модель коммуникации в классической этологии

Как было сказано в 1.1, 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[2].

[2] 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.

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, уязвимой для той же критики, которой выше была подвергнута гипотеза ритуализации Н. Тинбергена (см. резюме к главе 1). Здесь я рассмотрю 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 мле-

копитающих (6 отрядов) с указанием числа «главных» демонстраций у каждого вида. Эта цифра варьирует от 10 у трески *Cottus gobio* до 37 у макака резуса *Macaca mulatta*. Хотя сам Мойнайн подчеркивает неизбежные неточности такого списка, он, тем не менее, считает его вполне репрезентативным в целом. На наш взгляд, с этим нельзя согласиться по ряду причин.

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 видов двумя более чем квалифицированными этологами, работающими в разных традициях. Так, по данным К. Лоренца (Lorenz 1951), 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 bimaculatus* (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 М. Мойнайна, представляют собой «демонстрации» (Moynihan 1970: 86, 99 и др.).

Мы полагаем, что сказали достаточно для того, чтобы показать бесплодность любой, даже самой остроумной 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 2.1 дано сравнение описаний сигнального поведения одного и того же вида — пингвина Адели *Pygoscelis adeliae*, принадлежащих двум разным авторам (Ainley 1975; Spurr 1975)[3].

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

Таблица 2.1.

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

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

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

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 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, 2.2.3).

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, 2.2.3).

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 1978/2009: 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 1978) 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 определении «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[4] подходов

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

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[5].

Лишаясь, таким образом, реальной эмпирической базы для адекватного структурного анализа сигнальных средств, используемых животными, социобиологи незаметно минуют этот необходимый

---

[5] 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.

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 эволюции) 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 1975; Johnston 1977; Bell 1980; Brady 1981; Nuechterlein 1981; Spalding 1981), а разные структуры — 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[6].

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

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

ли не общепринятым правилом определять биологическую функцию через гипотетические механизмы ее эволюционного становления. Старт такого подхода был задан, в частности, работами Хайнда (Хайнд 1975) и Мейнард Смита (Smith 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 поведения, 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.

2.2.2. 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 (Tinbergen 1953)[7]. В этом смысле промежуточные варианты выступают здесь в качестве так называемых «краевых категорий» (Parsons 1937) или «аномалий» (Кун 1962/1977), которые не существенны для господствующей парадигмы и не требуют специального внимания в рамках этой парадигмы (в данном случае — классической этологической теории поведения).

[7] Эта точка зрения опровергается сопоставлением работ самого Тинбергена, выполненных им на чайках в разные годы (сравни столбцы 2 и 3 в табл. 2.2).

Таблица 2.2.

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.

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. (Ibid.: 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 очерченными «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 сл.) и начала подкрепляться в рассматриваемый период многими исследованиями (Панов 1978/2009; Mairy 1979a; 1979b; Klingholz, Meynhardt 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 сл.).

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 1983б).

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 неосознанно. 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).

2.2.3. Комбинаторно-иерархическая модель

По крайней мере в тех случаях, когда речь идет о сигнализации с использованием оптического и звукового каналов связи, многие (если не все без исключения) физические события, априорно рассматриваемые в качестве «сигналов», могут быть разложены на составляющие 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, 2.2.1 и табл. 2.1). 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 репертуара 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 1978/2009: 37).

Уже при выделении всего лишь двух уровней организации сигналов мы получаем гораздо более строгое описание структуры, нежели при одномерном механическом дроблении поведенческой цепи 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 (Миллер и др. 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.

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 Эйнли, так и 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 1976; Панов 1978/2009; Schleidt, Crawley 1980; van Rhijn 1981; Schleidt et al. 1984, его позитивная оценка дана в работе: Miller 1979).

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 2 параметра поведения с несколькими состояниями каждый (рис. 2.1).

Рис. 2.1. Схематизированное представление в двумерном пространстве акций самца кряквы (*Anas platyrhynchos*) при ухаживании за самкой (Из: Schleidt, Crawley 1980.

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 избежать такого субъективизма» (van Rhijn 1981: 591). К сожалению, автор в этих своих попытках преодоления субъективизма лишь удлинил предложенные ранее списки демонстраций у исследуемого им вида (табл. 2.2[8]). Ему не удалось выйти за границы привычного способа описания коммуникативного пове-

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

дения и увидеть, что его классификация не намного менее условна, чем предыдущие.

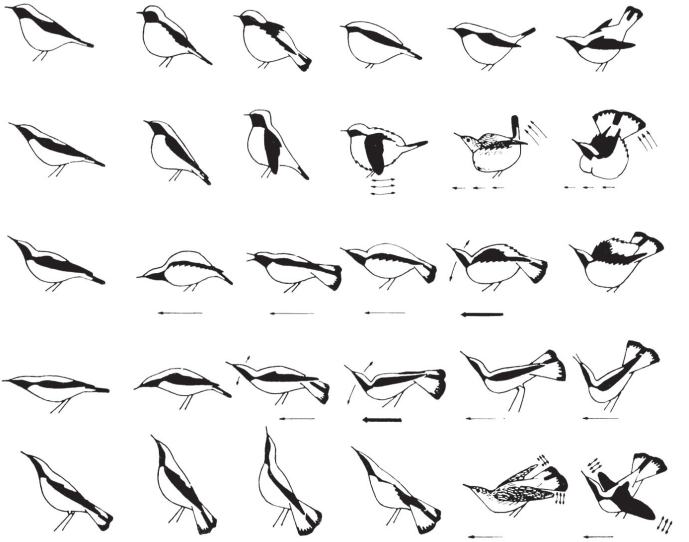


Рис. 2.2. Континуум поз черношейной каменки (*Oenanthe finschii*, упрощенно отображенный в двумерном пространстве. Из: Панов 1999.

В работе Панова (1978/2009) 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. 2.2). 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 (рис. 5.15) позволяет уйти от функциональной их интерпретации, которая обычно затемняет 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 — в преддверии копуляции. В этом

смысле «сигнальный код» у птиц оказывается ***вырожденным***, если пользоваться языком информатики.

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 количества 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.

2.3. 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 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 непосредственным объектом исследований. Таким образом, свои знания они могут получить только из вторых рук (учебники этологии) или из третьих — через околонаучную популярную литературу.

В этом не было бы особенной беды, если бы процессы коммуникации у животных не были бы весьма тонкой материей, проникновение в которую попросту ***невозможно*** без собственного длительного опыта непосредственного их изучения в природе. Можно задать вопрос, мог ли бы стать Нобелевским лауреатом Нико Тинберген, если бы он не посвятил годы жизни полевым экспериментам по коммуникативному поведению насекомых[9] 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

[9] Анализ реакций на модель конспецификов у бабочки бархатницы *Eumenis semele* (Satyridae) (см.: Тинберген 1970: гл. 9).

наук кабинетными теоретиками, стоявшими на позициях генетического редукционизма. На протяжении 1970-х 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 происходящим в природе. Их авторы — У. Гамильтон, Р. Трайверс, Дж. Мейнард Смит[10] 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), Милликан (Millikan 1989) и У. Штегманн (Stegmann 2005), лингвист и антрополог Т. Скотт-Филлипс (2008)[11]. Этот 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»;

[10] 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.

[11] 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).

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.

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 в. 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 являются 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. В то же время, расплывчатость выделяемых в ней категорий[12] создает богатую почву для отвлеченных рассуждений схоластического свойства, примеры которых я вынужден привести для оправдания своей точки зрения.

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

[12] 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 говорится, есть не более чем виртуальная реальность.

очень мала, то даже незначительная выгода будет способствовать эволюции дешевой коммуникации и 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[13].

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

[13] 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» «Язык: социальная история слов».

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 Smith, 1956)[14]. 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)[15] и две статьи относительно коммуникации у животных в соавторстве с британским орнитологом Д. Харпером — об эволю-

[14] 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».

[15] В этой статье на основе машинного моделирования была сделана попытка применить идею так называемой «эволюционно стабильной стратегии», ранее предложенная Мейнард Смитом, к эволюции конфликтов у животных. К работе был привлечен Дж. Прайс, специалист в области химической физики. На компьютере были смоделированы 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

ции 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 паразитирования клещей на птицах; 3) изучение биологии овсянки-просянки, находящейся под угрозой исчезновения в Великобитании (о четвертой будет сказано ниже). Из 50 статей, приведенных здесь же в полном перечне публикаций Д. Харпера[16], 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 теме другими авторами.

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

к смягчению агрессии и к постепенному преобразованию кровопролитных драк в ритуализованные взаимные угрозы.

[16] 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 определения их пола, наследуемости внешних признаков морфологии, влиянии 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).

шение» 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.

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 антропоморфическими основополагающими категориями «честности» и «обмана» процветает в настоящее время, несмотря на 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 г. вышла еще одна книга той же направленности под названием «Эволюция коммуникации животных: достоверность и обман в системах сигнализации» (авторы В. Сирси и С. Новицки). 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 о ее эволюции. Те факты, которые получены самими авторами и дру-

гими исследователями, подгоняются под готовые априорные 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[17], 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. Уэлс (2011) называют «тисками парадигмы». Во все этом я вижу поистине разрушительную роль этих шаблонных воззрений в дальнейших перспективах 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

[17] 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 нейроэтологии, в основном на птицах, но также с использованием других групп животных (пауков, ракообразных, ящериц, дельфинов и приматов).

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.

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 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 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 Лоренцем (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; Panov 2005). Поэтому я остановлюсь здесь лишь на двух ярких примерах, касающихся изучения эволюции сигнализации у птиц.

Еще в конце 1950-х гг. 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 1959a; 1959b). 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 1959b; 1962a)[18].

Исследования по эволюции структуры беседок шалашников и привязанных к ним форм оптической и акустической сигнализации были продолжены в работах самого Джилларда (Gilliard 1969), Дж. Диамонда (Diamond 1986), супругов Фрит (Frith, Frith 2004) 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 и преобразований функции некоторых компонент вокального репертуара самцов (рис. 2.3 А и Б, 2.4). Здесь перед нами нечто вполне осязаемое, по своей содержательности не идущее ни в какое сравнение с фантазиями о прогрессивной эволюции неких мифических «честных» сигналов.

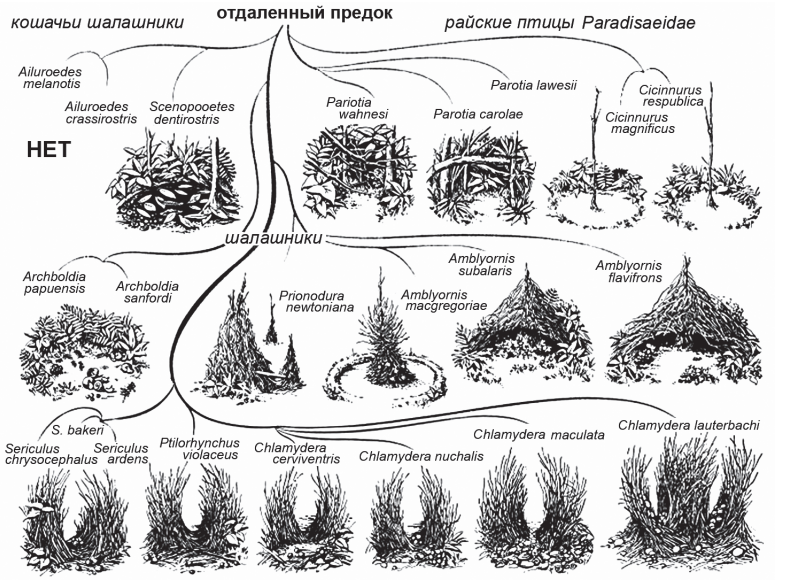


Рис. 2.3А. Варианты обустройства индивидуальных токовых площадок самцами райских птиц и шалашников. Гипотетическая схема эволюции поведенческого комплекса. По: http://www.life.umd.edu/biology/borgialab/, с изменениями.

[18] Об этих блестящих исследованиях, входящих в золотой фонд науки о поведению птиц, вы не найдете упоминания в книгах Мейнарда Смита и Харпера, Сеарси и Новицки.

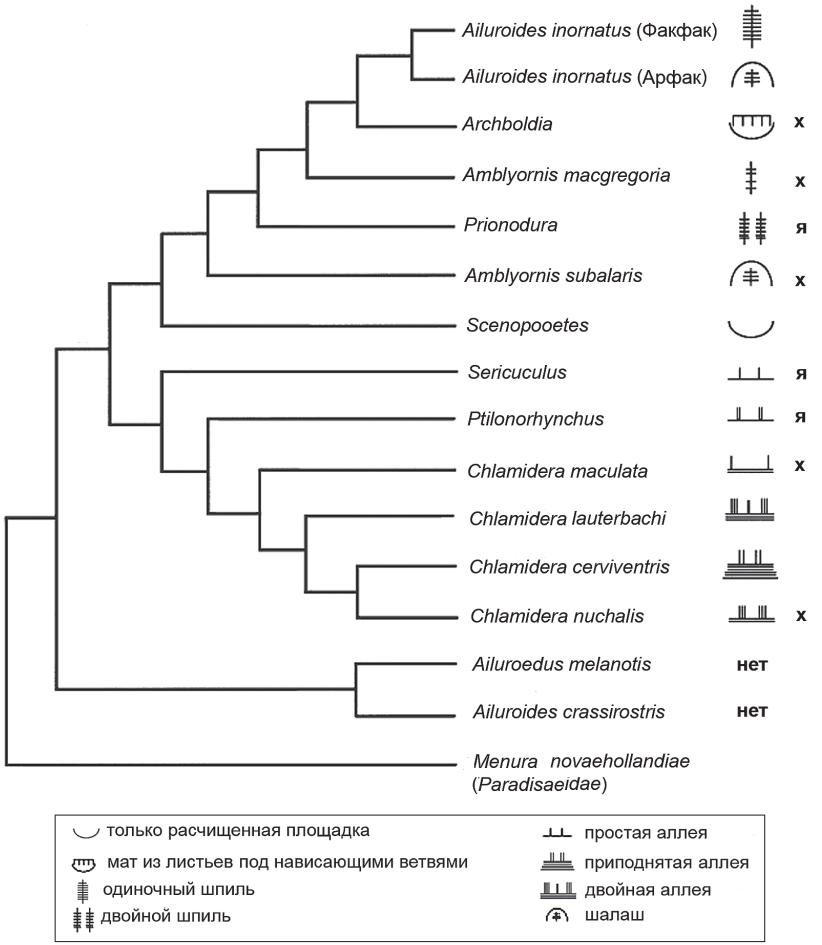


Рис. 2.3Б. Варианты обустройства индивидуальных токовых площадок самцами некоторых видов шалашников, гипотетическая схема эволюции поведенческого комплекса.
Х — у самцов есть хохол, Я — самцы обладают яркой окраской. Из: Kusmierski et al. 1997.

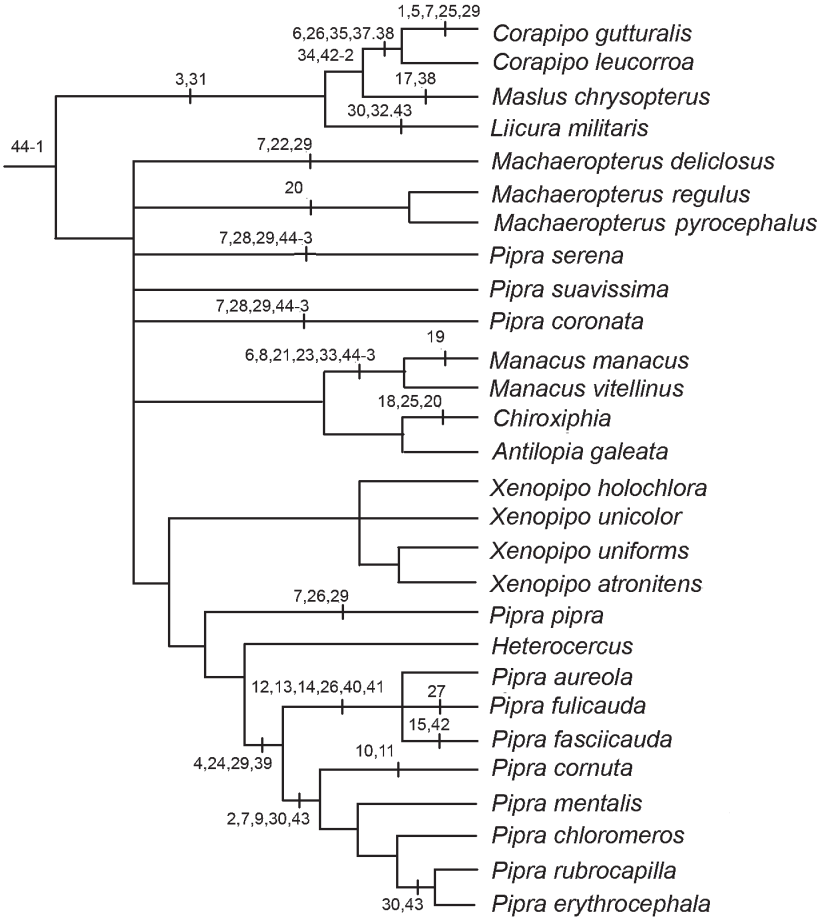


Рис. 2.4. Распределение 44 признаков сигнального поведения на дендрограмме, построенной на основе сравнения строения сиринкса у 28 видов манакинов. Из: Prum 1990.

Объектом другой линии исследований того же плана послужили высоко дифференцированные 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 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[19]. 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 (Прум 1990) использовал методы кладистического анализа для построения филогенетического древа манакинов с использованием признаков моторики их сигнального поведения, а также данных по строению сиринкса[20]. Материалом для анализа послужили сведения по 21 видам, хорошо изученным в этологическом плане самим автором и рядом других. Из кладограммы, показанной на рис. 2.5, 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 для особого демонстративного полета, обозначенного № 26).

[19] Такие шесты представляют собой, вероятно, исходное состояние в эволюции беседок у шалашников.

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

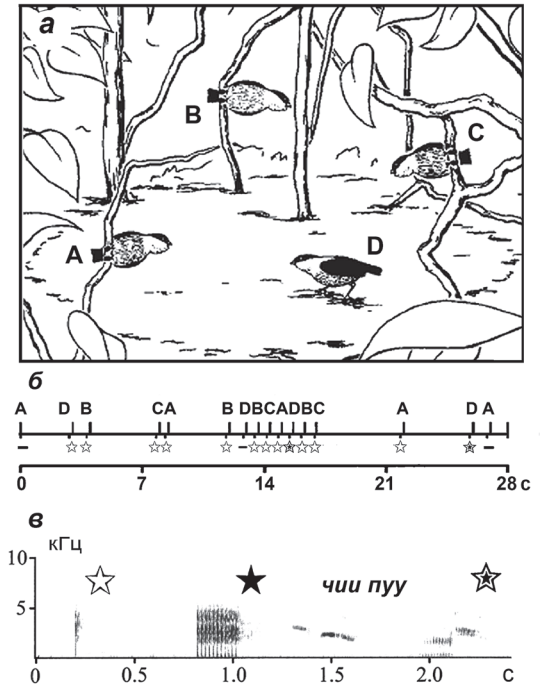


Рис. 2.5. Схема поведения самца манакина *Manacus vitellinus* на токовой площадке. В позиции а литерами A—D обозначены моменты прыжков птицы, сопровождаемых механическими звуками. Их характер показан звездочками в позиции б, а акустическая структура — в позиции в. Тот, что обозначен здесь послелним символом, конвергирует по звучанию с вокальным сигналом «чии пуу». По: Schlinger et al. 2001, изменениями.

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 4 типа таких звуков, а среди них — два с большей длительностью и с дифференцированной структурой, из которых один довольно близок по звучанию к видоспецифической вокальной позывке (Schlinger et al. 2001; рис. 2.6). У *Machaeropterus deliciosus* механические звуки отличаются значительной длительностью и включают в себя чистые тона гармонической структуры, что

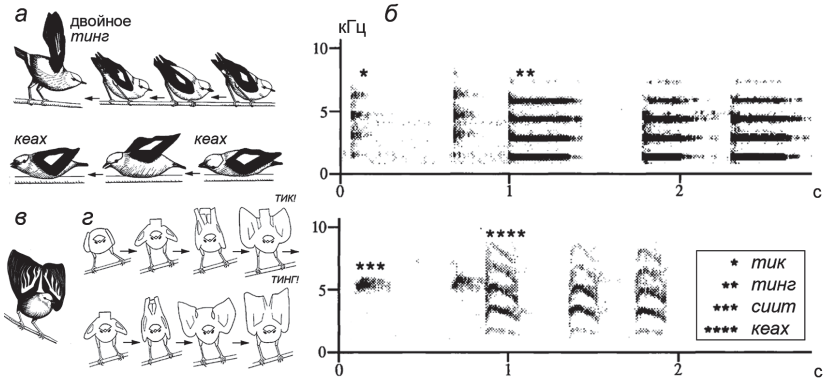


Рис. 2.6. Сигнальные позы и звуки самца манакина *Machaeropterus delicios*. В позициях *а* (вверху), *в* и *г* — характер движений крыльев, приводящих к воспроизведению двух типов механических звуков. Их акустическая структура (как и вокального сигнала «кеах» показана в позиции *б*. Из: Bostwick 2000, с изменениями.

еще более сближает их с вокальными сигналами. Выяснение принципов работы столь уникального физического механизма звукоизлучения требует дальнейших исследований (Bostwick 2000). Сценарий обогащения акустических систем видов механическими звуками в процессе их дивергенции показан на рис. 2.7 (Prum 1998).

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)[21]; принципы эволюционной оптимизации действенности стимулов окраски оперения на фоне зелени и при сигнализации на участках тока, освещенных солнцем (Anciães, Prum 2008); механизмы нейрологического и эндокринологического контроля над моторикой сигнальных акций (Schlinger et al. 2001; Fusani, Schlinger 2012); и многое другое.

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

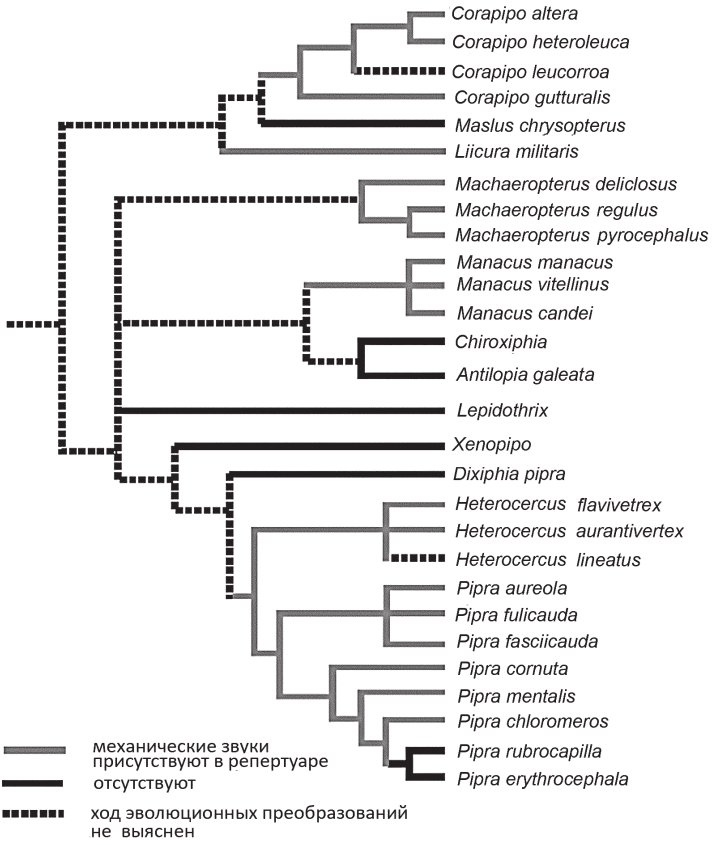


Рис. 2.7. Гипотетическая схема становления механических звуков в эволюции манакинов. Из: Prum 1998.

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. 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, продол-

жает 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 2.2.1.

2.4. Позиция автора

Мой собственный, существенно иной взгляд на коммуникацию у животных, основывается на понимании ее как ***процесса***, основополагающими характеристиками которого оказываются четыре принципа, сформулированных выше, в разделе 1.4. Аргументации реальности этих кардинальных свойств коммуникативного процесса у животных (с привлечением конкретных характерных примеров) будут посвящены последующие пять глав этой 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.

Глава 3. Континуальность коммуникативного процесса и сигнальных средств: птицы

В главе 1 было сказано, что одной из главных характеристик, определяющих общую картину коммуникации у животных, оказывается континуальность поведенческих проявлений, свойственная участникам этого процесса. Такие последовательности акций наблюдатель склонен трактовать в качестве сигнальных средств, которые, как принято думать, определяют согласованность поведения коммуникантов.

В главе 2 я попытался показать, что наиболее адекватной стратегией при описании происходящего служит комбинаторно-иерархический принцип представления первичного эмпирического материала. Этот принцип был выработан при анализе данных, полученных в ходе систематических наблюдений за коммуникативным поведением птиц. Первоначально в качестве модельного объекта были выбраны несколько видов каменок рода *Oenanthe* (Панов 1978/2009). Позже выяснилось, что алгоритм описания, разработанный в применении к каменкам и ряду других видов воробьинообразных птиц, оказался вполне работоспособным при описании коммуникативного поведения пернатых из других отрядов (например, дневных хищных), а также рептилий и млекопитающих.

Здесь я проиллюстрирую результаты применения этой модели к описанию сигнального и коммуникативного поведения чайки хохотуньи *L. cahinnans*, сконцентрировав внимание на таких сторонах коммуникативного процесса, как этапность его развития во времени, характер размещения коммуникантов в пространстве друг относительно друга и ряда других, которые создают общий социальный фон, лишь изредка перемежаясь эманацией броских сигналов типа «демонстраций».

К числу последних относятся четыре моторно-вокальные конструкции, которым в традиционных описаниях поведения чаек отводят главное место, трактуя их в качестве дискретных сигналов,

несущих значимую информацию в ходе парных взаимодействий этих птиц. Я коротко коснусь их характеристик, поскольку в тексте, приведенном ниже, они будут фигурировать как составной элемент поведенческих цепей, но никак не в качестве акций, определяющих ход коммуникативного процесса. К тому, что было сказано об этих акциях ранее в многочисленных описаниях поведения чаек, я добавляю здесь свои комментарии, весомость которых читателю предстоит оценить при чтении последующего текста.

1. Долгий крик. У хохотуньи существуют три варианта этой демонстрации, которые, вероятно, отвечают разным уровням общего возбуждения: низкому, умеренному и высокому (рис. 3.1, *а—в*).

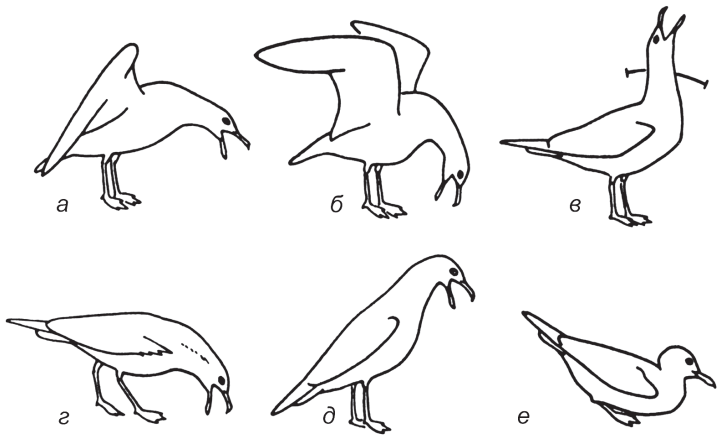


Рис. 3.1. Элементы континуума поз хохотуньи, соответствующие традиционно выделяемым у чаек «главным демонстрациям»: *а, б, в* — первая, вторая и третья фазы долгого крика; *г, д* — два варианта позы мяукающего крика; *е* — поза кашляния.

Долгий крик представляет собой наиболее стереотипную акцию в сигнальном репертуаре чаек. Гетеротипическая секвенция звуковых посылок, имеющая достаточно устойчивую внутреннюю организацию, в большинстве случаев (хотя и не всегда) скоррелирована с определенной последовательностью движений. В типичном случае хохотунья, произнося первые два-три удлиненных звука, резко наклоняет голову к земле и одновременно приподнимает кверху сложенные либо широко развернутые крылья. Затем чайка резко выбрасывает вытянутую шею вверх (под тупым, реже — острым углом к линии туловища) и произносит серию из нескольких (6—25) корот-

ких звуковых посылок. В момент изменения положения шеи — от опущенной к вытянутой вверх — крылья быстро складываются и принимают свое обычное положение (рис. 3.2).

Долгий крик воспроизводится особями обоих полов — не только в положении стоя, но также летающими птицами либо сидящими на гнездах[1]. В плане ситуационной приуроченности долгий крик можно рассматривать как инвариант, включенный в агрессивные и сексуальные взаимодействия в период становления территориальных отношений в колонии, при формировании брачных пар, при сменах партнеров на гнезде и во многих других ситуациях. В отличие от мяукающего крика (см. ниже), который в известном смысле можно рассматривать как сигнал персонально адресованный, долгий крик зачастую лишен и этого свойства.

2. Мяукающий крик. По моторике сходен с первой фазой долгого крика (рис. 3.1 *г*, *д*), так что между этими двумя демонстрациями существует множество постепенных переходов. Типичная поза при мяукающем крике исходно связана, вероятно, с движением отрыгивания пищи. Эта демонстрация характерна для поведения половых партнеров при кормлении самцом самки, а также служит главным элементом взаимодействий родителей с птенцами.

3. Кашлянье. С моей точки зрения, это характерный элемент гнездостроительного поведения, наблюдаемый однако при тесных контактах двух, иногда трех особей, в частности — при территориальных конфликтах (рис. 3.1 *е*). Ритмичные движения головы в позе кашлянья часто сочетаются с дерганьем травы клювом.

4. Дерганье головой кверху, синхронизированное с короткими звуковыми посылками. Характерный элемент всевозможных позитивных взаимодействий между членами пары (возобновление контакта после отсутствия одного из партнеров, предкопуляционное поведение, выпрашивание корма самкой и т. д.) и лишь изредка наблюдается в иных контекстах в качестве единичных актов.

---

[1] В последних двух ситуациях исключена возможность полной последовательности моторных актов, характерных для «типичного» долгого крика. Ни летящая, ни «лежащая» на гнезде чайка не выполняет движения резкого опускания головы в первой фазе долгого крика. Кроме того, летящая птица (в отличие от стоящей на грунте или сидящей на гнезде) лишь слегка приподнимает вытянутую шею над уровнем туловища в заключительной фазе долгого крика. Ни летящая, ни сидящая чайка при воспроизведении долгого крика не поднимают крылья.

К этим четырем моторно-вокальным координациям следует добавить такие акции, как прикосновение клювом к субстрату, клевание земли и дергание травы. Они представляют собой континуально связанные элементы поведения, исходно относящиеся к гнездостроению, но часто выступающие в качестве смещенных действий во всевозможных конфликтных ситуациях. Зачаточное проявление всех этих актов — это, вероятно, реакция «взгляд под ноги» (stare down), которая предшествует также позе мяукающего крика. Обилие всевозможных мозаичных и промежуточных вариантов, связывающих движения наклона головы, прикосновения клювом к субстрату, позы мяукающего крика и кашлянья — все это крайне затрудняет классификацию, количественный и функциональный анализ этой категории моторных реакций.

Для полноты картины упомяну еще одну акцию, фигурирующую в традиционных описаниях поведения чаек. Это так называемый «ритмичный крик», при котором чайка быстро вибрирует приоткрытыми челюстями. Он обычен в ситуациях тревоги около гнезда, но наблюдается также и в других контекстах.

3.1. Репертуар сигнальных средств чайки хохотуньи с позиций комбинаторно-иерархического подхода

При попытке объективного описания коммуникативного процесса у птиц, и у чаек хохотуний в частности, способы отображения данных с опорой на понимание их сигнального репертуара в качестве набора неких дискретных конструкций (перечисленных выше) оказались совершенно непригодными. Они способны дать лишь в высшей степени схематичную картину происходящего, далеко не отражающую внутренней биологической логики хода процесса коммуникации. Предлагаемый здесь взгляд, как я полагаю, гораздо более соответствует реальности, указывая на ***континуальность переходов*** между всеми позами и всеми звуками, составляющими сигнальный репертуар вида.

3.1.1. Сообщения, транслируемые по оптическому каналу связи

Если говорить о конфигурации поз, которые наблюдаются в коммуникативном процессе у чаек, то они могут быть описаны с достаточной полнотой через набор из пяти переменных. Это: 1) положе-

ние туловища относительно горизонтали, 2) положение шеи относительно туловища, 3) степень вытянутости шеи, 4) положение головы относительно горизонтали и 5) положение крыльев относительно туловища[2] (рис. 3.2).

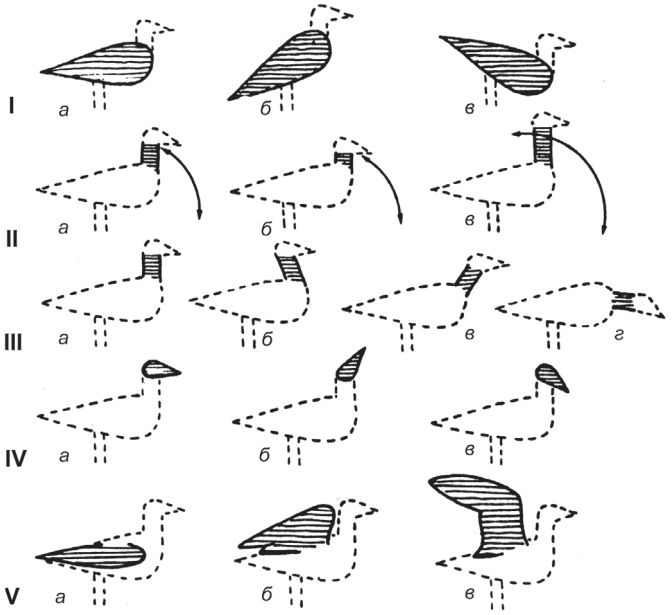


Рис. 3.2. Пространство возможностей, определяющее конфигурацию поз у больших белоголовых чаек. Свободное комбинирование элементов, заштрихованных на схеме, дает множество поз, континуально связанных друг с другом. Стрелки в строке II показывают спектр возможных положений шеи относительно туловища (пояснения в тексте).

Каждой из этих переменных можно приписать несколько состояний, которые наблюдатель способен надежно распознавать. В этом смысле желательно, чтобы таких состояний было не более 3—5. Например, шея может быть «нормальной» длины, сильно вытянута либо втянута в плечи. Кроме того, она может принимать вертикальное положение, быть откинутой назад, направленной под углом вперед или вперед и вниз. Комбинируя разные состояния названных

[2] Сходную методику применил Дж. Ванн Рийн при описании разнообразия поз у озерной чайки *Larus ridibundus* (van Rhijn 1981). О его подходе см. в 2.2.2.

пяти переменных, мы в идеале получаем 216 разных «поз». Реально их число несколько меньше, поскольку некоторые комбинации запрещены (например: туловище грудью вниз — шея вытянута под углом вперед — голова опущена клювом вниз).

Так или иначе, перед нами никак не менее 150 «поз», полное перечисление которых было бы совершенно излишним. Реально же структурных единиц этого уровня организации поведения много больше, ибо нас должна интересовать не только конфигурация позы, но и положение демонстрирующей особи относительно субстрата (например, как уже было сказано, «поза долгого крика» может иметь место в полете, у стоящей птицы и у сидящей на гнезде). Другая важная переменная — это характер локомоции у особи, принявшей ту или иную позу. С учетом только этих двух дополнительных переменных общее их число возрастает до семи, а количество возможных комбинаций — на 2—3 десятка. Опять же все эти варианты в рамках нашей задачи не требуют перечисления. Однако об их существовании и многообразии необходимо все время помнить, ибо континуально меняющиеся поведенческие конструкции составляют основу потока поведения, в который лишь эпизодически вкраплены бросающиеся в глаза 4—6 «главных демонстраций», перечисленных выше.

Все, о чем шла речь до сих пор, относится, строго говоря, к сфере индивидуального поведения, которое мы рассматриваем как генератор ***физических сигналов*** (оптических и акустических). Они приобретают значение ***коммуникативных сигналов*** лишь в присутствии других особей, т. е. в ходе взаимодействий. При рассмотрении взаимодействий оказывается необходимым привлечь ряд новых переменных. Назовем здесь только три: 1) ориентация коммуникантов друг относительно друга; 2) степень единообразия и синхронности их действий; 3) длительность взаимодействия. Широкая вариабельность в пределах каждой из названных переменных вкупе с разнообразием индивидуального поведения коммуникантов (их «поз» и акустических сигналов) выливается в поистине необъятное количество реальных ситуаций.

В соответствии со сказанным выше, каждая такая ситуация описывается с использованием как минимум 17 «признаков» (при парном взаимодействии 7 × 2 для «индивидуального» поведения коммуникантов плюс 3 для характеристики взаимодействия). При этом сходство между двумя конкретными ситуациями-взаимодействиями может варьировать в широких пределах. В одних случаях общим

для них оказывается всего лишь один признак, в других — абсолютное их большинство.

3.1.2. Сообщения, транслируемые по звуковому каналу связи

Многообразие звуков, используемых хохотуньями, удобно представить в виде многомерного континуума, основанного на достаточно плавных изменениях следующих трех основных параметров: 1) длительности звуковой посылки; 2) формы огибающей 3) характеристик доминантных частот (т. е. частот с максимальной амплитудой). Кроме того, звуки могут различаться присутствием или отсутствием амплитудной модуляции либо частотной модуляции типа вибрато. На рис. 3.3 дана огрубленная схема многомерного континуума звуков, который по необходимости приходится представить в двумерном пространстве. Мы попытались подчеркнуть принципиальное физическое сходство всех звуков, использованных при составлении схемы (но не исчерпывающих всего их разнообразия у хохотуньи) и возможность выведения каждого звука из каждого за счет небольших преобразований пяти вышеназванных параметров.

Континуальный характер исходных звуков, из которых слагаются разнообразные вокальные конструкции, делает достаточно сложной задачу их классификации[3]. В имеющихся в литературе каталогах звуковых сигналов чаек, где внимание их авторов ограничивается перечислением «типичных сигналов», за рамками рассмотрения остаются (или же бегло упоминаются) «прочие» звуки. Между тем, они достаточно часто используются в широком спектре ситуаций, как правило, в сочетаниях с «мало выразительными»

[3] О возникающих здесь сложностях говорит и отсутствие согласия между разными исследователями, выделяющими в вокализации больших белоголовых чаек от 8 до 18 «сигналов» или «типов сигналов» (Тинберген 1974; Cramp, Simmons 1983; Мераускас 1987). Недостатком большинства имеющихся классификаций является то, что разные «типы сигналов» выделяются по *разным критериям*: одни — по характеру звучания («мяукающий крик», «стаккато»), другие — по сопутствующей ситуации («атакующий крик», «крик при копуляции»), третьи — по скоординированным с данным звуком моторным реакциям («крик при вздергивании головы») (Cramp, Simmons 1983). Такого рода классификации противоречат логике и потому трудно применимы в практической работе.

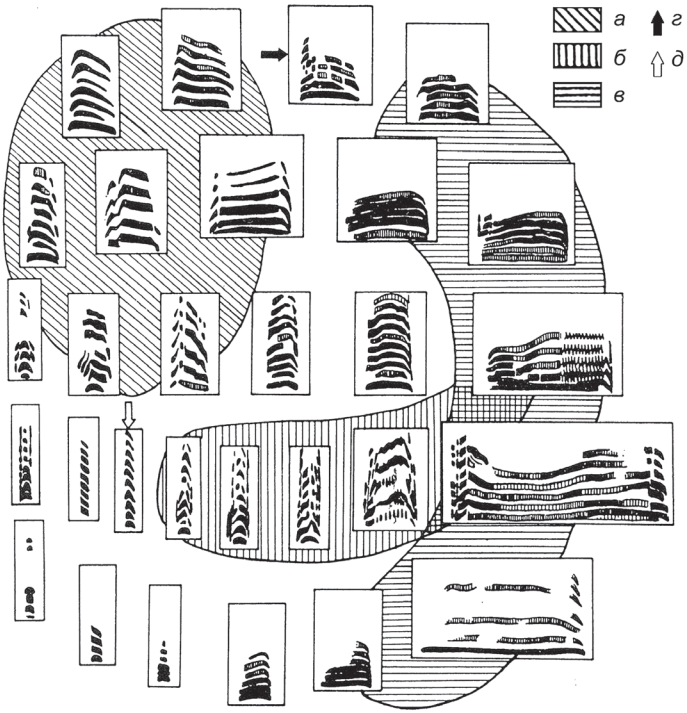


Рис. 3.3. Звуки (акустические элементы нулевого уровня интеграции) из вокального репертуара *L. c. cachinnans,* представленные в виде континуума. Заштрихованные участки и черные стрелки обозначают области континуума, соответствующие традиционно выделяемым сигналам: *а* — повседневные позывки («основной крик»), *б* — короткие (3 слева) и удлиненная компонента (справа) долгого крика, *в* — мяукающий крик, *г* — «крик выпрашивания», *д* — «стаккато». Обратите внимание на значительное количество звуков, не находящих своего места в традиционных классификациях.

двигательными реакциями. У хохотуньи к этой категории относится та часть звукового континуума, которая на рис. 3.3 оказалась вне заштрихованных полей. Эти последние показывают спектр изменчивости традиционно выделяемых «типов сигналов» — повседневного (именуемого разными авторами «основным», «призывным», «тревожным» и т. д.), а также звуковых компонентов полимодальных конструкций «долгий крик» и «мяукающий крик».

Звуки, изображенные на рис. 3.3, а также многие другие, не вошедшие в эту схему (сонограммы см. в работе: Панов 1991; 2012),

представляют собой единицы первого, низшего уровня интеграции. Это значит, что в реальных ситуациях они неизменно выступают как составные части конструкций более высоких уровней интеграции — гомо- или гетеротипических серий (единицы второго уровня интеграции). Последние складываются в протяженные во времени звуковые ряды (Никольский 1984), которые можно рассматривать в качестве конструкций третьего уровня интеграции.

В вокализации хохотуньи большинство исходных (элементарных) акустических единиц первого уровня используется в составе серий, не имеющих достаточно фиксированной организации. Наряду с гомотопическими сериями часто встречаются такие, в пределах которых происходит быстрое изменение длительности следующих друг за другом звуков, а зачастую и некоторых их частотных и амплитудных характеристик. При этом можно в реальном времени наблюдать плавный переход от какого-либо одного из традиционно выделяемых «типов сигналов» к другому. Например, от «мяукающего крика» к «позывке при вздергивании головы».

Руководствуясь всем сказанным, мы в дальнейшем будем рассматривать коммуникативно значимые компоненты вокализации не как некие стереотипные по форме и устойчивые по функции «типы сигналов», а как звенья континуума, более или менее ***искусственно вычлененные*** из него. Традиционные обозначения тех или иных конструкций мы сохраним ради удобства межвидовых сопоставлений.

При описании хода коммуникативного процесса в качестве ситуационно значимых вокальных конструкций я рассматривал шесть наиболее стереотипных. Из них три представляют собой вокальные компоненты упомянутых выше полимодальных структур: долгого крика, мяукающего крика и дергания головы кверху. Здесь следует привести краткие комментарии к характеристикам первых двух вокальных конструкций.

Физическая структура долгого крика выглядит индивидуально специфичной, что, по-видимому, во многом способствует персональному опознаванию птиц друг другом[4]. Будучи организовано в достаточно устойчивую (хотя и подверженную изменчивости) вокальную

[4] Однако в репертуаре каждой данной особи издаваемые ею долгие крики могут в разное время различаться количеством посылок в заключительной части сигнала.

конструкцию, звуковое сопровождение долгого крика, тем не менее, обнаруживает многочисленные структурные связи с другими категориями вокализации. В частности, начальные удлиненные ноты долгого крика в ряде случаев весьма сходны с мяукающим криком по форме огибающей и по характеру гармонической структуры. Последовательность укороченных посылок во второй части долгого крика сильно напоминает серию коротких «контактных» звуков. Сплошь и рядом удлиняющиеся концевые элементы долгого крика плавно переходят в типичную повседневную позывку, за которой нередко следует мяукающий крик. Таким образом, компоненты акустической составляющей долгого крика вполне справедливо рассматривать в качестве звеньев единого звукового континуума.

Что касается мяукающего крика, из имеющихся в литературе описаний этого сигнала у чаек может создаться впечатление о его высокой стереотипности. В действительности, это не так. Вокализация, сопровождающая «позу мяукающего крика», высоко вариабельна[5], как и сама эта поза. Она существенно варьирует по своей конфигурации, сохраняя в качестве инвариантного признака лишь широко раскрытый и опущенный (в большей или меньшей степени) клюв.

Акустическая составляющая полимодального комплекса «дергание головы кверху» в целом постоянна по форме. Вместе с тем, малая продолжительность звуковых посылок и их низкочастотный характер сближают этот тип вокализации с категорией «контактных» позывок (см. ниже), особенно тех из них, что произносятся в наиболее эмоционально окрашенных взаимодействиях. Кроме того, среди сонограмм нетрудно найти многочисленные переходные варианты звуков, сближающие этот сигнал с удлиненными вариантами повседневной позывки, с одной стороны, и с короткими вариантами мяукающего крика, с другой. С последним позывку при вскидывании головы роднят, помимо всего прочего, амплитудная модуляция (прослеживаемая в гармонических составляющих) и возможность переброса энергии с одной гармоники на другую.

---

[5] Так, длительность звуковой посылки, воспринимаемой наблюдателем как «типичный» мяукающий крик, варьирует в очень широких пределах — от 700 до 1250 мск. В тех случаях, когда такие сигналы воспроизводятся в виде серии из нескольких посылок (обычно из 3—5), некоторые из них могут быть много короче (порядка 300 мск).

Помимо трех названых вокальных проявлений в протоколах наблюдений фиксировались повседневные позывки (по разным авторам: призывной, основной, боевой, тревожный сигнал), комплекс коротких «контактных» позывок того типа, которые в сводке Кремпа и Симмонса обозначены как «groak-», «krau-» и «mop-call» (Cramp, Simmons 1983)[6] и сигнал стаккато. Описание физических характеристик вокализации хохотуньи и сонограмм в см. в работе (Панов 2012).

К категории «контактных» позывок я отношу многочисленные звуки, широко используемые при всевозможных взаимодействиях между членами брачной пары в непосредственных окрестностях строящегося либо функционирующего гнезда. В последнем случае такого рода звуки сопровождают многие эпизоды появления около гнезда с наседкой свободного от насиживания партнера, в частности, в момент доставки им строительного материала, при осуществленных либо неосуществленных попытках смены партнеров на гнезде и т. д.

Все эти звуки неизменно объединены в серии с достаточно равномерным темпом следования внутри серии, реже — с нерегулярно меняющейся ритмикой. Регулярность организации (постоянство длины посылок и протяженности пауз между ними) более характерна для серий, состоящих из относительно коротких звуков. Звучание описываемых сигналов меняется от случая к случаю, а то и в пределах конкретного звукового ряда, в очень широких пределах — от резкого, хриплого «ке-ке-ке-ке-ке...» до глухого, «стонущего» «уп...уп...уп...» (отдаленное сходство с криком удода *Upupa epops*) или утробного «оуу...оуу...оуу» (напоминающего воркование голубя). При этом, однако, не возникает сомнений, что перед нами единый, не поддающийся искусственному дроблению звуковой континуум, а не набор из нескольких дискретных «типов» вокальных сигналов. К этой же категории относятся звуки, сопровождающие демонстрацию кашляния.

Поиски ситуационных коррелятов для тех или иных звеньев данного континуума позволяют констатировать лишь следующие два момента: 1) с усилением эмоционального возбуждения (например, при дуэтной вокализации с высокой частотой следо-

[6] В этой работе речь идет о виде, таксономически близком к хохотунье, именно, о серебристой чайке *Larus argentatus.*

вания посылок в партиях обоих партнеров) наблюдается переход от широкополосных к низкочастотным сигналам; 2) низкочастотные сигналы не отмечаются в вокализации наседки в отсутствие ее партнера.

Сигнал стаккато наиболее характерен для состояния крайней тревоги — в первую очередь как реакция на посещение наблюдателем колонии на стадиях окончания насиживания и заботы о выводке. Реже отдельные сигналы данного типа можно слышать на других стадиях репродуктивного цикла, начиная с момента появления чаек на местах гнездования. Стаккато произносится в позе напряженного внимания, для которой характерна вертикальная, максимально вытянутая шея. В момент произнесения звука клюв слегка приоткрывается в ритме следования вокальных посылок.

3.2. Особенности коммуникативных процессов на разных стадиях репродуктивного цикла у чаек хохотуний

В этом разделе сигнальное поведение исследуемого вида будет рассмотрено в канве реального времени, по ходу репродуктивного цикла. В нем я выделяю следующие друг за другом стадии с собственной спецификой сигнализации и коммуникации. Цель такого описания состоит в выявлении внутренней логики развития коммуникативных процессов. При этом удается хотя бы частично избежать упрощенных функциональных интерпретаций, изначально навязываемых описанию искусственными априорными классификациями.

3.2.1. Гнездовые поселения чаек хохотуний

На о-ве Огурчинский в Каспийском море, где проводили наблюдения в 1984—1987 гг., на площади порядка 150 км^2 ежегодно гнездились около 20 тыс. пар хохотуний. Они образовали поселение, протянувшееся примерно на 20 км вдоль всего западного побережья острова (Панов и др. 1990).

Плотность гнездования хохотуний может сильно варьировать даже в пределах компактной колонии, полностью занимающей небольшой остров. Увеличению плотности гнездования способствует присутствие объектов, резко выделяющихся на фоне субстрата, однотипного во всех прочих отношениях. Такими объектами

могут быть, например, кусты среди песчаных или травянистых угодий или выбросы плавника на пляже. На о-ве Огурчинский в 1983 г. на лишенной кустарника пробной площадке среднее минимальное расстояние между гнездами составляло 4.0 ± 0.30 м (n = 31), а на соседнем участке, заросшем кустарником 3.2 ± 0.17 м (n = 45; t = 2.94, $p < 0.05$).

Суммарные оценки плотности гнездования хохотуний на том же острове в 1986—1987 гг. дали существенно иные результаты. На удаленных от берега участках острова (подобных обследованным в 1983 г.) средняя минимальная дистанция между гнездами варьировала от 5.7 ± 0.61 м до 9.6 ± 0.52 м, а в прибрежной полосе на границе пляжа и ракушечника, где сконцентрированы выбросы плавника и водорослей — от 7.6 ± 0.36 м до 10.2 ± 0.94 м. Широкий разброс приведенных значений данного параметра (2.1—10.2) свидетельствует об отсутствии у хохотуний видоспецифических требований к определенным условиям плотности гнездования.

Не отличается постоянством и характер размещения гнезд относительно друг друга, к тому же меняющийся зачастую на разных стадиях формирования колонии в течение одного гнездового сезона, а также от сезона к сезону. В тех местообитаниях, которые не подвержены нерегулярным воздействиям прибоя и штормов и потому названы нами «стабильными местообитаниями», гнезда наиболее рано гнездящихся пар неизменно распределены случайно. Распределение гнезд тех пар, которые приступили к гнездованию позже (что мы связываем с их более поздним вселением в колонию), отличается от случайного и является либо регулярным, либо контагиозным.

Характер распределения гнезд внутри колонии обусловлен, по всей видимости, множеством взаимосвязанных факторов, среди которых наравне с социальным притяжением и отталкиванием важную роль должны играть персональные связи чаек с их прошлыми местами гнездования, а также возникающие на этой почве популяционные традиции.

3.2.2. Периодизация стадий гнездового цикла и сопутствующие им особенности взаимодействий

Период гнездования хохотуний удобно расчленить на пять последовательных стадий: 1) формирование внутрипопуляционной структуры, обеспечивающей возможность размножения; 2) гнездо-

строение и яйцекладка; 3) насиживание; 4) существование дема в форме комплекса мобильных семейных групп (выводков); 5) диссоциация гнездового поселения.

Преобразования коммуникативного поведения при смене стадий определяются множеством факторов физиологического, этологического и экологического порядка. Ради удобства все их можно свести к двум следующим категориям: 1) направленные изменения индивидуального поведения (за счет гормональных сдвигов и смены мотивационных состояний), влекущие за собой модификации репертуаров сигнальных средств; 2) преобразования в структуре социального поведения, приводящие к изменениям пространственно-временной организации коммуникативного процесса.

Ниже мы попытаемся показать, что специфика коммуникативного поведения хохотуний на каждой данной стадии в наименьшей степени определяется особенностями сигнализации как таковой (позы, звуки, характер их использования в парных взаимодействиях), а в наибольшей — пространственно-временными характеристиками коммуникативного процесса (количество и качество связей между членами дема, стабильность центров социальной активности, степень мобильности особей и т. д.).

Стадия формирования размножающихся демов. На островах Каспийского моря эта стадия приурочена к концу марта — первой декаде апреля. Популяция существует в виде открытых группировок (стай) непостоянного состава, которые значительную часть времени проводят в море, а в дневные часы перемещаются на открытые песчаные пляжи. Здесь формируются временные клубы, в которых число чаек нарастает к середине дня и вновь уменьшается в вечерние часы. Так, на о-ве Огурчинский 9.IV.1987 г. при температуре воздуха 17° на находившемся под наблюдением участке пляжа первые несколько птиц появились в 13.30. В 14.20 здесь было 60 особей, а в 21.10 осталось только пять чаек (температура 11°). На следующий день в 8.30 утра (при температуре 10°) в клубе находилось примерно 70 особей, а с 10.30 до 14.15 — около 50 птиц. К вечеру все хохотуньи покинули пляж. В общем можно сказать, что хотя в этот период некоторые участки пляжа наиболее предпочитаемы чайками, время появления здесь птиц и формирования дневного клуба трудно предсказуемо — так же как и число особей, готовых посетить клуб.

Перед началом очередного формирования клуба стая зачастую держится на воде в виду берега. Затем птицы начинают постепенно перелетать на пляж, некоторые вновь возвращаются в сидящую на воде стаю, другие вообще покидают окрестности клуба. Нередко стая перемещается над островом компактной группой, в которой все ее члены довольно синхронно описывают широкие круги по часовой стрелке или против нее, медленно смещаясь в том или ином направлении.

Где бы ни находилась стая — в воздухе, на воде или на пляже, в ней явно преобладают антагонистические тенденции. Это проявляется в большом количестве неспровоцированных нападений птиц на своих соседей. Нападения часто следуют друг за другом по типу цепной реакции: особь А коротко атакует особь Б, та, в свою очередь, — особь В и т. д. В клубе численностью около 50 особей, в период между 10.30 и 11.30 (10.IV.1987) число таких атак варьировало от 36 до 45 за 5 мин (0.14—0.18 стычек на особь/мин). Другой характерной особенностью поведения хохотуний в стаях является в это время обилие демонстраций «долгий крик». На протяжении 3 часов (с. 11.55 до 14.50 того же дня) в этом клубе насчитали 76 долгих криков, причем подсчет наверняка был неполным. Эти наблюдения подтверждают мысль, что долгий крик, будучи проявлением общего неспецифического возбуждения, с максимальной частотой проявляется в канве агонистического поведения (Панов, Зыкова 1981). Следует специально подчеркнуть, что долгий крик, наряду с неспровоцированными атаками, является постоянной формой поведения особей, находящихся не только в клубах, но также в перемещающихся кругами стаях и в группах, находящихся на воде.

Во время пребывания в клубе поведение особей амбивалентно: антагонизм, обеспечивающий сохранение индивидуальных дистанций, находится в явном противоречии со стремлением многих особей вступить в позитивный контакт с другими членами клуба. В результате формируются временные альянсы из двух особей. Эти альянсы или быстро распадаются, или со временем перерастают в постоянные брачные пары. Обилие чаек в клубе и общая обстановка неупорядоченности отношений между ними (постоянные перемещения птиц, происходящие по их собственному почину и в результате нападений со стороны соседей) не позволяют проследить персональную историю того или иного альянса. Однако есть возможность на основе многих наблюдений сконструировать идеа-

лизированную схему формирования брачных пар и развития отношений между будущими половыми партнерами (рис. 3.4).

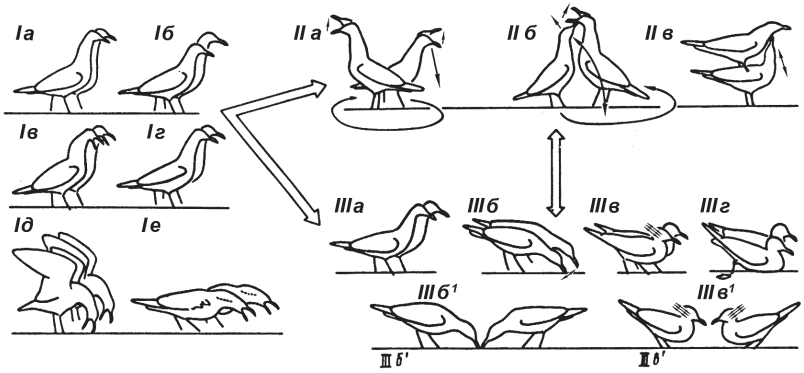


Рис. 3.4. Идеализированные последовательности коммуникативного поведения хохотуньи на стадии клуба. Схема иллюстрирует начальные стадии формирования полового (*II а—в*) и гнездостроительного (*III а—г*) поведения из недифференцированных форм социальной активности (*I а—е*) (пояснения в тексте).

Вероятно, первым шагом в образовании пары (постоянной или временной) является взаимодействие «парный проход». В сокращенном виде он показан на рис. 3.4 в позициях 1 *а, б.* Исходное состояние — идентичность поз обоих партнеров, причем конфигурация этих поз (напряженно-вытянутая шея — комбинация *IIв—IIIа* — см. рис. 3.2) обусловлена общим состоянием социальной напряженности в клубе. Эти позы воплощают в себе напряженное внимание (ориентировочная реакция) и готовность атаковать либо отразить атаку, которая может последовать отовсюду, в том числе со стороны избранного партнера по альянсу. И действительно, при описываемых парных проходах подчас имеют место короткие вспышки антагонизма — угрожающие выпады одного из участников взаимодействия в сторону другого. За счет этого отношения могут прерываться уже на этом начальном этапе. Если же парный проход не влечет за собой обострения отношений, вскоре могут появиться первые признаки асимметрии в поведении партнеров, указывающей наблюдателю на половую принадлежность взаимодействующих особей. Имеется в виду, что у самки шея становится менее вытянутой (рис. 3.4. *Iб*, самка на переднем плане).

Выше мы подчеркнули, что последовательность событий *Iа — Iб* иллюстрирует как бы начальный и конечный моменты этого первого этапа взаимоотношений. Реально между ними может иметь место множество других событий, например, изображенных в позициях *Iв, г* и *Iд, е*. Более того, события *Iв, д, е* нередко предшествуют событиям *Iа, б*. Иными словами, варианты парного прохода чрезвычайно разнообразны, так что перечислять их все нет ни возможности, ни необходимости. Как мы полагаем, коммуникативную нагрузку в данном случае несет общая схема взаимодействия (взаимная ориентация партнеров, их параллельное движение, возможно, синхронность выполнения тех или иных актов). Сами же эти акты (такие, как долгий крик — *Iд* или мяукающий крик — *Iв*, *е*) в силу своей универсальности (см. ниже) никак не определяют специфику данного типа взаимодействий и, вероятно, могут рассматриваться как некий информационный шум в системе коммуникации.

Если зародившийся альянс сохраняется, дальнейшее развитие событий ведет к появлению зачаточных форм собственно полового (копуляция) и гнездостроительного поведения. В реальных поведенческих последовательностях акты, относимые нами к тому или иному из этих двух функциональных комплексов, могут чередоваться в самых разных сочетаниях. Однако в схематизированном виде их удобно представить в виде двух линий развития (*IIа — IIв* и *IIIа — IIIг*). В реальном времени элементы из комплекса *IIа — IIв* с большей плотностью распределены на начальном этапе существования клуба, а элементы из комплекса *IIIа — IIIг* — наоборот, на конечном этапе. Это нетрудно объяснить тем, что копуляция не требует никаких дополнительных условий, кроме присутствия сексуально активных самца и самки, тогда как гнездостроительное поведение может быть адекватно реализовано лишь в точке локализации гнезда, которая пока еще не выбрана членами пары.

Это последнее обстоятельство начинает воздействовать на поведение членов формирующейся пары уже на самых первых этапах их совместного пребывания в клубе. Об этом легко судить по тому факту, что те «пары»[7], члены которых ведут себя достаточно согласованно, имеют тенденцию медленно перемешаться с пляжа в сторону

[7] В принципе, они могут быть гомосексуальными, как это описано у других видов чаек (Hunt, Hunt 1977; Ryder, Somppi 1979; Hunt et al. 1980; Wingfield et al. 19824 Conover, Hunt 1984a, b)

береговых дюн, где в дальнейшем будут располагаться гнезда хохотуний. За счет таких пар клуб со временем приобретает нечто вроде направленного амебоидного движения: в сторону дюн распространяются вытягивающиеся и вновь сокращающиеся «псевдоподии», состоящие из пар, тяготеющих к дюнам, но вновь вовлекаемые в «тело амебы», где плотность чаек все время остается максимально высокой.

Присутствие множества возбужденных, конфликтующих друг с другом особей вне всякого сомнения затрудняет развитие отношений между членами недавно сформировавшейся пары. И самец и самка время от времени покидают своего партнера, вступая в короткие конфликты с соседями. Это, вероятно, стимулирует также короткие вспышки антагонизма внутри пары: элементы открытой агрессии (обычно со стороны самца) можно наблюдать даже в тех последовательностях поведения, которые непосредственно ведут к копуляции (например, в ситуациях, изображенных на рис. 3.4, *IIа, б*), и даже непосредственно во время садок, когда самец клюет находящуюся под ним самку. И тем не менее, пара до поры до времени не в состоянии преодолеть «притяжение толпы» и приступить к выбору гнездового участка в стороне от клуба.

Лишь в тот момент, когда оба члена пары готовы к тому, чтобы одновременно *перелетать* на дюны (*а не только идти туда пешком*), для них открывается перспектива выбора гнездового участка, его освоения, сооружения гнезда. Такие перелеты из клуба в дюны — сначала немногих пар — стимулируют аналогичное поведение у позже сформировавшихся пар. С началом лавинообразного увеличения числа этих перелетов клуб начинает деградировать, он как бы перемещается с пляжа на дюны и становится при этом гораздо более разреженным. Этот момент знаменует собой переход от «стадии клуба» ко второй стадии — гнездостроения и яйцекладки.

Но прежде чем перейти к рассмотрению этой второй стадии репродуктивного цикла, необходимо дать некоторые дополнительные комментарии к рис. 3.4. Прежде всего следует указать на присутствие целого ряда поведенческих элементов, общих для изображенных здесь трех функциональных комплексов: «церемония знакомства» (*Iа—е*), предкопуляторного поведения (*IIа, б*) и «предгнездостроительного» поведения (*IIIа—г*). Это вздергивания головы, глубокие поклоны (правильное чередование тех и других определяет поведение самки в ситуациях *IIа, б* и обоих партне-

ров в ситуации *IIIа, б*) и прикосновения клювом к субстрату. Все эти поведенческие акты, как мы увидим ниже, входят во многие другие функциональные комплексы, реализуемые на более поздних стадиях репродуктивного цикла.

Второй важный момент касается происхождения и природы «позы кашляния» (*IIIв*, *в′, г*), которая, как выясняется, есть не что иное, как переходная стадия между зачаточным (*IIIа, б*) и собственно гнездостроительным поведением. От первого в этой позе сохраняются направленные к земле движения клюва (судорожное смещенное клевание, обозначенное на рисунке тремя параллельными стрелками), от второго в нее привнесены копательные движения лап (*IIIг*), появляющиеся на самых поздних этапах «стадии клуба».

В итоге можно сказать, что уже на самой первой стадии репродуктивного цикла в поведении хохотуний присутствует почти полный репертуар «коммуникативных сигналов», причем все они выполняют одну единственную функцию консолидации пары. Действительно, все прочие функции, которые в принципе могут обсуждаться применительно к более поздним стадиям репродуктивного цикла, на «стадии клуба» попросту отсутствуют (например, территориальное поведение, выбор места для гнезда, коммуникативная связь между родителями и птенцами). Все сказанное может служить важным аргументом в пользу представлений о высокой степени информационной вырожденности так называемых «коммуникативных сигналов» у птиц.

Стадия гнездостроения и яйцекладки совпадает во времени с формированием гнездового поселения. Переход от существования чаек в стаях и клубах к освоению гнездовых биотопов связан, вопреки ожиданиям, с резким снижением числа и интенсивности агонистических взаимодействий. Судя по нашим наблюдениям, выраженное территориальное поведение у хохотуний почти полностью отсутствует как на этой стадии, так и на всех последующих (Зыкова, Панов 1983). Иными словами, в данном случае образование брачных пар и распределение гнездовых участков происходит фактически вне воздействия каких-либо форм территориального поведения[8].

[8] Этот вывод находится в противоречии с имеющимися данными по социальному поведению близкого вида — серебристой чайки *L. argentatus*.

В ходе рассматриваемой стадии происходит дальнейшее развитие функциональных комплексов полового (рис. 3.4, *IIа—г*) и гнездостроительного поведения (рис. 3.4, *IIIа—г*), которые теперь в полной мере обеспечивают свои целевые функции. Хотя структурно эти два комплекса имеют много общих элементов, развиваются они относительно независимо. Комплекс полового поведения прогрессирует опережающими темпами: начало перехода от садок без копуляции к тем, которые сопровождаются истинным коитусом, имеет место уже на конечных этапах «клубной стадии». Гнездостроительное поведение приобретает свои законченные формы лишь после смещения центров активности из клуба в гнездовые угодья, а затем продолжает активно осуществляться на протяжении всего периода насиживания — вплоть до времени вылупления птенцов (см. ниже).

В результате у хохотуний гнездостроение и яйцекладка осуществляются, в общем, независимо друг от друга. У тех пар, у которых развитие комплекса полового поведения (копуляции) сильно опережает развитие гнездостроительного поведения, яйца откладываются в ямку, вырытую в грунте, а гнездо сооружается позже — сначала в виде кольцевого валика из строительного материала. Со временем, уже в ходе насиживания, количество приносимого строительного материала увеличивается (см. ниже), и, манипулируя им, насиживающие птицы перемещают его с края гнезда в лоток, так что яйца оказываются лежащими уже не на песке, а на гнездовой подстилке.

Коммуникативное поведение на стадии гнездостроения и яйцекладки сохраняет очень много общего с тем, что мы наблюдали на «стадии клуба». При выборе парой места для гнезда типичны парные проходы в разных позах (см., например, рис. 3.4, *Iв, е, IIIа—г*). Обогащение новыми элементами в общем не столь уж велико. Комплекс полового поведения дивергирует таким образом, что ситуация, изображенная на рис. 3.4 в позициях *IIа*, может развиваться в двух направлениях, приводя либо к копуляции, либо к кормлению самцом самки. В первом случае за садкой (рис. 3.4, *IIв*) следует коитус, сопровождающийся специфической вокализацией (которая не типична для стадии клуба). Во втором случае самец вместо того, чтобы сделать садку, отрыгивает рыбу, поедаемую затем самкой.

Комплекс гнездостроительного поведения обогащается реакцией выкапывания гнездовой ямки. Эта реакция развивается из зачаточных движений копания в «позе кашляния». Взаимодействия

партнеров в первый момент сооружения гнезда сводятся к парному проходу, который заканчивается тем, что одна из птиц ложится на грудь и начинает отгребать из-под себя песок лапами. Помимо тех вариантов парных проходов, которые изображены на рис. 3.5, на интересующей нас стадии очень характерными становятся проходы с опущенным книзу клювом (комбинация *Iв — IIб — IIIг — IVв — Va* — см. рис. 3.2 и 3.5*б*). При этом имеет место разнообразная вокализация (типа «квохтания», «стонущего крика» и т. д.).

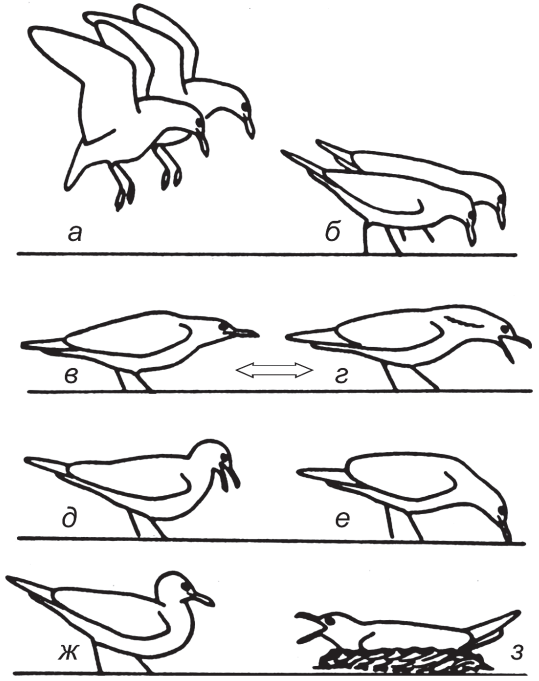


Рис. 3.5. Некоторые звенья поведенческого континуума, характерные для хохотуний на стадиях гнездостроения и насиживания: *а, б* — совместный прилет половых партнеров на избранный для гнездостроения участок и парный проход при выборе места для гнезда; *в, г* — плавно переходящие одна в другую поза мяукающего крика и «плоская» поза (при подходе свободного от насиживания партнера к гнезду); *д, е* — позы птицы, готовой сменить насиживающего партнера, воспроизводимые в сопровождении звонких (*д*) и глухих (*е*) «контактных» позывок; *ж, з* — поза чайки, подходящей к чужому гнезду, и агрессивная реакция на нее (выпады раскрытым клювом) насиживающей птицы.

Стадия насиживания. Как и у прочих чайковых, у хохотуньи насиживают кладку оба члена пары. Время пребывания на гнезде обычно составляет несколько часов, после чего происходит очередная смена партнеров. Особь, свободная от насиживания, может значительную часть времени проводить в гнездовом поселении. При этом она сравнительно редко находится непосредственно около своего гнезда и, таким образом, имеет, в принципе, мало возможностей для охраны гнездового участка. Отсюда редкость территориальных конфликтов у хохотуньи (Зыкова, Панов 1983). Немногочисленные случаи антагонизма имеют место в основном лишь тогда, когда чужак приближается к насиживающей чайке (рис. 3.5*ж*). В этих случаях последняя, как правило, не покидая гнезда, делает выпады открытым клювом (jabbing — рис. 3.5*з*) в сторону чужака, но иногда сходит с гнезда и прогоняет пришельца.

Чаще других присутствуют в гнездовом поселении свободные от насиживания партнеры тех пар, у которых на стадии инкубации идет интенсивное достраивание гнезда. Особь, не занятая насиживанием, курсирует между прибойной полосой, где собирает водоросли, и гнездом. Она приносит строительный материал и кладет его рядом с гнездом, после чего наседка подтягивает водоросли к себе и помещает их на край гнезда. Эпизоды доставки строительного материала обычно объединены в более или менее плотные серии (с интервалами между отдельными эпизодами от 1 до 10 мин.). После нескольких таких эпизодов следует пауза длительностью порядка 20—30 мин.

Если строительный материал доставляется с расстояния в несколько десятков метров, он транспортируется в полете. Перед посадкой и в момент приземления чайка, несущая строительный материал, почти неизменно произносит мяукающий крик. Птица начинает издавать эти звуки еще в воздухе и продолжает их воспроизведение в момент посадки и далее, на пути к гнезду, расстояние до которого протяженностью порядка 10—20 м она преодолевает пешком, опустив клюв к земле (как на рис. 3.5*б*). Первые несколько звуков, произносимых птицей, представляют собой «типичные» мяукающие крики, разделенные паузами разной длительности (от 80 до 600 мск). Затем звуки начинают укорачиваться, становятся все более низкочастотными и переходят, как правило, в удлиненный вариант «контактных» сигналов с длительностью посылок от 400 до 200 мск

и с паузами между ними порядка 150—300 мск (утробно звучащее «уууу — уууу — уууу»).

У насиживающей птицы, помимо тех форм поведения, которые обеспечивают процесс инкубации (например, перемещения птицы, влекущие за собой изменения положения яиц; перекладывание строительного материала и т. д.), наблюдаются многие другие. Наиболее типична спонтанная вокализация. Чаще всего это серии коротких хриплых звуков (нечто вроде «кек... кек... кек...» и «кох... кох... кох» в различных вариациях). Вспышки интенсивной вокализации нередко совпадают с повышением двигательной активности наседки, когда она привстает и вновь усаживается на яйцах, производит зачаточные «копательные» движения лапами, перекладывает строительный материал на краю гнезда и т. д.

Птица, доставляющая строительный материал, может сменить наседку на гнезде, но это бывает крайне редко. Но иногда самец и самка, приносящие строительный материал, в течение короткого времени все же меняются ролями. В этих эпизодах акустически активными могут быть ранее отсутствовавший партнер, насиживающая птица либо они оба. В последнем случае вокализация приобретает характер неорганизованных дуэтов, в ходе которых обе птицы воспроизводят очень сходные звуки либо существенно различные. Сходство может усиливаться по ходу дуэта, например, за счет того, что один из партнеров постепенно подстраивает свою вокализацию к звукам, издаваемым с самого начала другим партнером.

Если смена на гнезде произошла, занявшая гнездо чайка зачастую продолжает издавать серии звуков — сначала точно такого же характера, как при подходе к гнезду, а затем с изменением частоты следования и (или) физических характеристик самих звуков (их длительности, высоты и т. д.). Сходный тип вокализации характерен и для чаек, насиживающих кладку в отсутствие поблизости своего партнера. Серии звуков воспроизводятся эпизодически. Иногда они отделены друг от друга весьма длительными паузами, но могут следовать с высоким постоянством, в виде достаточно протяженных во времени звуковых рядов.

Парные взаимодействия самца и самки непосредственно около гнезда чрезвычайно вариабельны, причем в эти моменты можно наблюдать *фрагменты практически всех форм поведения*, *характерных для более ранних стадий гнездового цикла* (таких, как парные проходы, обходы партнера, предкопуляционные демонстрации,

кормление самцом самки, кашляние и т. д.; см. также рис. 3.5*г—е*). Вокализация птиц, взаимодействующих у гнезда, также достаточно разнообразна. Это гетеротипические серии звуковых сигналов, обычно представляющие собой все переходы (через промежуточные варианты) между мяукающим криком, сигналом, который сопровождает выпрашивание самкой корма, «квохтанием» и разными вариантами стонущего крика. Как уже было сказано, вокализация партнеров в эти моменты носит характер своеобразных неорганизованных дуэтов.

Схема и исход взаимодействий в большинстве случаев непредсказуемы. Были проанализированы 75 взаимодействий партнеров около гнезда в момент приближения к нему особи, дотоле свободной от насиживания. В 9 случаях наседка сошла с гнезда до того, как партнер подошел к ней, в 27 случаях уступила место подошедшему партнеру (дважды он был со строительным материалом) и в 29 случаях смены не произошло (из них в 12 эпизодах партнер подходил со строительным материалом).

Одни и те же сигнальные средства используются при взаимодействиях у гнезда как «сменяющей», так и «сменяемой» птицей (независимо от того, произойдет смена или нет), хотя и с разной частотой. Чаще других наблюдаются дергания головы кверху (в 14 эпизодах у сменяющей, в шести — у сменяемой, в том числе в двух эпизодах — и у той и у другой) и мяукающий крик (12 и 2 эпизода соответственно). Долгий крик наблюдается сравнительно редко (4 и 4 эпизода). Кашляние отмечено только у сменяющей птицы (9 эпизодов, из них в 5 наседка не уступила своего места). За 33 часа наблюдений отмечено лишь одно кормление, причем кормила партнера не сменяющая, а сменяемая особь (самец, уступивший после этого место прилетевшей самке).

Все сказанное приводит к выводу, что какой-либо стереотипный «ритуал» смены на гнезде у хохотуний отсутствует. Коммуникативное поведение на стадии насиживания выглядит как *конгломерат фрагментов, «заимствованных» из ансамблей полового, гнездостроительного и ювенильного поведения*.

Стадия выводков. В поселениях, локализованных в кустарниковых биотопах с избыточным количеством убежищ, птенцы в первые 3—4 дня после вылупления держатся компактной группой в гнезде или непосредственно рядом с ним, а затем обретают индивидуаль-

ные убежища, оставаясь на гнездовом участке еще около 10 дней. Оба родителя в это время кормят птенцов и в какой-то мере регулируют их перемещения по гнездовому участку. Позже начинается эмиграция семей из гнездового поселения на берег моря.

В гнездовых поселениях, расположенных на песчаных дюнах и пляжах, а также в других местах, лишенных кустарниковой растительности, из-за дефицита укрытий птенцы менее привязаны к гнездовому участку. Здесь семьи переходят к мобильному существованию в более ранние сроки. При беспокойстве птенцы из разных выводков могут объединяться в группы непостоянного состава, что приводит к дезорганизации семейных отношений. Иными словами, в такого рода местообитаниях стадия выводков довольно быстро переходит в следующую стадию распада гнездового поселения (см. ниже).

Специфика коммуникации на стадии выводков определяется тем обстоятельством, что члены пары теперь ориентированы не на гнездо, фиксированное в пространстве, а на подвижных птенцов, которые могут перемещаться как по собственному почину, так и по инициативе родителей (например, при их попытках объединить птенцов, пребывающих в своих индивидуальных укрытиях). Подвижность птенцов во многом способствует снижению общей предсказуемости обстановки, что ведет к росту нервозности родителей и к учащению агонистических контактов на этой стадии. Птенцы, находящиеся вне укрытий, привлекают к себе внимание посторонних взрослых птиц. Часть из них, потерявшие собственные кладки или выводки, стремятся реализовать свои родительские мотивации; другие склонны к хищничеству и каннибализму.

Родители стремятся держать таких посторонних особей на расстоянии от своих птенцов, что в условиях открытого ландшафта ведет к формированию подвижных территорий вокруг перемещающихся выводков. Таким образом, на этой стадии территориальное поведение и агонистические отношения выражены в максимальной степени. Ростом агрессивности объясняются, возможно, и типичные для этого периода пикирования чаек на наблюдателя.

Повышение общей социальной напряженности проявляется, в частности, в увеличении частоты использования акции долгий крик. Он служит теперь обычным элементом поведения, сопровождающего встречу половых партнеров после их временного разъединения (например, при возвращении одной из птиц с охоты). Высокая

частота агонистических контактов и демонстраций долгого крика (см. Панов, Зыкова 1981) роднит общую картину поведения с тем, что мы наблюдали на стадии клуба.

Репертуар сигнальных средств, используемых во взаимоотношениях между членами пары, так же как и характер парных взаимодействий между ними, мало чем отличаются от соответствующих показателей на предыдущих стадиях. Это особенно отчетливо видно в ситуациях смены на гнезде при недавно вылупившихся птенцах, поскольку события здесь вполне укладываются в описание, предложенное выше для стадии насиживания.

Основным средством управления движением птенцов со стороны родителей служит акция мяукающий крик. Взрослая птица движется с опущенным книзу клювом, время от времени издавая соответствующий вокальный сигнал и поворачивая голову назад так, что она приходится непосредственно перед идущими сзади птенцами. Поза чайки в этот момент практически неотличима от позы в момент отрыгивания пищевого комка, предназначенного для полового партнера или для птенцов. Когда птенцов ведут оба родителя, они движутся параллельно, воспроизводя мяукающие крики более или менее синхронно, а птенцы в это время находятся между взрослыми птицами и чуть позади них (налицо близкая аналогия с парным проходом в позах мяукающего крика на стадиях клуба и гнездостроения).

Поза мяукающего крика связана гаммой непрерывных переходов с другой, при которой птицы держат закрытый клюв перпендикулярно к земле, зачастую касаясь им грунта (рис. 3.6*е*). Такого рода позы, с которыми мы постоянно встречались в ситуациях смены партнеров на гнезде, лишь теперь становятся вполне объяснимыми: птенцы постоянно имеют возможность дотрагиваться клювами до клюва родителей, сигнализируя им об уровне своей пищевой мотивации. По существу, это ювенильный вариант «поведения выпрашивания» взрослой самки (см. рис. 3.5, *IIб*).

Среди вокальных сигналов на стадии выводков одно из главных мест занимает сигнал «стаккато», отражающий состояние неуверенности и беспокойства. Этот сигнал редок на стадии клуба, а затем используется все чаще, становясь вполне обычным к концу стадии насиживания.

Стадия распада гнездового поселения характеризуется присутствием в распадающемся гнездовом поселении, наряду с уходя-

щими из него семьями, большого количества птиц, по тем или иным причинам не имеющих собственных гнезд и птенцов. Эти особи стремятся к сближению с чужими птенцами, дабы реализовать свои родительские мотивации, почему такие птицы и названы нами «претендентами». Претенденты постоянно конфликтуют с «опекунами», находящимися при своих собственных или временно усыновленных ими птенцах.

Поведение опекунов обладает всеми основными характеристиками истинно родительского поведения, описанного выше. Поведение претендентов во многих случаях представляет собой своеобразную смесь родительского поведения и агрессии, направленной на птенцов. Общую социальную обстановку в такого рода скоплениях у чаек во многом определяют взаимоотношения между опекунами и претендентами. Эти отношения имеют в целом антагонистическую окраску, а с точки зрения их структуры представляют собой своеобразные конгломераты действий из ансамблей агрессивного, полового, гнездостроительного и родительского поведения.

В парных взаимодействиях между опекунами и претендентами, наравне с открытой агрессией, можно наблюдать описанные ранее парные проходы, обмен демонстрациями долгий крик, синхронное кашляние и т. д. Короче говоря, здесь имеет место как бы реверсия к начальной стадии клуба, что вполне понятно, поскольку в обоих случаях мы имеем дело с взаимоотношениями множества птиц, не обладающих пространственно фиксированными центрами социальной активности. Это ведет к постоянной перетасовке особей, к невозможности установления длительных межперсональных связей и, как следствие, — к дезорганизации схем индивидуального поведения. В результате всего этого парные взаимодействия кратковременны, неперсонализированы, находятся вне канвы преемственных взаимоотношений и выступают перед наблюдателем в виде усеченных фрагментов церемоний знакомства, предкопуляционного и предгнездостроительного поведения — как мы видели это на самых ранних этапах жизни клуба.

Объединение птенцов в ясли. Некоторые колонии хохотуний приурочены к ровным открытым берегам островов с низкой и редкой травой и полным отсутствием каких-либо укрытий. При отсутствии убежищ на гнездовом участке ни у птенцов, покинувших гнездо, ни у их родителей нет необходимости оставаться на однажды избран-

ном месте. Выводки вскоре перемещаются на самый край острова и оказываются на ровном и гладком солончаке. Птенцы из соседних выводков находятся в сфере взаимной видимости. В случае временного отсутствия обоих родителей (например, во время ложной паники[9]) птенцы начинают перемещаться, двигаясь в сторону ближайших к ним чужих птенцов. Таковы естественные предпосылки формирования так называемых яслей.

Они образуются в результате потери персональных связей между родителями и их птенцами. Кроме того, объединение птенцов в большие группы можно рассматривать как артефакт, обязанный интенсивным внешним воздействиям тревожащего характера.

Ясли объединяют птенцов из разных выводков. Это могут быть компактные группы относительно постоянного состава, состоящие из небольшого числа пуховиков (два-четыре) с очень значительной разницей в возрасте или же рыхлые скопления из десятка птенцов и более. В последнем случае внутри яслей выделяются более мелкие группы, численность и состав которых постоянно меняются, так как птенцы то и дело переходят из одной группы в другую.

В пределах участка пребывания яслей держатся обычно не более одной-двух взрослых чаек — «опекунов», и лишь кратковременно их может быть больше — до трех-четырех. Вокруг яслей постоянно находится несколько других чаек — «претендентов» (два-четыре, иногда до 11—15), которых опекуны стараются не подпускать к птенцам. Чем больше величина яслей и чем активнее опекуны, тем меньше взрослых птиц в состоянии опекать ясли одновременно. На этой почве между чайками возникает конкуренция, выливающаяся в частые агрессивные столкновения между ними. В такой ситуации за короткое время удается насчитать десятки случаев открытой агрессии между опекунами и претендентами, нередко переходящими в жестокие драки.

Как правило, активность претендентов не приводит к насильственному вытеснению ими опекунов. Претендент сменяет опекуна в тот момент, когда последний покидает ясли по собствен-

[9] Наблюдали случай, когда при появлении вертолета, летевшего низко над островом, множество птенцов, оставленных поднявшимися в воздух чайками, покинули травянистую часть острова и мгновенно оказались на солончаке, где сразу же объединились в несколько больших групп. Аналогичный эффект должно производить появление на острове крупного хищника и, конечно, наблюдателя.

ному почину — обычно без всякой видимой причины. Возможно, что такие птицы отлучаются на кормежку. Однако ввиду высокой текучести контингента птенцов в яслях и в силу того, что последние могут широко перемещаться, кажется весьма маловероятным, чтобы опекун всегда мог вернуться к тем же самым птенцам, около которых он держался прежде. Имеется много других свидетельств в пользу отсутствия длительных персональных связей между взрослыми чайками и птенцами в яслях. Антагонизм между опекунами и претендентами приводит к общему повышению агрессивных мотиваций и к дезорганизации как индивидуального, так и социального поведения.

3.2.3. О псевдородительском поведении

По всей видимости, важной причиной повышенной конкуренции за опеку птенцов оказывается присутствие в колонии птиц, утративших собственные кладки и выводки[10]. Объединение птенцов в ясли создает еще большую диспропорцию между числом потенциальных и реальных опекунов, стремящихся реализовать свои потенции родительского поведения[11].

Ни один опекун, разумеется, не в состоянии прокормить даже часть птенцов в крупных яслях. За 20 ч наблюдений за одной из таких групп мы отметили 14 случаев выпрашивания птенцами корма, но лишь дважды за этим последовало кормление пуховика (один раз чайка кормила явно чужого одиночного птенца). Опекуны не только не склонны кормить птенцов сами, но и не подпускают к ним других потенциальных поставщиков корма. Не получая пищи, птенцы покидают ясли и пытаются присоединиться к одиночным взрослым птицам или к другим птенцовым группам.

В результате, на стадии распада колонии помимо яслей вполне обычны бродячие птенцы-одиночки. Когда они пересекают откры-

[10] Такая ситуация описана, в частности, для императорского пингвина *Aptenodytes forsteri.* У этого вида впервые размножающиеся неопытные птицы часто теряют кладки, а затем пытаются отбивать птенцов у других пар. Однако, не обладая устойчивым родительским поведением, они вскоре бросают чужих птенцов, обрекая их на гибель. Этим псевдородительским поведением обусловлено до 6 % ювенильной смертности у этих пингвинов (Jouventin 1975).

[11] Конкуренция такого типа описана у гаги *Somateria mollissima* (Munro, Bedard 1977).

тый солончак, возможны следующие варианты их контактов с взрослыми чайками: 1) Птенец сам сближается с взрослой чайкой (одиночной или опекающей группу птенцов) и подвергается нападению, после чего следует далее; 2) Птенец привлекает внимание взрослых чаек, которые нападают на него поодиночке или в паре; убегая от агрессора, птенец может спастись, присоединившись к ближайшим яслям, если не встречает здесь отпора со стороны опекуна; 3) Взрослая чайка (потенциальный опекун) принимает, иногда даже кормит птенца, но затем оставляет его на произвол судьбы.

При анализе поведения взрослых птиц в этой третьей ситуации удается выделить несколько вариантов, которые можно выстроить в постепенный ряд, отвечающий силе и устойчивости родительских мотиваций: *а*) птица подсаживается к одиночному птенцу, но почти сразу же улетает; *б*) птица садится к птенцу, ведет его некоторое время, приняв позу мяукающего крика, но вскоре покидает приемыша. И в первом и во втором случаях возможна короткая вспышка агрессивности по отношению к птенцу, а если последний начинает убегать, взрослая птица может перейти к его преследованию и избиению. Эти агрессивные действия привлекают внимание других чаек, которые или присоединяются к побоищу (обычно в этих случаях птенца бьют две птицы) или же отгоняют агрессора, отвлекая его внимание на себя.

При более устойчивом уровне родительской мотивации контакт бродячего птенца (или птенцов) с садящейся к нему взрослой птицей может перерасти в устойчивую связь. При этом формируется основа новой птенцовой группы (*в*), которая при достаточной активности опекуна может перерасти в крупные ясли (*г*). При спаде родительской мотивации (*д*) опекун оставляет ясли, уступая свое место одному из претендентов.

Коль скоро было сказано, что преследуемые одиночные птенцы спасаются от избиения, присоединяясь к яслям, возникает вопрос, увеличивает ли пребывание в яслях выживание молодняка. Ответ не может быть окончательным в силу неполноты имеющихся данных, однако позитивная роль яслей не кажется очевидной. За 20 часов наблюдений были отмечены 13 нападений на одиночных птенцов и 15 нападений на птенцов в яслях (девять — со стороны опекунов, семь — со стороны пришлых птиц). При этих нападениях жестоким избиениям подверглись три одиночки и три птенца из состава яслей.

В одном из трех последних случаев птенец был унесен за пределы яслей, убит и вскоре съеден хохотуньей.

Наиболее важный вывод, который можно сделать из сказанного о стадии распада колонии, состоит в следующем. Для поведения хохотуний в этот период характерно, во-первых, обилие действий, не относящихся к собственно родительскому поведению, а причисляемых обычно к категориям агрессивного, брачного и гнездостроительного поведения и, во-вторых, довольно непредсказуемое чередование поведенческих актов, относящихся ко всем этим четырем типам активности.

Оказывается, таким образом, что на этой стадии у наблюдателя есть полная возможность ознакомиться практически со всем видовым репертуаром «главных демонстраций». Однако такое ознакомление не дает никакой возможности описать поведение вида как системное образование, закономерно развивающееся во времени и пространстве. Для нашей темы наблюдаемые на этом этапе особенности поведения чрезвычайно интересны в плане анализа тех сигнальных средств, которые приходится наблюдать в условиях конкуренции опекунов и претендентов из-за временного доступа к птенцам в яслях. Дополнительные данные по этому вопросу будут приведены в Приложении 1.

3.3. Сигнальное поведение чайки хохотуньи: резюме

В этой главе сделана попытка подчеркнуть инвариантность большинства сигнальных средств, т. е. закономерный характер использования того или иного сигнала (или комплекса сигналов) в самых различных коммуникативных контекстах. Это явление неоднократно описывали как «полифункциональность сигналов»; см., например: (Beer 1975). Однако в этой и в ряде других работ такая полифункциональность рассматривалась преимущественно во вневременном аспекте — просто как возможность широкой взаимозаменяемости коммуникативных сигналов. Здесь я попытался пойти дальше, чтобы продемонстрировать то, что можно было бы назвать «сменой функций сигнала» по ходу репродуктивного цикла. Однако явление очевидной хаотичности в комбинаторике акций, относящихся к разным крупным категория поведения (брачное, агрессивное, гнездостроительное, родительское), позволяет заменить нейтральный термин «полифункциональность»

более определенным. Здесь уместно говорить о «вырожденности» большинства (или всех без исключения) акций, то есть о полном отсутствии в них какого-либо устойчивого семантического содержания (Панов 1978/2009). Развитию этой темы посвящена следующая глава книги.

Вторая важная мысль, которую я попытался аргументировать, сводится к следующему. Коммуникативный процесс — это саморазвитие целостной системы поведения, а не простое временное следование неких независимых в своем генезисе, рядоположенных событий. Расшифровка логики развития коммуникативной системы во времени состоит в поисках преемственности между отдельными категориями событий. При таком подходе становится очевидным, что те или иные из них, которые с традиционных фрагментаристских позиций (концепция «главных демонстраций») выглядят как самостоятельные сущности, в действительности зачастую оказываются зачаточными предшественниками не полностью созревших функциональных подсистем. Такова, например, реакция кашляния на стадии клуба, которая впоследствии преобразуется в один из центральных элементов гнездостроительного поведения (выкапывание гнездовой ямки).

В созревающем поведении те или иные его функциональные подсистемы не обязательно развиваются последовательно, уступая место одна другой. Они могут развиваться параллельно, хотя и с разной скоростью, и лишь в дальнейшем интегрируются в составе целесообразных поведенческих конструкций. Примером может служить параллельное, но асинхронное (в разной степени у разных пар) развитие комплексов полового и гнездостроительного поведения.

Глава 4. Континуальность сигнальных средств: насекомые

В предыдущей главе я попытался показать, что описание коммуникативных взаимодействий у птиц может хоть сколько-нибудь соответствовать реально происходящему лишь в том случае, если отказаться от представлений, согласно которым обмен информацией его участниками опирается на использование ими неких дискретных «сигналов»[1]. В действительности, это, как правило, обмен «настроениями» (если использовать это слово из сферы общения людей в фигуральном смысле), поскольку цепочки, состоящие из действий и звуков, воспроизводимых при этом коммуникантами, диктуются их мотивационным настроем в данный момент, так что значительную их фракцию будет оправданно отнести категории «информационного шума». Анализ структуры таких цепочек, наблюдаемых, скажем, в момент смены птиц на гнезде, представляет несомненный интерес для лучшего понимания организации индивидуального поведения. Но при попытках истолковать происходящее как нечто содержательное в семантическом плане, мы вынуждены будем придти к выводу, что именно эти цепочки и есть искомые «коммуникативные сигналы». Любая попытка раздробить такое целостное «сообщение» на некие фрагменты, подпадающие под определение «дискретных реплик», может только увести нас от сути дела.

Поражает, однако, та настойчивость, с какой исследователи поведения прибегают к этой процедуре, сколь бы очевидной ни казалась ее искусственность. Здесь я постараюсь обосновать ошибочность такого подхода на примере анализа коммуникации у насекомых. В качестве объектов рассмотрения я выбрал представителей двух их отрядов, весьма удаленных друг от друга филогенетиче-

[1] В качестве примера я выбрал чаек хохотуний, но чтобы показать, что они не являются в этом плане каким-либо особым исключением среди птиц, я отошлю читателя к материалам других глав (см. 5.1, 5.3, 6.2, 7.2—7.7).

ски. Это стрекоза красотка блестящая *Calopteryx splendens* (древний отряд Odonata[2]) и всем хорошо известная медоносная пчела *Apis mellifera* (молодой отряд Hyemenoptera).

Я остановил свой выбор на этих видах, поскольку им приписывают высоко дифференцированный характер сигнализации, нагруженной, как полагают многие, определенным семантическим содержанием. Моей задачей в этой главе будет показать, что это не так и что коммуникативные возможности этих насекомых не выходят за рамки того, что приходится рассматривать в качестве нормы для подавляющего большинства представителей животного мира.

4.1. Коммуникация в репродуктивных поселениях стрекоз красоток *Calopterigidae*[3]

4.1.1 Репродуктивные агрегации

В своих излюбленных местообитаниях эти стрекозы распределены неравномерно. Хотя они могут быть встречены во всех тех местах, где в проточной воде имеется выступающая на поверхность водная растительность, которая служит присадами для самцов и местом яйцекладки самок, на отдельных участках водоема в сезон размножения формируются весьма плотные поселения. Так, на отрезке речки Тюмба длиной 20 м (Владимирская область России) в разгар брачного сезона динамическая плотность самцов поддерживалась на уровне порядка 50 особей.

Основу организации репродуктивного поселения красоток составляет мозаика индивидуальных участков самцов, которые посещаются самками, готовыми к копуляции[4]. Центром активности самца и главным компонентом его индивидуального участка оказывается его присада — выступающий из воды стебель водного растения либо длинный лист травы, свисающий к воде с берега. Одна

[2] По ходу обсуждения будут даны замечания и по нескольким другим видам, родственным указанному модельному.

[3] См.: Панов и др. 2010.

[4] В этом отношении принцип организации группировок аналогичен тому, что мы видим у птиц, размножающихся на токах, а также у ряда видов млекопитающих копытных и рукокрылых; подробности см. (Панов 1983: 208—214). Эти места гарантированной встречи особей разного пола получили название «горячих точек» (hot spots). См., например, Bradbury 1981.

или две такие присады и соседние с ними фрагменты нижнего яруса водной растительности формируют центральную зону (core area) участка, границы которого совершено размыты. Расстояние между присадами, используемыми самцами-соседями составляет обычно 1—2 м (максимально до 4—5 м). Существуют присады (и участки) максимально предпочитаемые, а также такие, которые стрекозы занимают лишь эпизодически. На основе имеющихся данных можно предполагать, что самец на начальной стадии сексуальной активности выбирает удобную присаду, а не участок как таковой. Место пребывания самца, стабильно удерживающего свой участок, может измениться в том случае, если используемая им присада оказывается затопленной в результате подъема уровня воды.

Индивидуальное мечение самцов показало, что с большей или меньшей регулярностью происходит смена хозяин индивидуальных участков во времени. Наибольший срок пребывания меченого самца на данной присаде и в ее ближайших окрестностях составил, по нашим наблюдениям, 5 дней (с перерывом в 2 суток — 9 дней).

Складывается впечатление, что конкуренция между самцами из-за пространства идет, фактически, не за участок как таковой, но именно за такие удобные присады. Удалось выяснить, что степень стабильности использования самцом его главной присады позволяет, хотя бы отчасти, прогнозировать его последующую судьбу как владельца данного участка (см. ниже).

Самки посещают агрегацию самцов эпизодически, поодиночке. При появлении здесь самки самец может покинуть свой участок и присоединиться к погоне за ней. Такие действия следует расценивать как иррациональные, поскольку самец не в состоянии овладеть самкой в полете. Успех самца в оплодотворении самки возможен лишь в том случае, если она пассивно содействует в этом самцу. Она должна приземлиться на его участке и позволить ему войти с ней в физический контакт.

Спариванию предшествует захват самцом «стебелька» самки, соединяющего ее голову и головогрудь. Захват производится особыми «щипчиками» (церками), которыми оканчивается брюшко самца. Еще до появления самок в агрегации, самец загибает конец брюшка под грудь и помещает порцию спермы в пузырек на своем совокупительном органе (так называемый эдеагус). Этот довольно сложно устроенный инструмент выглядит как выпячивание на третьем (считая от головы) членике брюшка. После того как в процессе

спаривания самец ухватит самку за «шею», она загибает брюшко таким образом, что ее половое отверстие, находящееся на конце брюшка, входит в соприкосновение с эдеагусом самца (рис. 1 цветной вклейки). При этом спермии попадают в половые пути самки.

Важно подчеркнуть, что если самка захвачена самцом силой, она, как правило, отказывается копулировать с ним — не подносит конец брюшка к его совокупительному органу. Особые акции самца, которые при нормальной копуляции служат тому, чтобы подтянуть самку кверху и тем самым помочь ей принять надлежащее положение, при насильственной копуляции не дают в таком случае никакого эффекта, сколь бы долго они ни повторялись (см. ниже).

Длительность копуляции составляет около двух минут, после чего самец отпускает самку. Через несколько минут самка спускается на воду и приступает к откладке яиц, как правило, на участке того самца, с которым она спарилась. На протяжении всего периода яйцекладки, который может быть достаточно длительным (до 10 минут и более), самец держится неподалеку от самки, в радиусе 0.5—1 м. В момент приближения постороннего самца он взлетает, тем самым отвлекая его внимание на себя.

В литературных источниках по биологии стрекоз красоток делается акцент на дифференцированном характере брачного поведения этих насекомых. Постоянно используются такие эпитеты, как «сложный» и «отточенный» (elaborated), см., например, Siva-Jothy 1999; Cannings 2003; Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera 2005; Tynkkynen et al. 2008. Посмотрим, в какой степени это соответствует истине.

4.1.2. Поведение самцов и взаимоотношения между ними

Двигательная активность. Самец не остается подолгу неподвижным, он систематически взлетает и сразу же возвращается на ту же присаду, либо на другую привычную ему на поблизости. Мы делим такие взлеты на 1) спонтанные и 2) спровоцированные появлением на данном участке другого самца (реже — самки).

Для примера приведем данные одного хронометража из многих полученных в процессе работы. Прослеживание поведения меченого самца на протяжении 4 часов непрерывных наблюдений показало, что он взлетал за это время 274 раза. Из общего числа взлетов 232 были спонтанными и только 42 (15.3 %) спровоцированными. 131 (47.8 %) раз самец возвращался на ту же присаду, с которой взле-

тел. Длительность пребывания в воздухе во время спонтанных взлетов варьировала от 0.5 до 12 с, средняя величина составила всего лишь 2.52 ± 2.16 с, медиана 2 с (n = 45).

Что касается спровоцированных взлетов, то они, по вполне понятным причинам, оказываются достоверно более длительны-ми, варьируя от 2 до 33 с (среднее 10.02 ± 7.91 с, медиана 7 с, n = 42). Их длительность увеличивается по сравнению со спонтанными взлетами в силу того, что большая часть таких взлетов выливается в короткое воздушное взаимодействие с самцом-пришельцем (реже — в попытку сблизиться с самкой, не покидая пределов своего участка).

Показательно, однако, что самец в период устойчивой связи со своим участком избегает вступать ***без необходимости*** в длительные взаимодействия с другими самцами (см. ниже, раздел *Агонистическое поведение*). Об этом отчетливо свидетельствует низкое значение средней длительности спровоцированных взлетов — всего лишь около 10 с. Кроме того, показательно, что более чем в половине случаев (52.4 %, n = 45) самец возвращался после спровоцированных взлетов на свою привычную присаду.

Спонтанные взлеты, с моей точки зрения, представляют собой интригующее явление. Именно их регулярность придает скоплению самцов красоток сходство с токовым поведением некоторых видов птиц, привлекающих таким образом на эти так называемые арены готовых к спариванию самок (Панов, Павлова 2009). В разгар сезона размножения, когда плотность репродуктивного скопления самцов высока, практически каждая такая акция влечет за собой спровоцированный взлет самца-соседа, затем его соседей и так далее — по типу цепной реакции. В результате нередко можно видеть нечто вроде роев из пяти-восьми особей. Таким образом в поселении поддерживается достаточно постоянная и высокая динамическая плотность самцов, пребывающих в состоянии полета.

У меченого самца, о котором речь шла выше, длительность пауз между 25 спонтанными взлетами (в промежутке между двумя спровоцированными) варьировала в одном случае от 2 до 397 с (средняя 45.53 ± 98.06 с, медиана 14 с). На рис. 4.2 показаны эти длительности пауз в реальной последовательности на протяжении 4 часов. Между последовательными длительностями пауз существует достоверная взаимозависимость: коэффициент корреляции Спирмена составляет 0.26, $p < 0.05$. Кроме того, мы проверили, насколько распреде-

ление взлетов во времени отличается от случайного. Для этого подсчитывали число взлетов в последовательных 5-минутных интервалах. Распределение числа взлетов, приходящихся на интервал, сравнивали со случайным биномиальным распределением, ожидаемым в том случае, если некоторые события происходят относительно часто, но в случайные моменты времени (Дэвис 1990). Из рис. 4.2 видно, что у самца высокие и низкие частоты взлетов наблюдаются значительно чаще, чем можно ожидать при их случайном распределении во времени (критерий Колмогорова-Смирнова, $d = 0.30$, $p < 0.05$). Другими словами, у самца периоды неслучайно частых взлетов чередуются с периодами низкой активности. Оба рисунка позволяют предположить, что частота взлетов может подчиняться эндогенной ритмике двигательной активности, вторично выполняя функцию саморекламирования особи.

Однако доказать это на материале хронометража, даже достаточно длительного, оказывается непросто. Прежде всего, нам остается неясным, являются ли взлеты, именуемые нами спонтанными, таковыми в действительности. Вполне возможно, что по крайней мере часть из их может быть проявлением кормового (охотничьего) поведения. Коль скоро жертвами красоток являются очень мелкие летающие насекомые (такие как мокрецы Ceratopogonidae), выяснить, так ли это, на основе визуальных наблюдений невозможно.

Таким образом, эндогенная ритмика, если она существует, может управлять не только двигательной активностью, но и меняющимися во времени потребностями в пище. В любом случае она маскируется целым рядом внешних возмущений, источниками которых могут быть численность и доступность жертв, состояние погоды, повышение двигательной активности особи после провокаций со стороны самцов-соседей и появления на участке самки.

Эти факторы, в свою очередь, могут быть тесно взаимосвязанными. Например, установлено, что частота спонтанных взлетов очевидным образом снижается при ветре. Это может быть вызвано как некомфортной обстановкой для полета, так и отсутствием в такие периоды летающих насекомых-жертв. Между прочим, данные, которые легли в основу рис. 4.2, получены как раз в очень ветреный день, когда легко было предполагать отсутствие последних.

Однако какова бы ни была причинная основа регулярных спонтанных взлетов в период сексуальной активности самцов, можно думать, что их провоцирующий эффект в плотном скоплении сам-

цов должен делать его более привлекательным для самок, нежели фрагменты пространства с низкой численностью самцов и малым числом их взлетов.

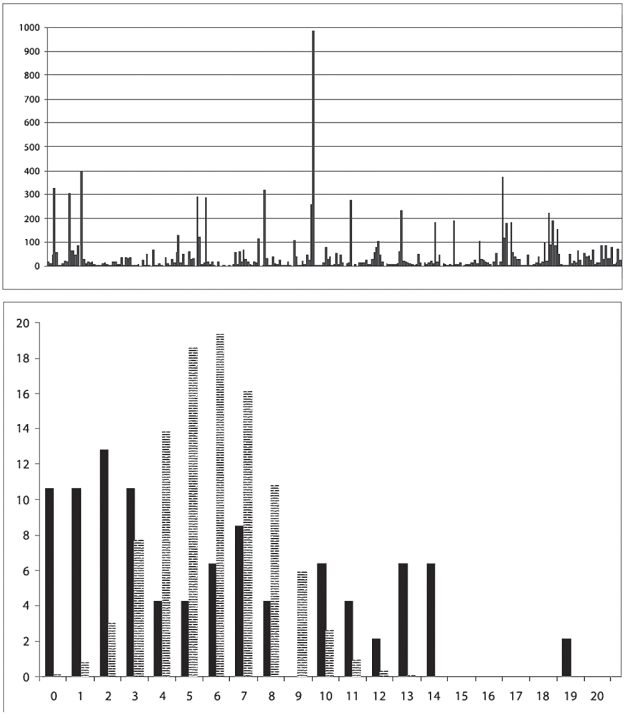


Рис. 4.2. Хронометраж взлетов меченого самца 18.VII между 15 ч 43 мин и 19 ч 46 мин.

Показаны продолжительности пауз между взлетами. Абсцисса — порядковый номер паузы, ордината — длительность ее в секундах.

Внизу: распределение взлетов во времени. Абсцисса — число пауз за 5 мин. Ордината — количество наблюдений данного числа пауз, в % от общего числа.

Черные столбцы — наблюдаемое распределение, заштрихованные столбцы — ожидаемое случайное распределение.

О том, что динамика спонтанных взлетов каким-то образом связана с социальным статусом самца и с его потенциями как производителя, говорят следующие наблюдения. У самца-претендента на данный участок, как только ему удалось вытеснить его прежнего хозяина, сразу же начинаются спонтанные взлеты и уменьшается количество спровоцированных. Иными словами, вступает в силу

упомянутая выше автономная программа «***по возможности не покидать присаду***». С другой стороны, спонтанные взлеты заметно реже наблюдаются у самцов, оставивших свой участок по собственному почину или вытесненных на периферию поселения. Ниже мы уделим специальное внимание спонтанным взлетам, которые воспроизводятся с характерной моторикой (т. н. трепещущие полеты), а при спровоцированных взлетах входят составной частью прелюдии к спариванию.

Все сказанное может служить яркой иллюстрацией важнейшей ***сигнальной функции***, выполняемой простыми повседневными действиями, такими как периодические проявления локомоторной активности.

Присада как функциональный центр индивидуального участка. Как уже было сказано, самцы, по всей видимости, конкурируют за некоторые присады, которые в силу тех или иных причин оказываются наиболее предпочитаемыми.

Этот вывод сделан на основании наблюдений за тремя эпизодами[5] смены хозяев участков. Оказалось, что в тот период, когда самцу принадлежит исключительное право обладания данным участком, он большую часть времени пребывает на своей основной присаде, хотя может эпизодически использовать и 2—3 других, расположенных в радиусе около 1.5—2 м от нее. За регулярными спонтанными взлетами самца с этой присады следуют очень быстрые (в пределах первых секунд) посадки, как правило, на нее же. То же самое наблюдается, когда взлет самца спровоцирован пролетом через его участок другого самца и коротким взаимодействием с ним хозяина. В этот период «устойчивости» связей с участком самец нередко просто игнорирует таких пролетающих мимо самцов, вообще не взлетая при их появлении. Не вмешивается он и в конфликты самцов, занимающих соседние участки. Создается впечатление, что на этом этапе действует уже упомянутая автономная программа: «***по возможности не покидать присаду***».

Что касается претендента на данный участок, то он уже в момент своего появления в его пределах начинает упорно садится на основную присаду хозяина либо в непосредственной близости от нее. При этом он, по сути дела, игнорирует проявления агонистического поведения собственника участка, которое в этот момент характе-

[5] И одного — у красотки девушки *C. virgo*.

ризуется высокой интенсивностью. Характер активности хозяина теперь кардинально меняется. Он начинает метаться в воздухе, то и дело пытаясь согнать пришельца с занимаемой им присады, после чего следует очередная серия совместных полетов оппонентов. Наиболее важно, однако, то обстоятельство, что хозяин участка не садится ни на свою главную присаду, ни на какие другие рядом с ней даже тогда, когда они остаются свободными. Что касается пришельца, то он упорно садится на них (предпочитая первую) при каждой возможности.

Исход конфликта может быть решен на протяжении часа-полутора. Если первоначальный собственник все же решается сесть на оспариваемую присаду хотя бы несколько раз подряд, он имеет высокий шанс сохранить свое право на участок. Этот шанс тем ниже, чем более высока летательная активность такого самца (см. ниже о так называемых погонях). Если же на присаду раз за разом садится пришелец, не снижая первоначально проявленного им упорства, то выигрывает противоборство он, приобретая тем самым исключительное право на данный фрагмент пространства. Следует заметить, что конфликты, происходящие по описанной схеме, могут занимать многие часы. В этом случае наиболее вероятной оказывается смена собственника участка.

Наблюдения за меченым самцом в вечерние часы (17.00—20.00) на протяжении пяти суток (14—18 июля) дают основания полагать, что утрата им постоянной связи с первоначально предпочитаемой присадой даже при отсутствии претендентов на его участок ведет и к ослаблению привязанности его к участку как таковому. Вечером 18 июля, накануне исчезновения, этот самец начал перемещаться очень широко, посещая те участки поселения, где в это время другие самцы отсутствовали по тем или иным причинам. На следующий день он уже не был обнаружен на этом участке.

Самец, оставивший свой участок по собственному почину, как в описанном выше случае, либо вытесненный с него другим самцом, нередко остается в пределах поселения, но держится при этом более или менее постоянно на прибрежной растительности или на ее куртинах в воде у самого берега.

Результаты мечения показали, что один и тот же самец может быть встречен в разное время в точках, отстоящих друг от друга на расстояние по крайней мере до 80 м. Достоверно показано также, что самец, вытесненный со своего участка другим, может, после

отсутствия на протяжении нескольких дней, вернуться сюда же и отвоевать свои первоначальные владения, а затем оставаться их хозяином достаточно длительное время.

Так, самец № 51 удерживал за собой участок во фрагменте водной растительности в период с 16 до 19 июля. За это время у него были отмечены 4 спаривания. В последнюю из этих дат его присада перешла к самцу № 70, которого до этого на протяжении нескольких дней мы отмечали примерно в 6—7 м отсюда, в другой части поселения. Смене хозяина участка предшествовал длительный конфликт между ним и претендентом. Во вторую половину дня 19 июля самец № 70 спаривался 4 раза (14.55—17.16), а около 18 ч. на его участок начал претендовать самец № 51. На следующий день ему удалось сравнительно легко вытеснить самца № 70, который и позже не был здесь встречен. Что касается самца № 51, то он удерживал свой участок до 24 июля, когда наблюдения были окончены.

Агонистическое поведение. С использованием этого термина мы обсудим поведение самцов, которое в литературе по интересующим нас видам стрекоз именуют территориальным и агрессивным[6]. Оба эти понятия, как нам кажется, не соответствуют истинному положению дел. Как уже было сказано, индивидуальный участок самца не отвечает строгому определению территории, принятому в литературе о поведении позвоночных животных и заимствованному оттуда. Кроме того, конфликты между самцами лишены сколько-нибудь очевидных признаков агрессии, о чем будет сказано далее. Прямые контакты между самцами наблюдаются лишь в тот момент, когда один из них претендует на самку, удерживаемую другим. В такие моменты возможен захват головы второго церками первого (как при захвате самки самцом). Но это есть результат чистой случайности и никак не выглядит намеренной контактной агрессией. В силу всего сказанного выражения «атака», «драка» и «бой» (fighting), широко используемые в англоязычной литературе о красотках, представляются нам дезориентирующими.

[6] Наблюдается тенденция ставить знак равенства между понятиями «территориальное поведение» и «агрессивное поведение»; см., например, Contreras-Garduño et al. 2009.

Наиболее распространенной формой конфликта между самцами оказываются так называемые порхающие полеты. Эти полеты в деталях описаны в статье Пайюнена (Pajunen 1966) о поведении самцов красотки девушки *C. virgo*, иллюстрированной изображениями их в полете. Здесь нам важно подчеркнуть, что во время таких взаимодействий никто из их участников не делает ни малейших попыток сократить индивидуальную дистанцию, остающуюся все время в пределах порядка 10 см. Не удается также выявить роли преследователя и преследуемого, то есть ни один из самцов не третирует другого, не говоря уже о каких-то нападениях друг на друга. Такое взаимодействие может длиться десятки минут, происходя над участком, который оспаривается в ходе взаимодействия. Время от времени один из его участников присаживается, но другой тут же сгоняет его с места, и совместный полет продолжается.

В момент приближения летающего самца к сидящему может иметь место акция, именуемая в орнитологической литературе «замещением» (supplantation). Она представляет собой типичный компонент агонистического поведения у позвоночных. У красоток самец в момент приближения другого проделывает акцию, изображенную на рис. 2 цветной вклейки. Вопроса о возможной ее сигнальной функции (и других, которые фигурируют в зарубежной литературе в качестве категории «демонстраций») я коснусь ниже.

Другую, гораздо более редко наблюдаемую форму конфликтов между самцами красотки *C. splendens*[7] мы обозначили в качестве «погони». Это чисто фигуральное название взаимодействия, обусловленное его гораздо более высоким эмоциональным накалом, а никак не тем, что кто-либо из участников взаимодействия преследует другого. Описываемое взаимодействие характеризуется стремительным полетом оппонентов, с крутыми виражами и поворотами. Иногда они как бы закручиваются по спирали вокруг воображаемой вертикальной оси. В отличие от порхающих полетов, которые всегда имеют место над самой водой, в данном случае стрекозы часто одновременно взмывают в воздух на высоту до 3—4 м.

Хотя взаимодействие имеет своей основой конкуренцию за определенный фрагмент пространства, сколько-нибудь очевидная ори-

[7] У красотки девушки *C. virgo* это явление наблюдается много чаще, что может свидетельствовать о более низких порогах эмоциональных реакции у данного вида.

ентация на него во время таких совместных полетов отсутствует. В то время как предметом конфликта служит участок радиусом порядка 2 м, длина траекторий полета вдоль реки в обе стороны от него может достигать 10 и более метров.

Интересная особенность такого взаимодействия, которое может длиться десятки минут, состоит в том, что внимание каждого из его участников жестко приковано именно к его оппоненту. Ни тот, ни другой из них никак не реагирует на других самцов, которые случайно оказываются на их пути. Точно так же, на самцов, летающих вместе подобным образом, не обращают внимания другие, участки которых те многократно пересекают. Если к совместным порхающим полетам двух самцов то и дело присоединяются другие, образуя подобие упомянутого выше роя, никогда не приходится видеть, чтобы во взаимодействии типа погони участвовало более двух самцов.

Все поведение оппонентов во время погони исключает возможность даже краткого его прерывания за счет посадки того или другого ее участника (как мы видели это в ходе порхающих полетов). В длительных конфликтах, которые ***длятся часами***, погони время от времени сменяются сессиями типичных порхающих полетов. Эти смены происходят внезапно и совершенно непредсказуемо для наблюдателя.

Полеты, которые по характеру моторики и траекторий очень близки к тому, что наблюдается во время погонь, можно видеть и у самцов в сольном исполнении. Это случается в наиболее напряженных социальных контекстах. Таково, в частности, поведение самца в ответ на активные попытки другого сблизиться с самкой, которая откладывает яйца на данном участке после спаривания с его хозяином.

Кульминацией подобной ситуации (хотя это случай редкий[8]) может стать реальное похищение самки пришлым самцом. Именно в такой момент мы можем с высокой вероятностью ожидать от самца-хозяина той двигательной активности, которую мы называем «метанием». Он начинает с большой скоростью носиться взад и вперед, вылетая далеко за пределы своего участка. Часто в таких случаях фазы стандартного полета перемежаются с тем, который

[8] Мы наблюдали такое лишь после одной копуляций из 20, прослеженных от начала до конца.

обозначен нами термином «трепещущий». В некоторых случаях наблюдаются стремительные броски над водой вправо и влево, воспроизводимые исключительно трепещущим полетом. Сказанное выше, как и последующее изложение, заставляет придти к выводу, что как метания, так и погони обусловлены резкими всплесками неспецифической активации (arousal), своего рода нервному срыву.

Завершая этот раздел, хочу подчеркнуть, что в описанном поведении самцов, которое, бесспорно, несет важнейшую биологическую функцию, едва ли удастся выявить некие дискретные «сигналы». Как структура взаимодействия, так и его исход определяются всей последовательностью поведения каждого из коммуникантов, которая, кстати сказать, отличается огромной избыточностью (совместные полеты могут длиться часами)[9]. На первый взгляд, исключение может составлять акция частичного или полного раскрывания крыльев самцом в ответ на приближение другого вплотную (рис. 2 цветной вклейки). Ее соблазнительно истолковать как «позу угрозы» или «предупреждения». Однако наблюдения приводят к очевидному выводу, что эти действия никак не отражаются на поведении тех участников событий, которым, как можно думать, они адресованы[10].

4.1.3. Поведение самок и копуляция

В противоположность тому, что сказано о спаривании у стрекоз красоток во многих литературных источниках, это не одномоментная акция, но довольно сложно структурированное взаимодействие.

Начну с описания поведения самок. Готовая к спариванию самка стремительно летит над водой вдоль русла реки, и, как правило, сопровождается двумя или более преследующими ее самцами. Они, удаляясь при этом от своих участков, вскоре бывают вынуждены отстать и сменяются другими преследователями. Создается впе-

[9] Есть основания подозревать, что энергетические затраты на совместный полет (особенно того типа, который обозначен как «погони») могут стать одной из причин ухода самца со своего участка, остающегося в результате в распоряжении особи-претендента.

[10] Стоит подчеркнуть также, что похожие позы принимают и самки. Эти акции расценивают именно как «сигнал предупреждения» самки, не готовой к спариванию и адресованный самцу. В данном случае похоже, что здесь присутствует доля истины.

чатление, что во время этого полета самка оценивает перспективность того или иного фрагмента поселения самцов как места для откладки яиц (например, плотность полупогруженных в воду стеблей водной растительности, на которые она садится, приступая к яйцекладке).

Миновав расстояние в несколько десятков метров, самка возвращается назад и здесь сужает зону своего поиска. В этот момент у самцов (по крайней мере у тех, которые среагировали на воздушные маневры самки), чьи участки локализованы в этой зоне, повышается двигательная активность. Спонтанные взлеты теперь воспроизводятся самцом с использованием упомянутого выше трепещущего полета. Он отличается от повседневного тем, что взмахи крыльев воспроизводятся с большой частотой[11] и в очень малой амплитуде.

Я полагаю, что именно в это время самка делает свой окончательный выбор того участка, где описанная двигательная активность самца наиболее высока. При этом, однако, посетив первый раз этот участок (с посадкой на присаду), она может покинуть его на несколько минут, после чего возвращается сюда, такие отлеты-возвраты могут повторяться несколько раз (в одном случае — до 4). Но даже в последний раз, опустившись на присаду в пределах данного участка, самка иногда перелетает на несколько сантиметров, присаживаясь на ней или на соседних по несколько раз кряду, прежде чем самцу удается сделать садку.

Все это время самец находится в движении. При каждом посещении самкой его участка он стремительно падает в воду и, отдавшись течению на несколько секунд, взлетает трепещущим полетом. В тех редких случаях, когда спаривание происходит очень быстро, самец прямо с воды взлетает с теми же движениями крыльев почти вертикально вверх и делает садку. Много чаще он не решается сразу сблизиться с самкой и по нескольку раз перелетает туда и сюда трепещущим полетом. В промежутках между ними он два-три раза широко разводит крылья.

---

[11] У красотки-девушки *C. virgo*, у которой, судя по нашим наблюдением, этот полет ничем существенным не отличается от такового у красотки блестящей, частота взмахов оценивается по данным скоростной киносъемки как 40—60 в секунду, по сравнению с 20 при стандартном полете и с амплитудой $30—40^0$ (Pajunen 1966).

В качестве иллюстрации я приведу описание полной последовательности событий, которые предшествовали одной из копуляций (наблюдения за меченым самцом во вторую половину дня 9 июля).

В 18 ч 13 мин 48 с самец сидит на своей главной присаде. В 18.13.59 примерно в полутора метрах от него стремительно проносится самка. Самец, голова которого в этот момент была обращена в ту сторону, откуда прилетела самка, мгновенно устремляется к поверхности воды прямо перед собой. Но, «сообразив», что самка улетела в противоположном направлении, он не падает в воду, а поворачивает в воздухе и устремляется вслед за ней.

В 18.14.03 самка с большой скоростью вернулась и, сделав резкий поворот, полетела в том же направлении, что и при первом своем появлении (скорость ее полета настолько велика, что на видеокадрах она промелькнула в виде смазанной тени). Самец было ринулся за ней, но вернулся на свою присаду.

В 18.14.06 самка промчалась мимо сидящего здесь самца, а он упал в воду и оставался здесь три секунды, слегка двигая крыльями и за счет этого совершая слабые повороты вправо и влево. В этот промежуток времени самка прилетела и села на присаду самца. Тот взлетел с поверхности воды в 18.14.09 и сел позади самки в 2—3 см от нее (18.14.11). Его крылья дрожат, затем он 3 раза широко разводит их в стороны, а на четвертый, начав разводить их, самец взлетает трепещущим полетом (18.14.18) и летит, но не к самке, а от нее — брюшком в направлении полета и сразу же — по направлению к ней, пытаясь сделать садку (18.14.18). Но самка не подпускает его и взлетает (18.14.23), а он устремляется за ней, касаясь на лету поверхности воды.

Через секунду (18.14.24) самка возвращается и садится на присаду самца. Он до этого момента преследовал ее в полете вплотную и теперь пытается сделать садку. Но та не позволяет ему этого, улетает и в 18.14.27 садится на стебель в 2—3 м от главной присады самца. Он же, сделав мимолетную посадку ниже самки и позади нее, взлетает и в 18.14.29 делает садку. Все это взаимодействие — с момента появления самки на участке и до садки заняло ровно 30 секунд.

Заметим, что все это время самец перемещался в воздухе исключительно трепещущим полетом, во время которого его крылья движутся столь быстро, что для человеческого взгляда сливаются в единое вибрирующее облако. В описанном эпизоде единственная возмож-

ность для самки увидеть крылья самца развернутыми трижды, имела место на протяжении 7 секунд (18.14.11—18.14.18) его пребывания рядом с ней, но самец находился в это время прямо позади самки.

Как уже упоминалось, во время откладки яиц самкой самец держится неподалеку от нее. Стандартный компонент его поведения состоит в том, что он почти непрерывно, медленно и ритмично разводит крылья в стороны и тут же складывает их. Если самка во время яйцекладки погружается в воду и, таким образом, исчезает из поля зрения самца, эти движения продолжаются по меньшей мере еще 2—3 минуты. Самец мгновенно реагирует взлетом на появление поблизости другого самца. Это поведение трактуется в литературе как «охрана» самцом самки и своего «генетического отцовства». Однако оно выглядит весьма мало эффективным для выполнения этой функции. Самец лишен возможности оказать физическое воздействие на другого самца, поскольку контактная агрессия у этих стрекоз отсутствует. Поэтому хозяин участка в состоянии лишь отвлечь внимание пришельца на себя. Но при этом он оказывается вовлеченным в совместный полет с нарушителем спокойствия и на это время оставляет самку без эскорта. Именно теперь она может быть похищена третьим претендентом.

4.1.4. Описания и интерпретации полового поведения красоток в традициях представлений о диалоговом обмене демонстрациями

В литературных источниках по этому вопросу их авторы неизменно стремятся расчленить поток поведения каждого из участников взаимодействия на некие дискретные фрагменты, именуемые «демонстрациями» (см., например, Siva-Jothy 1999; Cannings 2003; Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera 2005; Tynkkynen et al. 2008). Если речь идет об акциях самца, акцент делают на том, что, по крайней мере, часть из них он проделывает, находясь перед самкой и, таким образом, адресует демонстрации ей. Например, «когда самка приближается, самец разворачивает крылья ***перед ней*** (in front of her)» или «самец проделывает ритуал формирования пары ***перед самкой***» (тот же английский оборот). Любопытно, что во всех цитированных статьях, как и в подавляющем большинстве других, такого рода сведения излагаются со ссылкой на другой или даже на третий источник. Например, Кеннингс в своей статье дает следую-

щую ссылку: «наблюдение Джорджа Рюппеля, цитировано Корбетом (Corbet 1999)». Нетрудно видеть, что эти описания имеют очень мало общего с тем, которое приведено выше при описании взаимодействия, предшествующего копуляции.

Во всех публикациях на эту тему в брачном поведении самца выделяют три дискретные демонстрации. Рассмотрим их поочередно, с теми комментариями, которые приводятся в цитируемых источниках.

Первая демонстрация обозначается как брачный полет (courtship flight). Речь идет о «трепещущем полете» по моей терминологии. По характеру движения крыльев он весьма сходен с полетом ночных бабочек.

Другая форма поведения названа «демонстрацией погружения в воду» (dive display), при котором самец после посадки на воду часто проплывает по течению несколько сантиметров. При этом, как сказано в одной из цитированных работ (Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera 2005), самец плывет, приподняв конец брюшка и «развернув крылья перед самкой». Согласно Кеннингсу, у *C. aequabilis* «самец плывет по течению, держа задние крылья распластанными на воде» (описание приводится со ссылкой на два других источника).

Наконец, третья демонстрация фигурирует в литературе под названием «крестообразной» (cross display). Ее описание выглядит так: «При этой демонстрации самец, находясь перед самкой (while faces the female), загибает конец брюшка кверху, выставляя напоказ (exposing) беловатую нижнюю поверхность его концевого сегмента. Его нижние крылья почти касаются воды, а передние приподняты над туловищем. У *C. splendens* во время этой демонстрации передние и задние крылья движутся попеременно (alternately), а скорость их взмахов увеличивается вчетверо» (следует ссылка на третий источник) (Cannings 2003). Что касается последней фразы в этой цитате, мы можем лишь усмотреть в ней некий намек на акцию, именуемую нами «дрожанием». Это описание можно проиллюстрировать рис. 4.4.

В соответствии с традициями адаптационизма каждой демонстрации приписывается своя собственная сигнальная функция. Например, «демонстрация погружения в воду» служит для того, чтобы «показать самке локализацию и качество места для откладки яиц» (Ibid.).

Ту же мысль проводят Кордоба-Агуляр и Кордеро-Ривера (Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera 2005), но уже в отношении «крестообразной» демонстрации. Они пишут: «Некоторые эксперименты показали, что при большой скорости течения вероятность заражения яиц грибками выше, чем при малой. Таким образом, крестообразная демонстрация может указывать, насколько быстро течение в данном месте, так что самка получает еще одну порцию информации относительно качества участка для откладки яиц».

Указав далее (совершенно справедливо) что эта форма поведения более характерна не для предбрачного поведения, но для ситуации, ***следующей за спариванием***, эти авторы трактуют это непонятное для них явление (ведь копуляция уже позади!) следующим образом. «Возможны следующие объяснения, — пишут они. — Одно из них состоит в том, что эта демонстрация есть форма ухаживания (courtship). Данные по другим насекомым свидетельствуют о том, что посткопуляционное ухаживание понуждает самку использовать сперму именно ухаживающего за ней самца (Eberhard 1996)[12]. Это явление не было исследовано у стрекоз красоток, где ***возможны четкие предсказания*** (курсив мой. — *Е. П.*), что посткопуляционное поведение самцов повышает успех фертилизации. Вааге (Waage 1978) установил, что у *C. maculata* самки, опекаемые во время яйцекладки самцами, откладывают яйца дольше, чем при отсутствии последних. Было бы интересно узнать, в какой степени способность самцов к оплодотворению самок зависит от их крестообразных демонстраций».

Еще более остроумную гипотезу предлагает Джонсон (Johnson 2004). Он полагает, что крестообразные демонстрации служат для привлечения самок к месту яйцекладки. Предсказания этого автора сводятся к тому, что это поведение должно чаще использоваться нетерриториальными самцами, которые таким образом «обманывают» самок, делая вид, что обладают территориями (кавычки автора цитаты)[13].

---

[12] Если речь идет о стрекозах красотках, имеется в виду, что самка спаривается несколько раз с разными самцами и, как принято считать, при оплодотворении яиц использует сперму от последнего спаривания (подробнее см. Панов, Павлова 2009).

[13] Подобное использование так называемых «дополнительных» (auxilliary) гипотез *ad hoc*, призванных усилить и поддержать основную (в данном случае о важной сигнальной функции «демонстраций), а также их нагроможде-

Нельзя пройти мимо еще одной функции, приписываемой предбрачному поведению самцов у стрекоз красоток. «Нам представляется, — пишут Кордоба-Агуляр и Кордеро-Ривера, что пигментация крыльев самцов сигнализирует самкам, насколько их обладатель может противостоять паразитам. У *C. splendens xanthostoma* и *C. haemorrhoidalis* интенсивность пигментации связана обратной зависимостью с зараженностью грегаринами. Что касается демонстрации крыльев самцами, исследователи пришли к заключению, что самцы могут использовать пигментацию своих крыльев для извещения (to communicate) о своей устойчивости к инфицированию этими паразитами. Объяснение состоит в том, что темный пигмент у *Calopteryx* выработался в эволюции (evolved), чтобы информировать о способности самцов противостоять им» (Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera 2005). Кажется, комментарии излишни.

4.1.5. Как происходящее видится на основе наблюдений за реальным ходом процесса

Прежде всего хочу подчеркнуть, что такие акции, как падение на воду и трепещущий полет, есть звенья единой поведенческой конструкции, разделить которые удается лишь в грубой абстракции. Пока самец находится в воде после падения на ее поверхность, он проделывает движения крыльями с той же самой частотой, как при трепещущем полете («дрожание»), в который эта акция сразу же и переходит. Разведение крыльев в момент пребывания самца около самки (как сказано выше при описании копуляции на временной отметке 18.14.11—18.14.18) столь же мгновенно, без перерыва преобразуется в трепещущий полет.

Поверим на минуту авторам, которые уверены в том, что самец адресует свои демонстрации самке. Казалось бы, в таком случае для самца наиболее эффективный способ продемонстрировать самке окраску его крыльев состоял бы в том, чтобы медленно раскрывать и складывать их, как это происходит в случае «крестообразной демонстрации». Однако эти движения используются *очень редко перед копуляцией* и *в высшей степени регулярно по ее окончании*. В одном случае их было 6 перед спариванием и 124 после его завершения,

ние друг на друга весьма характерно для адаптационистской парадигмы; см., например, Wenner, Wells 1995.

до момента погружения самки в воду[14]. Это вполне стандартная картина. Показательно также, что самец продолжает «демонстрировать» окраску своих крыльев тем же способом и после погружения самки в воду или ее отлета с участка. Иногда эта акция вообще не используется в прелюдии к спариванию, либо самец успевает проделать ее лишь 1—2 раза. С другой стороны, ее можно увидеть, хотя и не часто, во время самой копуляции, когда самка уже схвачена самцом.

Кроме того, ни одна из рассмотренных выше форм поведения не является абсолютно специфичной для предбрачного поведения стрекоз красоток. Трепещущий полет и «демонстрацию погружения в воду» нередко приходится видеть у самцов и по окончании спаривания, когда самка занята уже откладкой яиц, а также при конфликтах между самцами. Полет того же характера используется и самками — во взаимодействиях, ведущих к копуляции, а также в момент перелета с места на место при откладке яиц.

Далее, один из компонентов «крестообразной демонстрации» — именно, загнутый кверху конец брюшка, присутствует также в позе самца в момент приближения к нему другого (рис. 2 цветной вклейки) и во время парных порхающих полетов самцов (см. рис. 1*b*, *c* в работе: Pajunen 1966). Второй компонент этой моторной координации — разведение крыльев в стороны — это стандартная акция в промежутках между спонтанными взлетами самца. В последнем случае мы видим действие, проделываемое «вхолостую» (vacuum activity), вне сиюминутного социального контекста. То же можно сказать о трепещущем полете при спонтанных взлетах и об акции касания воды во время такого взлета, который представляет собой незавершенную «демонстрацию погружения в воду», никому не адресованную.

Иными словами, можно утверждать, что «сигнальное поведение» стрекоз красоток построено по тому же мозаичному принципу, который я в предыдущей главе попытался продемонстрировать на примере коммуникативного поведения чаек.

Все это и многое другое заставляет придти к выводу, что резкое разграничение рассмотренных форм поведения в качестве неких дискретных сущностей, выполняющих к тому же собственные сигнальные функции, выглядит совершенно искусственным и никак

[14] К концу яйцекладки самка обычно уходит под воду, где продолжает откладывать яйца; подробнее см. Панов, Павлова 2009.

не соответствующим реальности. Исходя из полученных нами данных, гораздо логичнее рассматривать моторику социального поведения стрекоз в качестве континуума, функционирование которого подчиняется собственным внутренним закономерностям. Одна из них, на наш взгляд, состоит в том, что это есть следствие возрастания неспецифической активации (arousal), а связка «трепещущий полет — падение в воду» соответствует точке максимума на кривой динамики этого фактора.

Создается впечатление, что для того, чтобы имела место копуляция, достаточным и необходимым является лишь трепещущий полет самца, который обеспечивает ***замедленное*** его приближение к самке. Показательно, что перед садкой он неизменно подлетает к сидящей самке снизу, и лишь в самый последний момент оказывается в нескольких миллиметрах над ней. Любой другой способ подлета самца к самке (более стремительный или сверху) с большой вероятностью ведет к бегству самки. Не исключено также, что только серии трепещущих полетов служат для самки интегральным сигналом, указывающим ей адекватное место яйцекладки, тогда как все прочие акции самца (падение в воду, разведения крыльев) есть своего рода информационный шум — ***симптом*** внутреннего состояния самца, а не сигнал в строгом смысле этого слова; см. (Wenner 2007).

Если высказываемая здесь точка зрения верна, то трудно представить себе, чтобы каждая из перечисленных выше «демонстраций» вырабатывалась отбором (естественным или половым)[15] для выполнения тех сигнальных функций, которые им приписывают. Коль скоро поведение является высоко интегрированной системой, совершенно неясно, каковы могут быть механизмы процесса, при котором отбор способен вычленить и лелеять какой-либо один ее компонент так называемого «сигнального поведения» (см. об этом в главе 1).

Все сказанное позволяет придти к заключению, что в данном случае сама теория эволюции сигнального поведения у стрекоз красоток посредством полового отбора, как и вытекающие из нее представления о механизмах дивергенции в этой группе насекомых, оказываются построенными на песке.

Иллюстрации в форме видеоклипов можно найти на сайте panov-ethology.ru

[15] См., например, Svensson et al. 2006.

4.2. Об отсутствии коммуникативной функции у так называемого «языка танцев» медоносной пчелы *Apis mellifera*

Если тем, кто склонен дробить непрерывный поток поведения на дискретные «сигналы», удалось обнаружить у стрекоз красоток три такие демонстрации, то у медоносной пчелы, по мнению Фитча, их насчитывается в 5—6 раз больше. Он пишет: «У медоносных пчел выработалась сложная система коммуникации, включающая в себя по меньшей мере 17 четко различимых сигналов. Этот сложный репертуар всецело врожденный. Наиболее важный его компонент — виляющий танец — социальное поведение, посредством которого пчела, обнаружившая источник пищи, извещает партнеров по улью, где он находится (von Frisch 1967). Длительность и интенсивность этих телодвижений указывают другим на дистанцию от улья до места взятка. ***Этот сигнал определенно (clearly) представляет собой "функциональный референт* у медоносной пчелы"**» (Fitch 2010: 200; курсив мой. — *Е. П.*).

Здесь Фитч пошел далеко вперед по сравнению с самим автором гипотезы так называемого «языка танцев». В начале 1920-х годов Нобелевский лауреат Карл фон Фриш провозгласил, что пчелы обладают «речью» (Sprache). Тогда он разделил эту единую последовательность действий на два «сигнала»: «круговой танец» и «виляющий танец». Первый он ошибочно интерпретировал как стимул для сбора нектара, а «виляющий танец» в качестве указания другим пчелам, где собирать пыльцу. Однако даже в конце 1930-х годов он еще настаивал, что пчелы пользуются только запахом в поисках корма, обнаруженного раньше них опытным фуражиром (von Frisch 1939).

Японский ученый Такеши Охтани, изучающий поведение пчел уже более 30 лет, в свой недавней статье дал строгое научное описание танца пчел. Вместо условного подразделения его на два варианта (круговой и восьмерочный), Охтани выделил 6 его типов, из которых 2 подразделяются еще и на подтипы (Ohtani 2008). Вот как выглядит классификация движений (и звуков) в описании танца этим исследователем.

Танцы круговой и виляющий представляют собой крайние звенья континуума движений. Все промежуточные варианты можно условно подразделить на пять подтипов, в зависимости от числа

виляющих движений брюшка в круговом танце (нет, 1—1.5, 2—2.5, 3—3.5, более четырех). При еще большем числе таких движений брюшка перед нами уже типичный виляющий танец. Кроме того, наблюдаются еще два типа движений: повороты брюшка вокруг горизонтальной оси и дрожание пчелы во время ее перемещений бегом либо шагом. Иногда танцующая рабочая пчела издает звук подобный тому, что характерен для вокализации матки.

В одном из своих последних исследований Охтани работал с ульем с населением около 30 меченых пчел, для каждой из которых был известен возраст в днях. В его задачу входило выяснить, действительно ли пчелы используют информацию, содержащуюся в танцах, воспроизводимых индивидуально помеченными особями. Охтани наблюдал и описывал в деталях поведение одной-единственной пчелы фуражира и ее реакции на действия рекрутов[16]. Последние посещали кормушку, которую ассистенты ученого, наблюдавшие за насекомыми в момент их прилета туда, могли перемещать с места на место. На протяжении 16 дней регистрировались все без исключения вылеты фуражира за взятком и его поведение после возвращения в улей, а также реакция других членов общины на действия этой пчелы. Каждый раз учитывали время, затраченное на полет от улья до кормушки и обратно.

Не вдаваясь в детали этой ювелирной работы, в ходе которой были прослежены и сняты на видеопленку почти 500 прилетов одного и того же фуражира в улей, следует лишь сказать, что она подтвердила скептическое отношение Охтани и других его японских коллег к гипотезе «языка танцев». Коротко говоря, был сделан вывод, что танец является своего рода побочным эффектом физиологического состояния пчелы, наблюдаемым в тех случаях, когда это состояние оптимально. Поскольку, как считает Охтани, в танце задействованы те же нервные структуры и мышцы, что и в полете, сам танец можно расценивать как «псевдополет», проделываемый пчелой в состоянии повышенного общего возбуждения и «не контролируемый его исполнительницей».

Эти выводы стали лишь еще одним подтверждением точки зрения, полностью доказанной в ходе многолетних остроумных экс-

[16] Фуражир — рабочая пчела, совершающая постоянные рейсы между ульем и источником корма. Рекруты — рабочие пчелы, мобилизуемые на сбор взятка запахом цветов, приносимым в улей фуражиром.

периментов. Согласно этим взглядам, информация о местоположении источников корма, действительно содержащаяся в танце, может быть извлечена человеком-наблюдателем, но не используется самими пчелами при поиске ими корма. Было показано, что поисковое поведение пчел ничем принципиально не отличается от того, что известно для прочих летающих насекомых, разыскивающих пропитание по запаху. Оказалось, что это феномен популяционный, необъяснимый в терминах парных взаимодействий (Wenner 1974; Wenner, Wells 1990; Wells et al. 2010).

Авторы этой концепции (А. Венер, П. Уэллс и ряд их коллег) в 1960-х годах приступили к изучению поведения пчел с полным доверием к научной весомости идеи К. Фриша. Они пытались развить и уточнить его взгляды. В частности, один из них (А. Веннер) полвека назад, в 1962 г. первым обнаружил акустическую составляющую в танце пчел. Однако после пяти лет углубленных исследований ученым стали очевидными многочисленные несоответствия реально наблюдаемых событий предсказаниям гипотезы К. Фриша. Когда же они в точности повторили опыты Нобелевского лауреата, оказалось, что те были поставлены попросту неграмотно и не подверглись необходимой статистической обработке.

Вот мнение на этот счет психолога Валтера Бока из Колумбийского университета. В поздравлении авторам книги «Анатомия научного противостояния. Есть ли “язык танцев” у пчел?» в связи с ее выходом в свет он писал: «Поздравляю доктора Уэллса и Вас с превосходной, захватывающей книгой... Вообще говоря, я давно пришел к выводу, что большая часть работ, связанных с танцами пчел, а также сама концепция языка пчел представляют собой очень плохую науку с точки зрения экспериментальной техники, логических построений в отношении проблемы, предсказаний гипотезы и ее тестирования эмпирическими данными».

4.2.1 О причинах устойчивости заблуждений относительно структуры и функций коммуникативного поведения животных

Ложная идея Фриша о возможности передачи и приема лингвистической информации насекомыми благополучно просуществовала 37 лет с момента ее опровержения А. Веннером в 1974 году и продолжает преподноситься в качестве истины по сей день, в частности, в книге Фитча[17].

Этому обстоятельству мы должны быть обязаны удивительной доверчивостью и близорукостью целого ряда лиц, которые в свое время определяли ход развития поведенческих дисциплин и проблематики, так или иначе связанной с ними. Далее я приведу несколько абзацев из главы 11 книги А. Веннера и П. Уэллса, пересказанных мной близко к тексту (поэтому они местами приводятся здесь без кавычек).

Когда статья Фриша с его идеей языка танцев впервые вышла в печать на немецком языке (в 1945 году), ее выводы были сначала встречены волной скептицизма (см. Thorpe 1949. Однако тот же Торп, считавшийся «классиком» в области изучения поведения животных, решил затем, что статью следует перевести на английский язык и написал предисловие к ней с полным одобрением и поддержкой проведенного исследования. Об энтузиазме этого автора в отношении работы фон Фриша можно судить по следующей цитате: «В своей последней работе фон Фриш поднял проблему крайней важности для психологии и нейропсихологии. Он показал, что кормовое поведение пчел и их ориентация в пространстве заставляют пересмотреть некоторые наиболее фундаментальные представления, господствующие в наших объяснениях поведения насекомых и других животных» (Thorpe 1949: 14).

Дональд Гриффин, позже получивший известность как автор работ по локации у летучих мышей, стал очередным активным защитником гипотезы языка танцев. В 1949 году он организовал поездку фон Фриша в США, во время которой тот прочел лекции в университетах 14 штатов. В предисловии к изложению трех из этих

[17] Все это свидетельствует о том, что построения К. Фриша, часто обозначаемые в качестве гипотезы, очень быстро после их признания классиками (такими, в частности, как Е. О. Уилсон, Д. Гриффин, Н. Тинберген, В. Торп) превратились в парадигму.

лекций в книге фон Фриша, вышедшей в США в 1951 году, Гриффин писал: «В самом деле, гипотеза была независимо подтверждена исследованиями в США, Англии и на Европейском континенте» (Griffin, в книге: von Frisch 1950: v). Много позже в своей собственной книге «Мышление животных» Гриффин все же намекнул, что не все было в порядке с этой гипотезой в момент ее появления.

«Другой пример гибкой коммуникации у социальных насекомых, — пишет Гриффин, — это так называемый язык танцев у пчел, который был открыт благодаря блестящим оригинальным опытам Карла фон Фриша... Эти ***коммуникативные танцы*** столь принципиально отличаются от прочих систем связи у братьев наших меньших, что как-то не вяжутся с чем-либо, что нам известно о поведении животных. И до такой степени, что они не были включены в ряд тех явлений, которые стандартно рассматриваются в этологии» (Griffin 1984: 176; курсив мой. — *Е. П.*).

В 1973 году журнал *Science* опубликовал статью П. Марлера и Д. Гриффина, в которой они выступили в защиту гипотезы Фриша. Швейцарские ученые Г. Энкерл и Д. Перебум написали в журнал письмо (Ankerl, Pereboom 1974), в котором жестко критиковали Марлера и Гриффина за отсутствие в их статье упоминаний о работе Венера, Уэллса и их коллег в период с 1967 по 1973 годы (Wenner et al. 1967; Wenner 1971; Wells, Wenner 1973). Те ответили, что ими все было сделано правильно, ссылаясь на принцип верификации и авторитет фон Фриша как классика. «Мы согласны, — писали они, — с мнением Уилсона (Wilson 1971), что коммуникативная функция танца ***решительно подтверждается экспериментальными данными***» (Griffin, Marler 1974; курсив Веннера и Уэлса).

Однако, на мой взгляд, наиболее карикатурную роль во всей этой истории сыграл вездесущий Р. Докинз. Как пишут Веннер и Уэллс: «В своем письме в *Science* он показал пример непонимания со стороны ряда этологов значения нашего решающего эксперимента (Wenner, Wells, Johnson 1969). В частности, он возражал против наших выводов следующим образом:

“Допустим, мне сказали, что есть пивной бар через три квартала справа. Я мечтаю о пиве и на пути к указанному бару чувствую его запах из соседнего переулка, а потому направляюсь туда. Значит ли это, что мой первый собеседник не передал мне верную информацию?.. Так что вполне разумно предположить, что у пчел есть

несколько способов поиска пропитания — по указаниям танца, по запаху, по присутствию других пчел, и что каждый может использоваться предпочтительно при тех или иных условиях. Например, искусственное использование сильного запаха может приводить к преимущественным реакциям на ольфакторные стимулы" (Dawkins 1969: 751)[18].

В заключение этого письма Докинз пишет: "Короче говоря, пчелы могут быть легко отвлечены от заданного им курса. Это простое и бесспорное заключение следует из экспериментов, претендующих на опровержение классических работ Фриша" (Dawkins 1969: 751).

Можно видеть беззаветную приверженность Докинза группировке, охраняющей парадигму языка танцев. С нашей точки зрения, — продолжают Венер и Уэллс, — его "рационалистическое обоснование" происходящего, данное *ad hoc*, только вносит дополнительную путаницу в проблему. Он игнорирует, в частности, роль направления ветра, то есть тот важнейший фактор, без которого не обойдется никто, изучающий распространение запахов и его влияние на поисковое поведение насекомых. Кроме того, Докинз противоречит более раннему заявлению самого Фриша, писавшего, что рекруты *не должны* отклоняться с курса во время их полета к цели.

Таким образом, Докинз в его поисках паба мог бы быть отвлечен с выбранного пути, *только если бы* вновь обнаруженный им паб находился с наветренной стороны от него. Но его могли бы сбить с пути звуки, доносящиеся из питейного заведения либо его вывеска — при любом положении искомого относительно выбранного маршрута. Кроме того, в погоне Докинза за выпивкой его не смог бы сбить с пути аромат, несущийся из хлебопекарни.

Другие поборники гипотезы языка танцев принялись цитировать письмо Докинза в осуждение наших исследований, хотя оно содержало не более, чем мнение персоны, ***не имеющей ясного представления о сути вопроса***. Этот забавный поворот событий принудил одного из нас (П. Уэллса) написать ответ Докинзу».

---

[18] Это та самая единственная «статья», имеющая отношение к теме коммуникации у животных, которая отнесена к категории научных (всего их 33) в полном перечне его публикаций в Интернете.

Далее в книге Венера и Уэллса приводится черновик этого письма, отправленного в *Science* и не принятого журналом к печати. Процитирую здесь лишь его первый абзац, который рисует ту обстановку, на фоне которой шли попытки опровержения гипотезы Фриша.

«Прежде всего, — пишет Уэллс, — Докинз заявляет, что мы "позволили себе подвергнуть сомнению изыскания великого биолога" (имеется в виду Карл фон Фриш). Здесь мы признаем себя виновными, хотя наша ответственность не слишком серьезна. Дело в том, что мы равным образом осмелились выступить против множества лиц, которые некритически принимают все интерпретации существующих данных, принадлежащих фон Фришу. Мы также не согласны с теми, кто использует эти интерпретации как основу для собственных исследований».

4.3. Резюме

История попыток опровержения поспешных построений К. фон Фриша, длившаяся более полувека и в итоге закончившаяся успехом, весьма показательна во многих отношениях. Прежде всего, она говорит о том, насколько настоятельна необходимость детального описания объекта исследования на начальной стадии его изучения (подробнее об этом сказано в главе 2). Таких описаний мы не находим в работах по сигнальному поведению стрекоз красоток, где их авторы, минуя этот критический этап работы, сразу переходят к констатации эволюционного происхождения этих структур «путем полового отбора». Почему так? — спросит читатель. Да потому, что это утверждают авторитеты наподобие Р. Докинза.

Что касается пресловутого «танца пчел», то он был впервые детально описан в структурном плане лишь через 63 года после появления статьи К. фон Фриша, содержавшей его гипотезу «языка танцев» (Ohtani 2008)[19]. Этим автором была показана абсолютная континуальность всей последовательности действий танцующей пчелы, в которой Фитч, неясно с чьих слов, продолжает видеть «по меньшей мере 17 четко различимых сигналов».

[19] Заслуга этого исследователя состоит также в том, что он ввел количественную оценку интенсивности танца: число танцев в улье деленное на число полетов за взятком за тот же отрезок времени. Это стало еще одним шагом в сторону непредвзятого описания танца и объективного анализа его гипотетических и реальных функций.

Полное одобрение со стороны лидеров научного сообщества в отношении гипотезы К. фон Фриша на протяжении столь длительного времени напоминает мне эпизод с «открытием» так называемого «Пилтдаунского человека». Различие состоит лишь в том, что во втором случае это была сознательная мистификация, тогда как К. фон Фриш попросту заблуждался.

Об открытии недостающего звена между обезьяной и человеком было доложено на собрании Лондонского Геологического Общества 18 декабря 1912 года. На деле же череп так называемого Пилтдаунского человека представлял собой комбинацию частей, принадлежащих трем биологическим видам: черепа человека времен Средневековья, челюсти орангутана 500-летней давности и ископаемых зубов шимпанзе. Кости были искусственно состарены при помощи обработки химикатами, а зубы подпилены, чтобы придать им более «очеловеченную» форму.

То, что научное сообщество на протяжении десятилетий не пришло к опознанию достаточно очевидной подделки, объясняется тем, что та очень хорошо вписывалась в тогдашние представления об эволюции гоминид. Иными словами, подделка была «подогнана» под тогдашние научные представления о ходе антропогенеза, доказательством которых она и служила в течение многих лет. Сведения о Пилтдаунском человеке содержатся, в частности, в таком классическом произведении, как книга Макса Вебера «Приматы» (1936).

Только через 11 лет после «находки» черепа, в 1923 году анатом Франц Вайденрайх заподозрил неладное. И лишь спустя полвека после «открытия», в 1953 году в газете *The Times* была опубликована статья за авторством трех видных антропологов (К. П. Оукли, У. Э. Ле Грос Кларк и Дж. Уэйнер), которая содержала надежные доказательства того, что все это время крупные ученые-антропологи имели дело с искусной подделкой.

Тот факт, что для выяснения истины, которая с самого начала лежала, по сути дела, на поверхности, потребовалось 50 лет, объясняется крушением к этому времени теории о постепенности «превращения обезьяны в человека», впервые высказанной еще Эрнстом Геккелем.

Для сравнения вернемся к идее К. фон Фриша о существовании у насекомых системы коммуникации, подобной языку человека. Она могла быть воспринята серьезно только в период господства представлений о коммуникации у животных как о диалоговом

обмене дискретными сигналами, обладающими конкретным семантическим содержанием. Эта цепкая парадигма, принятая, подобно любой другой, на веру классиками, далекими от сути проблемы как таковой, незаслуженно получила статус истинного знания и удерживала его за собой на протяжении полувека. Поскольку гипотеза «языка танцев» хорошо укладывается в воззрения идущей ныне когнитивной эволюции, она и сейчас не вызывает никаких возражений у современных теоретиков, таких, например, как У. Фитч.

Глава 5. Об отсутствии семантики в «сообщении»: вырожденность сигналов

В статье Эллиса с соавторами, посвященной сигнальному поведению журавлей, ее авторы пишут: «Журавли располагают чрезвычайно (tremendously) сложным комплексом стереотипных социальных сигналов. Можно было бы поместить журавлей на вершину поведенческой сложности, по крайней мере, с точки зрения разнообразия стереотипных акций. Мы ожидаем, что закончив анализ их поведения, мы смело сможем предоставить им первое место (premier position) среди всех птиц и, возможно, среди животных вообще по количеству социальных демонстраций» (Ellis et al. 1998: 148).

Сказанное прекрасно объясняется, если иметь в виду методы, которыми пользуются эти авторы при описании поведения. Они беспощадно дробят живую континуальную ткань, поведения на короткие фрагменты, каждый из которых, с их точки зрения, может рассматриваться к качестве самостоятельной сущности. Это по терминологии авторов статьи, так называемые этоны (ethons), обладающие неким собственным семантическим содержанием. Так, например, в цепочке действий японского журавля, изображенной на рис. 5.1 и длящейся менее 7 с в реальном времени, они выделяют как минимум 3 «разные» демонстрации (ventral preen, ruffle-bow-up и arch). Поэтому не удивляет утверждение, что каждый вид журавлей обладает более чем 60 стереотипными социальными сигналами, не считая даже тех, что связаны с гнездостроительным поведением и прочими формами активности. Одно только агонистическое поведение включает в себя, как сказано, 32 демонстрации типа поз, не считая вокальных сигналов (Ibid.: 132).

Посмотрим, соответствует ли убеждение Эллиса с соавторами тому, что существует в реальности.

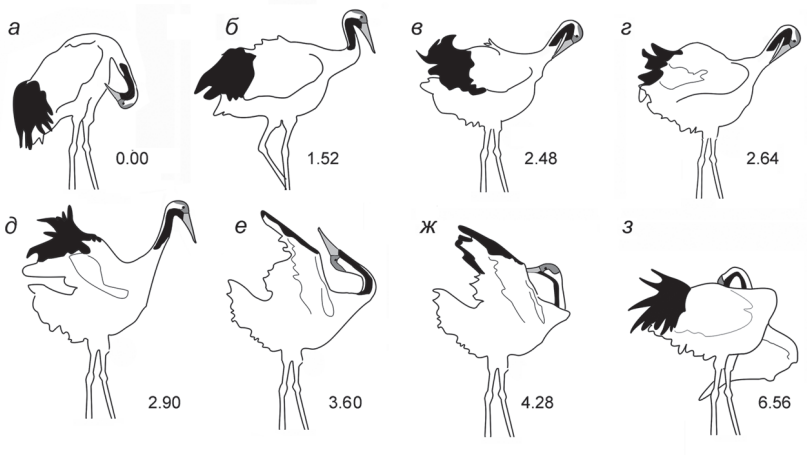


Рис. 5.1. Фрагмент изменений моторики японского журавля в контексте агонистического поведения. Цифры — накопленные значения длительности, с.

5.1. Сигнальное поведение стерха *Sarcogeranus leucogeranus*[1]

Во всех работах, посвященных сигнальному поведению журавлей, подчеркивается, что многие их телодвижения и позы можно считать ритуализованными акциями. При этом исследователи исходят из совершенно очевидного сходства таких сигналов с теми или иными элементами «повседневного» поведения, в частности — комфортного. Это, казалось бы, служит подтверждением гипотезы ритуализации Н. Тинбергнена, согласно которой коммуникативная функция (и, соответственно, свойство семантической содержательности) приобретена этими акциями в процессе эволюции вторично, за счет трансформации, под действием естественного отбора, «исходных» повседневных форм поведения.

Поскольку поведение стерха на первый взгляд явным образом укладывается в эту схему, оно может служить идеальной моделью для тестирования гипотезы ритуализации. Нам следует выяснить, действительно ли акции, подпадающие под определение «ритуализованных демонстраций», несут в себе какую-либо содержательную информацию для особи-приемника сигналов. Этому вопросу и посвящена данная глава.

[1] Подробнее см. (Панов и др. 2010).

Однако, чтобы ответить на него, следует познакомиться в деталях со структурой поведения стерха, с тем чтобы уловить в нем некую внутреннюю логику, определяющую функционирование того ***системного объекта***, который наблюдатель склонен рассматривать в качестве комплекса коммуникативных сигналов.

5.1.1. Репертуар сигнальных средств (оптический канал связи)

Полный репертуар акций стерха, которые можно трактовать в этом качестве, показан на рис. 5.2. Как можно видеть, практически все они связаны друг с другом в непрерывные последовательности, так что, как правило, трудно сказать, имеем ли мы дело с одним «сигналом» или же коммуникативный эффект обязан реакции реципиента на последовательность из двух, трех или более акций, которые, согласно традиционным взглядам, можно было бы трактовать в качестве дискретных «демонстраций».

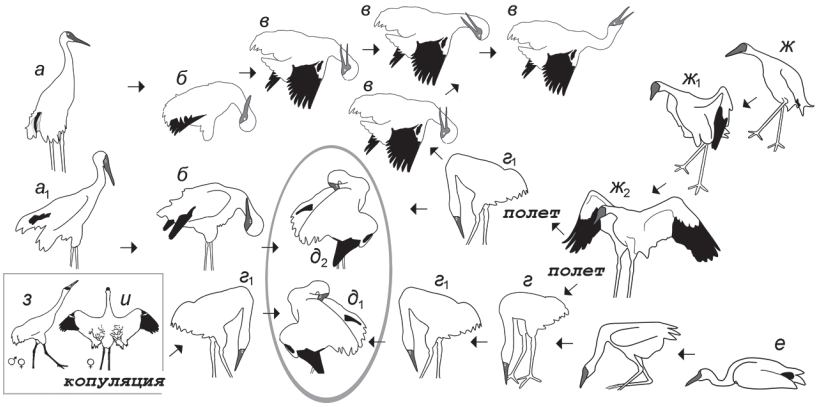


Рис. 5.2. Структура сигнального поведения стерха. Объяснения в тексте.

Ради удобства описания поведения (***и только с этой целью***) мы выделяем здесь 9 форм поведения (поз и локомоций), краткие комментарии к которым приводятся ниже.

а-а$_1$ на рис. 5.2 — интенсивное отряхивание, которое более или менее регулярно служит «прелюдией» к акциям *б-в* и *б-е*.

б — начальный элемент, идентичный для двух разных акций: партии в унисональном дуэте и забрасывания головы на спину (*д*, см. ниже).

в — партия особи в унисональном дуэте. Показано лишь начало акции.

г — поза с напряженной опущенной шеей и клювом, касающимся земли (hoover, neck-crane англоязычных авторов). В напряженном социальном контексте поза может удерживаться птицей подолгу, сочетаясь с весьма характерным замедленным шагом, зондированием земли клювом и «дерганьем травы» (stab-nibble tag, рис. 5.2).

д — забрасывание головы на спину (irrelevant back preen, dorsal peen), заключительный элемент цепочек *а-б-д* и *а-г-е*. Почти неизменно сопровождается своеобразным глухим «гудением» (Опаев и др. 2009).

е — положение лежа. В напряженном социальном контексте может следовать за *г*, и нередко становится началом цепочки *е-г-д* (как показано на рис. 5.2).

ж — демонстративный полет, которому предшествуют позы *ж* и $ж_1$. При посадке следует цепочка *г-е* или, реже, *г-в*. В позе $ж_1$ самец может передвигаться так называемым парадным шагом, используемым также в позе *з*. Несколько размашистых шагов иногда следуют в момент посадки после полета.

Редко наблюдаемая акция, при которой за двумя-четырьмя резкими взмахами крыльев следует поза *г* или цепочка *г-д*, представляет собой, вероятно, «редуцированный» вариант этих последовательностей.

з — поза птиц при возрастании сексуальной мотивации. В преддверии попыток копуляции ее принимают одновременно и самец и самка. Особь, не готовая к спариванию, очень быстро прекращает демонстрацию.

и — предсовокупительная поза самки в цепочке *з-ж*. Единственная демонстрация, несущая однозначную коммуникативную функцию. Однако в определенных случаях она может перейти в предполетную позу *ж*, за которой либо следует демонстративный полет, либо она постепенно редуцируется до повседневной позы.

Для полноты картины следует упомянуть танец, который у этих журавлей наблюдается крайне редко и представлен чередованием коротких поклонов, пробежек с взмахами крыльев, иногда с включением невысоких прыжков вверх. Как и у других видов журавлей,

элементом танца может быть схватывание мелких объектов с земли с последующим подбрасыванием их в воздух.

5.1.2. «Сигналы», традиционно трактуемые в качестве демонстраций угрозы

Согласно бытующим представлениям, акции *а-ж*, за исключением унисонального дуэта (*в*), относятся к категории агрессивного поведения. Впрочем, Суэй (Sauey 1985), который специально занимался поведением стерха, приписывает функцию территориальной угрозы и унисональному дуэту.

Мнению, согласно которому *а*, *б*, *г-ж* выполняют функцию угрозы, вполне соответствует поведение стерхов в ответ на появление наблюдателя близко от вольера, где содержатся эти птицы. В такой ситуации стерх подходит почти вплотную к сетке и движется вдоль нее замедленным шагом, опустив клюв до земли, зондируя им почву и производя движения, который порой напоминают гнездостроительные (вырывание травы и отбрасывание ее назад сбоку от ног). При каждом шаге птица очень медленным движением поднимает вынесенную вперед лапу выше уровня головы (рис. 5.3 *а-в*). Затем журавль принимает позу $г_1$, за которой менее чем через секунду следует поза *д* (рис. 5.3 *з-и*) либо падение на брюхо (поза *е*). В обоих случаях после этого замедленное хождение обычно возобновляется. Следует заметить мимоходом, что описанное поднимание лап характерно также для птиц, находящихся около строящегося им гнезда. Иными словами, это также типичный элемент гнездостроительного поведения.

В контексте темы, которой посвящена эта глава, наибольший интерес представляет весьма ***экстравагантная*** поза *д*, которая более чем любая другая отвечает представлениям о «ритуализованных демонстрациях». Ее определенную связь с комфортным поведением трудно не заметить. Недаром в англоязычных источниках она именуется «выпадающей из контекста» (irrelevant) чисткой оперения спины. В нашей выборке из 50 видеоклипов, где поза *д* зафиксирована на этапе инвентаризации поведения стерха, в 8 случаях (16 %) улавливается совершенно определенная связь этой акции с комфортным поведением. Измерение на видеокадрах длительности удержания птицей клюва в области между спиной и третьестепенными маховыми дали разброс значений от 1.0 до 17.6 с ($n = 27$, среднее = 8.28 с, медиана = 7.65 с).

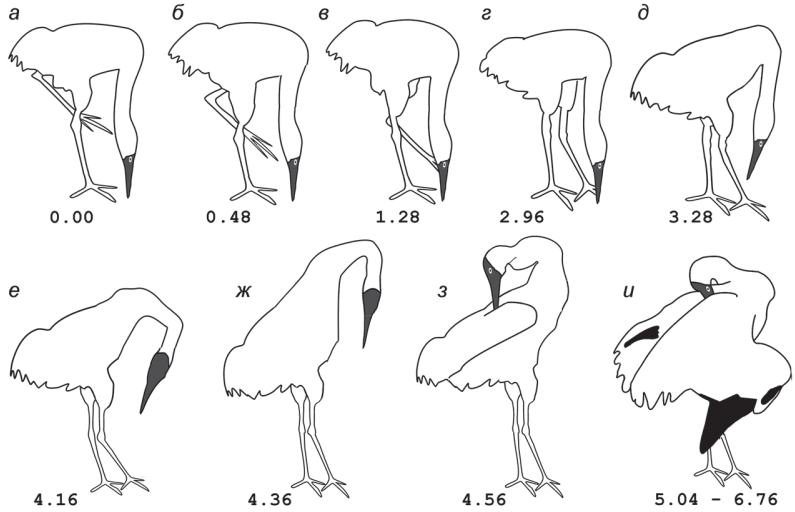


Рис. 5.3. Вариант 1 принятия позы *д* стерхом. Цифры — накопленные значения длительности, с.

За это время в двух случаях отмечены слабые движения головой (типа «движений намерения»), в четырех — однократные прикасания клювом к оперению спины и лишь дважды — «истинные» короткие чистки длительностью менее 20 с. Анализ распределения с использованием трех критериев непараметрической статистики показал, что оно выглядит составленным из двух разных выборок: с короткими и удлиненными чистками, при малом числе чисток, соответствующих средней величине или медиане (рис. 5.4).

Хотя при анализе материалов по поведению стерхов в ответ на приближение наблюдателя это впечатление не удалось подтвердить статистически, оно оказалось совершенно справедливым при рассмотрении данных по взаимодействиям птиц друг с другом в начальный период гнездования. Из 50 поз *д*, зафиксированных при видеосъемке «угроз, адресованных наблюдателю», 20 (40 %) имели место в качестве «вставок» в секвенции замедленного хождения (как показано на рис. 5.2), 5 (10 %) — после пребывания птицы в положении лежа (рис. 5.5, внизу) и трижды (6 %) — в качестве заключительного элемента полета *ж* (рис. 5.5, вверху), который в данном случае был очевидной атакой на наблюдателя. Все эти 28 акций были проделаны у самой ограды вольера либо неподалеку от нее

и могут без сомнений расцениваться как реакция на наблюдателя (предположительно, адресованная ему угроза).

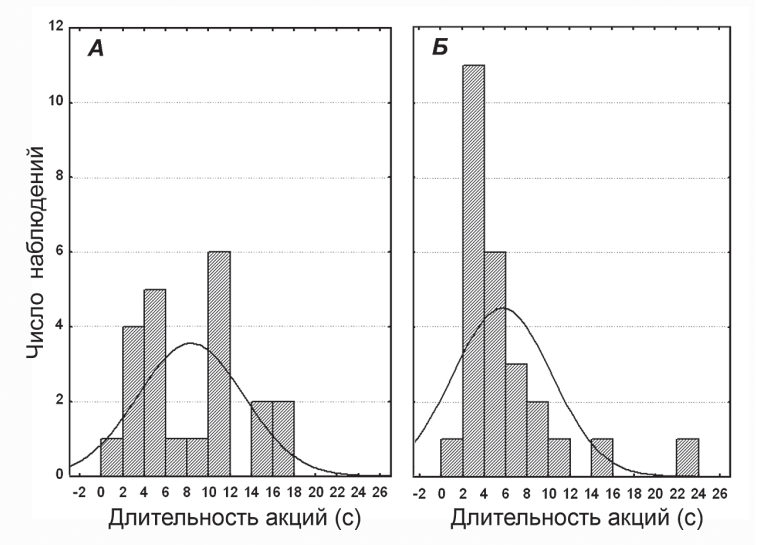


Рис. 5.4. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы *д* у стерха. *А* — в присутствии наблюдателя, *Б* — в предгнездовой период.

Однако то же самое трудно утверждать в отношение еще 22 эпизодов, когда журавль принимал позу *д* в центре вольера. Эти ситуации имели место после привыкания птицы к присутствию наблюдателя, так что ее поведение не было явным образом ориентировано на человека. Из общего числа этих эпизодов в 18 (36 % от всей выборки и 81.8 % от той ее части, которая рассматривается здесь) поза *д* выглядела спонтанной акцией, не включенной в какие-нибудь секвенции моторного поведения. Типичный случай: состояние покоя — поза *д* — состояние покоя. По крайней мере в одном случае позу *д* почти синхронно приняли оба партнера.

Специального обсуждения заслуживают еще четыре эпизода, в которых прослеживается связь мотивационной основы позы *д* с формами поведения, традиционно относимыми к категории полового (точнее, брачного) поведения. Мы имеем в виду унисональный дуэт. Так, например, в одном случае самец пребывал в позе *д*, когда к нему подошла самка. Она тут же начала воспроизводить свою партию унисонального дуэта, в ответ на что самец стартовал со свой партией еще тогда, когда его клюв находился между спиной

и сгибом крыла. Все закончилось вполне стандартным длительным дуэтом. Иными словами, поза *д* без малейшей паузы явилась здесь начальным элементом типичного дуэтного поведения.

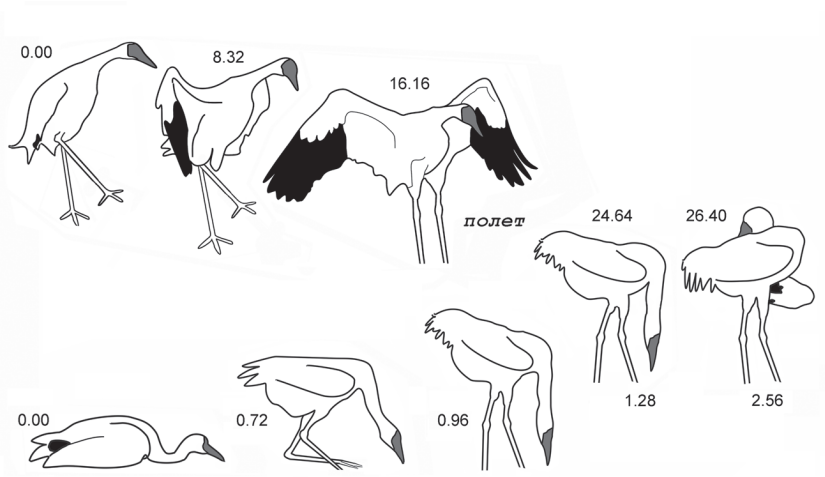


Рис. 5.5. Принятия позы *д* стерхом после полета (вверху) и из положения лежа (внизу). Цифры — накопленные значения длительности, с.

В другом эпизоде самка пребывала в позе *д* на вершине бугра в центре территории, где эта пара чаще всего воспроизводила унисональные дуэты. Когда самец направился в ее сторону, она вновь приняла позу *д* (через 12 с после предыдущей). Птица оставалась в этой позе, когда самец подошел ближе и проделал акцию интенсивного отряхивания (рис. 5.1 a_1). Не дожидаясь ее окончания, самка начала свою партию дуэта, к которому присоединился и самец.

Заслуживает внимания еще один эпизод, косвенно указывающий на связь мотиваций, лежащих в основе как позы *д*, так и поведения при унисональном дуэте. В данном случае стерхом, содержавшемся в одиночестве, обе акции были проделаны неподалеку от ограды вольера (то есть как реакция на наблюдателя). Закончив партию унисонального дуэта, птица перешла к замедленному шагу (*г*) и через 16 с приняла позу *д*.

В связи со сказанным полезно сконцентрироваться на деталях моторики поведения в момент принятия позы *д*. Здесь четко выделяются два варианта телодвижений. Один из них ($д_1$ на рис. 5.2) показан в деталях на рис. 5.3. Это переход от позы *г* к позе *д*. Поскольку

первая из них в подобных ситуациях есть заключительный элемент замедленного хождения с опущенной головой, когда птица зондирует грунт и рвет клювом траву, в момент перехода к позе *д* травинки, еще удерживаемые в клюве, иногда взлетают в воздух (2 случая на видеопленке).

При другом варианте ($д_2$ на рис. 5.1 и рис. 5.6) переход от повседневной позы к позе *д* по своей моторике идентичен началу партии унисонального дуэта (рис. 5.7). Это видно по ориентации клюва, движущегося своей вершиной назад и вверх, так что он на мгновение «перекрещивается» с шеей птицы. В нашей выборке такое движение описано в 15 случаях из числа тех, где поза *д* зафиксирована без потери при съемке ее начальных фрагментов. Как можно видеть из рис. 5.8, распределения длительностей контакта клюва с опере-

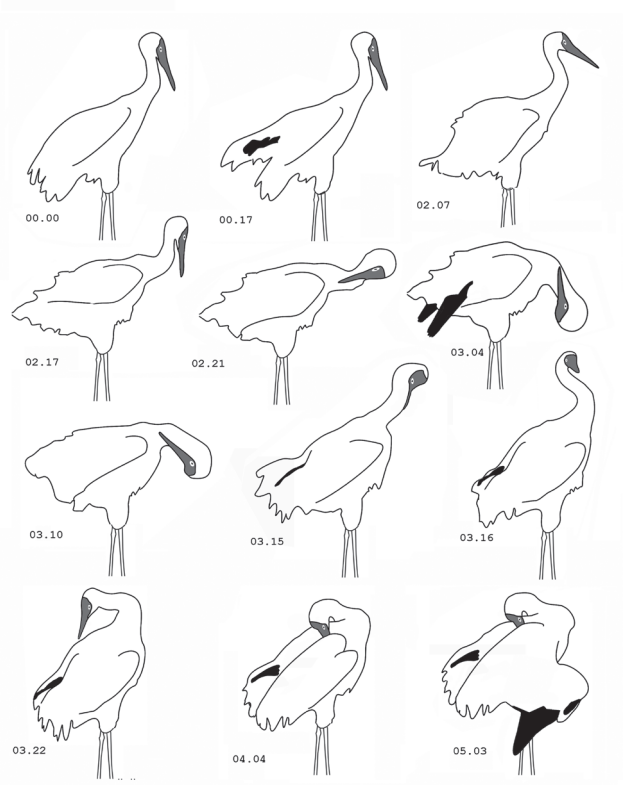


Рис. 5.6. Вариант 2 принятия позы *д* стерхом. Цифры — накопленные значения длительности, с.

нием в этих двух вариантах акций сходны между собой в том отношении, что оба смещены в сторону коротких контактов, достоверно отличаясь от нормального распределения. В то же время, между собой они не различаются статистически значимо.

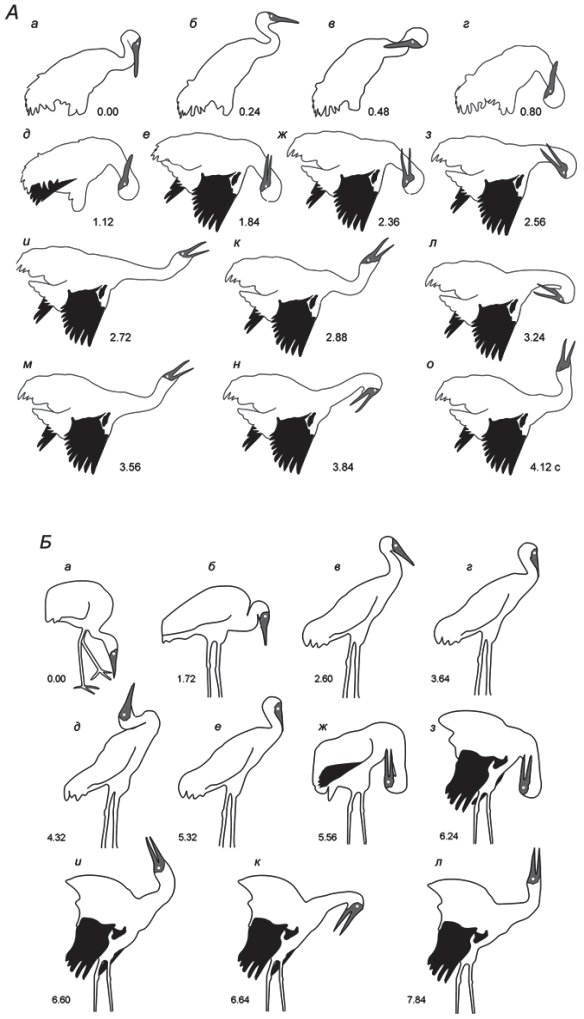


Рис. 5.7. Варианты воспроизведения партии унисонального дуэта самцами стерха.
Объяснения в тексте. Цифры — накопленные значения длительности, с.

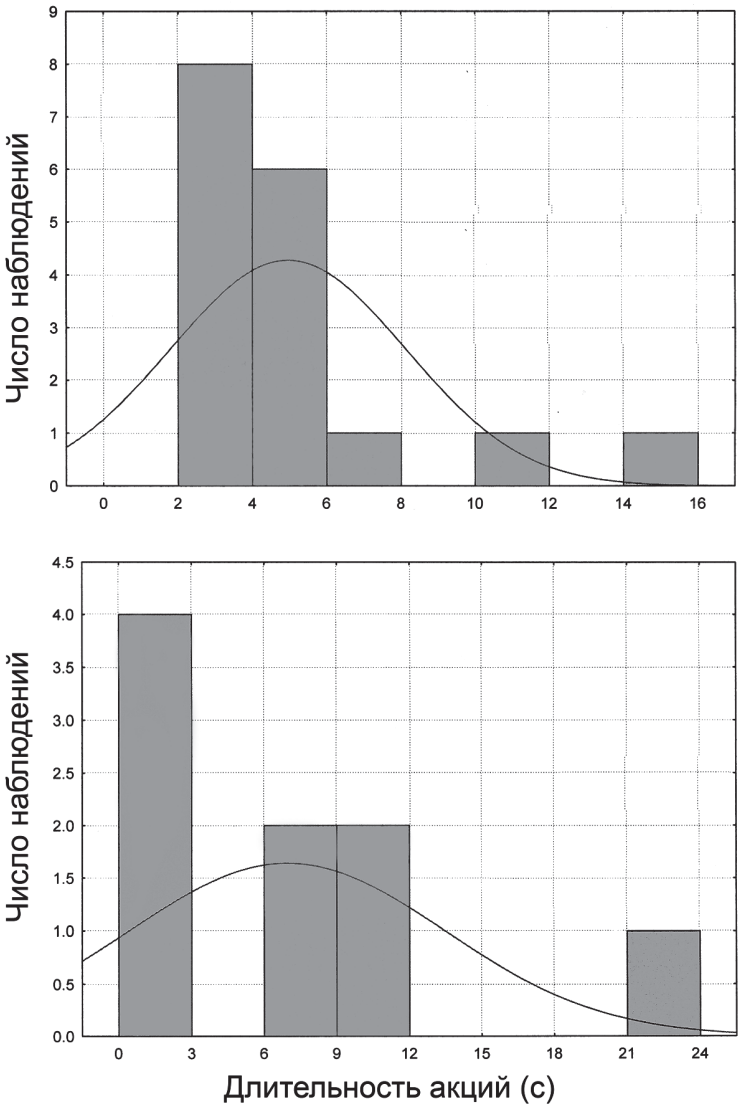


Рис. 5.8. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы *д* у стерха. Вверху — вариант 1 принятия позы, внизу — вариант 2.

Помимо особенностей движения клюва, общим элементом для инициации позы *д* и начальной фазы партии унисонального дуэта оказывается интенсивное отряхивание. Оно присутствовало во всех без исключения эпизодах принятия позы *д* по второму варианту. Для унисонального дуэта этот компонент не является постоянным. Так, из 14 дуэтов, отснятых на видеопленку от начала до конца, отряхивание присутствовало только в 4 случаях.

Завершая описание результатов, полученных на стадии инвентаризации видоспецифических моторных координаций стерха в ситуациях реакции птиц на наблюдателя, стоит сказать два слова об асимметрии движений опускания крыла в позе *д*. Здесь интересен вопрос, демонстрируется ли опущенное крыло противнику (в данном случае наблюдателю), т. е. можно ли рассматривать рисунок крыла с его контрастом черного и белого как некий релизер.

В 29 случаях птицы опускали левое крыло и в 12 случаях — правое. Правда, в последовательности записей при спонтанных принятиях позы *д* движений одной и той же птицей она трижды опускала правое крыло (то есть использовала более редкий вариант телодвижения). Особый интерес представляет другая запись Здесь одна и та же самка пять раз принимала позу *д* в качестве реакции на человека, стоящего вплотную к сетке вольера. Чередование в выборе крыльев птицей было случайным (л — п — л — п — л). При этом левое опущенное крыло дважды было обращено в сторону человека, один раз — в противоположную. Правое крыло по одному разу было обращено в ту или другую сторону. Этот эпизод, как кажется, дает основание усомниться в том, что паттерн крыла сам по себе может нести некую сигнальную функцию.

5.1.3. «Сигналы», обслуживающие взаимодействия в период гнездования

Этот раздел базируется на наблюдениях над двумя парами в период за неделю-полторы до начала у них яйцекладки. Пара А отложила первое яйцо на следующий день (23.04), а пара Б — на третий день (25.04) после окончания наблюдений.

Первое, что выяснилось на этом этапе работы — ***это отсутствие отличий в репертуаре акций от описанных для ситуаций угрожающего поведения***. Основное внимание при описании поведения в предгнездовой фазе репродуктивного цикла было сконцен-

трировано на характере использования стерхами позы *д*, которая, как было сказано выше, традиционно считается компонентом угрожающего поведения вида.

Частота принятия позы *д* на этом этапе репродукции весьма значительна. Для отдельных пар она составляет в среднем 2.23 и 2.06, по всей выборке 2.15 на особь в час. Попытки выявить какую-либо ситуационную специфичность позы *д* не увенчались успехом. Прежде всего, очевидным образом выявилась связь этой позы как с социальным, так и с комфортным поведением. Включение данной акции в функциональные чистки оперения имело место в 27 (20,8 %) эпизодах из 130 зафиксированных. Распределение длительностей того фрагмента акции, когда клюв остается в соприкосновении с оперением спины, также указывает на отсутствие явной границы между смещенными («ритуальными») и истинными (функциональными) чистками оперения (рис. 5.4 Б). Как показывает анализ видеозаписей, наблюдается тенденция к увеличению числа комфортных движений клюва (от 0 до 43) с увеличением длительности пребывания птицы в позе *д*.

Сопоставление позиций *А* и *Б* на рис. 5.4 показывает, что распределения этих длительностей в контекстах агонистического и «брачного» поведения различаются по соотношению коротких прикосновений клюва к спине, с одной стороны, и более протяженных, с другой. Доля первых значительно выше в выборке, полученной в предбрачный период (различия между средними $p = 0.06$ по критерию Стьюдента, между медианами $p = 0.03$ по критерию Манна-Уитни).

Что касается участия позы *д* в других видах активности, помимо комфортной, то и здесь она оказывается, по существу, универсальной. Эта акция присутствует как во взаимодействиях между птицами, так и в качестве элемента гнездостроительного поведения. Однако чаще всего (55 эпизодов, 42.3 %) не удается установить какой-либо очевидно связи позы *д* как с предшествующими ей, так и с последующими акциями особи. Такие проявления мы расценивали в качестве «спонтанных». Они одинаково характерны для периодов комфортной, кормовой и социальной активности, а также оказывались заключительным звеном процесса копуляции (оба случая, по которым имеются данные).

Проведенные наблюдения трудно формализовать настолько, чтобы представить их досконально в табличной форме. По суще-

ству, любой эпизод, в котором присутствует поза *д*, оказывается уникальным в том или ином качестве. Для иллюстрации характера использования позы *д* в тех взаимодействиях, где она, в принципе, могла бы расцениваться в качестве сигнальной акции, приведу хронометраж эпизода длительностью около 10 мин, зафиксированного на видеопленку в реальном времени (рис. 5.9). Замечу попутно, что этот эпизод не является исключением, но представляет собой типичный пример координированного поведения самца и самки в период начала гнездования. Есть данные по девяти взаимодействиям, в которых один из партнеров приближается к другому в полете, либо оба совершают синхронизированный полет (6.9 % случаев использования позы *д* по выборке в целом). Напомню, что в протоколах наблюдений за «угрожающим поведением» этот полет неизменно предшествовал атаке журавля на наблюдателя.

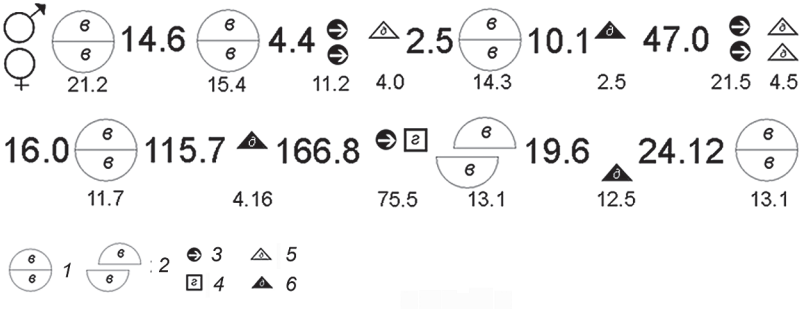


Рис. 5.9. Протокол записи фрагмента брачных игр стерха.
1 — дуэт, синхронное начало; 2 — дуэт, асинхронное начало; 3 — полет; 4 — поза *г*; 5 — поза *д*, первый вариант; 6 — поза *д*, второй вариант (см. рис. 2). Цифры — длительность соответствующих акций.

Анализ взаимной ориентации партнеров во время принятия ими обоими, либо одним из них позы *д* не дает указаний на то, что ее компоненты (например, опущенное крыло) могут нести какую-либо определенную сигнальную функцию (подробнее об этом см. ниже).

5.1.4. Унисональный дуэт

Это взаимодействие представляет собой стандартный компонент поведения половых партнеров на стадии готовности самки к яйцекладке. Частота воспроизведения этих совместных акций в периоды

высокой социальной активности подчас достигает значения 17.6 в час (пара А утром 13 апреля). Впрочем, разные пары могут существенно различаться по этим показателям. Часть зафиксированных нами дуэтов мы рассматривали предположительно в качестве стимулированных вокализацией журавлей из соседних вольер (как стерхов, так и двух других видов — серого и японского). Однако практически во всех сеансах наблюдений у пар, находившихся под нашим наблюдением, численно преобладали спонтанные унисональные дуэты.

«Стимулированный» дуэт партнеры проделывают без малейшей задержки после внешнего акустического воздействия, находясь подчас на значительном расстоянии друг от друга — в разных участках вольера. Что касается тех взаимодействий данного типа, которые воспроизводятся парой самопроизвольно («спонтанно»), то они часто, хотя и не всегда, предваряются характерной моторикой. Птицы сближаются и движутся на расстоянии в несколько метров параллельными курсами или же друг за другом. Непосредственно перед дуэтом самец (реже оба партнера) опускает голову, почти касаясь клювом земли и медленно переступает с ноги на ногу, проделывая при этом медленный полуповорот неподалеку от самки. При этом локомоция очень напоминает замедленный шаг (см. описание репертуара, акция *г*), используемый в других ситуациях как элемент угрозы. В данном случае шаг менее акцентирован в том смысле, что птица поднимает ступни на меньшую высоту. Описанное поведение документировано видеозаписями в 10 эпизодах из 23, не предварявшихся полетом (*ж*) и зафиксированных на видеопленку полностью, включая эту начальную фазу взаимодействия.

В четырех случаях дуэт воспроизводился при посадке после полета *ж* (в двух случаях у самки, совершавшей посадку вплотную к самцу). Еще в трех случаях между полетом и дуэтом отмечена «вставка» в виде позы *д* (рис. 5.9).

Говоря о моторике при исполнении дуэта как такового, следует отметить, что она несколько отличается, по крайней мере у самцов, от того, что мы видели в момент реакции на наблюдателя. Именно, в брачный период движения воспроизводятся со значительно большей амплитудой (сравни рис. 5.7 А и 5.7 Б). По характеру моторики они полностью соответствуют дуэтному поведению самцов при наиболее напряженных территориальных конфликтах в период зимовки (Sauey 1985).

Анализ распределения дуэтов во времени наводит на мысль, что характер их следования подчиняется спонтанным (эндогенным) циклическим изменениям мотивационного состояния. Распределение числа дуэтов, приходящихся на 10-минутный интервал, статистически значимо отличалось от биномиального распределения, ожидаемого в том случае, если бы дуэты были распределены во времени случайно. Интервалы с малым (0 и 2 дуэта), и с максимальным числом дуэтов (6) встречались чаще, а интервалы с промежуточным числом дуэтов (3) — реже ожидаемого. Полученный результат может означать, что дуэты выполняются сериями, с короткими паузами внутри серий и длинными — между сериями.

Иными словами, здесь может иметь место соответствие происходящего «гидравлической модели» Конрада Лоренца. В пользу этого заключения говорят и некоторые другие факты. Например, у пары Б, которая вступает в дуэтные взаимодействия существенно реже пары А, дуэты достоверно длиннее (между средними $p = 0.03$ по критерию Стьюдента, между медианами $p = 0.01$ по критерию Манна-Уитни). Длиннее они и при повышении уровня социальных мотиваций, именно, в момент брачных игр у пары А (рис. 5.10). Таким образом, можно предположить, что характер этих и подобных им акций зависит в большей степени от эндогенных факторов, нежели от контекста происходящего.

5.1.5. Является ли поза «д» истинной поведенческой инновацией в структурном плане?

Если следовать принципам гипотезы ритуализации, эту акцию следует считать производной от смещенных чисток оперения. Однако, как мы попытались показать, она занимают как бы промежуточное положение между спонтанным «парадированием» и функциональной комфортной активностью. Здесь есть все переходы между предельно короткими актами чистки (которые полностью лишены признаков реальной комфортной активности как ухода за оперением — клюв просто лежит на оперении спины), либо более продолжительны и зачастую переходят в функциональную чистку оперения. В этом отношении особенно показателен тот вариант позы *д*, которому предшествует поза *г* (рис. 5.2, 5.3). Это сочетание акций *г-д* часто воспроизводится посреди длительной функциональной чистки. При этом названные телодвижения даже сопро-

вождаются характерной вокализацией (гудением) — как это происходит при спонтанных актах, которые можно было бы интерпретировать в качестве социальных сигналов.

Иными словами, в данном случае не обнаружено свидетельств эмансипации обсуждаемых акций от некоего гипотетического их «образца»[2].

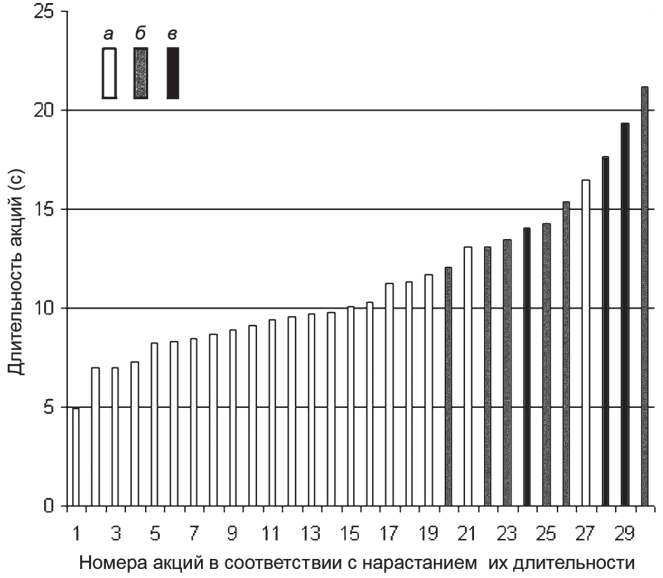


Рис. 5.10. Вариации в длительности дуэтов. *а* — дуэты пары А в повседневных ситуациях, *б* — у нее же в момент брачных игр, *в* — у пары Б в повседневных ситуациях.

5.1.6. Является ли поза «д» персонально адресованным сигналом?

Наши наблюдения, зафиксированные в большом количестве видеозаписей (коллекция Лаборатории этологии и биокоммуникации ИПЭЭ РАН) позволяют дать ответ скорее отрицательный. Начать с того, что эта поза зачастую бывает принята в спонтанном режиме, в отсутствие потенциального реципиента. Когда же тот присутствует, взаимная ориентация «отправителя сигнала» и вто-

[2] Сходные результаты получены в исследовании Датмана и Гротиуса по «ритуализованному» поведению пеганки *T. tadorna* (Düttmann, Groothius 1996).

рой особи нередко такова, что отрицает саму возможность какого-либо диалога. Именно, журавль, принимающий позу *д*, может располагаться спиной к социальному партнеру, часто при этом достаточно далеко от него. Когда оба члена брачной пары поглощены продолжительной чисткой оперения неподалеку друг от друга, то одна то другая время от времени принимает эту позу. В таких случаях непредвзятому наблюдателю трудно допустить, что эта акция может быть адресована второй птице, которая никак не меняет при этом своего поведения.

Ситуации такого рода численно преобладают над теми, при которых члены пары выполняют одну и ту же акцию почти синхронно или с некоторым запозданием относительно партнера, хотя и здесь эти действия не ведут к каким-либо зримым изменениям в поведении птиц. Совершенно очевидно, что смысловая нагрузка подобного «диалога» равна нулю.

Интересно в этой связи рассмотреть характер «обмена сигналами» у стерха в момент брачных игр, когда есть основания подозревать, что эти сигналы могут быть персонально адресованными. У одной из пар при брачных играх, в эпизоде длительностью около 10 мин, самец и самка одновременно принимали позу *д* дважды (рис. 5.8). Ей в обоих случаях предшествовали совместные полеты партнеров, после которых они располагались при посадке на расстоянии в несколько метров друг от друга по одной линии, так что ни один из них не мог видеть опущенное крыло партнера, черно-белый рисунок которого должен, казалось бы, играть роль сигнальной структуры. В трех других случаях самец в позе *д* располагался по отношению к самке так, что его опущенное крыло (дважды левое, один раз правое) оказывалось с противоположной стороны от нее. То же можно сказать еще об одной такой акции, проделанной самкой рядом с самцом. О том, что демонстрация опущенного крыла не адресована потенциальному противнику (человеку-наблюдателю), было сказано при описании агонистического поведения стерха.

Как следует из рис. 5.9, поза *д* в обоих ее вариантах оказывается не только характерным элементом последовательностей, включающих в себя также унисональный дуэт, но едва ли может быть отделена от последнего по характеру неких гипотетических мотиваций. Мы видим, что временные интервалы между этими двумя акциями могут быть предельно краткими (в описываемом эпизоде

2.5, 16 и 24 с). Из этого с очевидностью следует, что поза *д* и дуэт в подобных контекстах позволительно рассматривать как частные звенья единой последовательности акций, проделываемых в присутствии полового партнера.

Обнаруженный нами факт определенной цикличности в воспроизведении членами пары унисональных дуэтов позволяет предположить, что готовность принять позу *д* может подчиняться спонтанным эндогенным циклическим изменениям мотивационного состояния, и что эти акции никак не связаны с трансляцией какой-либо содержательной информации.

5.1.7. Каким может быть информационное содержание сообщения, транслируемого «ритуализованными» сигналами журавлей?

Следуя предсказаниям гипотезы ритуализации, наибольшей осмысленности следовало бы ожидать в отношении «высоко ритуализованных» демонстраций, над которыми естественный отбор должен был, как сказано, работать именно ради этой цели. Однако мы видим, что у журавлей как раз эти формы поведения оказываются наименее ситуационно специфичными. Мы приходим к выводу, что они лишены какого-либо информационного содержания, то есть предельно вырождены, семантически пусты.

Иными словами, если в гипотезе ритуализации есть хоть доля истины, естественный отбор привел обсуждаемые сигналы в состояние «заметности» и «броскости», но при этом не смог сделать их сколько-нибудь осмысленными и пригодными для трансляции хоть сколько-нибудь содержательных сообщений.

В поведении журавлей много более информативными в процессе коммуникации оказываются как раз те акции, которые ни в какой мере не отличающиеся броскостью. 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. Сигналом к его началу оказывается само по

себе замедленное хождение обеих птиц, изредка — описанное выше отряхивание 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).

Невыполнимость задачи подразделения «сигнальных акций» на четко очерченные категории. В упомянутой выше статье Эллиса с соавторами они пишут: «Описательная этология основывается на предпосылке, что дискретный поведенческий акт может быть идентифицирован. Еще более очевидна способность животных к социальным взаимодействиям на основе восприятия конспецифическими особями дискретных социальных сигналов. *Если эти сигналы поддаются расшифровке членами вида, тогда этолог, прибегнув к тщательному изучению (коммуникации вида), также способен расчленить (teare apart) канву поведения, выявив тем самым социальный алфавит вида*» (Ellis et al. 1998: 148; курсив мой. — *Е. П.*).

Мне кажется, что нет необходимости указывать на слабость аргументации, предлагаемой авторами статьи в выделенном мной фрагменте текста. Предположение об идентичности или даже некотором сходстве в восприятии происходящего птицами и человеком ровным счетом ни на чем не основано и оказывает пагубное влияние на интерпретации самой сути описываемых ими явлений. На мой взгляд, здесь мы сталкиваемся с проявлением откровенного антропоморфизма, к тому же не осознаваемого авторами статьи.

Даже если рассматривать широко принятое подразделение коммуникативных сигналов на агонистические, с одной стороны, и связанные с половым поведением («pair-related behavior» в работе: Ellis et al. 1998) с другой, то уже столь грубое разграничение по принципу функциональной значимости оказывается невыполнимым для большинства акций (исключение, как было сказано выше, составляет, с определенными оговорками, только последовательность предсовокупительного поведения). Что же касается поведения, непосредственно следующего за копуляцией, то здесь картина прямо противоположна. Как указывает Масатоми, «последовательность действий в посткопуляторном поведении журавлей почти идентична комбинациям демонстраций в агонистических ситуациях» (Masatomi 1983: 69).

За недостатком места, рассмотрим в качестве единственной иллюстрации вопрос о том, к какой из двух названных категорий следует отнести унисональный дуэт. В работе Эллиса с соавторами этот тип поведения отнесен без комментариев к категории «брачного» поведения. Суэй (Sauey 1985), напротив, настаивает на том, что у стерха дуэтное поведение выполняет скорее функцию территориальной угрозы. Он пишет, что поскольку у стерха дуэт неизменно инициируется самцом (что само по себе неверно), то «…давление отбора могло благоприятствовать тем компонентам дуэта, которые несут в себе больше признаков угрозы, и одновременно уменьшать эффективность демонстрации в контексте полового поведения». В действительности, как мы могли видеть из описания сигнального поведения стерха, приведенного в этой главе, дуэты здесь в равной мере принадлежат и территориальному, и брачному поведению. Подобно песне воробьинообразных птиц, дуэт может восприниматься как угроза территориальным конкурентом и одновременно служить инструментом укрепления брачных связей между половыми партнерами.

В этой связи полезно остановиться на феномене унисональных дуэтов в контексте брачного поведения. Суэй, располагая данными преимущественно по территориальному поведению стерха на зимовках, сделал заключение, что «...унисональные дуэты функционируют скорее как угрожающая, нежели брачная демонстрация» (Sauey 1985). Наши данные не подтверждают этого. В тех случаях, когда стерхи проявляли готовность к копуляции (позы *з* у самца и самки, сопровождаемые соответствующей вокализацией), за этим почти без перерыва могли следовать унисональные дуэты. В трех таких случаях, зафиксированных на видеопленку, интервалы между предсовокупительным поведением и последующими дуэтами составляли 12.4, 13.5 и 13.8 с. Трудно представить себе, что за столь короткое время могла происходить смена половой мотивации на агрессивную. Добавим, что дуэты входят стандартным элементом в протяженные во времени взаимодействия, которые трудно охарактеризовать иначе, чем «брачные игры» (рис. 5.9). Стоит также отметить, что средняя длительность дуэтов в нашей выборке (13.04 с, n = 31) заметно выше, чем та, что приведена в работе Суэй (Ibid.) по территориальному поведению стерха на зимовках (9.0 с, n = 584). Это может свидетельствовать о более высоких уровнях мотивации

в «брачных» дуэтах, нежели в тех, которые рассматриваются как звено территориального поведения.

Суэй без каких-либо колебаний приписывает конкретное значение каждой выделенной им акции. Так, закончив описание так называемого «демонстративного хождения», наблюдаемого в ходе территориальных конфликтов, при котором стерх высоко поднимает ноги, этот автор пишет: «Демонстративное хождение определенно произошло из повседневного, но поднятие цевки и пальцев до горизонтали может быть "презентацией оружия" оппоненту, поскольку лапы и когти активно используются журавлями во время драк между ними».

Между тем, по нашим наблюдениям, этот способ хождения имеет место у стерха далеко не только при территориальных конфликтах. Он является нормой в период гнездостроения, когда оба партнера ходят так в месте расположения гнезда (рис. 5.11). Здесь биологический смысл такого поведения представляется довольно ясным: предосторожность против возможности наступить на яйцо. И вновь мы видим, что некая «демонстрация» не обладает сколько-нибудь строгой ситуационной специфичностью.

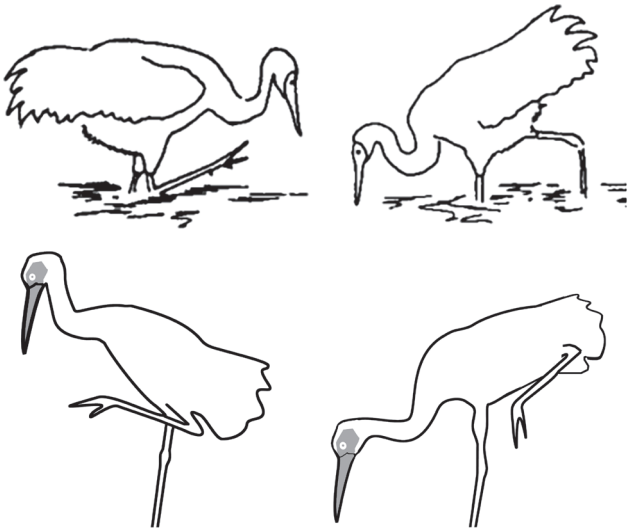


Рис. 5.11. Локомоция стерха с высоким подниманием ног. Вверху — при территориальном конфликте (по: Sauey 1985), внизу — на стадии гнездостроения (по кадрам видеосъемок авторов).

К сожалению, аналогичными поспешными трактовками пестрит и работа Эллиса с соавторами. Например, положение лежа в агонистической ситуации трактуется следующим образом: «Это форма ритуализованного насиживания и, по-видимому, сигнал нарушителю границ, демонстрирующий, что особь уже внесла существенный вклад (great investment) в освоение данной территории, загнездившись здесь» (Ellis et al. 1998: 140). Вспомним замечание Тинбергена о неприемлемости подобных антропоморфических объяснений.

5.1.8. Сравнительный аспект

Если бы у меня были хоть какие-то основания считать гипотезу ритуализации правдоподобной, я бы попытался проверить ее справедливость, сравнив некоторые элементы поведения стерха (архаический вид по данным молекулярных исследований — (см. Krajewski 1988; Krajewski, Fetzner 1994) и японского журавля — вида, принадлежащего к эволюционно продвинутой группе форм. При сопоставлении позы *д* у первого вида с той, что регулярно следует за «позой арки» у японского журавля, можно придти к выводу, что они гомологичны друг другу. При этом в терминах классической этологии вторая очевидным образом «менее ритуализована», чем первая (рис. 5.12).

Рис. 5.12. Поза *д* стерха (слева) и «поза арки» японского журавля (справа).

Не зная положения этих двух видов относительно друг друга на филогенетическом древе, можно было бы предположить, что поза японского журавля дает пример некоего первичного состояния, а поза стерха иллюстрирует следующий шаг в процессе ритуализации. Подчеркнем, что с точки зрения эффективности коммуникации такой ход событий не дал бы ничего нового: у стерха поза *д* столь же семантически пуста, как и сравниваемая с ней поза японского журавля. В свете сказанного сопоставления, подобные рассмотренному здесь (и широко практикуемые в учебниках этологии), не выдерживают ни малейшей критики.

5.2. Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*: *Reptilia, Agamidae*): сигнальные функции или эндогенные ритмы?[3]

Ушастая круглоголовка относится к числу видов, поведенческий репертуар которых максимально ограничен в своем разнообразии. Фактически лишь один его компонент — своеобразные движения хвоста — наблюдается с очень высоким постоянством. Эта акция отличается высокой степенью дифференцированности у взрослых самцов и значительно проще организована у самок.

Материал собирали в ходе длительных сеансов видеосъемки поведения фокальных животных. Сбор данных проводили в таких участках песчаной пустыни, где котловины и понижения, расчленяющие нижнюю часть склонов, покрыты сильно разреженными зарослями полукустарников (гигантоколосник, кандым, полынь). Обзор здесь ограничен, так что визуальные контакты между особями носят эпизодический характер.

Районы активности взрослых самцов имеют диаметр более 100 м. Они широко перекрываются, и каждый такой участок включает в себя несколько участков самок и молодых самцов. Перемещения самцов выглядели как патрулирование участка. Ящерица оставалась на одном месте от нескольких минут до часа, затем перемещалась на расстояние от 10 до 100 м. Здесь самец пребывал некоторое время, затем снова перемещался. Подобные смены мест пребывания происходили на протяжении всего периода активности. Каких-

[3] Подробнее см. (Панов и др. 2004).

либо постоянных центров активности или предпочитаемых маршрутов патрулирования выявить не удалось.

Большую часть времени взрослые самцы не видят друг друга. Визуальные контакты между ними имеют место лишь несколько раз за период активности. Практически все контакты между взрослыми самцами сопровождаются взаимной агрессией. Их реакции на молодых самцов не носят стандартного характера. Реакция взрослого самца на самку могла быть безразличной. Иногда самец оставался некоторое время в центре активности самки либо мог предпринять попытку спаривания.

В итоге, большую часть времени наблюдений возмущения во внешней среде были достаточно редкими, так что обстановка в месте пребывания фокального животного оставалась неизменной с точки зрения наблюдателя. Отсюда следует допущение, что регулярное чередование движений хвоста ящерицы и периодов ее инактивности, фиксируемое в подобных ситуациях, может указывать на спонтанный характер этих акций. Иными словами, можно полагать, что в данном случае они детерминируются эндогенными процессами, а не внешней стимуляцией.

Своеобразные движения хвоста ушастой круглоголовки были впервые описаны в статье Полыновой (1982). К сожалению, подход, примененный автором, опирался на ту же методику, что и описания «сигнального поведения» других видов, о которых речь шла выше (стрекоз красоток, медоносных пчел и журавлей). Это привело к неоправданному расчленению целостной поведенческой конструкции на ряд фрагментов, которые далее в цитированной работе рассматриваются в отрыве друг от друга. Результатом явилась сильно искаженная картина происходящего. В оправдание автора названной работы следует сказать, что интересующий нас стереотип невозможно анализировать «на глаз», в отсутствие видеотехники и аппаратуры для обработки видеозаписей.

5.2.1. Стереотип движений хвоста ушастой круглоголовки: временная организация и закономерности изменчивости

Одноразовый ансамбль движений хвоста построен у изученного вида на ритмическом повторении однотипных их последовательностей (каждая именуется далее «циклом»), которые складываются в непрерывную «серию». Продолжительность каждого цикла состав-

ляет около 7 с, а их количество внутри серии варьирует в большом диапазоне. В предельном случае наблюдается лишь один цикл (который подчас заканчивается как бы «на полпути»). Во время социальных взаимодействий серии состоят не более чем из 5 циклов (обычно же из меньшего их количества).

Важно подчеркнуть, что наиболее протяженные серии (6 и более циклов, максимально до 20) наблюдаются только у взрослых самцов в ситуациях, когда ящерица подолгу остается на одном месте при видимой неизменности внешней обстановки. В самых длинных сериях циклы часто бывают разделены короткими вспышками локомоторной активности (повороты ящерицы на месте, проходы либо пробежки вперед).

У взрослых самцов один такой цикл включает в себя (в грубой схеме) три движения закручивания хвоста, сопровождаемого в каждом случае его распрямлением. Как правило, наиболее дифференцированы движения в первом цикле серии (рис. 5.13).

Здесь после первого (очень быстрого) закручивания можно видеть слабое латеральное покачивание туго свернутой дистальной части хвоста. Затем ящерица выпрямляет хвост, отводит его назад и довольно долго (в масштабах длительности цикла в целом) держит его под углом около 45^0 относительно субстрата. После второго закручивания, которое проделывается в два этапа (закручивание — частичное ослабление силы скручивания — тугое закручивание), хвост короткое время остается почти в вертикальном положении. После третьего закручивания дистальная половина хвоста оказывается направленной вперед. Сразу же следуют его быстрые движения вправо и влево («виляние»), которые повторяются несколько раз одновременно с отведением хвоста назад — до того момента, когда он движется из стороны в сторону уже параллельно субстрату. Наиболее эффектно происходящее выглядит в средней фазе этих виляний, когда хвост, отклоняясь назад, принимает вертикальное положение и проделывает латеральные качания с амплитудой до 180^o (рис. 5.14).

В последующих циклах серии движения хвоста постепенно становятся все более скупыми и сходят на нет в последних циклах наиболее протяженных серий. Если к первому циклу серии приведенное выше описание применимо в полном объеме, то уже во втором нередко сохраняются только три «простых» закручивания, а боковые движения конца хвоста можно видеть лишь в конце последнего

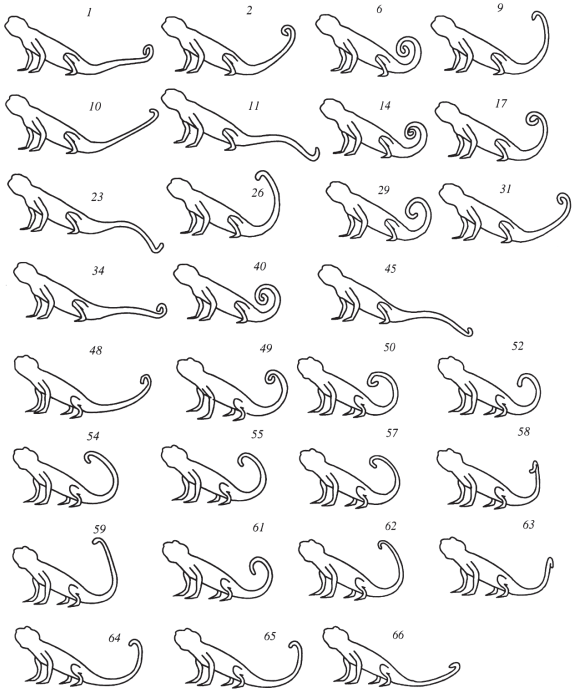


Рис. 5.13. Цикл движений хвоста у самца ушастой круглоголовки (без завершающих интенсивных виляний). Цифры обозначают номера кадров непрерывного сеанса видеосъемки. После первого закручивания (*1—6*) выпрямленный хвост удерживается под углом к субстрату (*10*). Затем следуют еще два полных закручивания (*11—17*, *31—40*) и два неполных (*26—28*, *49—50*). Цикл длительностью 7 с заканчивается латеральным покачиванием хвоста (*56—65*).

из них. Это виляние далее утрачивает свою интенсивность от цикла к циклу: снижается число качаний кончика хвоста и, особенно, их амплитуда. По ходу циклов уменьшается также интенсивность закручиваний — вплоть до того, что вся последовательность движений сводится к трем вялым приподниманиям почти полностью выпрямленного хвоста над субстратом. Наиболее ярко это угасание проявляется в протяженных сериях, когда самец длительное время не меняет места своего пребывания и чередует интересующие нас движения с периодами инактивности.

У взрослых самок наблюдается только приподнимание хвоста над субстратом со слабым закручиванием самого его кончика.

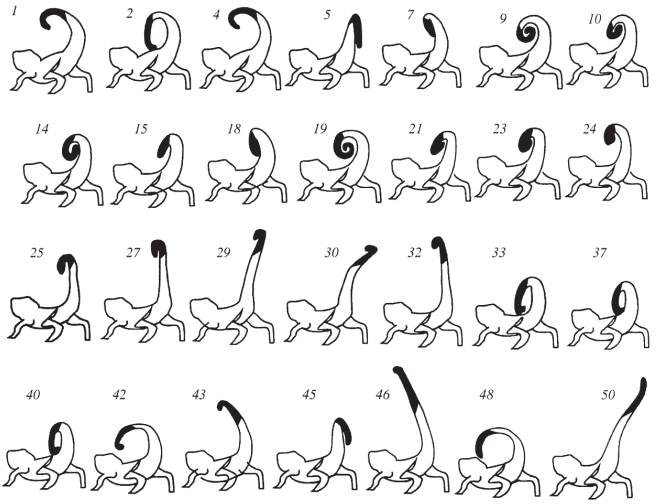


Рис. 5.14. Визуальный эффект движений контрастно окрашенного хвоста (его дорзальная поверхность чисто белая, концевая часть угольно-черная). Цикл состоит из неполного закручивания хвоста (*1—4*) и двух полных (*7—24*, *33—37*). После первого полного закручивания хвост удерживается высоко над субстратом (*27—32*). После второго полного закручивания следуют интенсивные виляния (*43—50*). Хорошо видно покачивание закрученной дистальной частью хвоста (*7—10*, *15—18*, *21*).

Боковых движений хвоста (виляний) у самок не наблюдали ни разу. То же в значительной степени относится и к неполовозрелым самцам, у которых, однако, очень редко можно видеть слабые виляния (балл 2 — см. ниже). Отсюда напрашивается предположение, что данная моторная координация находится под гормональным контролем.

5.2.2. Изменчивость стереотипа движений хвоста

Когда вся последовательность движений выполняется в полном объеме (часто — лишь в первом цикле серии), не удается найти очевидных различий в характере этих поведенческих ансамблей между разными самцами. Иными словами, моторная координация при ее максимальной выраженности строго видоспецифична. В то же время, как уже было сказано, скорость закручивания и распрямления хвоста, а также интенсивность виляния закономерно уменьша-

ются по ходу подавляющего большинства серий (за редкими исключениями). Мы применяли балльную оценку интенсивности этих движений со значениями от 4 (до 6 полных взмахов хвостом вправо-влево с амплитудой порядка 180°) до нуля (виляния отсутствуют полностью). С использованием этой методики затухание интенсивности виляний в четырех наугад взятых последовательных сериях, воспроизведенных утром 7.VII одним и тем же самцом при отсутствии внешней стимуляции, выглядело следующим образом:

Начало активности 11 ч 56 мин (7 циклов общей длительностью 50 с: 4, 3, 3, 3, 4, 3, 0); период инактивности 1 мин 14 с.

Начало активности 11 ч 58 мин (9 циклов, 67 с: 4, 3, 3, 3, 2, 2, 1, 1, 0); период инактивности 9 с.

Начало активности 11 ч. 59 мин (3 цикла, 23 с: 1, 1, 0); период инактивности 27 с.

Начало активности 12 ч 00 мин (3 цикла, 22 с: 1, 1, 0); период инактивности 1 мин 20 с, после чего самец убегает.

Результаты статистической обработки данных по временной организации поведения этого самца приведены в табл. 5.1.

Из таблицы следует, что в сериях, состоящих из 8 и более циклов, наблюдается статистически значимая отрицательная корреляция между интенсивностью цикла и его порядковым номером в серии. Другими словами, интенсивность виляния в цикле снижается по мере следования циклов в составе серии. Аналогичная отрицательная зависимость связывает как число циклов в серии, так и общую продолжительность серии с ее порядковым номером в протоколе: по мере повторения серий они становятся короче. В то же время промежутки между последовательными сериями возрастают, о чем говорит положительная корреляция между продолжительностью промежутка и его порядковым номером. Как показал дисперсионный анализ движений этого же самца, интенсивность виляний затухает не только в последовательных циклах данной серии, но и с каждой следующей серией:

Порядковый номер цикла в серии: $df = 3$, $F = 7.35$, $Fcrit = 2.90$, $p = 0.006$.

Порядковый номер серии в протоколе: $df = 5$, $F = 5.12$, $Fcrit = 3.27$, $p = 0.003$.

Приведенные описания применимы лишь к стереотипу движений хвоста у взрослых самцов.

5.2.3. Стереотип движений хвоста в связи с прочими компонентами поведения ушастой круглоголовки

Описанные ансамбли движения хвоста никак не связаны с позой ящерицы в момент их воспроизведения. Животное может проделывать их стоя (все четыре конечности выпрямлены), сидя «по-собачьи» и лежа. В последнем случае движения хвоста иногда наблюдаются даже у самца, почти полностью закопавшегося в песок (свободными остаются только голова и дистальная часть хвоста).

Во время наиболее острых конфликтов между самцами движения хвоста часто сочетаются с копательными движениями ног. Обе конечности с одной стороны тела резко движутся назад (обычно по два раза кряду), отбрасывая струйки песка. Затем те же движения проделывают конечности с другой стороны. Другой компонент агонистического поведения — это приподнимание и опускание передней части туловища за счет сгибания и выпрямления передних конечностей. В нижней позиции подбородок ящерицы касается земли. Эти движения, вполне подобные киванию агам [push-ups англоязычных авторов, см. (Panov, Zykova 1999)], наблюдаются у взрослого самца перед стремительным бегом в сторону противника, завершающимся атакой на него. В то время как копательные движения ног и кивания однозначно связаны с мотивацией агрессии, того же нельзя сказать о стереотипе движений хвоста, который оказывается инвариантом для агрессивного, полового и повседневного поведения. Иными словами, этот стереотип принадлежит, вероятно, иной мотивационной системе, нежели два только что описанные компонента агонистического поведения.

Наиболее тесную связь интересующий нас стереотип обнаруживает с общей двигательной активностью. Очень часто серии движений хвоста непосредственно предшествует короткий проход или проползание ящерицы вперед (нередко — с одновременным поворотом животного вокруг вертикальной оси). Те же акты локомоторной активности (либо более длинные пробежки на расстояние до десяти или более метров) могут вклиниваться между последовательными циклами внутри серии. В подобных случаях уместно говорить о так называемых «составных» сериях. Примером может служить следующая последовательность действий: 4, 3 — проход вперед — 4 — пробежка — 3, 2, 2 — пробежка — 3, 3, 3, 2 — проход вперед с поворотом на 90° — 2, 1, 1 (наблюдение от 14.VII.02).

Нередко одновременно с движениями хвоста (как правило, наиболее интенсивными) самец «топчется» на месте, переступая всеми четырьмя конечностями.

Тесная связь изученной моторной координации с локомоторной активностью особенно явно проявляется при так называемом «патрулировании» территории (см. ниже), когда самец проделывает короткие серии движений хвоста после каждого перемещения бегом с места на место, во время мимолетных остановок длительностью не более 1—3 с.

Очень интенсивные движения хвоста (с высокими балльными оценками виляний) неизменно наблюдаются после охотничьей вылазки и броска на жертву — в момент ее поимки и поедания.

5.2.4. Особенности движений хвоста в разных контекстах

У взрослых самцов стереотип движений хвоста практически одинаков (вопреки мнению Полыновой 1982) в агонистических конфликтах между ними и при взаимодействиях самца с самкой. Одно из существенных различий состоит в том, что перед атакой самца на противника нормой оказываются серии, начинающиеся не с закручивания хвоста, а с очень интенсивного виляния (балл 4), при котором самец переступает задними конечностями с одновременными боковыми движениями крупа. Обычно эти действия совершаются агрессором лежа: он припадает к земле грудью и бросает песок назад резкими движениями конечностей (см. выше). В цикле, следующем за этими акциями (он часто оказывается последним в серии), закручивания хвоста часто прерываются, не переходя в виляния. В результате такие короткие («незавершенные») серии состоят как бы из двух неполных циклов: первый лишен начальных закручиваний хвоста, а второй — виляний. Нечто подобное изредка можно наблюдать и в действиях самца, адресованных самке, хотя интенсивность виляний здесь обычно несколько ниже (балл 3), чем при агрессивном поведении.

В тех ситуациях, когда самец периодически проделывает движения хвостом, оставаясь на одном месте при видимом отсутствии внешней стимуляции, стереотип практически не отличается от того, который сопровождает оба типа социальных взаимодействий. Различие состоит прежде всего в том, что в данном случае интенсивность виляния большей частью несколько ниже даже в самом первом

цикле серии, чем в первых циклах серий при агонистических контактах самцов, где этот показатель достигает максимума (табл. 3). Кроме того, в очень длинных сериях (которые никогда не приходится видеть в социальных контекстах) интенсивность всех типов движений хвоста может достигать абсолютного минимума (о чем уже было сказано выше).

Полученные данные показывают, что именно контекст, в котором наблюдается интересующее нас поведение, во многом определяет также столь важный параметр, как количество циклов внутри серии. При обоих вариантах прямых социальных взаимодействий (будь то агонистические контакты между самцами или поведение самца в присутствии самки) определенно преобладают короткие серии, состоящие из 1—3 циклов. Сходную картину дает поведение самца во время вспышек его двигательной активности, когда он систематически перемещается в пределах своей территории. Эти перемещения можно условно назвать «патрулированием» участка, хотя здесь определенно отсутствует функция охраны его границ, как мы видим это у других видов агамовых ящериц, см. (Зыкова, Панов 1986).

Создается впечатление, что во время перемещений самца по территории и в социальных взаимодействиях число циклов в серии редуцировано за счет того, что животное как бы «экономит» время, необходимое для таких форм целенаправленного поведения, как преследование противника, нападение на него, сближение с самкой и пр.

Совершенно иную картину дает поведение самца в тех ситуациях, когда он периодически проделывает движения хвостом, оставаясь на одном месте при видимом отсутствии внешней стимуляции. В такой ситуации серии нередко включают в себя столь значительное число циклов (до 12, 14 и даже 20), которое никогда не наблюдается в ситуациях социальной активности. Иными словами, длительность серий в среднем заметно выше при отсутствии внешней стимуляции (когда движения хвоста носят, как мы полагаем, спонтанный характер), нежели при любых вариантах поведения, которым выполняют очевидную коммуникативную (сигналы агрессии либо те, что адресуются самке) или предполагаемую социальную функцию (когда речь идет о «патрулировании»).

Различия между длительностью серий для ситуации отсутствия социальной стимуляции и тех, где так или иначе присутствует

социальный контекст, высоко достоверны, как показано в табл. 5.2. Что касается трех других выборок (агонистические контакты, взаимодействия самца с самкой, «патрулирование»), то они по существу не различаются.

Явление цикличности воспроизведения серий движений хвоста в стационарных условиях (самец остается на одном месте при неизменности внешних условий) позволяет предположить, что наблюдаемый ход событий в данном случае определяется преимущественно эндогенной ритмикой; см. также (Роговин 1989: 106).

5.2.5. Сигнальная функции или эндогенный ритмы?

Описанное поведение ушастой круглоголовки может служить иллюстрацией справедливости тех воззрений классической этологии, которые впервые были сформулированы К. Лоренцом в его теории инстинкта (см. глава 1). Рассмотренные им закономерности касаются специфики определенного класса поведенческих стереотипов. Основные предсказания этой энергетической модели мотивации (см. Хайнд 1963), сводятся к следующим двум главным положениям. Во-первых, готовность к действию возрастает тем сильнее, чем больше времени прошло с момента предыдущего выполнения такого же действия. Во-вторых, в ряду последовательных действий интенсивность их прогрессивно снижается (как полагают, в результате сброса нервных напряжений в ходе этих акций).

Именно это мы видим при анализе распределения во времени стереотипных движений хвоста у самцов ушастой круглоголовки. Интенсивность виляний снижается в ряду их следования внутри серии, а также при повторении серий. Снижается также число циклов в сериях и их продолжительность по мере повторения серий, а временные промежутки между ними, напротив, увеличиваются (табл. 5.1). Все это позволяет предположить, что при каждом следующем движении хвоста снижается мотивация, лежащая в основе этих акций.

Показательно, что эти движения возникают периодически при видимом отсутствии внешней стимуляции. Более того, число циклов в сериях, воспроизводимых самцами круглоголовок при отсутствии стимуляции, оказывается существенно выше, чем в ситуациях, где эти движения хвоста можно считать компонентом целе-

направленного коммуникативного поведения (табл. 5.2). Следует отметить также высокую готовность к воспроизведению интересующих нас акций в ответ на неспецифические стимулы (например, при поимке и поедании добычи). Явлением того же порядка оказывается воспроизведение данной моторной координации в качестве обязательного компонента локомоторной активности. Все сказанное позволяет предположить, что интересующие нас ансамбли служат внешним выражением повышения общего уровня возбуждения (так называемой неспецифической активации, arousal англоязычных авторов). Сходная точка зрения высказана в работе (Роговин 1989: 106). Иными словами, напрашивается вывод, что эти движения во многом находятся под контролем эндогенной ритмики.

Таблица 5.1.

Снижение интенсивности движений хвоста у самца ушастой круглоголовки при отсутствии внешней стимуляции

Начало и окончание серий и протокола наблюдений в целом	Статистическая оценка зависимости в парах параметров		
	Параметры	Коэффициент Спирмена, R	Вероятность ошибки, p
Серии	1. Интенсивность виляний в цикле		
11.13.47—11.16.32		-0.96	<0.001
11.48.54—11.49.53		-0.96	<0.001
11.52.31—11.54.04	2. Порядковый номер цикла	-0.73	0.007
11.58.16—11.59.23		-0.97	0.007
12.21.24—12.22.50		-0.83	0.002
Протокол	1. Число циклов в серии	-0.66	0.070
11.12.00—11.34.24	2. Порядковый номер серии в протоколе		
	1. Продолжительность серии	-0.71	0.047
	2. Порядковый номер серии в протоколе		
	1. Продолжительность временных промежутков между сериями	+0.86	0.014
	2. Порядковый номер данного промежутка в протоколе		

В классической этологии акции такого характера рассматривали в первую очередь в контексте суждений о структуре индивидуального поведения. Здесь им приписывали гомеостатическую, «антистрессовую» функцию, служащую систематическому «сбросу» напряжения в нервной системе. А поскольку эти действия в данной системе взглядов расценивают как внешнюю проекцию циклических процессов в нервной системе животного, то нормой оказывается их выполнение в отсутствие соответствующей внешней стимуляции, т. е. в качестве спонтанных актов (так называемая вакуумная активность). В последние десятилетия идея спонтанности в осуществлении стереотипных актов оказалась в центре внимания многих исследователей, занятых анализом проблемы организации поведения во времени (Непомнящих и др. 1995); обзор см. (Kortmulder, Feuth-de Bruijn 1993).

Таблица 5.2.

Число циклов в сериях, наблюдаемых в разных ситуациях

Ситуации	Число циклов в сериях	
	Максимально до 5	Свыше 5
Обход территории (патрулирование)	26	0
Агонистические взаимодействия самцов	9	0
Взаимодействие самца с самкой	16	0
Пребывание самца в одной точке*	44	35

*Встречаемость серий, состоящих более чем из 5 циклов, достоверно отличается от соответствующих частот во всех прочих контекстах ($p<0.01$).

С момента формулирования гипотезы ритуализации единственной (или, по меньшей мере, главной) функцией экстравагантных моторных координаций того типа, что мы видим у круглоголовки, стали безоговорочно считать сигнальную. Их стали рассматривать в качестве адаптаций социального порядка, которые, как полагают, обеспечивают интересы особи как члена популяции.

Между тем, вполне правомерно поставить под вопрос кажущееся самоочевидным представление о ведущей сигнальной функции стереотипных движений хвоста у самцов ушастой круглоголовки. На первый взгляд, такие сомнения выглядят абсолютно необоснованными. Действительно, причудливый рисунок этих движений и про-

изводимый ими визуальный эффект как будто бы полностью противоречат мысли, что эта акция может быть в принципе безадресной, являясь не более чем неустранимым отражением динамики нервных процессов.

И все же немало доводов можно привести в пользу идеи, что сигнальная функция имеет здесь абсолютно подчиненный характер. Из многих десятков серий движений хвоста лишь очень малая их доля приурочена к реальным социальным взаимодействиям. При этом сами взаимодействия с успехом протекают без предшествующих им «сигнальных» движений хвоста. Так, копуляция у круглоголовок осуществляется самцом насильственно, так что от него требуется лишь быстрота бега и ловкость в удержании самки. Зато интенсивные серии движений хвоста наблюдаются сразу по завершении спаривания, когда в этих действиях, казалось бы, уже нет особой необходимости[4]; см. также (Роговин 1989).

То же самое можно сказать и об агрессивном поведении самцов. Агрессор проделывает движения хвостом, находясь часто в десятках метров от противника, что само по себе не приводит к бегству последнего. Именно это последнее обстоятельство дает возможность нападающему в следующий момент настигнуть неприятеля. Самому акту нападения движения хвоста не предшествуют. Они воспроизводятся агрессором на протяжении всего того времени, пока самец кусает поверженного оппонента, а также непосредственно после бегства того с места конфликта. В обеих этих ситуациях сигнализация хвостом представляется абсолютно излишней. В первом случае поверженная ящерица просто не может видеть движений хвоста агрессора, а во втором «сигнал» оказывается явно запоздавшим. В итоге можно сказать, что и при агонистических, и при половых взаимодействиях стереотип движений хвоста выглядит не как сигнализация активного партнера о его намерениях, а как результат нарастания общего возбуждения особи в момент непосредственного контакта с другой.

Что касается движений хвоста, периодически воспроизводимых самцом в то время, когда он пребывает в одиночестве, то сама собой напрашивается мысль, что эти акции есть своего рода маяковый

[4] Аналогичные явления описаны выше для стрекоз красоток (крестообразная поза по окончании спаривания) и у журавлей стерхов (поза *д* как финальный акт копуляции).

сигнал, указывающий другим претендентам на участок, что он уже занят. В этом отношении эти действия кажутся во многом аналогичными по функции (как и по временной организации) пению птиц. Однако здесь нельзя не упомянуть об одном забавном обстоятельстве. В изученной популяции, населяющей пески с значительным развитием растительного покрова, самцы обычно воспроизводят серии движений хвоста в основании куста либо среди высокой травы, где их действия трудно заметить со стороны. В этих условиях надежная сегрегация самцов поддерживается, вероятно, в основном за счет описанной выше активной охраны территорий. В любом случае оптические сигналы гораздо менее эффективны в сфере дистантной коммуникации, нежели акустические, используемые в пении птиц.

Наиболее сильный аргумент в пользу предположения о ведущей сигнальной функции изученной моторной координации носит, к сожалению, сугубо косвенный характер и потому остается полностью недоказуемым. Он вытекает из концепции ритуализации, согласно которой эксцессивные формы поведения формируются в ходе эволюции на базе более простых структур, становясь в конечном итоге компонентами видоспецифических коммуникативных систем. В данном случае, как и во многих других, напрашивается мысль о сопряженной эволюции окраски хвоста (контрастная черно-белая, бросающаяся в глаза на фоне блеклых тонов пустыни) и движений, акцентирующих эти окрасочные (т. н. видовые опознавательные) признаки.

В пользу подобного хода мысли говорит, в частности, факт существования резких боковых движений выпрямленного хвоста у представителей рода горных агам *Laudakia*, близко родственного круглоголовкам *Phrynocephalus*. Эти слабо дифференцированные вилляния хвостом наблюдаются у агам в состоянии общего возбуждения и представляют собой как бы резервный элемент поведенческого репертуара — подобно упоминавшимся «поклонам» ушастой круглоголовки. Если следовать предлагаемой логике, у круглоголовок эволюция коммуникативных сигналов пошла по пути усложнения движений хвоста (см. Роговин 1989; Семенов 1997), а у агам — по линии дифференциации «поклонов» (push-ups) и таких «сопряженных» с ними морфологических структур, как горловой мешок, по-разному броско окрашенный у самцов разных видов, см. (Panov, Zykova 1997; 1999).

Этот сценарий, сформулированный в столь общей форме, выглядит привычным для эволюциониста и потому — вполне правдоподобным. К сожалению, конкретные механизмы подобных эволюционных преобразований представляются сегодня совершенно необъяснимыми (если не прибегать к пресловутой теории полового отбора, которая во многом фантастична с нашей точки зрения).

Подводя итог сказанному, можно сделать вывод, что в эволюции агамовых ящериц определенно имел место имманентный процесс дивергенции поведения, первичной и главной функцией которого является противодействие перегрузке нервной системы. И хотя эти формы поведения обладают, с точки зрения наблюдателя, всеми атрибутами коммуникативных сигналов (броскость, иерархическая организация движений и пр.), их трудно расценивать в качестве таковых, поскольку они воспроизводятся в подавляющем большинстве случаев в отсутствие очевидной схемы коммуникации, предполагающей наличие не только отправителя сигнала, но и адресата, а также согласованности действий коммуникантов. Последние два условия в нашем случае, как правило, не соблюдаются.

В то же время мы не утверждаем, что изученные акции в принципе не могут обладать побочным сигнальным эффектом. Последний в отдельных случаях способен, вероятно, оказывать некоторое воздействие на поведение конспецифических особей, находящихся на небольшом расстоянии от конспецифика, который проделывает стереотипные движения хвоста. Каково это воздействие, сказать трудно, поскольку сама эта акция содержит информацию лишь о половой принадлежности «отправителя сигнала», но никак не о его намерениях. Напомним, что сам по себе стереотип практически одинаков в репертуарах агрессивного и полового поведения.

В любом случае можно утверждать, что характер следования во времени серий движений хвоста у ушастой круглоголовки хорошо укладывается в общие принципы организации так называемого сериального поведения, представленного в наиболее отчетливой форме в песне птиц. Аналогичное явление описано также у ящериц, именно у степной агамы, *Trapelus sanguinolentus*, самцы которой периодически проделывают серии поклонов в отсутствие социальной стимуляции (Панов, Зыкова 1986: 237—238). У самцов кавказской агамы *Laudkia caucasia* полный стереотип видоспецифических поклонов наблюдается преимущественно при отсутствии социальной стимуляции (когда особь пребывает в постоянно используемом

месте баскинга). При социальных взаимодействиях этот стереотип выглядит «усеченным», вероятно в силу того, что приоритетными формами действий самца здесь оказываются целенаправленные формы поведения (такие как сближение с партнером), а не «сигнализации о намерениях» (Panov, Zykova 1999: 228). Здесь прослеживается полная параллель с сокращением длины серий движений хвоста в социальных контекстах у ушастой круглоголовки.

В заключение необходимо отметить замечательную особенность изученного двигательного ансамбля, которую мы интерпретируем как однозначное соответствие между уровнем неспецифической активации (arousal) и интенсивностью наблюдаемых движений. По сути дела, перед нами идеальный континуум от действий минимальной интенсивности (вялое приподнимание дистальной части хвоста над субстратом и удержание ее в таком положении) — через однократное закручивание хвоста (как элемента статической позы) — к сложнейшей моторной координации, которая оканчивается виляние, оцениваемым максимальным балом 4. Как мы уже упоминали, весь этот континуум (а чаще — его фрагменты) можно наблюдать в динамике даже в ходе одной серии движений хвоста, когда их интенсивность плавно снижается от максимальной до близкой к минимуму. Это явление замечательно в том отношении, что служит, как мы полагаем, идеальной иллюстрацией справедливости энергетической модели мотиваций. Кроме того, оно заслуживает специального рассмотрения в рамках важного вопроса о степени стереотипности врожденных моторных координаций и о природе их изменчивости, см. (Schleidt 1974).

5.3. Об отсутствии строгой ситуационной специфичности в моторных координациях у черношейной каменки *Oenanthe finschii*

Материалы по сигнальному поведению этого вида были получены в разных районах бывшей советской Средней Азии и Казахстана в ходе полевых наблюдений, охвативших в общей сложности около 700 дней. Они подробно изложены в работе (Панов 1978/2009: 35—175, 200—219). Здесь я приведу основные выводы, касающиеся вопроса о том, насколько моторика акций, которые принято рассматривать в качестве оптических коммуникативных сигналов, соответствует конкретным социальным контекстам. Акустические ком-

поненты коммуникативного поведения я вынужден оставить здесь за скобками[5].

Я попытался выяснить, есть ли какая либо система в распределении 30 фрагментов континуума поз (рис. 2.2) между следующими шестью ситуациями: 1) поведение самца в период одиночного существования после занятия им территории; 2) социальные контакты половых партнеров в момент формирования пар; 3) конфликты между самцами-соседями при контактах на общей границе их территорий (см. 7.6); 4) конфликты между самцами при распределении между ними пространства, пригодного для гнездования (там же); 5) взаимоотношения самца и самки в период между формированием пар и копуляцией; 6) поведение самца непосредственно перед спариванием. Ситуации 1, 4 и 6, в отличие от трех других, отвечают условиям напряженного социального контекста, когда уровень общей неспецифической активации особи должен быть, теоретически, максимально высоким. Это схематически показано на рис. 5.15.

На этом рисунке каждая из шести матриц повторяет «этограмму» основных типов поз, наблюдаемых в перечисленных контекстах, с добавлением в правом вертикальном столбце пяти типов воздушной локомоции[6]. Приводимые ниже подсчеты учитывают лишь факт встречаемости данной «позы», с оценкой этого показателя по 4-балльной шкале. Поэтому полученные цифры отражают суть происходящего лишь в предельно грубой форме.

Оказалось, что только около 20 % всех поз специфичны для того или иного типа ситуаций, столько же — для двух различных ситуаций и около половины (48 %) являются общими для трех разных ситуаций. Если же сравнивать только наиболее напряженные взаимодействия, то здесь соотношение меняется в пользу большей специфичности: 46 % демонстраций специфичны для одного типа ситуаций, 39 % можно считать общими для двух разных ситуаций и 24 % инвариантны для всех типов взаимодействий.

Важно подчеркнуть, что позы, которые присущи типичным социальным взаимодействиям (в том числе и тем, которые имеют место в наиболее напряженных социальных контекстах), достаточно часто приходится наблюдать у самца на стадии его одиночного существо-

[5] Эти данные приведены в работах (Панов 1978/2009; Panov 2005).

[6] О методике описания и классификации поз см. 2.2.3 и (Панов 1978/2009).

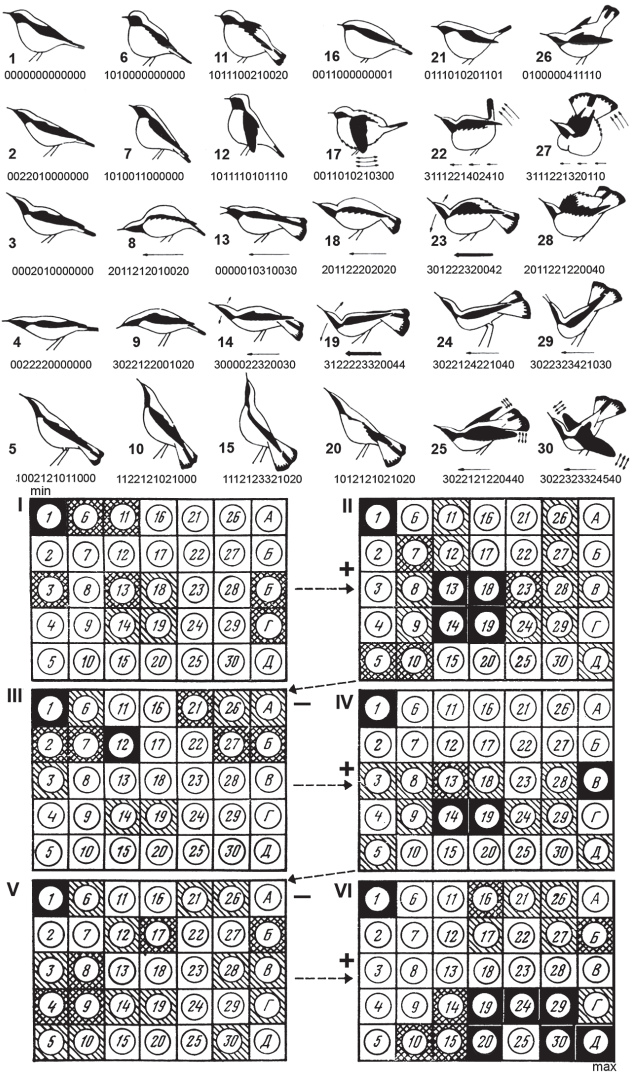


Рис. 5.15. Принцип описания континуума моторных реакций II уровня интеграции («поз») у самцов черношейной каменки *Oenanthe finschii* в рамках комбинаторной модели (Панов 1978). Континуум упрощенно отображен в двумерном пространстве. Прерывистые стрелки — движение вперед бросками, тонкие стрелки — шагом, толстые стрелки — скользящим бегом. Вверху: каждая поза оценена как сумма состояний 13 признаков, характеризующих топологию данной конфигурации. Чем выше сумма, тем выше общий уровень неспецифической активации особи (arousal).

Рис. 5.15. (продолжение). Внизу: 6 матриц соответствуют следующим ситуационным контекстам: I — поведение одиночного холостого самца; II — формирование брачных пар; III — патрулирование границ самцами; IV — распределение территорий между ними; V — взаимодействия самца с самкой на стадии подготовки к гнездованию; VI — копуляция. Цифры внутри кружков в матрицах соответствуют позам в верхней части рисунка. Стрелки со знаком плюс указывают повышение активации, со знаком минус — ее снижение. Реакции, показанные зачерненными клетками, используются в данном типе взаимодействия неизменно; густая штриховка показывает, что реакция используется часто, редкая штриховка указывает на нерегулярность использования данной реакции, отсутствие штриховки — на ее нехарактерность для данного типа взаимодействий. Буквами обозначены следующие 5 типов полетов: *А* — зигзагообразный; *Б* — короткий трепещущий; *В* — длинный трепещущий; Г — полет свечой; *Д* — полет прыжками.

вания (матрица 5.15 I). Такого рода реакции воспроизводятся в этих условиях (при отсутствии социальных партнеров) чисто спонтанно, или же в ответ на появление неспецифических стимулов, таких как особи родственных или даже неродственных видов птиц[7]. Во всех случаях отдельные позы (чаще «цепочки» поз сходной конфигурации[8]) воспроизводятся периодически, вероятно, в соответствии с эндогенными ритмами нарастания и спада активации.

Еще более существенно то, что к числу универсальных «демонстраций» относится цепочка поз 19-24-29-Д, которая более или менее регулярно наблюдается у самцов во всех трех типах взаимодействий, привязанных к наиболее напряженным социальным контекстам (рис. 7.6).

Будет полезным дать некоторые дополнительные комментарии к рис. 5.15. Можно видеть, что различия между типами взаимодействий в плане использования в них разных поз сводятся к следующему. Позы во взаимодействиях невысокой интенсивности (три матрицы в левой части рис. 5.15) концентрируются, в общем, ближе к их левым верхним углам. Конфигурация этих поз определяется изменениями малого числа признаков, описывающих состояние оперения, движения головы, хвоста и крыльев, а также характер локомоции. Порог их проявления невысок, они слабо

[7] Их можно наблюдать даже в ответ на появление рядом с самцом ящерицы средних размеров (кавказская агама *Stellio caucasica*).

[8] Например, 13-14-18-19 или 19-20-24-29.

организованы в цепочки и распределены по полю матрицы более или менее диффузно. Среди них, как правило, отсутствуют акции, жестко привязанные к взаимодействиям какого-либо определенного типа.

Позы, наиболее характерные для взаимодействий в напряженных социальных контекстах (матрицы II, IV, VI), располагаются либо по диагонали, соединяющей левый верхний и правый нижний углы матрицы (средняя интенсивность), либо ближе к правому нижнему углу (высокопороговые, высокоинтенсивные акции). Для каждого из трех типов взаимодействий, о которых идет речь, характерны как минимум три типичные позы либо их цепочки, наблюдаемые с высокой степенью постоянства.

Анализируя встречаемость в протоколах упомянутой выше последовательности акций 19-24-29-Д, я пришел к выводу, что при низких уровнях активации наблюдаются лишь начальные звенья этой цепочки (поза 19), а при нарастании активации она надстраивается все дальше и дальше (вплоть до перехода к сложно организованному полету петлями Д). Присоединение каждого следующего звена как бы совпадает с повышением активации на одну «ступень» и с таким же снижением порога проявления реакции. Если при копуляции вся цепь наблюдается неизменно, то в ситуациях распределения территорий между самцами и формирования пар — лишь в тех случаях, когда эмоциональный накал достигает максимума.

Таким образом, колебания уровня активации и, соответственно, порогов проявления реакций оказываются, как я полагаю, факторами, определяющими характер использования во взаимодействии тех или иных моторных координаций. Если выразить ту же мысль в менее категоричной форме, можно сказать, что воспроизведение данной позы в данный момент находится по крайней мере в такой же степени под контролем уровня активации, как и под контролем специфики ситуации. В предельном случае даже у одиночного самца в момент спонтанного подъема уровня его активации мы можем наблюдать такие формы «коммуникативного» поведения, которые характерны для наиболее напряженных социальных взаимодействий, максимально значимых в функциональном отношении (например, в преддверии копуляции).

Уровень неспецифической активации особи в каждый данный момент есть функция ее собственного физиологического времени. Таким образом, можно утверждать, что сам факт эндогенной рит-

мики в континууме индивидуального поведения резко нарушает регулярность соотношения между коммуникативным контекстом и тем, что мы априорно воспринимаем в качестве «коммуникативного сигнала». Этот «сигнал» утрачивает свою ситуационную специфичность, становится высоко полисемичным, и вся сигнальная система оказывается предельно вырожденной.

5.4. Заключительные замечания

Из всего сказанного совершенно очевидно, что значимыми стимулами, обеспечивающими обмен информацией между социальными партнерами и синхронизацию их физиологических состояний (что предельно важно, например, при подготовке к копуляции — см. 7.7), оказываются не рассмотренные выше «позы», но некие интегрированные последовательности поведения одного или обоих коммуникантов. Действенность таких интегрированных цепочек акций можно оценивать, как я полагаю, по следующим критериям (Панов 1978: 174).

1. Длина цепи (измеряемая временем, затраченным на попытку вовлечь партнера во взаимодействие и/или на само взаимодействие).
2. Насыщенность цепи двигательными и акустическими реакциями (соотношение суммы периодов двигательной и акустической активности к сумме пауз между ними).
3. Разнообразие двигательных и акустических реакций; см., например Bremond 1968.
4. Соотношение в числе повседневных акций и тех, которые с точки зрения наблюдателя могут в принципе нести коммуникативную функцию, а также во временных затратах на те и на другие.
5. Интенсивность акций предположительно коммуникативного характера. Она может оцениваться в общей сумме баллов, введенных для каждого признака позы.
6. Степень специфичности акций коммуникативного характера. Этот критерий существенен лишь для некоторых типов ключевых взаимодействий, которые требуют высокой согласованности действий партнеров (например, копуляция).

Все сказанное позволяет охарактеризовать систему коммуникации у птиц как весьма избыточную. Если рассматривать информа-

цию в ее семантическом значении как «...соответствие сигналов и событий» (Полетаев 1958), то в данном случае такое соответствие весьма мало: ответ приемника на каждый данный сигнал, посланный отправителем, в большинстве случаев практически непредсказуем. «Шумом» в канале связи здесь можно считать малую вероятность совпадения фаз эндогенных ритмов у особей-приемника и отправителя в каждый данный момент времени. Подобная высокая «зашумленность» канала связи требует постоянного дублирования сигналов, что и приводит к колоссальной избыточности. Для понимания сущности системы коммуникации у птиц важно то, что эта избыточность весьма дорогостояща энергетически. Немногие данные, полученные в этом плане, показывают, что энергетические затраты на коммуникацию ведут к потере калорий, в 2—8 раз более высокой, нежели их расход при повседневной жизнедеятельности (Dwyer 1974; Gill, Wolf 1975).

Глава 6. Определяющая роль социально организованного пространства как арены эффективной коммуникации

Адекватный ход коммуникативного процесса возможен только в конкретном пространственно-временном контексте. Структурирование социального пространства (например, по принципу территориальности) оказывается непременным условием того, что эманация индивидом физических сигналов, которые он по необходимости (автоматически) генерирует в ходе своей жизнедеятельности, рано или поздно получит адекватный ответ в процессе позитивных либо негативных взаимодействий с искомым партнером.

Простейшим примером может служить песня птиц. Этот тип вокализации выступает в качестве активности, неотделимой от всего поведения особи начиная с момента, наступающего спустя две недели после вылета птенца из гнезда. До начала отлета на зимовки и в период осенних миграций пение выполняет определенные функции в «системе организм». Сначала это работа механизма научения видоспецифической песне за счет механизмов созревания инстинкта (instinct maturation). Затем, в период миграций и на зимовках — своего рода информационный шум, обусловленный ходом физиологических процессов, происходящих в организме. Коммуникативный эффект в «системе-социум» песня приобретает только на второй год жизни особи. Если это самец, — то лишь после того как он занимает индивидуальную территорию в местах гнездования вида и начинает охранять ее от самцов-соперников и одновременно пытается привлечь сюда самку.

Всю важность пространственно-временных координат в организации коммуникативного процесса я проиллюстрирую на нескольких показательных примерах. К числу того, что можно назвать пространственными вехами, которые определяют согласованное поведение коммуникантов и обеспечивают дальнейшую предсказуемость их взаимоотношений, принадлежат в первую очередь цен-

тры их социальной активности. Что касается временных составляющих процесса коммуникации, то здесь весьма важен такой фактор, как «собственное физиологическое время» особи (Панов 1978/2009: 169). Именно он оказывается причиной смены характера сигнальных средств во времени при прочих, казалось бы, идентичных условиях взаимодействий[1]. Это очень важный момент, говорящий о том, что во внешне идентичных «типах» взаимодействий могут использоваться сигнальные средства, достаточно различные по своим структурным характеристикам.

6.1. Механизмы поддержания единства семейных ячеек у кавказской агамы *Laudakia caucasiea*[2]

Для кавказских агам нормой являются многолетние персонализированные отношения между разнополыми особями, принадлежащими к данной моногамной или, чаще, полигинной семейной группе. Тесные контакты между разнополыми членами семейной группы поддерживаются не только в период размножения, но и в другие сезоны года, включая, вероятно, и время зимовки (описан один такой случай). Долговременная согласованность в поведении самца и самок его группы поддерживается двумя важными интегрирующими факторами. Это, во-первых, совместные ночевки самца и самки и, во-вторых, своеобразные церемонии ухаживания самки за самцом.

6.1.1. Совместные ночевки

В период максимума социальной и сексуальной активности (апрель—май) самец постоянно ночует в общем убежище со своей единственной самкой (в моногамных семейных группах) или с одной из них («фавориткой»), если группа полигинна. В последнем случае это, как правило, самая крупная самка в группе, с которой самец сосуществует на своем участке более одного года (максимально, по нашим данным, до 5 лет). Не исключено, что самец может временно отказываться от ночевок с данной самкой и ночевать в собственном индивидуальном убежище или в убежище другой самки своей группы (по аналогии с данными по самцам близ-

[1] По типу «функциональных циклов» в трактовке Я. Юкскюля (см. главу 1).

[2] В подробностях см. (Панов, Зыкова 2003).

кого вида — хорасанской агамы *L. erythrogastra;* см. (Панов, Зыкова 1996)). Не представляет редкости случай, когда одни и те же пустоты используются для ночевки самцом и двумя самками, одна из которых заметно мельче другой и находится на пороге половозрелости (возраст около 2 лет). При этом, однако, неизвестно, как именно размещаются особи внутри убежища, которое может быть достаточно обширным, чтобы позволить самкам не контактировать друг с другом непосредственно.

В типичном случае парной ночевки поведение партнеров в момент выхода из убежища с наступлением утра указывает на существование тесных персональных связей между самцом и самкой. Выход из убежища происходит более или менее синхронно (хотя и не обязательно одновременно). Покинув убежище, агамы значительное время (до часа и более) остаются у его входа, принимая солнечные ванны. При этом они зачастую лежат, соприкасаясь друг с другом, то есть какое-либо стремление сохранить индивидуальную дистанцию, бесспорно, отсутствует.

В случае, когда ночевочное убежище делят с самцом две разновозрастные самки, их поведение в момент выхода создает впечатление о более тесных персональных связях с самцом старшей из самок. Выход с ночевки младшей менее синхронизирован с выходом самца, и держится она несколько особняком от лежащих в непосредственной близости друг от друга самца и старшей самки. Вечером, с окончанием периода активности, самец и старшая самка подчас уходят в ночевочное убежище синхронно, хотя это и не является непременным правилом.

6.1.2. Церемонии ухаживания

На протяжении дня поведение совместно ночующих самца и самки, в общем, мало согласовано. Они покидают место ночевки, как правило, разновременно и направляются на кормежку по собственным маршрутам. Однако началу кормовой активности нередко предшествует церемония ухаживания самки за самцом, которая в деталях будет описана ниже. В случае присутствия на месте выхода с ночевки младшей самки, она также ухаживает за самцом, но лишь после того, как старшая самка окажется на расстоянии не менее 4—5 м от самца (в противном случае возможно нападение старшей самки на младшую). Аналогичные церемонии ухаживания

в дальнейшем можно наблюдать в течение всего дня, причем в них поочередно могут принимать участие все самки семейной группы, включая и тех, которые не связаны с самцом совместной ночевкой.

Распределение церемоний ухаживания во времени и в пространстве. Поскольку персонализированные отношения между разнополыми членами группы поддерживаются на протяжении всего периода активности агам, указанные церемонии можно наблюдать с ранней весны до осени, вплоть до ухода ящериц на зимовку. Наиболее раннее наблюдение относится к 14 апреля, самое позднее — к 4 октября. Всего за период исследований описано 58 случаев ухаживания самок за конспецифическими самцами плюс 4 эпизода аналогичных церемониальных контактов самки кавказской агамы с самцом хорасанской агамы *L. crythrogastra*, см. (Панов, Зыкова 1996).

По ходу дня церемонии распределяются сравнительно равномерно, со слабой тенденцией к двухвершинному характеру распределения: 41 % от общего числа этих взаимодействий наблюдали между 7.40 и полуднем, 26 % — между 12.00 и 15.00, и 33 % — от 15.00 до 18.15. Для 36 случаев удалось установить конкретный социальный контекст наблюдавшихся взаимодействий. Из них восемь имели место непосредственно после выхода партнеров с ночевки, один — перед уходом самца и самки в общее ночевочное убежище, и 27 — в иных ситуациях.

Среди последних мы условно выделяем три следующие категории: 1) Посещение самцом определенного «места свиданий» в пределах участка обитания данной самки (16 эпизодов); 2) Посещение самкой самца на его излюбленном наблюдательном посту (3 эпизода); 3) Более или менее случайная встреча самца с самкой во время обследования им территории семейной группы (8 эпизодов). Остановимся подробнее на характеристике каждой из обозначенных ситуаций.

Говоря о «местах свиданий», мы имеем в виду излюбленные данной самкой возвышенные точки (крупные валуны, скальные выступы и т. д.), где она чаще всего проводит жаркие часы дня, принимая солнечные ванны (баскинг) и обозревая окрестности. Такой пункт может располагаться как в непосредственной близости от постоянного (ночевочного) убежища самки, так и в удалении от него. Самец ***регулярно посещает*** эти пункты во время инспектирования своей территории — как в случае присутствия здесь самки, так и в ее

отсутствие. В момент появления самца на «камне свиданий» самка обычно отбегает в сторону, а если самец активно пытается сблизиться с ней, прячется от него в ближайшей расщелине или в своем постоянном убежище. Если самец не преследует самку, оставаясь при этом на «камне свиданий», она несколько минут спустя возвращается к нему, после чего начинается церемония ухаживания.

В ситуациях ухаживания самки за самцом на его излюбленном наблюдательном посту инициатива взаимодействия целиком принадлежит самке, которая в момент готовности к контакту сама ***посещает партнера в хорошо известной ей точке территории***. Сходная картина наблюдается в ходе инспектирования самцом территории семейной группы: обнаружив присутствие самца, самка перестает кормиться и, когда он в очередной раз задерживается на каком-либо валуне для осмотра местности, сближается с ним, вовлекая его в церемониальное взаимодействие. В такой ситуации церемония выглядит как акт приветствия самца со стороны самки, обитающей в данном секторе его территории.

Минимальный промежуток между двумя церемониями, адресуемыми одной и той же самкой данному самцу, составляет 15 мин (два случая). Таков же минимальный интервал между ухаживаниями двух разных самок за одним и тем же самцом (один случай). В целом же церемонии ухаживания — это события сравнительно редкие, разделенные, как правило, интервалами в несколько часов.

Церемония ухаживания и динамика социо-сексуального поведения самок. В церемониях ухаживания могут принимать участие самки разного возраста, начиная с двухлетнего, когда они еще не вступили в пору половозрелости. Длина тела наиболее юной из самок, для которой зарегистрировано такое поведение, составляла 97 мм. На рис. 6.1 показаны относительные размеры самцов и самок, принимавших участие в 23 церемониях ухаживания.

В момент ухаживания самка может находиться в самых разных физиологических состояниях. Половая мотивация может быть весьма высокой (ухаживание непосредственно после копуляции 18 мая 1982 г. в урочище Пархай, западный Копетдаг), либо практически отсутствует (церемонии в конце сентября — начале октября, перед уходом на зимовку). Важно заметить, что в мае за самцами чаще ухаживают молодые, скорее всего неполовозрелые самки (двух- и трехлетнего возраста), а самки старших половых групп, как

правило, активно избегают всяческих контактов с самцами в это время.

Эти наблюдения могут свидетельствовать о том, что старшие самки уже оплодотворены в начале весны и именно в силу этого не склонны к каким-либо социо-сексуальным взаимодействиям. Однако 25—27 мая 1994 г. мы наблюдали в красноводской популяции три эпизода ухаживания за самцом со стороны самки, занятой большую часть времени выкапыванием полости — как мы полагаем, для откладки яиц. Отсутствие видимой связи между предполагаемым уровнем половой мотивации и частотой церемоний ухаживания наводит на мысль, что эти взаимодействия направлены, главным образом, на ***установление и поддержание устойчивых персональных связей между разнополыми членами семейной группы***.

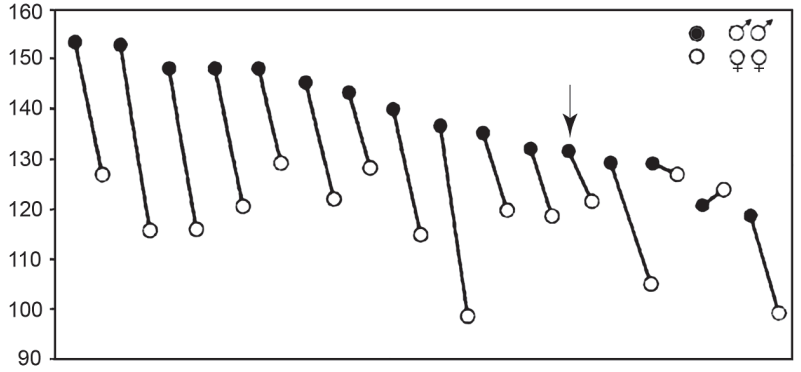


Рис. 6.1. Относительные размеры самцов и самок (длина тела SV, мм), принимавших участие в 23 взаимодействиях ухаживания самки за самцом. Стрелкой показана смешанная пара (самец с фенотипом *L. erythrogastra,* самка *L. caucasia*), у которой в разные дни были зарегистрированы 4 церемонии ухаживания (Из: Panov, Zykova 1999).

Очевидно, самка начинает регулярно ухаживать за неким определенным самцом после того, как окончательно выберет местоположение своего участка обитания; подробнее см. (Панов, Зыкова 1993; Panov, Zykova 1995). До этого возможны церемониальные контакты самки с двумя или более самцами-хозяевами соседствующих территорий. Так, в красноводской популяции самка № 114 (длина тела 100 мм, возраст менее 2 лет) 6 мая 1989 г. ухаживала за территориальным самцом № 3 (возраст не менее 10 лет), а спустя неделю,

14 мая, — за его соседом, пятилетним самцом № 61. Как показали наблюдения за самцом, пойманным в одной популяции и позже (в мае 1995 г.) интродуцированным в другую, он проявил абсолютную терпимость к молодой (вероятно, полуторагодовалой) самке, которая, обнаружив его присутствие на своем участке обитания, начала интенсивно ухаживать за ним спустя полчаса после того, как самец был выпущен нами в этом месте. Полное отсутствие антагонизма со стороны самца к незнакомой ему самке свидетельствует о том, что начальная фаза установления персональных связей между самцом и самкой проходит без каких-либо эксцессов.

Организация парных взаимодействий в церемониях ухаживания. Церемонии ухаживания ***лишены строгой стереотипности***. Поэтому каждое такое взаимодействие уникально по целому ряду параметров (длительность всей церемонии и отдельных ее фаз, присутствие или отсутствие тех или иных акций в поведении того либо другого партнера и т. д.). Продолжительность ухаживания от момента сближения самки с самцом до ухода одного из партнеров варьирует от 30 с до 8 мин. В ходе взаимодействия фазы прямого телесного контакта («ползание самки по самцу») разделены паузами, во время которых самка проделывает движения «ползания на брюхе» подле самца или отбегает в сторону и остается неактивной в позе типа саморекламирование или, чаще, в распластанной позе[3].

Взаимодействие может включать в себя от одной до пяти фаз прямого контакта длительностью от 30 с до 3 мин, разделенных паузами с аналогичным разбросом временных характеристик (5 с — 3.5 мин). Взаимодействия можно подразделить на зачаточные (самка ползает на брюхе неподалеку от самца, не входя в телесный контакт с ним), незаконченные (короткие, включающие в себя 1—2 фазы прямого контакта) и завершенные, состоящие из трех-четырех таких фаз. Важнейшим компонентом завершенных церемоний обычно служит серия согласованных круговых проходов самца и самки, в ходе которых партнеры многократно пропол-

[3] Ящерица лежит на брюхе, распластав лапы в стороны. Голова прижата подбородочной областью к субстрату, не возвышаясь над уровнем спины. Иногда в этой позе агама делает короткий рывок вперед, не пользуясь для передвижения лапами. Поза характерна преимущественно для самок. По всей видимости, это зачаточное проявление акции «ползание на брюхе».

зают друг по другу. Однако такой парный «танец» может отсутствовать даже в длительных взаимодействиях, состоящих из четырех фаз.

В тех случаях, когда парные круговые проходы включены во взаимодействие, они следуют обычно после первой (реже — после второй) фазы прямого телесного контакта. Иногда в конце парного танца самец пытается схватить самку за загривок (как это происходит при копуляции), и в этом случае самка обычно активно уходит от взаимодействия, стремительно отбегая в сторону. При попытке самца настигнуть самку она скрывается в ближайшем убежище, где самец обычно уже не пытается преследовать ее.

В норме, однако, самец первым прерывает церемонию ухаживания, стараясь покинуть место взаимодействия. Самка обычно преследует его, стремясь возобновить прямой телесный контакт. После окончательного ухода самца самка нередко проделывает в последнем пункте его пребывания серию движений ползания на брюхе.

Все сказанное показывает, что в церемониях ухаживания главная инициатива принадлежит самке. В преддверии очередной церемонии, если самец сам пытается сблизиться с самкой вплотную, проявляя при этом торопливость и настойчивость, она, как правило, не подпускает его к себе. В том случае, если самец не повторяет попыток к сближению и не покидает при этом своего наблюдательного поста или «места свиданий», самка спустя несколько минут сама возвращается к нему и начинает церемонию ухаживания.

Использование сигнальных средств в церемонии ухаживания. Центральным, наиболее постоянным компонентом рассматриваемых взаимодействий оказывается комплекс акций, обозначенный как «ползание самки по самцу». Это обозначение, однако, не охватывает всего разнообразия действий самки, относящихся к данному комплексу. В тех взаимодействиях, где последний представлен в полной форме, ухаживание обычно начинается с того, что самка, проделав непосредственно подле самца серию ползаний на брюхе, многократно пытается пролезть под самцом. При этом она заходит с разных сторон. Подползая к самцу сзади, самка стремится пролезть под корнем его хвоста, так что ее морда на короткое время оказывается плотно прижатой к анальной области самца. При подходе сбоку наблюдается успешная либо безуспешная попытка пролезть под брюхом самца и вылезти между его передними (из-под головы)

либо задними лапами (в области клоаки). Обходя самца спереди, самка проползает вплотную под его головой, с усилием стремясь пролезть под грудь самца и выползти между его лапами. В промежутках между этими акциями, осуществляемыми самкой в быстром темпе и чрезвычайно эмоционально, она залезает на самца, двигаясь по его корпусу либо вперед, в сторону головы, либо назад, к основанию хвоста.

В завершение всего происходящего самка замирает, лежа на спине самца, головой к его голове, либо останавливается сбоку от него, опираясь на задние лапы и обхватив передними шею самца. В таком положении оба партнера могут оставаться в полной неподвижности довольно долго, до 2 мин и более. Иногда в этой ситуации самец начинает медленно двигаться, и тогда самка «едет на нем верхом». В одном случае самец проделал резкий прыжок на соседний камень, непроизвольно сбросив с себя лежавшую на нем самку. По окончании очередного тура описанных телесных контактов партнеры нередко лежат в распластанных позах вплотную друг к другу.

Как и в паузах между этапами контактных взаимодействий, при ползании на брюхе, а также в ходе самих этих взаимодействий самка может время от времени проделывать движения потирания щекой, на этот раз не о субстрат[4], а о покровы головы самца. Это обстоятельство свидетельствует в пользу высказанного нами предположения, что описанные акции самки играют роль полимодальных тактильно-ольфакторных сигналов (см. ниже). Изредка приходится наблюдать, как по окончании церемонии ухаживания, с уходом самца, самка прикасается языком к субстрату.

Целостный комплекс поведения самки, включающий в себя ползание на брюхе, замирание в распластанной позе, виляние хвостом и потирание щеками о субстрат, можно рассматривать и в качестве генератора оптических стимулов, адресуемых самцу. К этой же категории уместно отнести движения кивания. Выполнение этих последних акций не носит в данном случае сколько-нибудь регулярного характера: лишь в отдельных случаях самка проделывает движения кивания перед началом взаимодействия и (или) во время продолжительных пауз между последовательными турами телесных

[4] Потирание щекой о субстрат регулярно наблюдается в ходе повседневного поведения у особей обоих полов.

контактов. Движения кивания, подчас при опущенном гиоиде, иногда наблюдаются у самки во время ее пребывания в традиционном «месте свиданий» в моменты отсутствия здесь самца либо при его появлении в сфере видимости самки.

Репертуар сигнальных акций самца во время церемоний ухаживания выглядит более бедным, поскольку самцу принадлежит, в целом, пассивная роль, и он большую часть времени пребывает в состоянии двигательной инактивности. Исключение составляет парный круговой танец партнеров, во время которого движения самца, в общем, не отличаются от движений самки при ползании на брюхе. Самец время от времени проделывает движения кивания, но далеко не столь интенсивные, как те, что наблюдаются во время его пребывания на наблюдательном посту.

Движения кивания могут иметь место на любой стадии развития взаимодействия типа ухаживания — от момента обнаружения партнерами друг друга до конечной фазы, когда самец покидает место взаимодействия. Однако кивания самца не выглядят необходимым, стандартным структурным компонентом в общей схеме организации взаимодействия. Столь же нерегулярны по ходу ухаживания такие акции самца, как одиночные прикосновения языком к субстрату. Лишь в одном случае в церемонии ухаживания самец неоднократно терся щеками о субстрат. Показательно, что эта церемония сопутствовала первому знакомству интродуцированного самца с местной полуторагодовалой самкой и проходила при высоком эмоциональном накале в поведении обоих партнеров.

6.1.3. Копуляция

Этот тип взаимодействий приходится наблюдать на удивление редко. За весь период исследований удалось документировать всего две успешные, по всей видимости, копуляции, одну насильственную и два сомнительных случая (самке, как кажется, удалось воспрепятствовать коитусу). Судя по этим наблюдениям, копуляции обычно не предшествуют какие-либо специальные церемонии. Находясь в непосредственной близости от самки, самец просто хватает ее челюстями за загривок и удерживает в течение нескольких секунд, успевая за это время ввести гемипенис в клоаку самки. В момент коитуса самка оказывается лежащей на боку, так что обе лапы с одной стороны ее тела не имеют опоры. Это, в частности,

не позволяет самке, подвергшейся насилию со стороны чужого самца, вырваться. Противодействуя самцу, самка переворачивается на спину, но самец даже в таком положении удерживает ее мертвой хваткой. В наблюдавшемся нами случае самка с массой 78,5 г протащила самца весом 81 г под углом вверх по гладкому каменистому склону на расстояние порядка 3—4 м, но так и не была отпущена им.

Лишь в одном из наблюдавшихся случаев отмечено более или менее дифференцированное сигнальное поведение партнеров до и ***после*** копуляции. В описываемой ситуации (западный Копетдаг, 18 мая 1982 г.) партнеры перед спариванием некоторое время находились на расстоянии около полутора метров друг от друга на одном камне. Самец при этом проделывал кивки, а во время перемещений неоднократно прикасался языком к субстрату. Самец схватил самку за загривок в тот момент, когда она подошла к нему вплотную. Сразу же светлая окраска его головы приобрела красноватый оттенок. Отпустив самку после акта копуляции, самец отскочил в сторону и проделал серию кивков. Самка, которая в этот момент мгновенно приобрела черты «самцовой» окраски (почернение груди и передних лап, посветление головы), воспроизвела серию кивков, подбежала к самцу сзади и легла на него. В последующие несколько минут самка дважды совершила рядом с самцом серии круговых перемещений по типу «ползания на брюхе». В промежутках между этими акциями она трижды проделывала движения кивания. Самец покинул место взаимодействия, сопровождая свой уход кивками.

Об известной спонтанности акта копуляции свидетельствует вышеописанный случай насильственной копуляции самца с самкой, не относившейся к его семейной группе, а также наблюдавшаяся нами попытка самца копулировать с другим самцом. В обеих ситуациях пассивный партнер был пойман активным в ходе коротких стремительных погонь, исключавших какие-либо ритуальные демонстрации в преддверии спаривания. Вероятно, именно по такому типу осуществляется большая часть копуляций между персонально знакомыми разнополыми членами данной семейной группы.

6.1.4. Полимодальность «сигналов»

В сравнительно немногих исследованиях, посвященных описанию коммуникации у агамовых ящериц, внимание сосредоточено на анализе оптической сигнализации. Такой подход базируется на устойчивом убеждении, что эти животные, как и представители других семейств дневных ящериц, при территориальных и сексуальных взаимодействиях используют преимущественно оптический канал связи (Madison 1976).

Вопреки этой точке зрения, приведенные выше данные свидетельствуют о чрезвычайно важной роли двух других каналов связи (химического и тактильного) в поддержании устойчивой социальной структуры в популяциях кавказской агамы. При этом целый ряд сигнальных средств, которые на первый взгляд представляются чисто оптическими, в действительности могут рассматриваться как полимодальные, транслирующие информацию двух (оптическую и тактильную) или трех (оптическую, тактильную и химическую) модальностей. В поселении агам складывается, по всей видимости, химическое сигнальное поле, которое обеспечивает поддержание стабильной территориальной структуры и предсказуемость пространственных отношений между членами данной семейной группы. В то же время регулярные тактильные контакты между разнополыми особями, включающие в себя, вероятно, также обмен химическими стимулами, служат установлению и сохранению устойчивых персональных связей внутри семейной группы.

Впрочем, целый ряд вопросов пока остается открытым. В частности, не выяснена функция такой формы поведения, как «трение щекой» о субстрат либо о поверхность тела полового партнера. Акции такого типа («jaws rubbing», «chin rubbing», «chin wipping») были описаны ранее у ряда игуановых ящериц (Berry 1974; Burghardt 1977; Simon et al. 1981) и рассматривались во всех этих работах как гипотетический компонент химической коммуникации. Этому движению приписывали функцию мечения субстрата. Однако специальные гистологические исследования не позволили обнаружить в области челюстей у игуановой ящерицы *Sceloporus jarrovi* и у агамовых ящериц каких-либо желез, которые могли бы быть использованы для химического мечения (Simon et al. 1981; Ananjeva et al. 1991).

Таким образом, остается предположить, что трение щекой у кавказской агамы может использоваться не как способ маркирования, а как средство приема химических сигналов, оставляемых, вероятно, секретом брюшных и анальных голокриновых желез. В этом отношении показательно, что у кавказской агамы, как и у ряда других видов рода *Laudakia*, в области челюстей обнаружена максимальная плотность рецепторов — до 6—9 на одну чешую (Ananjeva et al. 2000). Функция этих рецепторов окончательно не выяснена. И хотя в цитированной работе предполагается, что они осуществляют механо- и, быть может, терморецепцию, их участие в хеморецепции не может быть исключено полностью.

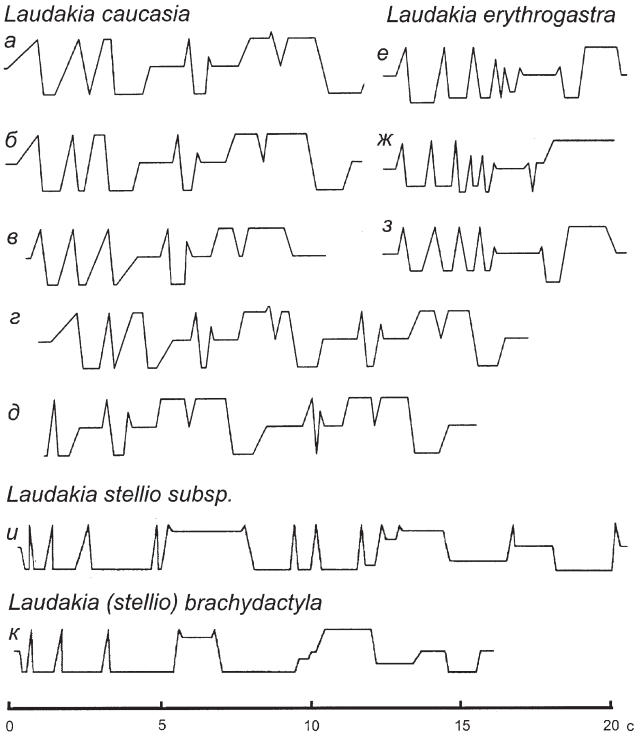


Рис. 6.2. Видоспецифические стереотипы поклонов у разных видов агам: четырех самцов кавказской агамы (*Laudakia caucasia* слева) и трех — хорасанской (*L. erythrogastra* справа) Внизу — акции двух форм, которые рассматриваются (скорее всего ошибочно) в качестве подвидов обыкновенного стеллиона *L. stellio*. Из: Panov, Zykova 1997; Панов, Зыкова 2003. Траектории выстроены по видеозаписям авторов.

Что касается оптической сигнализации, то здесь не вполне выясненной остается функция киваний. Как было показано, у кавказской агамы наиболее продолжительные и сложно структурированные конструкции киваний наблюдаются в отсутствие социальных партнеров и скоррелированы во времени с периодическими повышениями двигательной активности[5], см. также 7.1 и (Панов, Зыкова 1986: 237—239).

Напрашивается вывод, что кивки не несут какой-либо конкретной информации в ходе межиндивидуальных взаимодействий. В этом отношении показательно, что в напряженных социальных контекстах (в преддверии контакта между половыми партнерами и в ходе самих этих взаимодействий) вместо четко структурированных последовательностей обычно приходится видеть короткие «оборванные» серии незаконченного характера. Обычно присутствуют лишь от одного до трех спаренных движений «вверх-вниз», а если последовательность длиннее, она может прерваться в любой фазе. Это легко объяснить, предположив, что самец поглощен тем, чтобы не упустить самку при ее перемещениях, так что, начавшись, серия кивков то и дело прерывается короткими перебежками самца.

Аналогичные сведения приводит Хансекир (Hunsaker 1962) в своем исследовании сигнального поведения у нескольких близкородственных видов колючих игуан рода *Sceloporus*. У них только те кивания, которые наблюдаются во время повседневной активности (например, сразу после поимки добычи и ее поедания), имеют видоспецифический характер, тогда как при взаимодействиях с самками самцы всех изученных видов воспроизводят кивки идентичной структуры. Об отсутствии ситуационной специфичности в форме кивков у проч[illegible]идов ящериц упоминают и другие исследователи, см., например (Bells 1987; Mashida, Arima 1989).

Принимая во внимание факты подобного рода, некоторые исследователи совершенно справедливо ставили под сомнение коммуникативную функцию киваний. Предполагалось, что кивания есть всего лишь побочный эффект общего возбуждения особи, выполняющий также функцию аккомодации зрения при сканировании местности (Noble, Bradley 1933: 237—239; Torr, Shine 1994). Этому предположению отчасти противоречит факт высокой стереотипности киваний, воспроизводимых длинными сериями (рис. 6.2), поскольку

[5] Наподобие движений хвоста у ушастой круглоголовки (см. глава 5).

функцию аккомодации зрения могут, по всей видимости, выполнять простые, немногочисленные кивки. К этому следует добавить, что у гималайской агамы *L. himalayana* мы ни разу не наблюдали даже одиночных кивков. Последнее обстоятельство также ставит под сомнение аккомодационную функцию подобных движений.

В пользу коммуникативной роли последних говорит тот факт, что у двух близкородственных форм агамид, принадлежащих комплексу *L. stellio*, кивки самцов при их взаимодействиях с самками резко отличаются от тех, что наблюдаются в качестве периодических спонтанных акций в иных ситуациях, см. (Panov, Zykova 1997).

Мы склоняемся к выводу, что у кавказской агамы, как и у ряда других изученных нами видов агамид (*L. eryihrogastra*, *Trapelus sanguinolentus*), движения кивания могут рассматриваться как широковещательный коммуникативный сигнал полифункциональной природы, в чем-то подобный извещающей песне птиц. Подобно ей, он высоко стереотипен и воспроизводится спонтанно при возрастании общего уровня активации.

6.2. Процесс развития отношений в формирующейся семейной ячейке у индийского жулана *Lanius vittatus*[6]

Самцы прибывают на места гнездования раньше самок и сразу же занимают индивидуальные участки. Наиболее рано прилетевшие самцы первое время держатся тихо и незаметно, проводя большую часть времени в поисках корма. Холостые самцы, запоздавшие на пролете, уже в первый день после занятия территории подолгу громко поют, а иногда издают серии характерных звонких позывок «цеу». Активно охранять территорию самцы начинают лишь после приобретения ими самок.

Самец, уже начавший рекламировать свой участок, приобретает партнершу не сразу. Один из самцов, который занял участок самец, 17 апреля, сформировал пару 21 апреля (1976 г.). Другой, остававшийся холостым 3 мая, нашел партнершу 5 мая (1977 г.). В 1990 г. на территории одного из самцов самка появилась утром 27 апреля. На следующий день я ее не видел, а с утра 29 апреля здесь появилась другая самка, которая залетала также и на территорию соседнего холостого самца. Оба самца были сильно возбуждены, обле-

[6] Подробнее см. (Панов 2008а).

тали свои участки демонстративными полетами и часто конфликтовали на границе территорий из-за этой самки, которая в конце концов осталась все-таки на территории первого самца.

Даже достаточно длительный обмен сигнальными стимулами между впервые встретившимися самцом и самкой не всегда заканчивается формированием пары. Самка может покинуть самца в разгар такого рода взаимодействий, после чего он остается холостым еще несколько дней. В Бадхызе холостые самцы индийского жулана встречаются даже через две недели и более после появления здесь первых прилетных особей этого вида.

Формирование пар у индийского жулана отличается от того, что мы видим у других видов мелких сорокопутов, заметно большим эмоциональным накалом. Дело в том, что не только самец ведет себя активно, но и самка, поведение которой, особенно на первых порах, во многом напоминает поведение самца. В начальный период после своей первой встречи партнеры постоянно обмениваются особыми криками, звучащими как звонкое «цеу» с различными вариациями. Обычно у членов каждой данной пары эти крики хорошо различаются на слух.

И самец, и самка время от времени совершают с этими криками демонстративные облеты участка, и нередко они летают таким образом одновременно. Как правило, полет этот совершается по ломаной траектории невысоко над землей с периодическими изменениями положения оси тела в вертикальной плоскости (легкие повороты туловища вправо и влево). Однако в случае появления на участке постороннего самца (или сорокопутов других видов), воздушные эволюции становятся более разнообразными: птица летает высоко и долго, описывая широкие круги и дуги. Временами крылья мелко трепещут, этот трепещущий полет периодически сменяется плавным скольжением на полностью расправленных крыльях.

При появлении самки на участке самца он стремительно летит в ее сторону и садится вплотную к ней. Сначала он сидит, вытянувшись столбиком, подняв клюв кверху и отвернув голову от самки, иногда оказываясь при этом в пол-оборота к ней. Голову самец держит неподвижной, изредка проделывая ей едва заметные повороты вокруг оси. Через несколько секунд после сближения с самкой самец начинает ритмично кланяться, при каждом поклоне почти касаясь клювом ног самки (рис. 6.3).

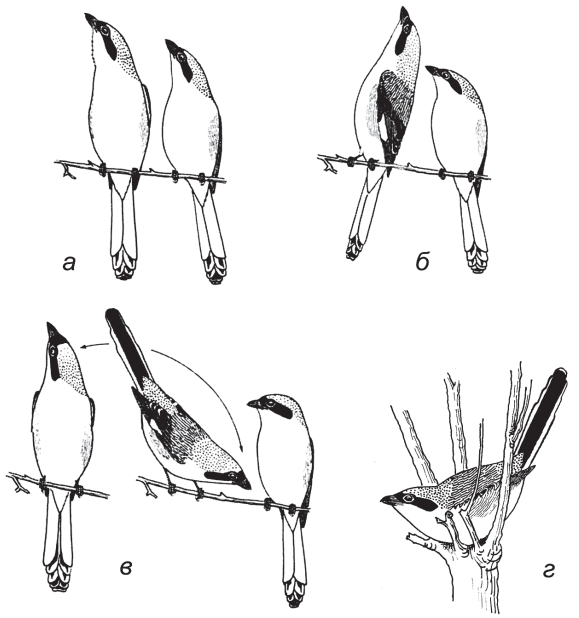


Рис. 6.3. Поведение индийского жулана *Lanius vittatus* в момент формирования пары (*а*—*в*) и в период, предшествующий постройке гнезда (*г*). Из: Panov 2011.

Поклоны следуют сериями с паузами между движениями порядка 15—30 сек. Все эти действия самец сопровождает довольно громким пением. Если самка перелетает на соседнюю ветку, самец снова подсаживается к ней и продолжает описанные действия. Иногда самка покидает самца первой (один раз — сразу после очередной серии его поклонов), а в других случаях улетает самец, издавая свою стандартную рекламную позывку «цеу» и сразу же совершая очередной облет участка.

В вокальном репертуаре самца есть и другой звуковой сигнал — глухое, ритмичное «ррре....ррре...ррре...ррре». Самец издает его, сидя на вершине куста вдали от самки. Спустя некоторое время этот сигнал сменяется песней, после чего самец может сблизиться с самкой и проделать около нее описанные уже демонстрации. За 2.5—3.5 часа после первой встречи партнеров эти демонстрации наблюдаются от 2 до 5 раз с промежутками от 10 мин до 2 ч 45 мин. В некоторых случаях продолжительность сеансов ухаживания самца за самкой составляет до 4 мин.

Очень скоро после первого появления самки на участке самца он начинает кормить ее. Обычно самец при этом прилетает к самке, иногда — в ответ на ее крики. Изредка самка сама прилетает к самцу. У одной пары я насчитал 8—9 кормлений за первые 2.5 часа их совместной жизни, у другой — 8 кормлений за 3.5 часа. Сразу же после того, как самец отдаст самке корм, оба партнера одновременно отворачивают головы друг от друга

Поскольку у индийского жулана, как и у многих других видов сорокопутов, отсутствуют строго охраняемые границы гнездовых участков, во время образования пары сюда вторгаются соседние холостые самцы. В этом случае самец-хозяин пытается сблизиться с соперником, и сев рядом с ним, проделывает ***практически те же демонстрации***, что и перед самкой. Иногда он при этом вытягивается столбиком, отвернувшись от партнера и чуть заметно поводя головой из стороны в сторону, иногда — кроме того, еще и поет и кланяется. У агрессивно настроенного самца оперение низа может быть сильно распушено. Такая встреча самцов с глазу на глаз обычно заканчивается нападением одного из них на другого.

Гнездостроение и копуляция. Для индийского жулана очень характерно присутствие начальных элементов гнездостроительного поведения в ритуале образования пар. И самец и самка часто залезают в развилки ветвей и сидят там до минуты и более. При этом птица пригибается, распушает оперение груди и брюшка, ложится на грудь и поворачивается в развилке, слегка разворачивая перья хвоста и поводя им вверх и вниз. Все эти движения сопровождаются у обоих партнеров звонкими позывками «цеу». Лишь к концу образования пары (через 1.5—3 часа после первой встречи супругов) самец начинает в этих ситуациях издавать (после своей обычной позывки) серию гнусавых «птенцовых» криков. Когда все эти демонстрации совершает самка, самец нередко *прилетает к ней в развилку ветвей* и отдает ей корм. Иногда ***самка сама прилетает к самцу***, кричащему и ерзающему в развилке.

У сорокопутов вообще, а у индийского жулана в особенности, начальные этапы гнездостроительного поведения неотделимы от всего процесса взаимодействий партнеров при образовании пар. То же самое можно сказать и о последующем периоде совместного существования самца и самки: истинное гнездостроительное поведение развивается из своих зачатков очень постепенно и служит не

только цели сооружения (которая вначале играет совершенно подчиненную роль), но и, бесспорно, способствует *упрочению единства пары*.

Гнедостроительное поведение формируется у самца раньше, чем у самки, а сам процесс такого формирования происходит тем быстрее, чем раньше в ходе весны образовалась пара. Так, у пары, сформировавшейся 21 апреля, первые признаки истинного гнездостроения были отмечены 23—30 апреля. У пары, образовавшейся 4—5 мая, в последний из этих дней уже было сооружено основание гнезда.

По моим наблюдениям, а также по данным (Крюков 1978), пары индийского жулана строят от одного до трех «ложных гнезд», которые птицы бросают на разных стадиях строительства. Так, птицы одной из пар (она образовалась 26 апреля) утром следующего дня были заняты строительством первого гнезда, а к вечеру самец начал строить второе гнездо в 30 м в стороне. 28 апреля супруги приступили к постройке третьего гнезда, но самец время от времени носил строительный материал и в первое гнездо. К 1 мая третье гнездо было почти достроено, но его сдуло сильным ветром. Птицы начали строить четвертое гнездо, в которое 6 мая самка отложила первое яйцо. Максимальное расстояние между этими гнездами составляло около 100 м, см. также (Крюков 1973).

У наиболее рано образовавшихся пар постройке первого «ложного гнезда» предшествует еще один этап — гнездостроение «вхолостую» (vacuum nest building), фактически еще без приноса строительного материала. Здесь мы можем проследить все стадии постепенного перехода от тех «демонстраций» в развилках ветвей, которые имели место в момент первого появления самки на участке, до истинного гнездостроения.

Начинается все с того, что спустя несколько дней после образования пары самец все чаще посещает развилки ветвей. У пары, образовавшейся 23 апреля, в первые 3,5 часа после встречи партнеров самец посещал развилки 10 раз, а самка — 6 раз. Спустя 5 дней, 28 апреля, за то же самое время самец прилетал в развилки уже 28 раз (в 4 разные куста), а самка — 7 раз. Мы видим, что у самца это поведение явно прогрессировало, тогда как у самки осталось фактически на первоначальном уровне.

Что же делают птицы, посещающие развилки ветвей, спустя неделю после формирования пары? Из 28 случаев, когда в развилку прилетал самец, он только дважды принес ничтожные порции стро-

ительного материала (комок паутины, клочок растительного пуха)! Самка вообще ничего не приносила в развилку. Но, несмотря на это, обе птицы проделывали в развилке типичные движения гнездостроения — самец 7 раз, а самка — единожды.

Особенно ярко эти движения выражены у самца. На первых порах — это повороты головы в разных направлениях, имитирующие перекладывание несуществующих травинок и загибание их концов, как это делают птицы, сплетающие стенку гнезда. Затем к этим движениям добавляются и другие: птица поворачивается вокруг вертикальной оси, словно уминая лоток гнезда своим телом. Нередко эти элементы гнездостроительного поведения связаны переходными вариантами с теми «демонстрациями» в развилках ветвей, которые мы наблюдали в момент формирования пары.

Вся эта деятельность сопровождается у самца уже известными нам вокальными сигналами: позывкой «цеу», криком «ррре» и «птенцовым» криком, который теперь становится у самца вполне обычным. Если у самца из описываемой пары эта последняя позывка в первый день была отмечен лишь один раз, то 28 апреля — уже 7 раз. Издавая птенцовый крик, самец трепещет едва-едва отставленными крыльями. Интересно, что самки индийского жулана или вообще не издают птенцового крика, или же делают это крайне редко. Посещая развилки, самка постоянно издает здесь только серии позывок «цеу».

На стадии гнездостроения вхолостую уже можно наблюдать различные варианты церемонии «смены партнеров на гнезде». Обычно, когда одна из птиц находится в развилке, а вторая прилетает сюда, первая ретируется, а вторая ложится на ее место. Чаще таким образом самка сменяет самца. При встрече птиц у развилки одна из них или обе слегка пригибают голову (элемент угрожающей позы). Иногда самец кормит *самку, сидящую в развилке*, чаще же ритуал кормления совершается в стороне от этого места. Эти кормления следуют сериями (по 2—3) с паузами между ними длительностью 1—5 мин и с временными промежутками между сессиями вокализации до получаса и более. Обе птицы изредка пытаются брать строительный материал на земле, но не относят его в избранную ими развилку. ***Одна из развилок посещается обоими партнерами особенно часто, в других они задерживаются и кричат лишь эпизодически***.

В период постройки ложного гнезда (или нескольких ложных гнезд) схема отношений между партнерами остается той же.

Вначале самец приносит строительный материал чаще, чем самка. Она не столько носит материал, сколько манипулирует с тем, который доставляет самец. Иногда самка даже уносит травинки или веточки из гнезда. Если самец, прилетев к гнезду, застает там самку, он отдает принесенный материал ей. Самец изредка кормит самку, но теперь уже всегда в стороне от гнезда.

Постепенно самка все более включается в гнездостроение и начинает приносить материал чаще, чем ее супруг. Когда птицы бросают очередное ложное гнездо и приступают к постройке следующего, они иногда используют для него материал предыдущего гнезда.

Самец и, в меньшей степени, самка почти до конца гнездостроения в моменты посещения гнезда продолжают свои вокальные упражнения. Это обстоятельство, вероятно, должно приводить к большей уязвимости гнезд для хищников.

Копуляцию наблюдали лишь однажды — 28 апреля, на третий день после образования пары, когда птицы приступили к постройке третьего гнезда. Сначала самец принес строительный материал и уложил его в гнездо. Затем с негромкой позывкой «цеу» он несколько раз вылетал на вершину гнездового дерева. Здесь самец трепетал крыльями и издавал все тот же «птенцовый» крик. К нему прилетела самка, и самец сделал садку. Спаривание продолжалось 2 секунды. ***Вслед за этим самец садится рядом с самкой и начинает токовать перед ней с песней — точно так же, как в момент формирования пары.*** Когда самка слегка отлетает, самец снова сближается с ней, принимая те же позы. Наконец, самец улетает, а самка остается на месте и начинает приводить в порядок свое оперение (Крюков 1978).

6.3. Резюме

Приведенные здесь описания фрагментов коммуникативных процессов у двух видов животных, далеко отстоящих друг от друга филогенетически, хорошо иллюстрируют по крайней мере три принципа из четырех, которые можно считать кардинальными характеристиками любых коммуникативных систем за пределами языка человека. Это, во-первых, ***континуальность*** сигнальных средств, не позволяющая рассматривать их в качестве статичного

набора дискретных «сигналов» (пример — церемония ухаживания самки за самцом у кавказских агам). Во-вторых, отсутствие сколько-нибудь тесной связи между данным типом поведенческих проявлений и тем или иным коммуникативным контекстом (вокализация у индийского жулана). Это обстоятельство, как и отсутствие резких границ между акциями, принадлежащими, казалось бы, столь разным ансамблям активности, как, например, брачное и гнездостроительное поведение, заставляют рассматривать подавляющее большинство так называемых «сигналов» лишенными семантического содержания и в этом смысле ***предельно вырожденными***. В-третьих, я попытался показать, что весь коммуникативный процесс ***организован вокруг*** таких ***центров социальной активности*** особей, как ночевочные убежища, места баскинга и привычные пункты свиданий у агам или гнездовой куст у сорокопутов. Остается проиллюстрировать четвертый принцип из числа тех которые были перечислены в заключительной части главы 2. Это огромная избыточность процесса трансляции сообщений, к анализу которой я перейду в следующей главе.

Глава 7. Избыточность в трансляции сообщений

Все сказанное в главах 3—6 позволяет легко понять, почему коммуникативный процесс, как он видится мне, по необходимости должен быть высоко избыточным в плане трансляции сообщений. Коль скоро их содержание лишено какой-либо однозначности для особей реципиентов, это должно компенсироваться как можно более многократной, по сути дела монотонной, повторяемостью «сигнала» (в привычном, самом широком смысле этого слова).

Именно такая повторяемость непрерывной монотонной трансляции должна обеспечивать надежность системы, в том смысле, что «сигнал» будет принят в конце концов каким-либо потенциальным адресатом, см. также Slater 1973. Вокализация самцов, не прерывающаяся многие часы, характерна для многих видов прямокрылых (Sakaluk 1987; Грабовский 1990). К той же категории можно отнести электрические сигналы некоторых рыб (Graff 1989). Рекламные песни самца у птиц, прежде чем он приобретет самку, транслируются по принципу широковещания. Соловей-самец произносит до 500 песен в час, 3500 за ночь и не менее полумиллиона за весь брачный сезон.

В данном случае речь идет о вокальных сигналах дальнего действия, выполняющих роль «маяка». Однако ящерицы, лишенные голоса, с такой же регулярностью проделывают серии высоко дифференцированных телодвижений, адресованных в пустоту, как мы видели это на примере ушастой круглоголовки (глава 5), движения размахивания клешней самцами манящих крабов, выполняющие одновременно функцию охраны участка вокруг норы и привлечения рецептивных самок (Pope 2000; Murai, Backwell 2005).

7.1. Территориальное поведение самцов степной агамы *Trapelus ~~sanguineus~~*

Здесь я рассмотрю еще один пример такого же рода, касающийся другого вида рептилий. Степная агама — это ящерица средней величины, типичный обитатель полупустынных районов, а также песча-

ных и глинистых пустынь. В сезон размножения самцы занимают взаимоисключающие территории площадью 2700 м^2. Участки обитания самок перекрываются как между собой, так и с территориями разных самцов (рис. 7.1).

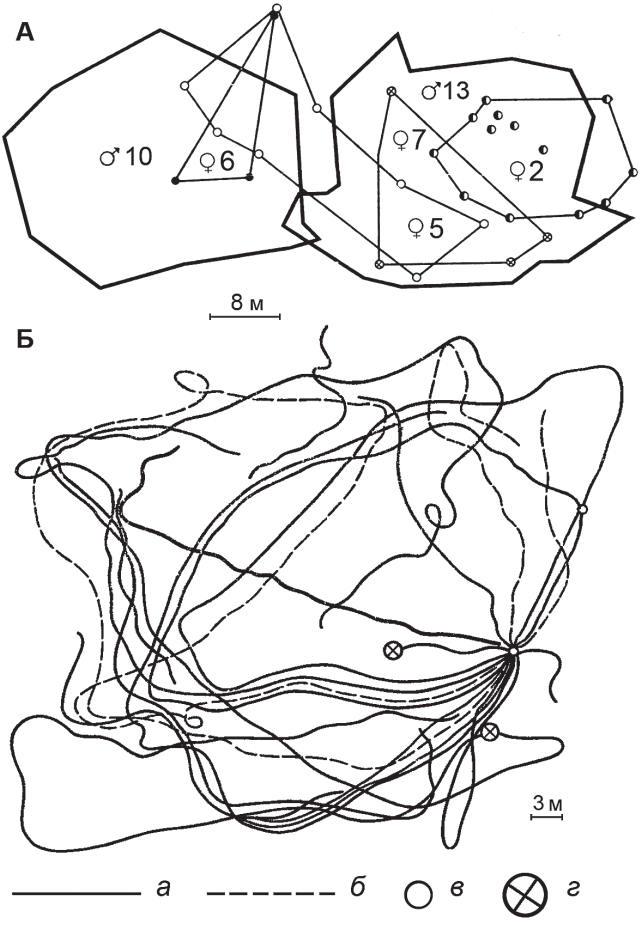


Рис. 7.1. А. Территории двух самцов и четырех самок степной агамы *Trapelus sanguinolentus*.
Б. *а* — маршруты самца № 13, 13, 17, 18, 20, 21 и 26 мая; *б* — то же, 23 мая; *в* — наблюдательные пункты самца на вершинах барханов; *г* — места двух копуляций с самкой № 2. Из: Зыкова, Панов 1986.

В репродуктивный сезон самец большую часть своего времени отдает патрулированию границ территории и одновременно контролирует перемещения самок. Поэтому в общей канве его поведения трудно или даже невозможно однозначно разграничить элементы повседневного, социального и коммуникативного поведения. Все те явления, которые обычно принято обозначать как «демонстрации», адресованные социальному партнеру, вполне обычны у самца и при отсутствии поблизости каких-либо других особей того же вида.

Речь идет о целом комплексе поведенческих проявлений самца, куда входит пребывание его на возвышающихся над местностью элементах рельефа и растительности, откуда он контролирует появление самки либо самца-обладателя соседней территории. Следует отметить также эпизодические изменения его окраски, выпячивание горлового мешка (в результате опускания гиоида), поклоны передней частью туловища и т. д.

Важно заметить, что все названные элементы могут появляться и исчезать независимо друг от друга: самец часто сидит на кусте неподвижно, будучи при этом скромно окрашен; появление яркой окраски не обязательно сопровождается выпячиванием горлового мешка; поклоны могут проделываться как при выпяченном горловом мешке, так и в его отсутствие, и т. д. Не останавливаясь пока на вопросе об изменении окраски, рассмотрим наиболее характерный комплекс действий, связанных с поклонами или «киваниями».

Некоторые авторы выделяют две (Ruibal 1967) или даже три (Carpenter 1967) категории таких движений. Это собственно «кивание» (nodding) и приподнимание туловища при выпрямлении передних, а иногда — и всех четырех лап (push-up). Употребляют также термин «качание» (bobbing). У степных агам все подобные типы движений в большинстве случаев совершаются одновременно, почему мы и рассматриваем их в дальнейшем под общим термином «кивание».

Кивание наблюдается в самых различных ситуациях: у самца, сидящего на наблюдательном пункте или на земле; во время перебежек между наблюдательными пунктами; при виде другого самца, находящегося на своей территории; в присутствии самки, когда самец не пытается активно сближаться с ней; после копуляции и т. д. Кивание ни в коей мере не является элементом каких-либо стереотипных последовательностей поведения, в которых оно

занимало бы определенное место до или после других стереотипных элементов.

Большую часть дня самец проводит на одном из своих наблюдательных постов. Здесь периоды киваний чередуются с фазами полной инактивности, причем какая-либо строгая периодичность смен состояния покоя и двигательной активности несомненно отсутствует. Так или иначе, но кивания, перемежающиеся с неподвижностью — это наиболее постоянная форма поведения самца, занимающая весьма значительную часть его временного бюджета.

Продолжительность периодов инактивности составляет от 0.5 до 31.5 мин, в среднем 6.33 ± 1.16 мин *(n = 34; σ* = 6.77; cv = 107.9). По окончании очередного периода инактивности кивания обычно следуют сериями длительностью от 6 с до 2 мин, в среднем 49.55 ± 7.65 с (*n* =20; *σ* = 34.23; cv = 69.5). Каждая серия включает в себя от 2 до 22 поклонов, причем длительность серии никак не коррелирует с количеством в ней этих движений. Во время шести из 16 серий киваний, имевших место за 2 часа (22 мая, 9 ч 20 мин — 11 ч 31 мин) самец прерывал серию, соскакивая с куста и перемещаясь на другой наблюдательный пост. Это указывает на связь киваний с общим уровнем двигательной активности.

Монотонность такого поведения, имеющего явно спонтанный характер, можно проиллюстрировать в виде следующей последовательности цифр (наблюдения 20 мая, длительность его 84 мин). Количество кивков в серии обозначено полужирным шрифтом, интервалы между сериями (минуты) — курсивом.

35 — **9** — *5* — **22** — *6* — **3** — *9* — **8** — *1* — **11** — *5* — **14** — *8* — **11** — *5* — **9**

Вопреки существующим точкам зрения (Carpenter 1967; Ruibal 1967), кивания у степных агам лишены какой-либо стереотипности в своей моторной части. Даже внутри одной серии амплитуда киваний, зависящая от степени сгибания и разгибания передних лап, может быть весьма различной. Во время кивка «вверх — вниз» обычно движется вся передняя часть туловища, которая иногда перегибается в области плечевого пояса. В других случаях кивки совершаются одной головой. Наконец, движение «вверх — вниз» может сочетаться с поворотом головы и/или передней части туловища в горизонтальной плоскости. Последнее обстоятельство согласуется с гипотезой, согласно которой функция кивков состоит в повышении остроты зрительного восприятия вследствие компенсирующих дви-

жений глаза или движения изображения на сетчатке (Cowles 1956; см. также 6.1.4).

Неодинаково также время, в течение которого агама сохраняет положение, достигнутое за счет предыдущего движения. Отсюда и различия в числе кивков внутри разных серий одной длительности[1].

Кивания часто, но необязательно, сопровождаются появлением у самца ярко-синего горлового мешка. Появление синей окраски на подбородке и следующее за ним выпячивание мешка могут служить предвестником очередной серии киваний. Однако мешок может выпячиваться в ситуациях, когда кивание отсутствует, и наоборот, возможны кивания у тускло окрашенного самца с невыраженным горловым мешком.

Еще раз следует подчеркнуть, что все эти действия, требующие, вероятно, определенных мышечных усилий, определенно никому не адресованы, и в этом их существенное сходство с рекламным пением птиц (см. ниже). Более того, вопреки кажущейся очевидности, они, по-видимому, едва ли несут и какую-либо коммуникативную функцию. Это предположения косвенно подтверждается тем обстоятельством, что кивки очень редко наблюдаются при истинных взаимодействиях самца с другими особями, будь то контакты с самкой или территориальные конфликты с самцами-соседями. В подтверждение этих слов полезно описать характер взаимодействий того и другого рода.

Копуляция. Перед спариванием какой-либо ритуал ухаживания отсутствует. Сексуально активный самец, заметив самку в том или другом секторе своей территории, стремительно бежит к ней и хватает ее челюстями за загривок. В двух случаях, когда мы наблюдали копуляцию, самец удерживал самку около часа. В течение этого часа самец иногда проделывал судорожные движения задними лапами, и лишь затем происходил коитус (длительность его около 30 с). Самец подводит хвост под хвост самки и сразу же отпускает ее.

После копуляции партнеры оставались неподалеку друг от друга на протяжении 20—35 мин. В одном случае большую часть этого времени самец лежал, распластавшись на песке, иногда проползая в этой позе небольшое расстояние, но не предпринимал активных

[1] Сходное описание киваний приводится и для живородящей агамы *Cophotis ceylonica* (Kästle 1966).

попыток сближения с самкой. Одиночные кивания, не объединенные в серии, или короткие серии (не больше двух киваний) были редки. Проделав их, самец сразу же ложился на песок, вытягивая задние лапы в стороны.

Во втором случае копуляция имела место с участием тех же самых партнеров. После ее завершения самец несколько раз пытался сблизиться с самкой, но она не подпускала его, принимая ярко выраженную позу угрозы (рис. 7.2 *д*). Затем самец заметил поодаль другую самку. Он пригнул голову к земле и начал медленно расхаживать, шурша брюхом и хвостом о субстрат (***поведение как в преддверии драки*** — см. ниже), а затем покинул свою первую партнершу и устремился за находящейся вдалеке самкой.

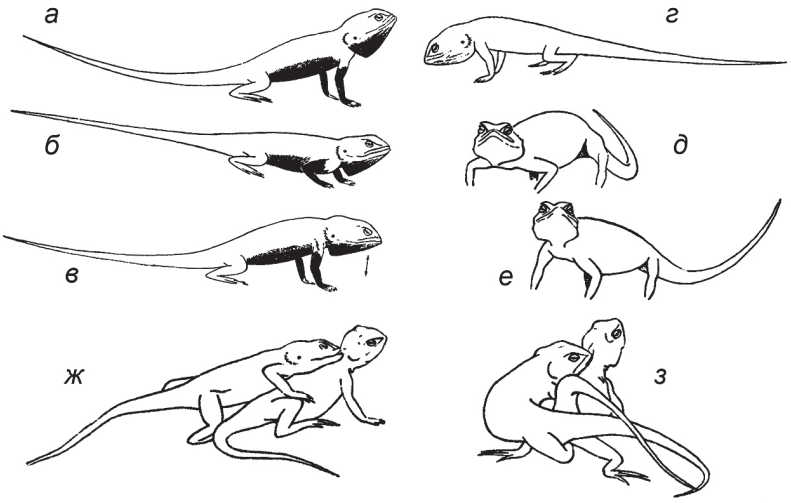


Рис. 7.2. Элементы сигнального поведения степной агамы *Trapelus sanguinolentus*.
а, *б* — разные фазы движения кивания у самца (в верхнем и нижнем положении, в верхнем положении с головой, движущейся вниз); *г* — поза самца во время территориального конфликта; *д* — угрожающая поза самки; *е* — поза, сопровождающая предыдущую; *ж, з* — копуляция *(ж* — самец удерживает самку за складку кожи на загривке, *з* — коитус). Из: Панов, Зыкова 1986.

Взаимоотношения между самцами-соседями. Здесь можно выделить три основных типа ситуаций: 1) визуальный контакт, когда каждый самец находится на своей территории, но они не сближаются друг с другом, сохраняя дистанцию до 20—30 м; 2) погра-

ничный конфликт; 3) взаимодействия хозяина территории с самцом, оказавшимся на его участке.

В двух случаях визуального контакта самца № 13 с двумя его соседями (23 и 26 мая) его реакция была однотипной. Самец № 13 не предпринимал никаких действий, но в обоих случаях его окраска становилась очень блеклой, белесой. Что касается самцов-соседей, на которых он реагировал подобным образом, то у одного из них окраска не изменилась, а другой выглядел белесым, подобно самцу № 13, но его горло и бока тела были окрашены в черноватый, а хвост — в желто-оранжевый цвет.

При двух встречах самца № 13 с самцом № 10 на общей границе их территорий (21 и 26 мая) первый оба раза изгонял второго вглубь его территории. Самец № 10 ретировался сразу же, как только видел энергично приближавшегося к нему соперника. В одном из этих случаев самец № 10, прежде чем покинуть место встречи, приобрел белесую окраску. Что касается самца № 13, то в ходе обоих этих конфликтов его окраска и поведение были такими же, как при обычных патрулированиях территории в отсутствие других самцов. Изгнав самца № 10, самец № 13 оба раза занимал ту самую присаду, на которой первый сидел до этого.

Единственный наблюдавшийся нами пограничный конфликт самца № 13 с другим его соседом (22 мая) окончился короткой дракой, в которой первый потерпел поражение, после чего он боком, не выпуская из виду соперника, медленно отошел на свой участок. Во время драки оба самца были белесыми. Затем победитель влез на куст, сохраняя белесую окраску, с которой контрастировал его желто-оранжевый хвост. Самец № 13, покинув место драки, еще несколько минут расхаживал в позе, которая неизменно предшествует драке у самцов степных агам (рис. 7.2). Не меняя этой позы, он проделывал движения кормления (вероятно, смещенное поведение).

Активную охрану самцом № 13 своей территории наблюдали после выпуска сюда самца № 17 (20 мая). Когда хозяин заметил пришельца, он, не меняя окраски, покинул наблюдательный пункт и начал ползать, распластав туловище и лапы по песку. Самец заползал под куст и вновь выползал на открытое место, время от времени меняя направление движения. В это время он стал совершенно белесым. На общем светлом фоне выделялись лишь продольные сероватые полоски на горле и подбородке и темные кольца вокруг хвоста.

Затем оба самца приняли одинаковые позы и начали медленно сближаться, обратившись головами в противоположные стороны. Самцы двигались по кругу, временами меняя направление движения, но сохраняя при этом постоянную дистанцию порядка полуметра.

Драка состояла из трех раундов с перерывами и заняла в общей сложности около 40 мин (16 ч 15 мин — 16 ч 55 мин). В первом раунде на оппонента напал пришлый самец. При нападении был слышен сильный удар от столкновения тел и, возможно, от щелканья челюстей. Поочередные нападения следовали одно за другим быстрыми сериями. Первый тур закончился уходом самца № 17, который спрятался в основании куста. В это время самец № 13 лазал в основании другого куста, при этом явственно было слышно шуршание. Затем самец № 13 направился к убежищу соперника, тот вылез ему навстречу, и драка возобновилась. Она закончилась бегством пришельца и погоней за ним хозяина территории.

Мы не видели начала третьего раунда, но в нем самец № 17 одержал верх. Он крепко удерживал противника за бок, повалив его на спину, и нам пришлось вмешаться, чтобы освободить хозяина территории. Он залез в основание куста, но вскоре появился оттуда и еще долго расхаживал в позе, изображенной на рис. 7.2, словно разыскивая своего противника. В это время у самца-хозяина горло, бока и лапы вновь окрасились в ярко-синий цвет.

В последующие дни самец № 17 оставался на территории самца № 13 и трижды подвергался его преследованиям (21 и 22 мая). Все эти эпизоды были достаточно однотипными: хозяин участка, заметив пришельца, становился белесым и устремлялся в погоню. Пришелец также терял окраску и во всех трех случаях спасался бегством. У хозяина территории перед одной из этих погонь отмечено виляние хвостом.

Мы наблюдали еще одно взаимодействие самца № 13 с бродячим самцом-сателлитом № 4, который в момент этой встречи (21 мая, 12 ч 50 мин) был неактивен и имел «нейтральную» окраску, неотличимую от окраски самок. Увидев его, хозяин территории подошел к нему на расстояние около 1 м, сохраняя ярко-синюю окраску горла, брюшка и конечностей. Самец № 4 еще некоторое время оставался неподвижным, а затем отбежал в сторону на несколько метров. Самец-хозяин взобрался на куст и стал белесым. В дальнейшем самец № 13 больше не обращал внимания на пришельца. Эта

встреча происходила на самой границе территории, которую самец № 4 покинул в тот же день или на следующий.

Суммируя все сказанное, можно выделить некоторые общие черты агонистического поведения самцов. Это, во-первых, изменение окраски на светлую (белесую), которая в описанных десяти взаимодействиях наблюдалась, с некоторыми вариациями, у четырех самцов 14 раз. Во-вторых, отметим характерные локомоции, сопровождающие драку — ползание и замедленное передвижение шагом.

7.2. Песенное поведение и демонстративные полеты у самцов лесного конька *Anthus trivialis*[2]

Наиболее яркий пример избыточности в трансляции сигналов, на этот раз зачастую дискретных и определенно выполняющих коммуникативную функцию, дает рекламное пение птиц.

Существует точка зрения, что такое пение есть форма двигательной активности. У многих видов, для которых характерно пение в воздухе (во время особых демонстративных полетов), действительно прослеживается связь между интенсивностью трансляции вокальных сигналов и этим типом локомоции. В частности, у сорокопутов рода *Lanius* и каменок *Oenanthe* периодическое прогрессирующее сокращение пауз между звуками, произносимыми самцом широковещательно с песенного поста, предшествует, как правило, продолжению данного фрагмента вокализации уже в полете, см., например, Panov 2011: 439.

К числу птиц, для которых считаются характерными демонстративные полеты в сопровождении песни, относится лесной конек (Bergmann, Helb 1982). Оказалось, однако, что в проявлении этой акции какая-либо регулярность отсутствует. Так, из 176 песен, пропетых самцом этого вида за 46 минут, только четыре (0.2 %, показаны ниже полужирным шрифтом), были произнесены в полете:

38 — **39** — 20 — **59** — 100 — **160** — 16 — **176**

Однако в тот же день, но в другое время, из 65 песен, воспроизведенных за 14 минут, с полетом сочетались 6 (9.2 %), а из 72, произнесенных за 17 минут — 4 (5.5 %).

[2] Подробности см. Панов и др. 2006.

Столь высокая интенсивность трансляции дистантных звуковых сигналов (в данном случае 4,1 песен в минуту, 244 в час) вполне оправдана с функциональной точки зрения для той стадии репродуктивного цикла у птиц, когда самец стремится привлечь на свою территорию полового партнера (самец конька, о котором шла речь, был еще холостым). Однако интенсивность пения зачастую не снижается и на последующих этапах цикла.

7.3. Пение в период гнездования у большой синицы *Parus major*

Слагсвольд с соавторами (Slagsvold et al. 1994) поставили задачей выяснить функцию пения у данного вида на стадиях гнездостроения, яйцекладки и насиживания. Интенсивность трансляции варьирует в этот период, в зависимости от времени суток и от других факторов в пределах от 2 до 11 песен в минуту. Особенно интенсивно пение в предутренние часы (около 0.4 час), до восхода солнца. Все самцы в данной локальной группировке начинают петь в это время весьма синхронно и поют активно примерно на протяжении часа.

Авторы рассмотрели в сравнительном плане семь гипотез[3], которые могли бы объяснить функцию столь интенсивного пения самцами, которые уже обладают не только половыми партнерами, но и гнездами на разных стадиях их постройки и использования.

Для проверки одной из гипотез (согласно которой пение самцов служит для привлечения на территорию новой самки помимо уже присутствующей здесь), в восьми парах из 27, находившихся под наблюдением, были изъяты самки, заканчивающие или уже закончившие постройку гнезд. На протяжении 12 дней после изъятия самок песенная активность экспериментальных самцов была в среднем выше, чем у контрольных, но различия в большинстве случаев оказались статистически недостоверными (рис. 7.3). Только одному самцу из «овдовевших» удалось приобрести новую самку,

[3] Стимуляция развития яиц у самки; защита ее от хищников; сохранение связей с ней; привлечение другой партнерши в случае исчезновения первой; привлечение на участок второй самки (одновременная полигиния); отпугивание самцов, стремящихся к внебрачным копуляциям; удержание за собой территории.

которая, как полагают авторы, была иммигрантом из какой-то другой популяции.

На основе этого эксперимента и с учетом ряда других данных Слагсвольд с соавторами приходят к выводу, что наиболее вероятной функцией пения самцов на ранних стадиях репродукции является охрана территории. Впрочем, они комментируют это свое заключение следующим образом: «Рассмотренные нами гипотезы не являются взаимоисключающими, так что последующие исследования должны помочь в том, чтобы оценить относительную важность каждой из них. Например, некоторые объяснения могут быть более справедливыми в отношении предрассветного пения, другие — касательно вокализации в дневные и вечерние часы» (Slagsvold et al. 1994: 135).

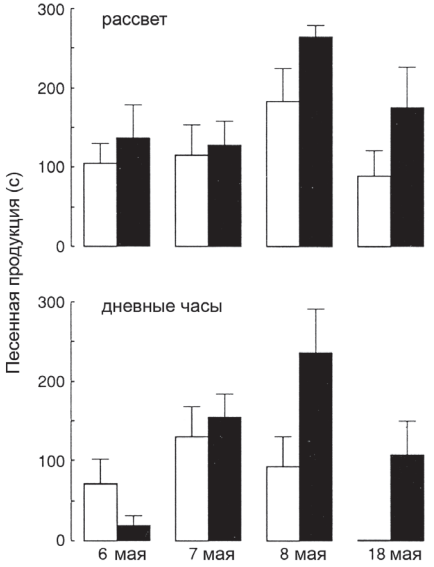


Рис. 7.3. Песенная активность (средняя ± стандартная ошибка) самцов большой синицы *Parus major* в разные периоды суток (по записям в 5-минутные периоды). Черными столбцами показана экспериментальная группа (самки изъяты), белые столбцы — контроль. **Различия между экспериментом и контролем статистически значимы только в одном случае из восьми (дневное пение 18 мая). Из:** Slagsvold et al. 1994.

Можно легко согласиться с первой частью этой сентенции, добавив лишь, что гипотезы не только не взаимоисключающие, но, скорее, взаимодополняющие. Совершенно очевидно, что пение выпол-

няет *одновременно* по меньшей мере две функции: привлечение полового партнера и охрану территории, о чем можно прочесть в любом руководстве по этологии. Что касается процедуры дробления феномена рекламного пения на несколько отдельностей, то это ведет к совершенно искусственному его расчленению на сущности, не имеющие собственного онтологического статуса, и в этом смысле противоречит принципу бритвы Оккама. Такой подход — процедура столь же малопродуктивная, как и дробление целостного потока поведения на отдельные дискретные «сигналы».

7.4. Дистантная акустическая коммуникация у коростеля *Crex crex*

Коростель — птица из семейства пастушковых, величиной немногим больше дрозда (масса около 150 г). Обитает она во влажных высокотравных лугах и в других открытых местообитаниях сходного типа. Поскольку коростель большую часть времени проводит на земле, в зарослях высоких трав, видеть его удается редко. Самцы выдают свое присутствие громким скрипучим двухсложным криком «крек-крек».

Роль этой вокализации в территориальном поведении вида было детально изучена Грабовским путем прослеживания самцов, меченых миниатюрными передатчиками, при фиксации их акустической активности с использованием магнитофонных записей (Grabovsky 1993).

В Костромской области, где было проведено это исследование, самцы занимают в сезон размножения участки обитания площадью 1.0—9.5 га (в среднем 4.3 ± 0.9 га, $n = 8$). При этом обладатели соседних участков сохраняют между собой дистанции протяженностью в 300—400 м. Таким образом, самцы, формирующие локальное поселение (рис. 7.4), постоянно пребывают в сфере взаимной слышимости.

Хотя крики коростелей можно слышать в дневное время, основная акустическая активность приурочена к темному времени суток. У немногих самцов (15 %) наблюдаются два пика вокализации — утренний и вечерний, разделенные периодами полного или частичного безмолвия. Но большинство самцов поют преимущественно по ночам, часто почти без перерыва на протяжении нескольких часов (рис. 7.5). При переходе от вечернего пения к ночному происходит удлинение серий двойных криков, а также количества этих серий

при сокращении пауз между ними. В период ночного пения акустическая продукция может составлять до 1000—2500 двойных звуковых посылок в час.

Характер пения обладает четкими индивидуальными особенностями. Так, значения длительности серий у двух самцов оставались постоянными на протяжении всего гнездового сезона, составляя 25.72 ± 1.59 с и 11.90 ± 0.27 с (достоверность различий $p < 0{,}001$). Иными словами, каждый самец имеет свой собственный ритм пения.

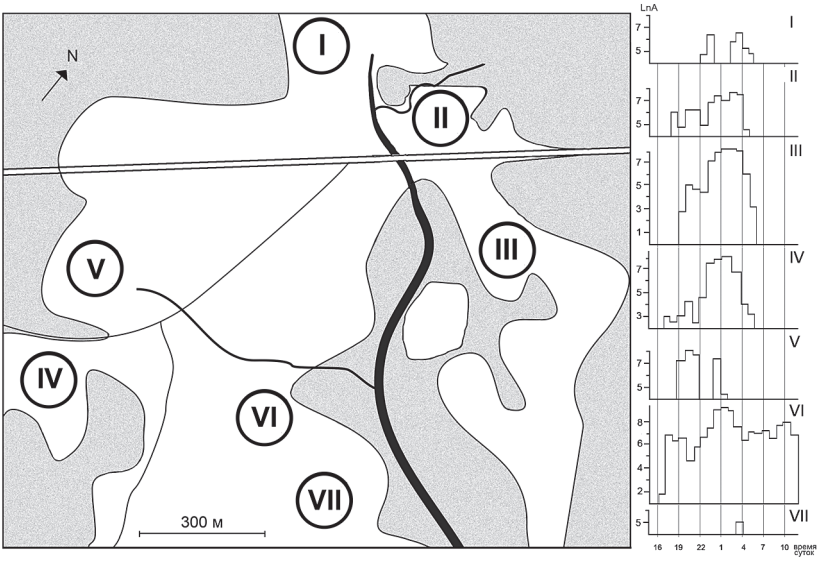


Рис. 7.4. Слева — места пребывания семи самцов коростеля *Crex crex*. Справа — их песенная активность на протяжении 24 часов. А — количество «песен» в каждый данный период. Показано отсутствие корреляции в вокальной активности птиц. Из: Grabovsky 1993**.**

Возможно, что все это служит причиной того обстоятельства, что ни по одному параметру не наблюдали синхронизации пения самцов, живущих по соседству, в пределах единого акустического поля. Или, иначе говоря, акустическое поведение каждого не является значимым стимулом для соседей и функционирует в автономном режиме.

Однако такая картина сохраняется лишь до тех пор, пока общая обстановка в поселении остается стабильной. Стабильность нарушается в том случае, если кто-либо из самцов меняет центр своей

акустической активности, смещая его в сторону места постоянного пребывания того или иного из своих соседей. Причиной нарушения стабильности может оказаться также попытка пришлого самца вторгнуться на участок резидента.

Такая ситуация имела место ранним утром 4 июля 1984 г., когда пришлый самец X появился на краю территории резидентного самца № 14. Пришелец провел здесь около 48 часов, до 4 ч утра 6 июля. При появлении оппонента самец № 14 сместился на 64 м от места своего постоянного пения в том направлении, где обосновался пришлый самец, и оставался здесь на протяжении всего времени, пока тот не ретировался. Пришелец также не менял места пения, оставаясь на расстоянии около 140 м от того сектора территории, где держался ее хозяин.

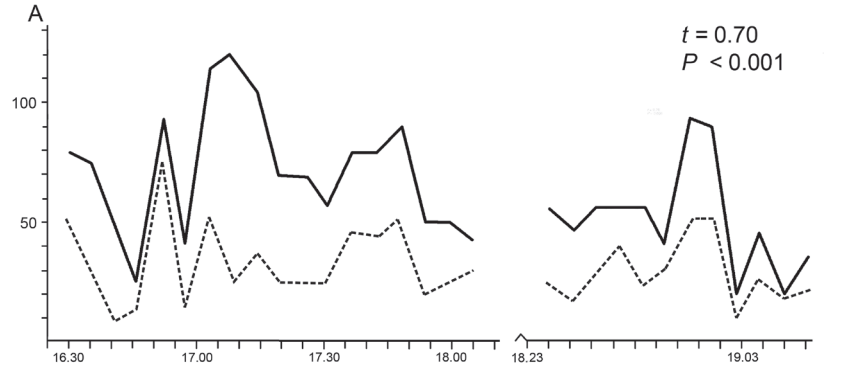


Рис. 7.5. Акустическая активность двух самцов коростеля *Crex crex* в ситуации вторжения одного (пунктирная линия) на индивидуальный участок другого (сплошная линия). А — количество «песен». Можно видеть очевидную синхронизацию активностей, с более низкой у самца-пришельца. Из: Grabovsky 1993.

Активность вокализации обоих самцов была весьма высокой. Так, у резидентного самца она возросла в 6.3 раза по сравнению с предыдущим периодом его одиночного пребывания на своем участке. На пике вокальной дуэли между ним и пришельцем он воспроизводил серии большей длительности, чем у соперника, с частотой следования также существенно более высокой. При этом на данном этапе вокального противостояния временная организация песенной активности самцов оказалась высоко синхронизованной (рис. 7.5). Однако при сравнении характера их акустической

активности на протяжении всего периода пребывания пришельца на участке самца № 14 такой зависимости обнаружить не удалось. Оказалось, что самец № 14 сохранил все те особенности временной организации своего акустического поведения, которые регистрировались у него до начала конфликта.

7.5. Территориальное поведение черношейной каменки *Oenanthe finschi*

В отличие от самцов коростеля, которые при охране своих территорий избегают прямых контактов друг с другом, самцы этого вида на протяжении всего периода гнездования пребывают во взаимной видимости и регулярно вступают в агонистические взаимодействия. При высокой плотности популяции каждый самец имеет как минимум двух соседей и вынужден считаться с их присутствием, так или иначе меняя свое поведение в зависимости от обстоятельств.

Формирование территориальной структуры в период становления гнездящейся популяции. Самцы, прилетающие на место гнездования первыми, имеют все преимущества в выборе будущей гнездовой территории. Не имея пока конкурентов, они занимают обширные участки обитания площадью порядка 2.3—4.0 га. Границы их, в силу отсутствия соседей, остаются на первых порах относительно неопределенными. Большую часть времени самец-хозяин проводит в пределах центральной, сердцевинной зоны, где чаще всего сосредоточены его излюбленные песенные посты.

В последующий период массового прилета самцов идет процесс распределения между ними участков, пригодных для гнездования, и установления четких границ этих земельных выделов. На этой почве возможны весьма острые конфликты между претендентами на один и тот же участок, которые оказываются в высшей степени затратными энергетически. Как правило, такого рода взаимодействия наблюдаются в том случае, если пришлый самец пытается осесть в пределах территории, ранее уже занятой другим. Чаще всего, таковой оказывается как раз территория одного из ранних поселенцев, занимающая обширную площадь и не имеющая четко очерченных границ. В результате, первый хозяин такого участка может обнаружить пришельца чуть ли не в самой его центральной

части, когда возвращается сюда после продолжительного периода кормления где-нибудь на его периферии. Именно в таких ситуациях приходится наблюдать те весьма продолжительные взаимодействия, о которых идет речь. Возможны они также в тех случаях, когда первый претендент на участок занял его незадолго до появления второго претендента (например, утром того же дня).

Важно заметить, что описываемые события происходят в местности, которая мало знакома по крайней мере для одного из конфликтующих самцов. Для него место действия оказывается лишенным тех ориентиров, которые в общем случае делают пространство социально организованным. Возможно, что по этой причине взаимодействие выглядит довольно хаотичным. Этим же, вероятно, объясняется значительная длительность многих таких взаимодействий.

В связи с этим первый претендент на участок обладает некоторыми преимуществами перед оппонентом. Так или иначе, пространственная картина взаимодействия определяется, по крайней мере отчасти, расположением песенных постов пионера. А именно, его маршруты во время конфликта часто заключены между этими постами. Новый пришелец обычно также непроизвольно выбирает эти господствующие точки в качестве постоянных присад, и здесь происходят многие тесные встречи оппонентов. Зона конфликта охватывает, таким образом, весь участок обитания первого пришельца. В том случае, если первый претендент занял участок лишь незадолго до появления оппонента, недостаточно освоил его периферию и в ходе конфликта уступит часть этого участка оппоненту, то взаимодействие охватывает большую часть будущих территорий обоих самцов.

Общая схема взаимодействия такова. Более активный самец (первый претендент) пытается сблизиться с оппонентом, который часто подпускает его на дистанцию до одного метра или даже значительно меньшую. Оказавшись в непосредственной близости от пришельца, первый претендент иногда пытается напасть на него. То же может сделать и пришелец. Но гораздо чаще оба самца принимают характерные позы и движутся параллельно особым замедленным скользящим шагом (рис. 7.6). То один, то другой время от времени забегает в щели и пустоты, попадающиеся им на пути. По истечении нескольких минут претендент на участок взлетает, хозяин устремляется за ним, после чего снова повторяются описанные взаимные демонстрации — и так раз за разом, бессчетное количество раз, иногда целыми

часами кряду. При сближении оппонентов изредка можно наблюдать полет петлями одного из самцов вокруг другого — акция, характерная для предсовокупительного поведения самцов. Оба участника взаимодействия все это время поют не переставая.

Затем пришелец улетает и садится в другой точке территории, а хозяин спустя несколько секунд летит следом. При его приближении пришелец или улетает, или остается на месте, и в последнем случае следует новая серия параллельных пробежек. Иногда при этом вспыхивает короткая драка, во время которой оппоненты сцепляются лапами и клюют друг друга, катаясь по земле[4]. Иногда можно наблюдать погоню одного самца за другим в воздухе или совместные перелеты обоих оппонентов по параллельным траекториям.

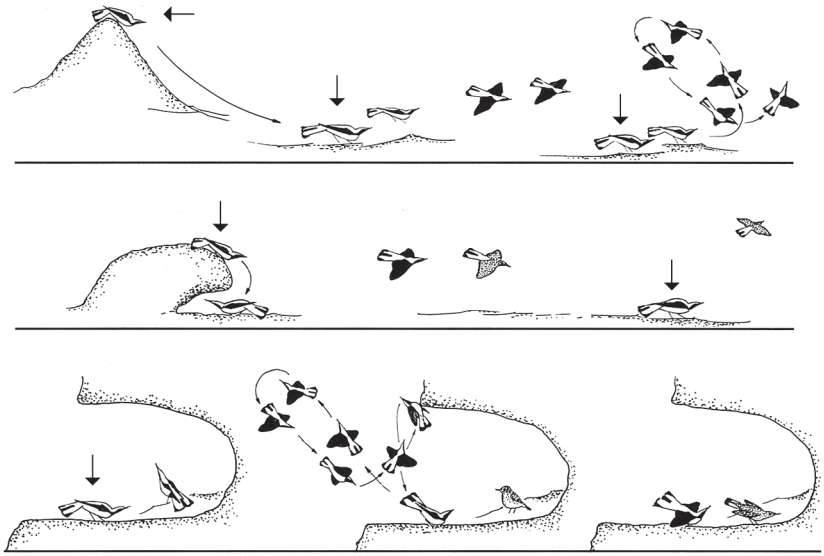


Рис. 7.6. Идентичность поз, наблюдаемых у самцов черношейной каменки *Oenanthe finschii* в контекстах агрессивного (вверху, конфликт между претендентами на один и тот же участок местности) и полового поведения. Средний рисунок — схема формирования брачной пары, нижний — копуляции (стрелками показана поза 19, изображенная также на рис. 2.2 и 5.15). Из: Panov 2005.

[4] Такие обострения конфликта наблюдали только в двух из 20 такого рода взаимодействий.

Вот временные характеристики одного такого взаимодействия (п-ов Мангышлак, 22 марта 1974 г.). В 13 ч 10 мин я застал конфликт самцов № 7 и 8, когда он был уже в разгаре. Спустя четыре часа с лишком (в 17 ч 25 мин) преследуемый самец № 8 был крайне ослаблен и покинул зону конфликта, вылетев на территорию третьего соседнего самца № 9, который до этого просто сидел на границе своего участка, не принимая участия во взаимодействии. Произошло короткое столкновение самцов № 8 и 9, закончившееся дракой, после чего самец № 8 в течение 35 минут кормился на чужой территории, не обращая внимания на ее хозяина. Затем самец № 8 вернулся на место конфликта с самцом № 7. Конфликт возобновился, стал более интенсивным и продолжался еще час, причем в результате более активный и менее ослабленный самец № 7 неожиданно отошел и уступил основной район конфликта своему оппоненту. Еще через 10 минут оба самца встретились уже на новой линии раздела своих территорий, патрулируя ее каждый со своей стороны.

Данные хронометража показывают, что птицы проводят в полете до 70 % всего времени конфликта. В конфликте длительностью около 6 часов самец остается в воздухе свыше 4 часов, и при крейсерской скорости 35 км/ч (явно заниженной) каждый оппонент должен покрыть за это время расстояние порядка 130—140 км. Неудивительно поэтому, что в конце достаточно продолжительного конфликта один из самцов почти не в состоянии летать и может покинуть на время зону взаимодействия. В этих паузах он непрерывно кормится, компенсируя энергетические затраты. При этом он пренебрегает даже нападениями со стороны хозяина того участка, где он оказался, уйдя от взаимодействия со своим основным оппонентом.

Интересной особенностью столь продолжительных агонистических взаимодействий оказывается феномен «саморазогревания». В таких взаимодействиях, длящихся по несколько часов, интенсивность их резко возрастает к концу конфликта. Это явление трудно согласовать с классическими «энергетическими» моделями мотивации (Хайнд 1963). Разумеется, любое объяснение здесь будет спекулятивным, однако разумной представляется модель поэтапной, поочередной цепной стимуляции восходящих отделов ретикулярной формации. Она стимулирует лимбическую систему, возбуждение которой передается уже в усиленном виде по нисходящим отделам в ретикулярную формацию, отсюда — вновь в лимбическую систему и так далее, по замкнутому кругу. В целом явление

можно уподобить физическому процессу, приводящему к эффекту гудения микрофона (паразитное самовозбуждение усилителя по принципу положительной обратной связи).

Контакты соседей на общей границе их территорий. Для черношейных каменок характерно весьма строгое соблюдение территориальных границ самцами, живущими по соседству. Для этого даже не требуется постоянной охраны границ посредством патрулирования самцом всего их периметра, как это происходит у степных агам (7.1).

Вместе с тем, живущие бок о бок самцы более или менее регулярно встречаются на линии границы, разделяющей их территории. В свете сказанного выше эти контакты представляются избыточными с функциональной точке зрения. Можно думать, что они более существенны для функционирования системы-организм, нежели системы-социум, поскольку обеспечивают периодический сброс активации и эмоций конфликтующих особей.

Обычно граница между соседними территориями проходит по хорошо заметным местным ориентирам (например, по воображаемым продолжениям вершин холмов, ограничивающих долину, или же по заметным валунам, лежащим на земле), но нередко — по совершенно однотипной, с точки зрения наблюдателя, местности. Ширина пограничной полосы составляет около 3—10 м, причем она тем шире, чем обширнее разделяемые ею территории. Именно в этой зоне впоследствии и происходят периодические контакты самцов.

Они приурочены к сравнительно коротким отрезкам границы, составляющим не более одной десятой части всего ее периметра (Панов, Иваницкий 1975). При этом совершенно очевидно неодинаковое отношение обладателя территории к тем участкам границы, которые отделяют территорию от владений разных его соседей. Так, например, в одном из исследованных кластеров территорий (Нахичеванский регион, Закавказье) самец № 2, имевший трех соседей, часто конфликтовал на границе с самцом № 3 (10 конфликтов), редко — с самцом № 4 (4 конфликта) и практически не конфликтовал с самцом № 11 (1 конфликт на протяжении месяца наблюдений).

Есть основания полагать, что подобная избирательность реакций обусловлена историей взаимоотношения самцов. В данном случае самец № 3 стал первым соседом самца № 2. Граница между их участками установилась в ходе трехчасового агонистического взаимодействия того типа, который был описан выше. Именно на этой

границе самец № 2 имел первый опыт ее патрулирования и часто появлялся здесь в дальнейшем, провоцируя контакты с самцом № 3. Два других его соседа заняли свои участки позже, что, возможно, и послужило причиной редкости дальнейших контактов самца № 2 с этими новыми его соседями.

Динамику такого рода взаимоотношений между самцами-соседями я проиллюстрирую данными, полученными в другой популяции черношейных каменок — на п-ове Мангышлак. Здесь на протяжении 9 часов 25 минут наблюдений 19, 20 и 21 марта 1974 г. я зарегистрировал 33 стычки самца № 12 с его соседом-самцом № 11 и 17 провокаций со стороны последнего, которые остались без ответа со стороны самца № 12. Совершенно иначе выглядела ситуация на границе территорий самцов № 12 и 13. Здесь я наблюдал всего лишь пять случаев активного ее посещения самцом № 12, тогда как 26 провокаций самца № 13 были им проигнорированы. Под провокацией я понимаю случай появления самца прямо на границе своего соседа, причем последний видит соперника, т. е. между ними устанавливается визуальный контакт.

Из общего числа таких визуальных контактов на границе самцов № 12 и 13 66 % были спровоцированы самцом № 12 или же привели к активному сближению с соседом. На границе самцов № 12 и 13 только 16.1 % от общего числа визуальных контактов были спровоцированы самцом № 12 или вызвали активную реакцию с его стороны, а 83.9 % были спровоцированы самцом № 13 и остались без ответа (рис. 7.7).

Как следует из этого рисунка, время, в которое самец вступит во взаимодействие с соседом, практически непредсказуемо. Сейчас провокация соседа оставляется без внимания, а спустя несколько минут хозяин в точно такой же ситуации сближается с соседом или же по собственной инициативе оказывается на границе и сам провоцирует взаимодействие.

Эти короткие конфликты проходят в мягкой форме, крайне редко переходя в эпизоды контактной агрессии. Они следуют с частотой от 0 до 5.0 в час (в среднем 1.9) и имеют максимальную продолжительность 1.7 минуты (в среднем 1.2 минуты, $n = 50$). Занимая сравнительно небольшое место в бюджете времени самца[5], они,

[5] На протяжении 47 минут наблюдений за холостым самцом № 12 он конфликтовал с соседними самцами 5.5 минут, 13.5 минут он находился на

тем не менее, могут иметь для него значительную энергетическую стоимость. Дело в том, что помимо разных форм парадирования перед оппонентом, в этих противостояниях большое место занимает наземная и воздушная локомоция, требующая определенных мышечных усилий (подробности см. в Панов 1978/2009: 88—98).

Все сказанное с очевидностью свидетельствует о том, что реакция самца на его соседей ни в какой мере не подчиняется простой схеме «стимул — агрессивная реакция». Об этом говорит хотя бы то обстоятельство, что значительная доля провокаций со стороны соседей оставляется самцом-хозяином без внимания. Дело выглядит скорее так, что мотивы рассматриваемых контактов относятся к сфере того, что можно назвать своего рода «физиологическим шумом», побочным эффектом внутренних физиологических процессов. С этой точки зрения происходящее обладает небольшой коммуникативной значимостью в плане передачи содержательных сообщений, которые, кстати сказать, ***ничего не меняют в структуре социума***. Их социальная функция в лучшем случае может обеспечивать взаимную неспецифическую стимуляцию и синхронизацию поведения партнеров на больших отрезках времени (порядка недель).

Роль эндогенных факторов в организации территориального поведения. Временная организация поведения на почве контактов с соседями находится под контролем целого ряда сложно переплетающихся причинных факторов как эндогенного, так и экзогенного характера. Под временной организацией мы понимаем частоту следования реакций патрулирования у данного самца, описываемую через длину пауз между отдельными посещениями границы и через длительность этих патрулирований. Оба показателя весьма изменчивы и подвержены очевидной временной динамике. Из экзогенных факторов важна прежде всего величина территории, обладателем которой является данный самец. У владельцев минимальных по размеру территорий при прочих равных условиях наблюдается мак-

---

песенном посту, 7.5 минут провел в воздухе, совершая рекламные полеты в сопровождении пения, и около 7 минут пребывал в других точках своей территории, но при этом практически не кормился. 13.5 минут самец находился вне поля зрения наблюдателя. Таким образом, временные затраты на саморекламирование и конфликты с соседями составили около 57% времени.

симальное число такого рода контактов на единицу времени. Это связано с отсутствием у этих территорий краевой буферной зоны (см. Панов, Иваницкий 1975), а также с повышенной частотой визуальных контактов хозяев таких участков с их соседями.

Что касается эндогенных факторов, то здесь напрашивается мысль о существовании микроциклов повышения и спада общего уровня активации. Доводом в пользу этого предположения может служить тот факт, что акты посещения границы часто группируются в серии, разделенные более длительными паузами (рис. 7.7). Правда, при сравнении с теоретической кривой оказывается, что акты патрулирования у данного самца распределены во времени случайно в соответствии с пуассоновским распределением. Впрочем, в реальных условиях трудно ожидать идеальной цикличности этих реакций, так как многообразные и непредсказуемые внешние влияния (например, появление пролетных самок) обеспечивают сброс активации по другим каналам, нежели взаимодействия с соседями, что нарушает картину строгой периодичности взаимодействий на границе.

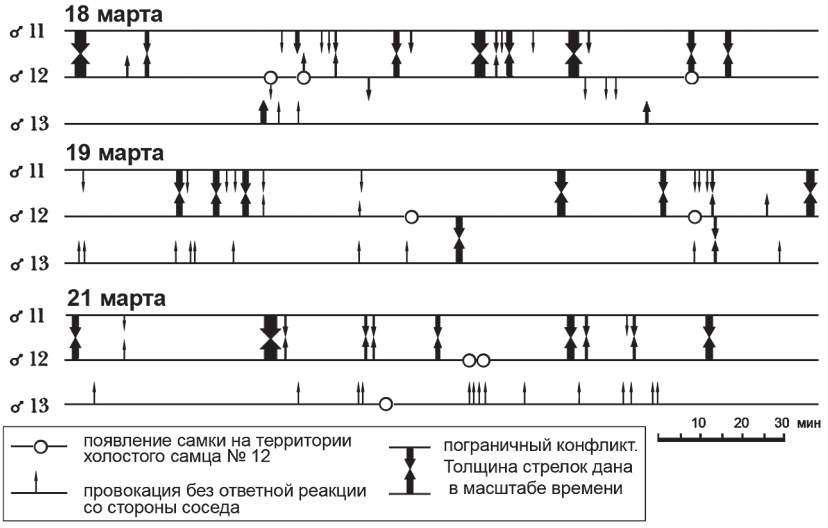


Рис. 7.7. Хронометраж патрулирования границ территорий тремя соседними самцами черношейной каменки *Oenanthe finschii*. Объяснения в тексте. Из: Панов 1978.

Тем не менее, реальность эндогенных микроциклов подтверждается тем обстоятельством, что длительность конфликта на границе имеет тенденцию обратно коррелировать с длительностью предшествующей ему паузы. Средняя продолжительность 52 конфликтов, которым предшествовали паузы в 15 минут и меньше, составляет 1.4 ± 0.2 минуты, тогда как средняя по 50 конфликтам после пауз длительностью свыше 16 минут почти вдвое выше (2.7 ± 0.2 минуты). Различия высоко достоверны ($p < 0.001$).

На больших временах прослеживаются постепенные изменения внутренней готовности к взаимодействиям с соседями. А именно, как частота посещений границы, так и длительность происходящих здесь контактов прогрессивно снижаются по ходу репродуктивного цикла. Максимальная частота наблюдается у холостых самцов в первые дни появления у них соседей. Средняя продолжительность такого рода контактов выше в тех случае, если во взаимодействия включены холостые самцы или самцы из тех пар, в которых самки еще не приступили к гнездостроению, и ниже у самцов в парах, находящихся на стадии гнездостроения, копуляции и насиживания; соответственно, в среднем 2.1 минуты ($n = 65$) и 1.5 минуты ($n = 33$).

Аналогичные закономерности намечаются и при рассмотрении другой категории территориального поведения — именно, рекламных полетов, выполняемых в сопровождении вокализации. Эта форма саморекламирования подчиняется следующей общей схеме. Сидя на песенном посту, самец воспроизводит типичные короткие песни, чередующиеся с паузами примерно такой же длительности. Сокращение продолжительности пауз обычно совпадает с короткими пробежками в характерных позах. О нарастании двигательной активности свидетельствуют короткие круговые перелеты в непосредственной близости от песенного поста с опущенной головой и приспущенным полуразвернутым хвостом[6]. Затем птица совершает длинный трепещущий полет, пересекая при этом большую часть своей территории. В полете короткие песни уступают место сплошной вокализации без пауз. В другом варианте рекламного полета птица взлетает высоко (иногда до 50 м), проделывает пируэты в воздухе, сопровождая их сплошной песней, после чего возвращается в исходную точку. При обоих вариантах полета во время посадки наблюдается пробежка в позе, близкой по конфигурации к

[6] Тесная связь динамики акустической и двигательной активностей.

тем, что наблюдаются при агрессивных контактах между самцами, в момент формирования пары и непосредственно перед копуляцией (рис. 7.6).

В периоды активного саморекламирования такие полеты могут занимать до 16 % временного бюджета самца-холостяка. Средняя частота полетов у двух соседних холостых самцов с вокализацией составляла 2.4 и 1.7 за 5-минутный отрезок (п-ов Мангышлак, 24 марта 1974 г.). Длительность полетов одного холостого самца варьировала от 3 до 54 с (в среднем 21.0 ± 3.0 с, $n = 21$). Полеты максимальной длительности продолжаются до 2 минут. Эти акты воздушной локомоции обычно объединены в серии, разделенные паузами длительностью в несколько минут.

Частота и интенсивность этих акций прогрессивно снижаются по ходу сезона гнездования. Максимальны они у холостых самцов, и резко снижаются на стадиях формирования и консолидации пары. Впрочем, в отдельные периоды, при длительном отсутствии самки в поле зрения самца, это поведение возобновляется, но в целом оно в это время очевидным образом деградирует по сравнению с предыдущим периодом одиночного существования самцов. Если у сильно холостого самца в состоянии высокой активации среднее число типичных рекламных полетов за 20-минутный отрезок времени составляет 4.7, то у самцов на стадии консолидации пары эта величина в периоды максимумов саморекламирования не превышает 0.8—1.1 за тот же временной отрезок. Как и у холостяков, полеты имеют тенденцию воспроизводиться сериями, но теперь они редко включают более трех полетов, а чаще два. Обычны также единичные полеты (рис. 7.8 Б).

Паузы между сериями также оказываются удлиненными, составляя от 10 минут до 1 часа 25 минут (в среднем около 30 минут). На стадиях гнездостроения эти полеты становятся еще более редким явлением, будучи теперь воспроизводимы с частотой 0.2—0.3 (редко 0.5) за 20 минут. Это поведение становится вновь достаточно обычным на стадии насиживания, когда самец испытывает дефицит общения с самкой. Но это имеет место далеко не у всех, а лишь у некоторых самцов.

Из сказанного очевидно, что фоновым детерминантом интересующего нас поведения можно считать дефицит социальной стимуляции. Этот фактор накладывается на долговременную эндогенную программу угасания этого типа активности по ходу сезона

размножения. На коротких временах, на той его ранней стадии, когда самцы еще холосты, не исключено влияние некой эндогенной микроцикличности в проявлении акций активного саморекламирования.

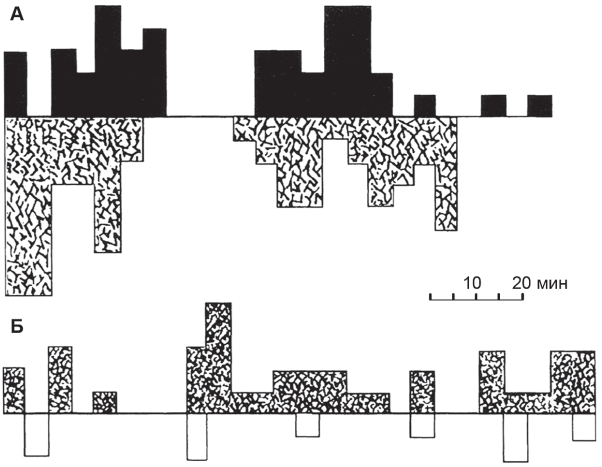


Рис. 7.8. Взаимная стимуляция полетов с вокализацией у самцов черношейной каменки *Oenanthe finschii,* обладающих соседними территориями.
А — оба самца холостые (число полетов — 43 и 57); Б — заштрихованы 35 полетов холостого самца, не заштрихованы 9 полетов самца на стадии гнездостроения.

Я проанализировал характер распределения во времени рекламных полетов одного холостого самца по данным 8.5 ч наблюдений за три последовательных дня. В анализ были включены только продолжительные полеты (длительностью свыше 18 с). Время наблюдений было поделено на отрезки в 5, 10 или 20 минут. При анализе с использованием 5-минутных отрезков распределение полетов не отличалось от случайного пуассоновского. При анализе 10-минутных отрезков отличия от пуассоновского распределения оказались достоверными при $p < 0.1$, а в случае 20-минутных отрезков обнаружены отличия от биномиального распределения при $p < 0.0025$. Таким образом, можно допустить, что при высоком уровне эндогенной стимуляции длительность искомого микроцикла может составлять величину порядка 10—20 минут. Не исключено, что частота рекламных полетов отражает общую цикличность локомоторной летательной активности, периодически возрастающую на базе неспецифической активации.

Регулярность следования особью ее эндогенной программе существенно нарушается возмущениями извне. Среди них наиболее постоянно действующими оказываются те, которые генерируются поведением самцов-соседей. Как видно из рис. 7.8, полеты одного стимулируют соответствующее поведение другого, так что их акции в значительной степени синхронизируются. Однако синхронизация остается частичной и не нарушает полностью собственную эндогенную ритмику каждой особи (рис. 7.8 А). Из этого рисунка видно, что как частота следования, так и интенсивность полетов различны у двух соседних холостых самцов (различия достоверны по критерию Вилкоксона при $p < 0.01$), несмотря на то, что птицы находятся на одинаковых стадиях репродуктивного цикла. У самцов, находящихся на разных стадиях цикла, могут быть синхронизованы за счет взаимной стимуляции лишь отдельные полеты или их короткие серии (рис. 7.8 Б). При этом редкие полеты менее активного самца (находящегося уже в паре) с большей вероятностью вызывают ответные полеты у его холостого соседа, чем наоборот. Иными словами, интенсивная летательная активность холостяка, способная, в принципе, вызывать ответные полеты у соседних самцов, редко приводит к такому результату, если эти соседи находятся на других стадиях цикла (когда полеты свечой подчиняются иной ритмике, с несравненно более длинным ее периодом).

7.6. Предсовокупительное поведение белошапочной черной каменки *Oenanthe picata capistrata*

Когда самка почти закончила постройку гнезда и остается лишь добавить еще немного мягкого материала в его лоток, у семейной четы наступает время спаривания. Этот процесс довольно длителен и потребует еще немало усилий. В это время самец все чаще посещает заранее выбранные им места свиданий. Ими служат обширные ниши в скальной стенке с ровным, почти горизонтальным полом, над которым нависает широкая каменная крыша. В распоряжении самца может быть одно или два таких убежища, расположенных в разных точках его территории, на разных расстояниях от гнезда.

В течение первых трех-четырех дней после завершения гнездостроения партнеры обычно держатся порознь. Непременное условие успешной копуляции — это посещение самкой места свиданий, когда в нем оказывается самец. Событие требует высокой согласо-

ванности поведения обоих членов пары. В преддверии каждой копуляции этот процесс занимает достаточно длительное время, иногда не менее часа.

Как правило, на протяжении дня имеет место только одна копуляция. О приближении очередного акта спаривания наблюдатель может судить по своеобразному поведению самца. Он держится в это время у подножия той скальной стенки, один из карнизов которой служит упомянутым выше местом свиданий.

Все его оперение самца сильно распушено, так что выглядит он как игрушечный черно-белый шарик. Пребывая в этом состоянии, самец то и дело отводит в сторону крылья, иногда начинает перебирать оперение клювом, но внезапно прекращает эти действия и замедленным трепещущим полетом перелетает на другой кустик (рис. 7.9). Все это сопровождается воспроизведением одного-трех вариантов короткой песни, которая звучит вполголоса и своей монотонностью резко контрастирует с разнообразным громким пением самца в иных, повседневных ситуациях.

Все поведение самца выглядит так, словно он находится в состоянии острой психической нестабильности. Об этом в первую очередь говорит обилие в его действиях актов комфортной активности, которые носят явный характер смещенных действий (displacement activity). Это отряхивания, лихорадочные прикосновения клювом к отдельным участкам оперения[7], потирание клюва о ветку и т. д. Анализ сочетаемости разных акций в их реальной последовательности позволяет предположить, что другие элементы моторики, которыми насыщено поведение самца в это время, имеют ту же мотивационную основу, что и хаотичное псевдокомфортное поведение. Я имею в виду такие действия, как отведение крыльев в стороны, задержи-

[7] В отличие от функциональной чистки оперения, когда оперирование клювом распределено по всем его участкам относительно равномерно, при смещенных чистках около 45.6 % прикосновений клюва направлены на крылья и 33.9 % — на оперение груди и брюшка. Кроме того, последовательность прикосновений к разным участкам оперения носит хаотический характер (Панов 1978/2009: 76, 211). Эта псевдокомфортная активность отчасти сходна с теми спонтанными неорганизованными чистками, которые у новорожденных млекопитающих четко совпадают со спонтанными эндогенными ритмами мозга, см. (Войно-Ясенецкий 1974: 59—62). Характерная особенность этого поведения у каменок — это почти неизменное его совпадение с песенной активностью (см. рис. 7.10).

вание их в этом положении (аналог сушения крыльев после купания) и замедленные короткие перелеты на трепещущих крыльях (рис. 7.10). Все это совершенно непредсказуемым образом может чередоваться с отдельными рекламными полетами (рис. 7.11).

Всю эту монотонную, хаотичную последовательность действий самца, занимающую десятки минут, можно рассматривать в качестве «сигнала», несомненно воспринимаемого самкой и определяющего ее готовность к продолжению событий. Я ни разу не видел, чтобы она выдала свое присутствие в то время, когда самец готовился таким образом к посещению места свидания. Но дальнейшее показывает, что она находилась где-нибудь неподалеку и оставалась в курсе происходящего.

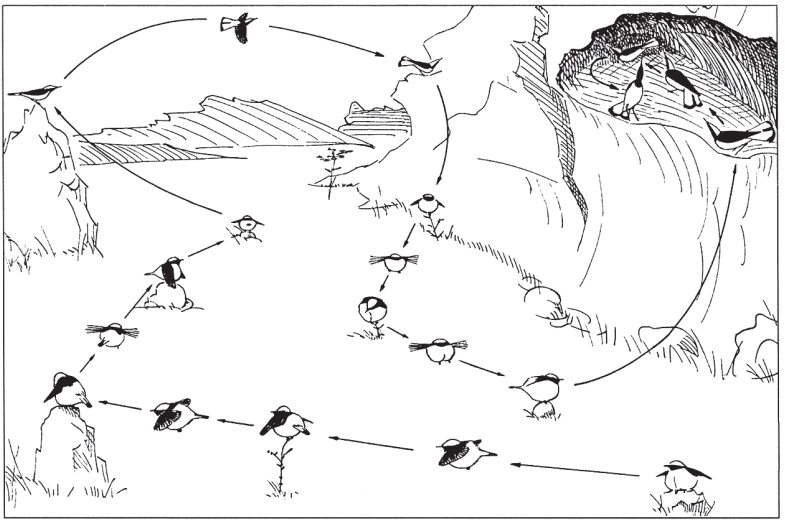


Рис. 7.9. Поведение самца белошапочной черной каменки *Oenanthe picata capistrata* непосредственно перед копуляцией. Объяснения в тексте. Из: Panov 2005.

Поведение самца неожиданно меняется самым коренным образом. Он внезапно устремляется на «карниз свиданий» и начинает выкрикивать там фразы песни, ничем не напоминающей ту его вокализацию, которая имела место до этого. Эти акустические конструкции представляют собой какофонию странных звуков, включающих в себя своеобразное шипение, завывания, бульканье, лай и нечто вроде скуления щенка. Как сама песня, так и те позы, которые самец принимает в эти минуты, ничем не отличаются от того, что приходится

видеть во время наиболее напряженных агонистических взаимодействий между самцами в период занятия ими гнездовых территорий.

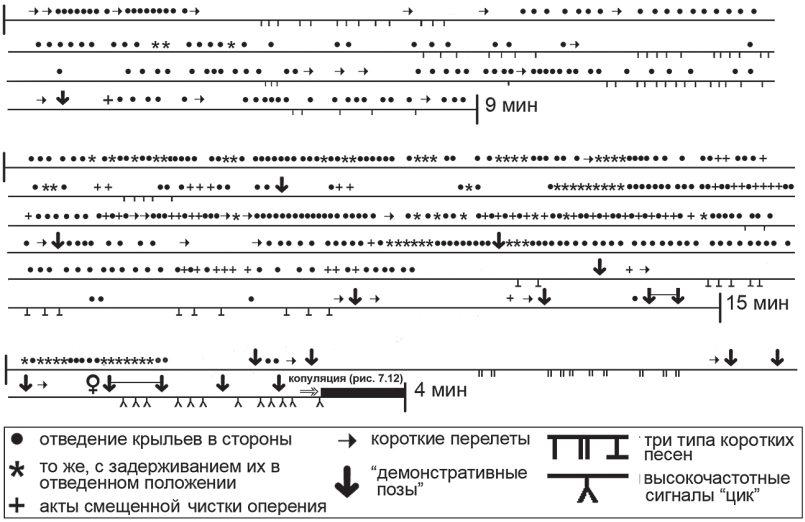


Рис. 7.10. Хронометраж поведения самца черной каменки на протяжении часа перед копуляцией. Даны три фрагмента длительностью 9, 15 и 4 мин. Из: Панов 1989.

В те немногие дни, когда готовность самки к спариванию максимальна, она прилетает к месту демонстраций самца в считанные минуты (это как раз и указывает на то, что от ее внимания не ускользнула описанная выше последовательность действий самца). Самка садится неподалеку от карниза, оказываясь в поле зрения самца. В этот момент он приходит в экстаз и начинает бегать по дну ниши, то выскакивая на край карниза, то забиваясь в ее самый темный угол. Самка прилетает к нему, и тогда он, не переставая петь, проделывает вокруг нее неистовый полет петлями, поочередно то отлетая от ниши, то возвращаясь обратно. Хвост самца широко развернут, амплитуда взмахов крыльев очень мала. Во время этого полета плоскость скольжения периодически изменяется, и после каждой петли самец мягко ударяется грудью то о пол ниши, то об ее потолок. Затем он усаживается на край карниза, а самка бежит в позе приглашения к спариванию в дальний темный угол ниши. Самец отводит крылья в стороны, очень мелко трепещет ими и плавно взлетает на спину самки (рис. 7.12).

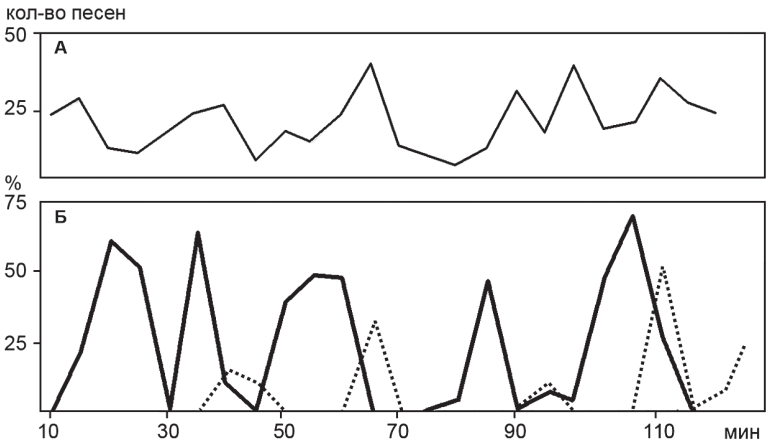


Рис. 7.11. Соотношение между песенной активностью (А), комфортной активностью (Б, сплошная линия) и распределением во времени полетов свечой (Б, пунктир) у самца белошапочной черной каменки *Oenanthe picata capistrata* непосредственно перед копуляцией. На вертикальной оси нижнего графика процент времени от 5-минутных отрезков. Из: Панов 1978.

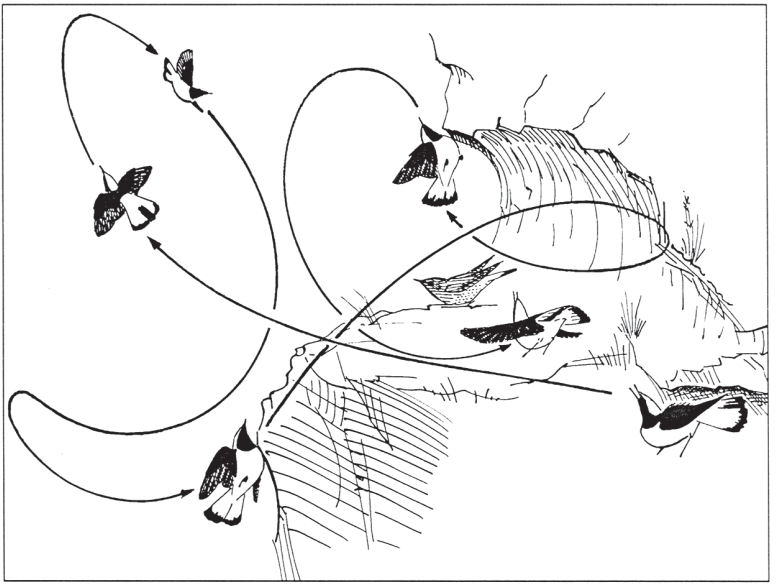


Рис. 7.12. Поведение самца белошапочной черной каменки *Oenanthe picata capistrata* в момент спаривания. Объяснения в тексте. Из: Panov 2005.

Взаимодействия, ведущие к копуляции, не всегда протекают точно в соответствии с описанной схемой. Иногда самец по несколько раз кряду наведывается на свой карниз, прежде чем здесь появится его супруга. Или же самка прилетает к месту свиданий в тот момент, когда самец пребывает в настроении, не соответствующем ситуации. Порой брачные игры почему-либо прерываются, когда они в самом разгаре, и спаривания не происходит. Согласованность поведения партнеров нередко нарушается вмешательством в процесс посторонних особей.

Все это служит причиной безуспешности многих попыток копуляции у данного вида. У одной пары, находившейся под пристальным наблюдением, мне так и не удалось увидеть ни одного спаривания. Первую попытку копуляции я наблюдал 17 марта, вторая, на следующий день, была нарушена вмешательством постороннего самца. 19 марта самец активно посещал место свиданий, пытаясь привлечь сюда самку. В 11.00 она прилетела к нему, но попытка копуляции была нарушенная вмешательством пришлой самки. В этот день в промежутках между посещениями самцом карниза свиданий он затратил на псевдокомфртную активность 13.6 % того времени, пока оставался в поле моего зрения между 8 ч 40 мин и 11 ч 10 мин и 21.2 % времени с этого момента до 14 час 00 мин. В общей сложности смещенные чистки оперения заняли у самца 58.3 минуты, то есть 17.5 % его временного бюджета. В вечерние часы самец вел себя сходным образом, не предпринимая попыток к копуляции. Утром 21 марта та же псевдокомфортная активность заняла 9.7 % всего того времени, пока самец находился у меня на виду.

У другой пары, за которой я вел почти непрерывные наблюдения, за 4 дня максимальной сексуальной активности самки птицы спаривались четыре раза, но шесть других взаимодействий в месте свиданий окончились ничем. Наиболее гладко проходят первые копуляции, а к концу периода спариваний самка становится агрессивной и в самый последний момент не подпускает к себе самца.

Черношейные каменки, о которых речь шла в разделе 7.5, практикуют сходную систему подготовки к спариванию в нишах каменистых обрывов. Наблюдения за парами этого вида показали, что количество копуляций не меньше числа яиц в кладке, а количество посещений самкой самца, поджидающего ее в нише, вероятно, еще выше. Не исключено, что копуляция предшествует откладке каждого

последующего яйца. Так, в паре черношейных каменок я наблюдал копуляции 26, 28 и 29 марта (25 и 27 марта наблюдения не проводились). 30 марта отмечено незавершенное взаимодействие: самка, прилетев к демонстрирующему самцу, отвергла его попытку к сближению. На следующий день я обследовал гнездо сразу же после регистрации попытки к спариванию. Оно располагалось глубоко, так что его содержимое могло быть обследовано только наощупь. Здесь было не менее четырех яиц, т. е. почти полная или полная кладка. Из этого следует, что негативная реакция на приближение самца развивается у самки к моменту завершения кладки, что, однако, не мешает ей прилетать в нишу к демонстрирующему самцу.

Судя по тем же наблюдениям, самка может прилетать в нишу к самцу и тогда, когда еще не окончательно готова к копуляции. Именно в этих случаях она, оказавшись в месте свиданий, перебегает в нише в «агрессивной» позе. В момент приближения самца самка делает угрожающие выпады в его сторону, прерывая тем самым попытку к копуляции. Такие неудачные попытки к копуляции имеют место, вероятно, при самых первых контактах партнеров в совокупительной нише и, несомненно, при заключительных посещениях ниши самкой в конце фазы копуляции.

Все сказанное свидетельствует, на мой взгляд, о трудностях преодоления аверсии в отношении прямого телесного контакта между половыми партнерами у видов с развитой системой строгой территориальности. В результате, по крайней мере, один из партнеров оказывается в состоянии стресса в тот момент, который непосредственно предшествует копуляции. Именно этим можно объяснить монотонность и хаотичность поведения самцов черной каменки в преддверии спаривания. Сторонним наблюдателем эти протяженные во времени последовательности моторных актов, сопровождаемые к тому же вокализацией, легко могут быть истолкованы как структурированное «коммуникативное сообщение», адресованное самке. Я же воспринимаю суть этих секвенций как проявление информационного шума, основной характеристикой которого оказывается весьма высокий уровень избыточности. Наиболее очевидным свидетельством этого может служить рис. 7.10.

Глава 8. Что может дать изучение коммуникации у приматов для проблемы происхождения языка?

Из знакомства с пятью предыдущими главами непредвзятый читатель легко мог сделать вывод, что рассмотренные в них коммуникативные системы не имеют ничего общего с языковым поведением людей. Напрашивается мысль, что поиски сходства между сигнальным поведением животных и языком человека могли бы быть более продуктивными, если взять для сравнения животных из той группы видов, к которой принадлежим и мы сами. Я имею в виду отряд приматов.

На рис. 8.1 приведено филогенетическое древо отряда приматов, включающего в себя более 200 видов. Из схемы можно видеть, что входящие в него виды сильно различаются по эволюционному возрасту. Так, гиббоны отделились от основного ствола Hominoidea около 15—20 млн. лет назад. Несколько позже произошло отщепление от той второй ветви, что ведет к человеку, подсемейства орангутанов, из которого до современности дожил только один вид *Pongo pygmaeus* (рис. 8.2).

В этой главе я приведу некоторые литературные данные по коммуникативному поведению видов, оказавшихся в процессе эволюции отряда приматов либо в стороне от той его ветви, которая привела к становлению *Homo sapiens* (низшие узконосые и мартышковые обезьяны), либо располагающихся на филогенетическом древе ближе к ее основанию (гиббоны и орангутан).

Хочется надеяться, что приведенные ниже материалы дадут возможность читателю непредвзято сопоставить рассмотренные выше коммуникативные системы у насекомых, рептилий и птиц, с одной стороны, с тем, что мы видим в этом плане у названных видов приматов. Вопрос состоит в том, смогли ли эти наши отдаленные родичи продвинуться вперед настолько, чтобы их системы коммуникации оказались принципиально отличными от присущих всем прочим представителям животного мира. Стали ли эти системы

свободными от таких свойства проанализированных в предыдущих главах, как континуальность сигнальных средств, их семантическая вырожденность и высокая избыточность в трансляции сообщений?

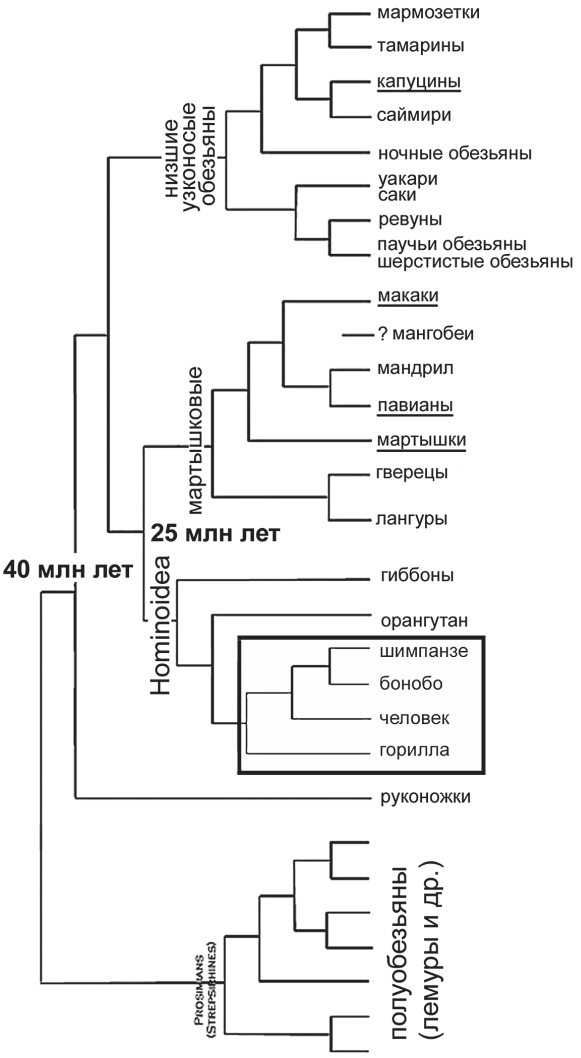


Рис. 8.1. Филогения отряда приматов. По: http://whozoo.org/mammals/Primates/primatetree.jpg, с изменениями. Подчеркнуты названия групп, интенсивно исследуемых приматологами в контексте проблемы когнитивных способностей приматов и эволюции языка.

8.1. Сигнальное поведение низших узконосых и мартышковых обезьян[1]

К сожалению, среди опубликованных работ на эту тему нелегко найти такие, где структура сигнального поведения исследуемого вида была бы описана с необходимой полнотой. Подобно тому, что мы видим у птиц, «сигналы» в репертуарах большинства (если не всех видов без исключения) видов обезьян имеют полимодальную природу. Они базируются на неразрывной связи сигнальных средств, транслируемых по разным каналам связи: оптическому (моторные компоненты «позирования», локомоции и лицевой мимики), тактильному (груминг) и акустическому (вокализация), а у низших узконосых обезьян — еще и химическому (маркирование социально значимых точек участка обитания).

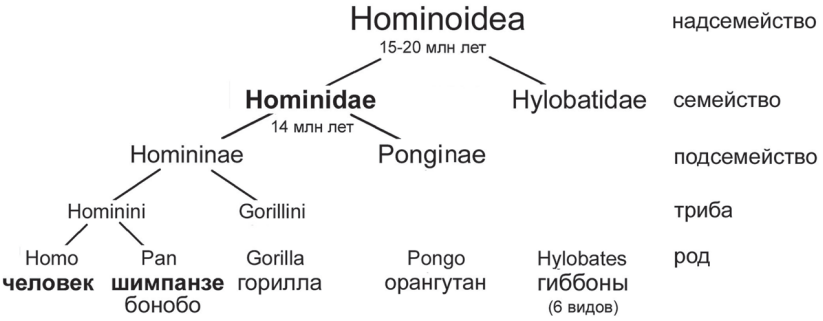


Рис. 8.2. Филогения надсемейства Hominoidea. По: Goodman et al. 1990

Игнорирование этого обстоятельства существенно снижает познавательную ценность результатов по анализу коммуникативной функции тех или иных «сигналов» в многочисленных работах, где сообщения какой-либо одной модальности рассматриваются без учета всех прочих.

[1] Места на филогенетическом древе приматов, занимаемые видами, данные по которым приведены в качестве примеров, показано на рис. 8.1.

8.1.1. Сигнальное поведение свинохвостого макака **Macaca nemestrina**

В качестве примера рассмотрим статью Дарио Мэстрипиери (Maestripieri 1996) под названием «Жестовая коммуникация у свинохвостых макаков и ее оценка с точки зрения когнитивных способностей вида». В ней рассматривается ситуационное использование этими обезьянами «некоторых наиболее броских (prominent) жестовых сигналов», транслируемых по оптическому и тактильному каналам, но ни словом не упоминается вокальный компонент сигнализации[2]. Автор приводит каталог из 15 «сигналов» самого разного уровня интеграции — от тех простейших, которые генерируются лицевыми мышцами [оскал зубов (bared-teeth), чмоканье губами (lip-smack) и др. — всего 5] до осуществляемых в ходе телесного контакта двух особей [прикосновение рукой к лицу партнера (touch-face), объятия (embrace), садка (mount)][3].

Все коммуникативные функции Мэстрипиери рассматривает применительно к двум обширным категориям. Это, с одной стороны, демонстрации иерархического статуса коммуникантов, а с другой — их аффилиативные отношения[4]. Автор пишет, что оскаливание зубов и подставления под садку были *главным образом* «сигналами подчинения» и у самок и у самцов, а садка без копуляторных толчков — свидетельством доминантного статуса активного партнера, вне зависимости от его половой принадлежности. Обхватывание социального партнера руками спереди (embrace), а также нахмуривание с широко открытым ртом (eyebrow display) использовались особями обоих полов для поддержания позитивных, дружеских отношений (affiliative and bonding patterns).

С наибольшими трудностями автор статьи столкнулся при попытке выяснить «значение» (буквально, meaning) лицевой мимики под названием «кислая гримаса» (КГ, pucker), которая наиболее часто регистрируется при социальных взаимодействиях (34.5 % от

[2] Упоминаются лишь механические звуковые сигналы, производимые при чмокании губами и щелканье зубами.

[3] Об опасности перекрывания категорий при таком способе классификации поведенческих проявлений ради составления их каталога см. 2.2.1 и 2.2.2.

[4] Следует заметить, что границы обеих этих категорий весьма расплывчаты, так что социальные функции поведенческих проявлений, которые они охватывают, достаточно широко перекрываются.

общего числа зарегистрированных «жестов»). Эта акция интересна еще и в том отношении, что, будучи постоянным звеном сигнального репертуара у свинохвостых макаков, очень редко наблюдается у прочих видов приматов (Maestripieri 1996: 999). Так или иначе, попытки выявить конкретную функцию КГ предпринимались и ранее рядом исследователей. Одни считали, что акция сопровождает уход от взаимодействия (avoidance), другие — что это фрагмент поведенческих цепочек на стадии завершения агрессии, служащий «сигналом» либо угрозы либо «умиротворения» оппонента.

Как пишет Мэстрипиери, «Самки адресуют КГ другим самкам (реже самцам), когда сидят от них близко (1—2 м) или поодаль (20—25 м), или демонстрируют эту гримасу через плечо, уходя от другой особи, вне зависимости от того, к какому полу та принадлежит». Нечто похожее наблюдали в тех случаях, когда КГ адресуется самцом самке. Самка иногда адресует КГ самцу, пытаясь, как можно полагать, привлечь его на свою сторону в конфликте с третьей особью. Самец же проделывает ту же акцию, чтобы отвлечь ее от взаимодействия с другими самцами. Самки часто отвечают такой мимикой на КГ другой самки, направляясь в ее сторону с намерением предпринять такие «дружеские» (friendly) действия, как обхват руками спереди, участие в аллогруминге или взятие из ее рук детеныша. Когда самец адресует КГ самке, эта акция часто ассоциируется с прикосновением к ее крупу (hip-touch) и садкой. Детеныши-самцы адресуют КГ друг другу во время «игровых погонь» (Maestripieri 1996: 1015—1016). Как следует из текста далее, КГ широко используется также при взаимодействиях между самками и их детенышами.

Из этого перечисления ситуаций, в которых наблюдается КГ, становится совершенно очевидным, что акция эта при всем желании не может быть привязана хоть сколько-нибудь определенно к некоему четко очерченному контексту. Иными словами, сама акция как таковая, взятая в отрыве от прочих звеньев реальных поведенческих цепочек (например, сближение с партнером — КГ — дальнейшее приближение к нему — аллогруминг), оказывается ***семантически пустой, вырожденной***, не отличаясь в этом смысле от всех тех «сигналов», с которыми мы познакомились ранее на примере стрекоз, ящериц и чаек.

В сущности, это заключение не противоречит окончательным выводам Мэстрипиери, а лишь высказано мной с большей определенностью, в терминах семиотики, с позиций того аналитического

подхода, который предложен в этой книге. Вот что говорит сам автор статьи, суммируя результаты своего исследования: «Полученные данные подтверждают гипотезу, согласно которой КГ выполняет генерализованную функцию сокращения индивидуальных дистанций между особями или, иначе, мобилизацию их к каким-либо совместным акциям (summoning function). Хотя за обменом этими гримасами со стороны самца и самки часто следуют половые контакты, а в случае такого же диалога между самками — объятия, аллогруминг и передача из рук в руки детеныша, общим здесь является то, что КГ способствует преодолению антагонизма при сокращении индивидуальной дистанции и открывает возможность неагрессивных взаимодействий» (Maestripieri 1996: 1016).

Вопроса о том, каким образом автору удалось-таки примирить это очевидное несовершенство коммуникативных возможностей свинохвостого макака с идеями «когнитивной революции» и даже истолковать его в качестве *иллюстрации их немалых психических способностей*, я коснусь в заключительном разделе этой главы (8.4).

8.1.2. Вокальный сигнал «ку» у медвежьего макака **Macaca arctoides**

Задача, поставленная Бауэрсом и де Ваалом с целью установить коммуникативную функцию этого звука (Bauers, de Waal 1991), совершенно аналогична той, которая оказалась в центре внимания в исследовании Мэстрипиери (поиск «значения» КГ). Но если там речь шла исключительно о двигательных стереотипах (моторные координации и лицевая мимика), то в данном случае о них ничего не говорится при обсуждении вокализации.

Звук «ку» в качестве гомологий присутствует в вокальных репертуарах по крайней мере семи видов макаков, и потому он ранее привлекал к себе внимание многих исследователей поведения приматов. Как и в случае с «кислой гримасой» у *Macaca nemestrina*, по поводу коммуникативной функции звука «ку» высказывались разные гипотезы. Одна из них состояла в том, что он служит отражением внутреннего настроя отправителя на готовность к социальному контакту.

Для проверки этого предположения был поставлен контролируемый эксперимент на взрослых особях. Оказалось, что услышать эту позывку гораздо вероятнее от особи, находящейся в одиночестве, нежели от обезьяны, контактирующей в данный момент с дру-

гими. Самки с большей вероятностью повторяли звук «ку», если после первого его произнесения им за 30 с не удавалось вступить в дружеский контакт с социальным партнером. Для фокальных самок в опыте вероятность сближения с другой особью с последующим контактом такого рода была значительно выше по сравнению с аналогичными ситуациями в контроле. Все это, наряду с другими данными[5], утвердило авторов исследования в мысли, что этот звук следует рассматривать как «контактную позывку» (contact call), или другими словами, в качестве петли обратной связи в ситуации, в которой отправитель сигнала нуждается в аффилиативных контактах. Кроме того, авторы утверждают, что «выпрашивание» особью возможности вступить в дружеский контакт с кем-либо из членов группы может служить также способом избежать агрессии с их стороны. Ответная вокализация того же характера помогает индивиду установить место пребывания других конспецификов.

В заключение авторы пишут, что перед нами «социальный инструмент» (social tools), оказывающий влияние на конспецификов и способствующий повышению предсказуемости событий в группе. Нетрудно видеть, однако, что коммуникативная функция этих вокальных посылок выглядит не намного более определенной (семантически очерченной), нежели «кислая гримаса» у свинохвостых макаков. Однако, поскольку статья была опубликована еще до того, как когнитивная революция развернулась в полную силу, авторы и не пытались установить точное «значение» исследуемой ими вокализации.

8.1.3. Вокальный сигнал «чак» у беличьих обезьян **Saimiri sciureus**

В опытах Бибена и Симмеса группе из 14 индивидов (взрослый самец, 9 взрослых самок и 4 неполовозрелых особи) предъявляли магнитофонные записи звуков, полученные от членов этой группы и от конспецификов, записанных на стороне (Biben, Symmes 1991).

Для этих обезьян характерна постоянная интенсивная вокализация. Как пишут авторы, группа из 8—10 особей в норме продуцирует на протяжении часа сотни звуков «чак». Этот сигнал варьи-

[5] Значения латентных периодов, предшествующих вокализации в разных контекстах.

рует по форме. Он может состоять из 1—3 (редко большего количества) однотипных элементов. Как правило, в вокализации каждой данной особи однократные и серийные звуки чередуются тем или иным способом.

Помимо сигнала «чак» можно одновременно слышать три другие [трель, кудахтанье (cackle) и чириканье (peep)], выполняющие неодинаковые функции[6]. Так, кудахтанье наиболее часто используется в агонистических взаимодействиях умеренной напряженности. В категории «чириканье» можно выделить три варианта — сигнал тревоги, вокализация во время игр и ювенильная позывка. Что касается трелей, то они наблюдаются в ситуациях доступа к корму и в качестве реакции на новизну (Biben, Symmes 1991: 10).

В ответ на проигрывание сигнала «чак» члены группы издали за 4 с 86 тех же самых звуков (47 %), 14 трелей (8 %), 12 чириканий (7 %) и 13 кудахтаний (7 %). Распределение этих сигналов не отличалось статистически от того, которое наблюдается при спонтанной вокализации за ту же единицу времени (47, 4, 9 и 1 %).

Основной задачей этого исследования была отработка методики использования магнитофонных записей при изучении поведения приматов. Поэтому авторы статьи не претендовали на тонкий анализ вокальной коммуникации у беличьих обезьян. Я же использовал приведенные в ней данные, чтобы обозначить содержащийся здесь очевидный намек на отсутствие какой-либо строгой системы в двустороннем обмене акустическими «сигналами» у данного вида. В частности, бросается в глаза монотонность повторения однотипных сигналов (избыточность) и использование структурно различных звуков в однотипных контекстах.

О некоторых интерпретациях значимости звука «чак» с точки зрения Бибена и Симмеса будет сказано в заключительном разделе этой главы (8.4).

8.1.4. Вокальная коммуникация у гелад **Theropithecus gelada**

На лингвиста Брюса Ричмана сильное впечатление произвела интенсивность вокальной активности этих обезьян, которая мне напоминает «болтливость» беличьих обезьян, о которой только что шла речь. Этот автор пишет: «Обилие звуков и спектр их вариаций

[6] По данным более ранних исследований.

в вокальном репертуаре гелад поистине поразительны (truly remarkable). Почти все контакты особей, включенных в разнообразные альянсы и коалиции внутри социальной группировки, сопровождаются богатейшей вокализацией. Это случается всякий раз, как два индивида сближаются или расходятся, проходят мимо друг друга, начинают или заканчивают сессию груминга, угрожают особи, оказавшейся слишком близко, просят (solicit) поддержки или ободрения, и так далее. Высота звуков варьирует от фальцета до той, что характерна для разговора людей (human conversation-like pitch ranges), и до хрипения, типичного для некоторых павианов рода *Papio*. Можно слышать гнусавые хрюкания; протяженные мелодичные сложно организованные звуки; все варианты stop consonants, фрикативов и глайдов; по разному звучащие гласные[7]; голоса напряженные и приглушенные; и многое другое. Разнообразие касается не столько индивидуализации звуковых посылок, сколько ритмики и мелодической организации вокальных конструкций. Ритм может быть быстрым, замедленным, типа стаккато, скользящим, с ударение на начальный либо на конечный фрагмент. Возможны мелодии с равномерно распределенными музыкальными интервалами, покрывающие две или три октавы; другого характера — с повышением или понижением музыкального тона; в точности повторяющие произнесенные ранее тона или падающими. Вопрос состоит в том, как объяснить такое богатство вокализации» (Richman 1987: 199; 1995).

Ричман почти не касается вопроса семантики вокальных сигналов. Из тех десяти их типов, которые, по его словам, можно дифференцировать на основе ответных реакций на них со стороны особей-реципиентов[8], только четырем придана функциональная окраска [выпрашивание (solicit), угроза, защитная угроза (defensive threat), тревога]. Автора интересуют главным образом механизмы, которые обеспечивают согласованность коммуникантов при обмене ими вокальными сигналами. Например, как один из них начинает свою партию, как бы предвидя старт вокализации партнера. По мнению Ричмана, «гелады обладают способностью угадывать (“figure out”)

[7] Вызывает сомнение правомерность использования терминов «согласные» и «гласные» в применении к вокализации обезьян.

[8] «Индивидуальные звуки, которые выглядят так, словно гелады отвечают на них так, как если бы это были реальные сущности, надежно отличаемые индивидом от других» (Richman 1987: 203).

темп и ритм вокальной конструкции, воспроизводимой другой особью, и могут осуществлять точный (precise) контроль над временными параметрами своей собственной вокализации» (Richman 1978: 569). На основе этих заключений автор делает далеко идущие выводы о начальных этапах эволюции речи у людей (см. ниже, 8.4.1).

Несколько позже система вокализации у гелад была детальнейшим образом изучена группой немецких зоологов (Aich et al. 1990). Хотя ссылки на все работы Ричмана присутствуют в обширном списке источников, цитируемых этими авторами (38 названий), они ни словом не упоминают «своеобразия» вокализации вида, которое выглядело столь поразительным с точки зрения лингвиста. В вокализации гелад не удалось обнаружить каких-либо принципиальных отличий о того, что известно в этом плане для других видов мартышковых обезьян (роды *Papio* и *Macaca*).

В работе, о которой идет речь, приведен каталог из 22 вокальных сигналов, с подробнейшим описанием контекстов, в которых они используются. Если, по Ричману, звуков связаны друг с другом постепенными переходами, то в этой работе *все они без исключения* рассматриваются в качестве звеньев идеального континуума (рис. 8.3).

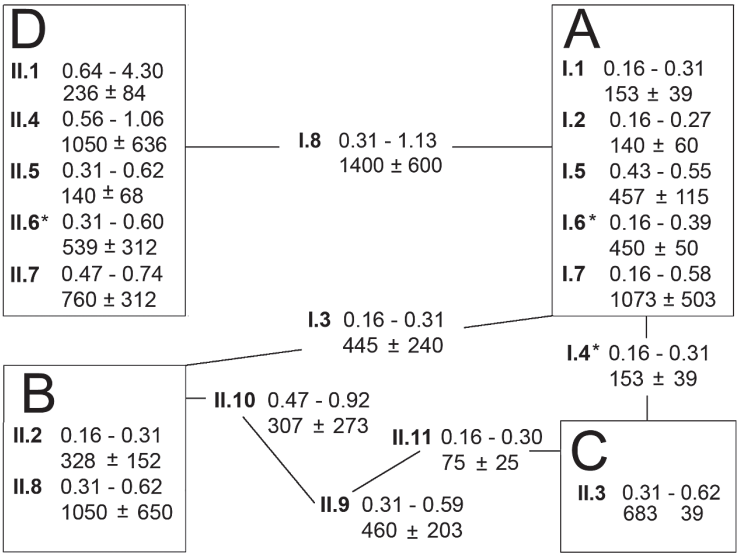


Рис. 8.3. Континуальность вокальной системы гелад *Theropithecus gelada*. По: Aich et al. 1990.

С функциональной точки зрения вокальные сигналы гелад отнесены авторами всего лишь к двум категориям. Одиннадцать обозначены как контактные позывки и столько же в качестве сигналов агрессии и самозащиты (aggressive-defensive calls). При этом границы между категориями скорее условны. Например, два типа контактных звуков, используемых при сексуальных контактах, могут воспроизводиться в сочетании с моторикой, отражающей агрессивный настрой у самцов и намерения самозащиты у самок. Дано подразделение звуков и на более четко очерченные классы, такие, например, как произносимые во время кормления, угроза и подчинение. Подчеркивается также, что уровень вокальной активности и частоты использования тех или иных сигналов в репертуаре особей во многом зависит от их возраста и социального ранга. Иными словами, в трактовке Айч с соавторами, эта вокальная система ничем не отличается от того, что мы видим у прочих видов приматов, достаточно хорошо изученных в этом плане.

Стоит указать на одно любопытное обстоятельство. Как было экспериментально показано Т. Бергманом, самцы гелады (в отличие о того, что известно для бабуинов) не используют вокальные сигналы для распознавания социальных партнеров. По мнению автора, гелады-самцы или неспособны к узнаванию голосов других самцов, или не нуждаются в том, чтобы сканировать (keep track) активность даже тех из них, с которыми постоянно пересекаются в ходе социальных взаимоотношений (Bergman 2010).

8.1.5. Обмен вокальными сигналами между двумя группами тамаринов **Saguinus oedipus**

В экспериментах, поставленных МакКоннелом и Сноудоном, одной группе этих обезьян предоставляли возможность слышать голоса особей, относящихся к другой группе (McConnell, Snowdon 1986). Группы содержались в разных вольерах в условиях взаимной акустической изоляции. В ходе эксперимента изолирующую преграду временно устраняли и фиксировали все реакции особей первой группы на акустическую активность второй. Таким образом, имитировали ситуацию вторжения группы 2 в участок обитания группы 1.

Через несколько секунд после устранения звукоизолирующей преграды члены обеих групп начинали издавать серии сигнала 1 [долгий крик (long call)]. Эта акустическая активность сопрово-

ждалась такими формами поведения, как вздыбливание шерсти и ольфакторное мечение разных точек вольера. Кроме того, по сравнению с контролем, увеличивались индивидуальные дистанции между членами группы (decreased huddling)[9]. Все эти поведенческие проявления сопровождают только взаимодействия тех групп, которые контактируют впервые.

Вокальная активность включала в себя, помимо долгих криков, следовавших с весьма высокой частотой, еще 4 звуковых сигнала. У самок преобладала тенденция издавать типичный долгий крик, тогда как для самцов были характерны чирикающие звуки (F chirps, по терминологии авторов). По ходу акустического взаимодействия эти звуки постепенно преображались в чирикающие трели (F chirp trills), издаваемые преимущественно самцами. Затем они трансформировались в свистовые чириканья (F chirp-whistle), которые представляли собой комбинации чирикающих трелей с долгим криком. Эти звуки издавали на равных особи обоих полов (рис. 8.4).

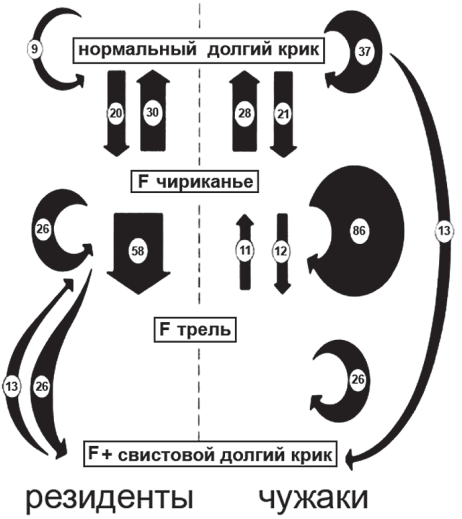


Рис. 8.4. Вокализация при акустическом контакте между двумя группами тамаринов *Saguinus oedipus*. Показаны только такие переходы между вариантами звуков, которые фиксировались более 9 раз. Стрелками в виде незамкнутых окружностей показаны переходы к тому же самому звуку. Объяснения в тексте. Из: McConnell, Snowdon 1986.

[9] Эти наблюдения отвечали результатам полевых исследований данного вида.

Такие трансформации звуков имели место лишь в группе 1 (резиденты, на чей участок произошло «вторжение» чужаков), тогда как в группе «пришельцев» наблюдалась тенденция к монотонному повторению звуков, поступающих со стороны «резидентов»[10].

Этот пример может служить прекрасной иллюстрацией таких свойств сигнализации, как полимодальность (параллельное использование акустического, оптического и химического каналов), избыточность (многократное монотонное повторение одних и тех же акций разных модальностей) и континуальность (плавная трансформация в структуре транслируемых звуков).

8.1.6. Манифестация приветствия у самцов в гибридной группировке гамадрила Papio hamadryas *и бабуина* P. cynocephalus

Коммуникативные функции приветствий изучали на протяжении 9 лет в устойчивой группировке двух названных видов и их гибридов, обитающей в обширной открытой выгородке Мадридского зоопарка (Colmenares 1990). Для павианов характерны матрилинейные структуры социальных группировок. В однополых диадах самок и в разнополых парных альянсах достижение стадии полной социальной совместимости знаменуется взаимодействиями на почве груминга.

В диадах самцов эта стадия наступает очень редко, здесь господствуют взаимная нетерпимость и конкуренция, находящие выражение в открытой агрессии. Самцы гамадрилов не вступают в отношения груминга, но часто обмениваются приветствиями, особенно при высоком уровне возбуждения, провоцируемом социальной напряженностью. Взаимодействия с использованием приветствий у гамадрила и бабуина несколько различны. Данные получены на 20 самцах, находившихся под наблюдением в течение 9 лет. Количественно проанализированы 1583 мирных взаимодействия и 1039 агрессивных ситуаций с участием этих особей.

Приветствие определено в качестве взаимодействия, где обмен акциями между его участниками рассматривается в качестве диалога. Во внимание принимали характер поз и взаимную ориента-

[10] В такого рода взаимодействиях принимали участие только самцы и самки, находящиеся в парах и не имеющие в данный момент потомства. Поведение расширенных семейных групп было много более сдержанным.

цию коммуникантов, их локомоцию, лицевую мимику и вокализацию. Наиболее значимая особенность этих взаимодействий есть их трехстадийный характер (фазы сближения, пребывания на короткой дистанции, уход). Каждой из фаз свойственен характерный для нее паттерн. Некоторые из них четко стереотипны, другие, как кажется, *модифицируются персональной идентичностью и социальными позициями взаимодействующих самцов*, а также социальным контекстом взаимодействия.

Были выделены 6 классов социо-сексуального статуса самца: главный лидер (ГЛ), бывший лидер (БЛ), новый лидер (НЛ), полувзрослый (ПВ), аутсайдер (А, follower), старый аутсайдер (СА, old follower). Обнаружены корреляции между принадлежностью самца к тому или иному классу и частотой, с какой он выполняет ту или иную роль в церемониях приветствия и агрессивных взаимодействиях. Церемонии приветствия были типичны для взрослых самцов, особенно находящихся в статусе производителей. Частота их участия во взаимодействиях (в качестве инициатора и/или реципиента) была положительно связана с размерами их гаремов (например, у ГЛ) и с потенциями к его расширению за счет присоединения новых самок (например, у ГЛ и НЛ).

Самцы на пике репродуктивного потенциала наиболее часто участвовали в симметричных приветствиях, а те, которые только что только вступали в эту стадию (НЛ), были склонны отвечать отказом на приближение других, *даже если те демонстрировали жесты приветствия*. В асимметричных церемониях приветствия (с телесным контактом) по крайней мере одним из участников был ПВ-самец или молодой А-самец. ГЛ и НЛ чаще других оказывались как инициаторами, так и реципиентами в обоих «альтернативных» типах взаимодействий (обмен приветствиями и агрессия).

Для ГЛ и НЛ были типичны симметричные и односторонние (unreciprocated) приветствия. Анализ, этих взаимодействий, а также контекстов с эпизодами как приветствия¸ так и агрессии, показал, что эти категории поведения, кажущиеся альтернативными, могут иметь в своей основе общие причинные факторы. Таким образом, их позволительно рассматривать скорее как альтернативные тактики решения однотипных проблем, а именно, разрешения конфликта.

Во многих случаях приветствие можно рассматривать *не в качестве афиллиативного или дружеского поведения, но как субсти-*

тут агрессии (quasi-aggressive behavior), служащий для тестирования потенциальных либо реальных намерений оппонента в ситуации неявной конкуренции.

Этот пример иллюстрирует отсутствие какой бы то ни было однозначности (инвариантности) коммуникативного «сигнала», даже если он обслуживает внешне однотипные контексты. Характер и исход взаимодействия определяется не только и не столько характером сигнальных средств как таковых, но в гораздо большей степени — поступательным ходом коммуникативного процесса, вехами которого служат долговременные изменения социально организованного пространства (см. об этом в главе 6).

8.2. Коммуникативное поведение белорукого гиббона *Hylobates lar*

Гиббоны — самые миниатюрные из человекообразных обезьян. Масса этих четвероруких не превышает обычно 10 кг, и лишь некоторые матерые особи сиаманга — самого крупного из всех гиббонов — достигают веса 13 кг. Но даже они более чем в 4 раза уступают по массе тела среднему по величине шимпанзе, в 6—8 раз — орангутану и в 18 раз — крупному самцу гориллы. Дело в том, что, в отличие от всех этих человекообразных, гиббоны — обитатели верхних ярусов тропического леса. И когда на высоте 40 м над землей такой верхолаз, раскачиваясь на длиннющих руках и умело используя инерцию тела вместе с пружинящей силой ветвей, раз за разом совершает прыжки длиной до 10—15 м над бездной, становится очевидным, что лишний вес здесь был бы опасной помехой. Непринужденность, с какой эти четверорукие проделывают свои головоломные полеты между кронами опутанных лианами деревьев-гигантов, поистине поразительна: говорят, что находясь в воздухе, прежде чем ухватиться на мгновение одной или обеими руками за очередную опору, гиббон может словно бы невзначай сорвать подвернувшийся по дороге плод пальцами ноги.

Социальную организацию гиббонов долгое время рассматривали в качестве примера строгой моногамии у приматов. Их группировки, состоящие из взрослых самца, самки и их отпрысков (рождающихся примерно раз в 3 года и остающихся в группе до момента из отселения в возрасте 8—9 лет), считали нуклеарными семьями, сохраняющими свое единство до смерти одного из родителей.

Однако позже было показано, что персональная структура таких ячеек гораздо более подвижна[11]. Часто случаются «разводы» (уход одной из взрослых особей с приобретением нового полового партнера из числа обладателей соседних территорий), смена самца или самки пришлой молодой особью и т. д. (Palombit 1994). Кроме того, внебрачные копуляции самок, описанные этим и другими авторами (см. ниже), противоречат представлениям о группировке гиббонов как об истинной нуклеарной семье.

8.2.1. Социальная структура локальной популяции

Типичная группировка белоруких гиббонов включает в себя 3—7 особей (взрослые самец и самка, подросток, 0—2 полувзрослых и детеныш). Все члены группы постоянно поддерживают между собой достаточно тесный пространственный контакт. Медиана дистанций между ближайшими друг к другу особями варьировала в одной из групп от 1 до 10 м. Только на протяжении менее чем 1 % времени наблюдений кто-либо из группы (почти всегда взрослый либо полувзрослый самец) находился на удалении более 50 м от ее ядра, обычно не более чем в течении 45 минут. При встрече группы с соседями все ее члены неизменно собираются вместе (Reichard, Sommer 1997).

В Таиланде средний размер участков обитания трех детально изученных групп составлял 24 га. В своих экскурсиях к местам произрастания плодовых деревьев группа перемещается внутри своего участка обычно в верхнем пологе леса, но временами не ниже 5 м от земли. При этом в большинстве случаев (76 %) ее возглавляет взрослая самка, а ее супруг в норме держится в арьергарде (Ibid.).

Каждая группа живет в окружении 5—6 других. Участки обитания соседствующих группировок широко перекрываются. Только около трети участка группы находится в ее исключительном распоряжении. Таким образом, во время перемещений группы по участку весьма высока вероятность встречи с кем-либо из соседей.

В момент такого контакта взрослый самец сразу же оказывается во главе группы, а его супруга отступает назад. Как следствие такой

[11] Из 11 пар (белоруких гиббонов и сиамангов *Hylobates syndactilus*), только две распались со смертью одного из супругов, а в пяти других один из партнеров дезертировал (Palombit 1994).

перегруппировки, 90 % всех агонистических взаимодействий во время контакта групп приходятся на долю самцов-производителей.

8.2.2. Акустическая сигнализация

Среди сигнальных средств, используемых гиббонами, наибольшее внимание исследователей привлекала их вокализация, транслируемая на значительное расстояние. Наблюдатель может слышать крики гиббонов за 1—2 км. Подобно тому, что имеет место у певчих птиц, вокальные сигналы организованы иерархически. Базовый уровень иерархии представлен отдельными короткими звуками, в количестве не менее семи. Как кажется (если судить по литературным источникам), все они могут быть выстроены в континуум: «ва» (с разными оттенками звучания) — «ваоо» — «оо» — резкое «вов» — «ху». На слух и на сонограммах надежно различаются только крайние звенья этого континуума («ва» и «ху») (Reichard, Sommer 1997; Clarke et al. 2006).

Считают, что такого рода звуки лишь в редких случаях воспроизводятся в форме одиночных посылок, но, как правило, организованы в комбинации. Простейшая из них — это серия однотипных низкочастотных звуков «ху», которые самец издает во время агонистических взаимодействий своей группы при встречах с соседней (conflict hoo(t)s, conflict vocalization, male encounter vocalization).

Комбинации разных по звучанию исходных звуков именуются фигурами или фразами. Они, в свою очередь, оказываются элементами сложно организованной вокальной последовательности (рис. 8.5, 8.6), которая воспроизводится либо в сольном исполнении, либо в форме дуэтов. Сольная вокализации самки более или менее стереотипна (по характеру составляющих ее компонентов)[12], тогда

[12] Коулишоу (со ссылками на ряд более ранних авторов) дает следующее описание сольной вокализации самок гиббонов, без привязки к какому-то определенному их виду. Стереотипный «продолжительный крик» состоит обычно из 6—80 «нот» общей продолжительности 7—30 с. Эта серия звуков иногда произносится вне связи с другими, но обычно входит в последовательность, организованную по схеме ABCBCBC…, где сам «продолжительный крик» обозначен литерой B. Литера A обозначает так называемую «вводную секвенцию» — простую, но изменчивую от случая к случаю последовательность звуков. Наконец, буквой C обозначается «промежуточная секвенция», которая так же, как и вводная, лишена стереотипности. «Продолжительный крик» подвержен индивидуальной изменчивости (Cowlishaw 1992: 132, 138).

как при сольном пении самца серии нот постепенно удлиняются и, судя по описанию, становятся все более разнообразными. Создается впечатление, что здесь существенную роль играет импровизация. Длительность сеанса такого пения может составлять 24—31 минуту (Cowlishaw 1992: 133, 138).

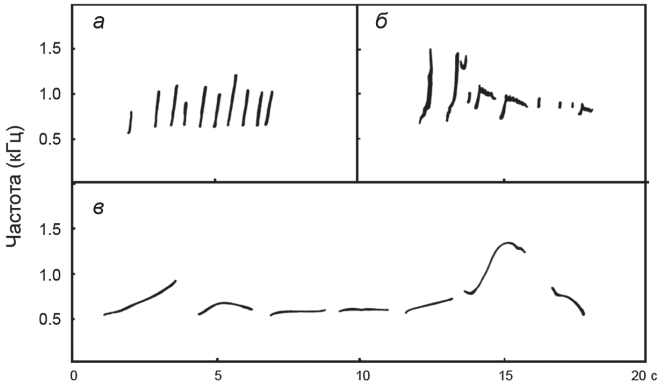


Рис. 8.5. Сольные песни самца белорукого гиббона *Hylobates lar* — «простая» (а) и сложно структурированная (б). В позиции в — стереотипная песня самки Из: Cowlishaw 1992 (по Raemaekers et al. 1984).

При согласованном дуэте оба партнера произносят «вводные» фразы, за которыми следует звонкая стереотипная песня самки (так называемый «продолжительный крик», female great call) и, затем, ответная песня самца (reply или coda). Партия самца в дуэте также постепенно усложняется, но не в такой степени, как при сольном его пении, поскольку он должен адекватно дозировать свою вокализацию в соответствии с акустической активностью самки. Таким образом, по мнению Коулишоу, в дуэте именно ей принадлежит доминирующая роль, а вклад самца имеет скорее компромиссный характер. Продолжительность дуэтов составляет от 7 до 26 минут, то есть она примерно такая же, как в случае сольной вокализации самок (Cowlishaw 1992). Дуэты чаще всего приурочены к утренним часам (07—11 ч) и могут повторяться по много раз кряду.

Важно заметить, что во время многих межгрупповых конфликтов (порядка одной четверти наблюдений) самка многократно издает свой стереотипный «продолжительный крик» вне связи с «конфликтной вокализацией» своего супруга (Reichard, Somme 1997).

Кроме того, самка может воспроизводить, помимо присущей ей последовательности звуков, также песню, типичную для самцов. Такая акустическая конструкция представляет собой нечто вроде «псевдодуэта». Подобное поведение наиболее характерно для овдовевших самок (Cowlishaw 1992).

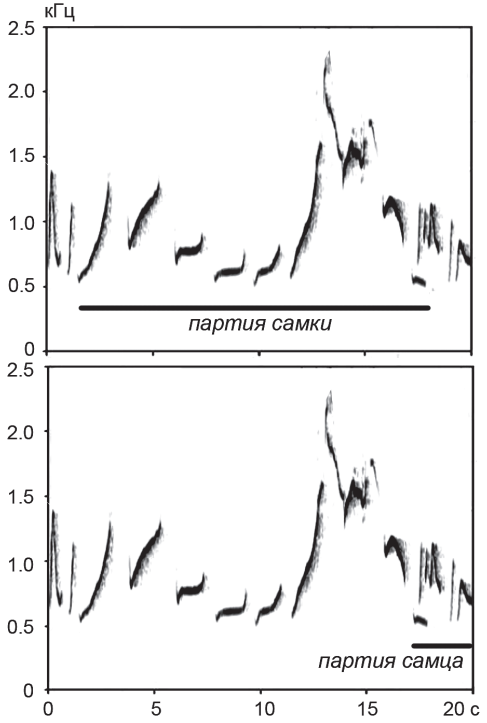


Рис. 8.6. Дуэтное пение черношапочных гиббонов *Hylobates pileatus.* Из: Clarke et al. 2006.

8.2.3. Регулярность взаимодействий между группами[13]

Почти каждый раз, когда две перемещающиеся группы разделяет дистанция в 100—150 м, они сближаются и входят в контакт. Только в 10 % наблюдавшихся случаев группы, оказавшиеся в 50 м друг от друга, не сблизились вплотную, сохранив дистанцию около 20 м. На протяжении 98 дней наблюдений за тремя группами они входили

[13] Здесь и далее — по материалам статьи Reichard, Sommer 1997.

в плотные контакты друг с другом и с прочими своими соседями в среднем каждые 1.7 (1.3—2.0) дней. Между собой эти три группы контактировали в среднем каждые 11.1 часов. Нередко две группы несколько раз контактировали друг с другом на протяжении одного дня. Средние частоты таких встреч в месячный отрезок времени статистически не различаются для разных групп.

Половина взаимодействий между группами приходится на первую треть светлого времени суток (5.30—9.00) и только около 12 % — на вечерние часы. В целом, взаимодействия с соседями занимают 9 % дневной активности гиббонов.

Семь встреч одной из групп, находившейся под постоянным наблюдением, с пятью другими занимали от двух до 195 минут (медиана 70 минут). Такую же продолжительность имели, в среднем, все прочие взаимодействия того же характера в данной локальной популяции гиббонов.

8.2.4. Пространственно-временные координаты взаимодействия между группами

В 35 % случаев от числа всех взаимодействий группы пребывали в кроне одного и того же кормового дерева с разных ее сторон или делили между собой две соприкасающиеся кроны на протяжении от нескольких минут до часа. Гиббоны из разных групп не перемешивались. Не переставая наблюдать за действиями соседей, члены каждой из них были поглощены повседневными формами активности (кормление, аллогруминг, игры). В игры, объединяющие гиббонов из разных групп, вступают, как правило, только детеныши и полувзрослые особи[14]. Соблюдая критическую дистанцию (при-

[14] Такие игры можно было наблюдать в каждом пятом взаимодействии между группами. В 96 таких ситуациях с участием пяти разных групп наблюдали 52 сеанса игр, в которых принимали участие детеныши и подростки, реже — полувзрослые особи. Подростки очевидным образом предпочитают играть со своими сверстниками. Так, в играх с участием двух партнеров в 54 % случаев они были одновозрастными и лишь в 8 % объединяли обезьян разного возраста. Более половины игр происходят с участием двух партнеров, реже играют друг с другом три или четыре молодые обезьяны. Полувзрослые и взрослые особи иногда оказываются вовлеченными в межгрупповые игры, если те служат как бы продолжением внутригрупповых. По своему характеру межгрупповые игры ничем не отличаются от внутригрупповых. И там и тут это беспорядочные погони и схватки с шуточной борьбой.

мерно 40 м), группы иногда перемещались параллельными курсами на расстояние до 100—400 м.

В похожей обстановке типичным поведением было пребывание особей из разных групп напротив друг друга на соседних деревьях. При этом каждый пристально вглядывался в своего визави. Такое статическое противостояние может продолжаться часами, лишь временно прерываясь короткими преследованиями одного из оппонентов другим. Чаще всего так вели себя взрослые самцы (98 %, n = 207), которые с самого начала занимали место в авангарде группы. Они не ограничивались напряженным разглядыванием оппонента, но время от времени воспроизводили «конфликтные крики». Иногда в этих акциях им содействовали полувзрослые особи (как самцы, так и самки), реже — детеныши, причем самцы, вне зависимости от возраста, могли аккомпанировать старшему в группе звуковыми сигналами того же характера. Взрослые самки в таких противостояниях не участвовали никогда, и лишь в редких случаях (2 %) в качестве визави выступали самец и самка. О напряженности контекста свидетельствует также тот факт, что в каждой группе ее члены не оставались малоподвижными — они могли по много раз раскачиваться на руках, перепрыгивая с ветви на ветвь, но не сокращая при этом дистанции, отделяющей их от оппонентов.

В 26 % случаев наблюдали сближение особей (как взрослых, так и полувзрослых) из разных групп. Чаще всего их инициаторами были самцы, которые могли при этом оказаться в 5 м от самки из другой группы или даже войти с ней в кратковременный телесный контакт. Самки сближались с самцами-чужаками в 9 % случаев. Сближения самцов не зарегистрировали ни разу.

Кажется очевидным, что такое поведение создает предпосылки для половых контактов между членами взаимодействующих групп. За 12 месяцев наблюдений за двумя группами были зарегистрированы 72 внутригрупповые копуляции и 8 внебрачных. Взрослая самка из группы А в ходе взаимодействия ее группы с группой С длительностью 58 минут копулировала с взрослым самцом из этой группы. Спустя 4 месяца эти две особи во время взаимодействия длительностью 134 минуты спаривались 6 раз. В обоих случаях супруг самки в это время участвовал во взаимных преследованиях с полувзрослым самцом из группы С, чем и воспользовался соблазнитель. Что касается самки, то она сначала вела себя неуверенно, удалилась от самца-чужака на 5—10 м, но затем вер-

нулась и копулировала с ним. Во время спаривания на брюхе самки висел ее детеныш. Другой ее детеныш, более взрослый, реагировал на эти события «пронзительными воплями», но затем успокоился и, будучи заинтересован происходящим, приблизился к парочке на несколько метров. В это время супруг самки издавал «конфликтные крики» примерно в 100 м в стороне. Когда он вернулся в свою группу, самец-соблазнитель оставил самку. Авторы подчеркивают, что открытой агрессии взрослые самцы не проявили.

Еще примерно через месяц та же самка во время взаимодействия ее группы с группой Б (длительностью 70 минут) копулировала с взрослым самцом из этой группы. Самец-супруг на этот раз, по-видимому, заметил неладное, изгнал чужака и энергично преследовал его на расстоянии до 30 м. В отношении своей самки агрессии с его стороны отмечено не было.

8.2.5. Использование сигнальных средств

Описанные выше ситуации (в частности, продолжительное пребывание в неподвижности напротив оппонента) часто предшествовали таким активным действиям, как погони друг за другом. Их можно было наблюдать в 61 % всех взаимодействий, и в 8 % случаев они заканчивались актами контактной агрессии. В подавляющем числе случаев (90 %, n = 126) участниками агрессивных контактов (73 %, n = 15) были самцы. Самки, по-видимому, чаще самцов становятся объектом открытой агрессии: частота погонь с участием самцов и самок оценивались в 6%, но при этом контактная агрессия составляла 27 % от всех случаев ее регистрации. При прямом агрессивном контакте противники жестоко борются друг с другом, и ряд наблюдений свидетельствует о возможности нанесения ими ран друг другу. Во время таких столкновений как самцы, так и самки нередко издавали «пронзительные вопли».

Помимо этого звука по ходу многих взаимодействий можно было слышать и все те, которые сопровождают повседневную активность группы вне ситуаций ее контакта с соседями. Так, сольное пение самцов отмечено в 11,3 % случаев, сольная стереотипная вокализация самок — в 23.8 %, дуэты членов семейной пары — в 35 %[15].

[15] В пересчете на время дуэты в ходе взаимодействий воспроизводятся более чем вдвое чаще по сравнению с частотой их использования «по назна-

Однако наиболее постоянным аккомпанементом взаимодействий были «конфликтные крики» самцов (90 %). Обычно их воспроизводили взрослые самцы, но те же звуки могли издавать полувзрослые самцы и даже подростки. Зачастую кричал только один самец, но нередко два или несколько издавали эти звуки одновременно либо чередуясь друг с другом. Как указывают авторы статьи, эти крики указывали на высокий уровень возбуждения самцов и состояние их психической напряженности. Однако, замечают они, такая вокализация может предшествовать не только агонистическим контактам, но также и тем, которые казались «аффилиативными» в том или ином смысле.

Кто остается в выигрыше? Рейхард и Соммер задаются вопросом: можно ли считать, что взаимодействия приводят к некоему конечному «результату» (outcome), в том смысле, что здесь есть победители и побежденные (Reichard, Sommer 1997: 1151). Они попытались ответить на этот вопрос, подсчитывая и анализируя статистически количество погонь, в которых участвовали самцы из разных групп во время взаимодействий между ними. Каждый из самцов (взрослых и полувзрослых) бывал в разное время и преследователем и преследуемым и, таким образом, мог получить балл, отражающий пропорцию «гнался : убегал». Проделав эти формальные подсчеты и получив соответствующие матрицы, авторы, как кажется, убедились в бесполезности всей этой процедуры. Они пишут: «Впрочем, доминантные отношения между самцами были нестабильными и могли меняться на обратный знак от взаимодействия к взаимодействию. Никто из них не был постоянным доминантом или подчиненным. Один из самцов, получивший при подсчетах самый низкий балл, спаривался с взрослой самкой из другой группы — супругой того самца, чей балл оказался наивысшим» (Ibid.: 1153).

Далее авторы пишут: «Если бы взаимодействия преследовали своей целью успех самцов в осуществлении внебрачных копуляций, пик контактов между группами должен был быть приуроченным к моментам повышенной половой активности самок. Однако этого не наблюдается» (Ibid.: 1153).

чению» членами пар, не вовлеченных в конфликты с соседями. Сольная стереотипная вокализация самки вызывает в этих ситуациях аналогичный вокальный ответ со стороны взрослой самки-оппонента.

8.2.6. Информационный шум — главная составляющая рассмотренных взаимодействий

Нетрудно видеть, что сама пространственная структура популяций гиббонов с неизбежностью предопределяет периодические контакты между группами, вероятность которых тем больше, чем выше плотность населения этих обезьян в данной местности. Поэтому, не вдаваясь в рассуждения о неких специфических функциях такого рода событий (чему посвящены страницы 1155—1169 статьи Рейхарда и Соммера), рассмотрим изложенные факты, не уходя в сторону от попыток интерпретировать их с позиций сиюминутных, проксимальных детерминантов поведения.

Рейхард и Соммер подразделяют поведенческие акты, наблюдаемые в ходе взаимодействия между группами, на три категории: позитивные (аффилиативные, по их терминологии), нейтральные и агонистические. Однако сам способ классификации поведенческих актов в этой работе имеет ряд серьезных дефектов. Во-первых, разные «типы акций» широко перекрываются (например, двигательные реакции и вокальные «сигналы»)[16]. Во-вторых, читатель не имеет возможности представить себе, в какого рода комбинациях (последовательных и единовременных) сочетаются разные «типы акций» в реальных фрагментах потока поведения.

Нетрудно видеть всю искусственность подразделения поведенческих актов на три категории, обозначенные выше. В частности, только априорные суждения о некой «главной функции» тех или иных звуков позволяют отнести сольную вокализацию самок и самцов, а также их дуэтное пение к категории нейтральных актов, противопоставив эти акустические конструкции «конфликтной вокализации» самцов и «пронзительным воплям» (screams) как проявлениям ***агрессивных мотиваций***. Сами авторы пишут, что акции нейтрального характера часто предшествуют агонистическим контактам, или же, напротив, аффилиативному поведению, например, внебрачным копуляциям самки с самцом из другой группы. Постепенность (континуальность) таких переходов от составляющих одной постулируемой категории к актам другой могла бы, вероятно, быть показана авторами при ином способе представления данных (процессуальное описание хотя бы одного конкретного взаимодействия или

[16] Такого рода недостатки в первичных описаниях поведения подробно обсуждаются в главе 2.

поведения фокальной особи с изложением реальной последовательности событий).

Впрочем, из материалов, приведенных в статье Рейхарда и Соммера, и без этого совершенно очевидна иррациональность поведения гиббонов в изученных ситуациях. Об этом свидетельствуют следующие факты.

1. Взаимодействия весьма продолжительны. Средняя их длительность превышает часовой отрезок времени. Они занимают почти десятую часть дневной активности гиббонов.

2. Время активной фазы взаимодействия заполнено беспорядочными погонями всех за всеми.

3. Вопреки тому обстоятельству, что конкретные группы встречаются друг с другом часто и многократно, по ходу их контактов не вырабатывается никакой системы ранжирования особей по степени их успешности в разрешении конфликтов. В результате предсказуемость исходов взаимодействий не возрастает, так что каждый раз они носят все тот же хаотический характер.

4. Сигнальные средства, используемые во время взаимодействий, лишены какого-либо конкретного содержания. Это либо акты повседневного поведения (брахиация на виду у оппонентов, пребывание в неподвижности напротив них — ***вырожденность***), либо звуки, которые выглядят вполне уместными лишь во взаимодействиях членов пары друг с другом (например, дуэтное пение). Что касается «конфликтного крика», который создает звуковой фон при контактах групп (особенно при хоровом его исполнении самцами всех возрастных групп), то здесь совершенно очевидна ***избыточность*** в его трансляции.

Таким образом оказывается, что в качестве действенных средств коммуникации можно рассматривать либо акты физического воздействия на оппонентов (контактная агрессия), либо всю сумму внешних проявлений беспорядочного поведения животных (по принципу «порядок из хаоса»). Вторая альтернатива кажется мне наиболее адекватной в качестве объяснительного принципа.

На мой взгляд, этот пример может служить превосходной иллюстрацией взглядов, излагаемых в настоящей книге.

8.3. Коммуникативное поведение орангутана *Pongo pygmaeus*

Орангутан — крупная человекообразная обезьяна, ведущая древесный образ жизни и очень редко спускающаяся на землю. Два подвида, населяющие, соответственно, острова Калимантан и Суматра, обладают рядом существенных различий в морфологии и экологии. Богатым сведениям о поведении органгутана в природе мы обязаны Джону МакКиннону из Оксфордского университета, который посвятил почти два года изучению биологии вида в джунглях двух названных островов. Дальнейшее изложение построено на материалах его превосходной статьи об этих замечательных животных (MacKinnon 1974).

Орангутана можно уверенно отнести к числу животных-одиночек. Из 191 встречи МакКиннона с орангутанами в 53 случаях это были одиночные взрослые или полувзрослые самцы, в 9 случаях — одиночные взрослые самки, в 74 случаях — самки с их потомками (один или два разного возраста: детеныш и подросток). Двадцать пять раз были встречены временные пары половых партнеров, вместе с которыми зачастую пребывали и отпрыски данной самки. Изредка на глаза попадались группы иного состава, например двое молодых одного либо разного возраста (Ibid.: 51, Table X). В итоге, среднее число особей в пересчете на одну встречу с ними составило 1,8.

8.3.1. Репертуар сигнальных средств

МакКиннон приводит перечень из 31 формы поведения, которые можно рассматривать в качестве коммуникативных сообщений. Шесть из них касаются лицевой мимики, три МакКиннон называет «тактильными сигналами», восемь связаны с характерной моторикой (движения конечностей, изменения позы и сопровождающие их действия). Наконец, еще 15 представляют собой акты вокализации.

Я коротко коснусь лишь тех позиций из этого перечня, которые будут упомянуты далее при описании конкретных типов взаимодействий между особями. К числу «тактильных сигналов» относится обследование самцом генитальной области самки при первой встрече с ней (один эпизод) или во время короткого периода совместной жизни с партнершей. Самец трогает и теребит гениталии самки пальцами, а также нюхает и лижет их.

Говоря о «тактильных сигналах», МакКиннон подчеркивает исключительную редкость при взаимодействиях взрослых особей орангутана акций аллогруминга, столь характерного для всех приматов, и человекообразных обезьян в частности, живущих в составе устойчивых группировок.

Шесть акций из семи, относимых к категории «позирования», в действительности представляют собой неразделимые элементы комплекса[17], именуемого МакКинноном «демонстрацией устрашения» (intimidation display), присущего поведению взрослых и полувзрослых самцов. Хочу подчеркнуть, что в одном месте на с. 63 автор с определенностью называет этот комплекс проявлением угрожающего поведения (threat), а в другом, на той же странице пишет: «Демонстрация устрашения бывала адресована мне, ***а также, в контексте полового поведения*** — самке». Основная поза при этой акции такова. Руки обезьяны подняты верх и широко расставлены, крепко удерживая толстые ветви, далеко отстоящие друг от друга. Ноги, твердо опирающиеся на две другие ветви, также полностью выпрямлены и расставлены под углом порядка 150°. Фигура выглядит крестообразной и преувеличенного размера, в частности, за счет длинных прядей волос, свисающих с рук (рис. 8.7). Тому же эффекту способствует раздувание так называемого «горлового мешка»[18]. В описанной позе самец иногда на несколько секунд меняет выражения лица, широко разевая рот и обнажая зубы (bare-teeth threat).

В этой позе самец энергично подается всем телом вперед и назад (а особи суматранского подвида — также вправо и влево), так что длинные космы шерсти интенсивно раскачиваются (акция «hair shaking»). Самец может освободить одну руку, сохраняя при этом три другие опоры, и сделать резкий бросок вперед (акция «body shake and lunge»). Освобождая руку или ногу, обезьяна выбрасывает конечность вперед и размахивает ей либо около полуминуты удерживает ее неподвижной (акции «arm and leg waving, arm and leg saluting»). Еще одно движение, наблюдаемое в этой ситуации, — это резкий отворот головы в сторону от оппонента (акция «turn away»).

[17] Неоправданное дробление, о котором речь шла в главах 4 и 5.

[18] То же самое можно видеть во время трансляции самцом «продолжительного крика» — см. ниже.

Рис. 8.7. Поза самца орангутана при «демонстрации запугивания». Из: MacKinnon 1974.

Все эти действия самца могут чередоваться с раскачиванием им ветвей, отламыванием их и швырянием вниз. Эти акции варьируют по интенсивности — от единичного дергания ветви до энергичного многократного ее раскачивания. Молодые самцы, прежде чем отломить ветвь, надкусывают ее, тогда как для взрослой особи ничего не стоит проделать это одним движением руки. Затем самец вращает ветвь, удерживаемую пальцами руки или ноги, после чего предмет по спирали стремительно летит вниз (акция «branch shaking, breaking and dropping»). Звуковым сопровождением всех описанных действий оказываются вокальные сигналы № 8 и 15 (long call, продолжительный крик).

В одном случае МакКиннон наблюдал своеобразный способ ухаживания полувзрослого самца за встреченной им самкой. Он перемещался по круговой траектории очень медленным шагом, покачиваясь на ходу из стороны в сторону.

Репертуар вокальных сигналов несет, на мой взгляд, ряд признаков структурной континуальности. Кроме того, пара или тройка сиг-

налов может быть приурочена к одному и тому же контексту, так что внутри такого кластера они выглядят функционально аналогичными, «взаимозаменяемыми» (табл. 1). Из 15 типов звуков, рассмотренных МакКинноном, тот, что приведен в таблице 1 под № 5, по словам самого автора, является промежуточным между № 4 и 6. Сигнал № 7 имеет составной характер: это единая последовательность несколько других звуков из перечня. В единые конструкции могут объединяться сигналы № 1—4. Сигналы № 6 и 15 построены из звуков одного типа, серии которых воспроизводятся, однако, в разной ритмической аранжировке. Сигнал № 14 (крик самки во время копуляции), по словам МакКиннона, почти не отличается (essentially the same) от сигнала № 13, служащего выражением сильного испуга.

Наиболее полные данные были получены МакКинноном в отношении использования в коммуникативном процессе сигнала № 15, именуемого, подобно серийным звукам у других млекопитающих (и у птиц), «долгим» или «продолжительным криком».

Таблица 8.1.
Репертуар вокальных сигналов орангутана

Тип звука	Соотношение с другими звуками		Отправитель сигнала	Частота использования	Возможные гомологи у шимпанзе
1. Звук, в момент произнесения которого особь прижимает к губам кулак или тыльную сторону кисти (kiss-squeak, wrist-kiss)			Особи обоих полов и всех возрастов в ответ на преследование их другим орангутаном	Очень часто	
2. Пуканье			Иногда — молодыми особями в той же ситуации, как в случае сигнала 1.		
3. Чавканье	Часто следует за сигналами 1 или 4		?		
4. Ворчание	Часто следует непосредственно за сигналом 1			Второй по частоте использования	
5. Нечто вроде отрыжки, заканчивающейся звуком вдыхания воздуха (“gorkum”)	Промежуточный между ворчанием и звуком «лорк» и часто может быть слышен при переходе от первого к второму .		Воспроизводится самцами во время наиболее интенсивных «демонстраций устрашения»	Часто	

Тип звука	Соотношение с другими звуками		Отправитель сигнала	Частота использования	Возможные гомологи у шимпанзе
6. Звук «лорк» (lork call)	Похож по звучанию на конечные фрагменты долгого крика (сигнал 15), но посылки следуют в ритме примерно раз в секунду	Эти три сигнала подаются в одинаковых ситуациях, но при разных уровнях страха или агрессивных мотиваций	Реакция сильно раздраженной самки на «демонстрации устрашения». Звуки можно слышать с расстояния нескольких сот метров		
7. Сложный выкрик	Длинная трелевая серия гортанных звуков, обычно в комбинации с несколькими другими сигналами (№№ 1—6, 8, 9)		Как и сигнал 5, воспроизводится самцами во время наиболее интенсивных «демонстраций устрашения»		
8. Звук «ахур» (ahoor call)			Угроза со стороны самца во время «демонстрации устрашения»	Необычный сигнал	

Тип звука	Соотношение с другими звуками		Отправитель сигнала	Частота использования	Возможные гомологи у шимпанзе
9. Лай			Вероятно, угроза со стороны самца на близком расстоянии	Зарегистрирован лишь дважды	
10. Игровое ворчание			Воспроизводится юными особями во время оживленных игр		«Смех» у шимпанзе
11. Негромкие крики и хныканье (soft hoots, and whimpers)			Воспроизводится детенышами при испуге		Хныканье
12. Визг в состоянии страха			То же		Визг (squeak call)
13. Плач и визгливые звуки	Сходен с сигналом 12, но здесь протяжный вопль прерывается сериями коротких пауз		Воспроизводится испуганными молодыми животными, а также самками, когда их атакуют		
14. Крик при копуляции	Практически тот же самый звук, как при сигнале 12, но произносится в ритмичном режиме и длится несколько минут		Воспроизводится самкой во время копуляции		Крик самки при спаривании
15. Долгий крик (long call)			Дистантный сигнал, подаваемый самцами		

8.3.2. «Продолжительный крик» и его роль в коммуникативном процессе.

Продолжительный крик (ПК) — это серия громких низкочастотных (0.7—3.0 кГц) стонущих или рыкающих звуков, которую наблюдатель может слышать на расстоянии по крайней мере до 1 км. Звук усиливается резонатором, роль которого выполняет горловой мешок. Длительность серии составляет 1—3 минуты (MacKinnon 1974).

Эти звуки воспроизводятся матерыми самцами нерегулярно: иногда по несколько раз в день, в другое время их не слышно на протяжении нескольких дней, вне зависимости от сезона, наиболее часто в поздние утренние часы. Средняя частота их воспроизведения составляет 0.32—0.59 в день.

МакКиннон наблюдал кричащих самцов 59 раз. До начала вокализации, во время нее и по ее окончании орангутан проделывает описанные выше «демонстрации устрашения». Об агрессивной мотивации, лежащей в основе этих акций, говорит, помимо всего прочего, вздыбленная шерсть животного. В одном случае самец в эти минуты атаковал находившуюся неподалеку самку.

ПК нередко воспроизводится самцом спонтанно либо в ответ на громкие посторонние шумы (крики копытных млекопитающих, шум от порывистого ветра или грома, отдаленный выстрел — всего 8 случаев), чаще — звуками, которые вызваны падением дерева или треском ломающейся ветви (20 наблюдений). На этом фоне зарегистрированная частота воспроизведения ПК в ответ на тот же самый крик другого самца выглядит довольно скромной (11 наблюдений, или 39.3 % от числа регистраций в ответ на посторонние шумы).

ПК самцы издают очень часто в периоды инактивности, но звук падающего дерева стимулирует эту вокализацию также во время перемещений и кормления самца. Издавая эти крики, самец, как правило, пребывает в одиночестве, в древесной кроне, редко на земле (2 наблюдения). Лишь в одном случае из 27, зафиксированных на Калимантане, кричащий самец находился в компании с самкой и ее детенышем. Еще один самец прекратил крики и быстро ретировался на землю, заслышав приближение самки.

Неоднократно высказывалась мысль, что ПК служит для привлечения рецептивных самок. Оказалось, что в некоторых случаях это действительно так. Однако такие самки подчас, напротив, активно избегают встречи с кричащим самцом. Как было сказано

выше, самец может кричать, уже имея потенциальную или реальную супругу.

МакКиннон зарегистрировал реакции орангутанов на ПК в 83 случаях. Самки, как правило, не обращали на этот звук никакого внимания — даже не поворачивали головы в ту сторону, откуда он доносился. В пяти случаях они в ответ на приближение кричащего самца взбирались на вершину дерева и пытались спрятаться там. Одна самка с детенышем достигла места, откуда кричал самец, через сутки после его активной вокализации, но самец уклонился от встречи с ней. Только в одном случае самка, заслышав ПК, доносившийся из очень отдаленной местности, с большой скоростью направилась в этом направлении. Интересно, что на обоих островах полувзрослые (sub-adult) самцы, которые не издают ПК, оказываются более успешными в установлении временных половых связей с самками (MacKinnon 1974: 56).

Что касается реакции самцов на ПК, то она может быть двоякой. Иногда они в ответ на эти звуки издают те же самые или начинают перемещаться в сторону источника сигнала, интенсивно раскачивая ветви (акция «branch shaking» — см. выше). В других случаях самец в ответ на ПК остается молчаливым или даже пытается удалиться от источника звука (MacKinnon 1974).

Резюмируя свои данные по ПК, МакКиннон пишет: «Из всех этих наблюдений следует, что продолжительный крик и сопровождающие его демонстрации можно рассматривать в качестве средства транслирования агрессивных намерений на большое расстояние, при отсутствии конспецификов в месте действия» (MacKinnon 1974: 54; курсив мой. — *Е. П.*).

По мнению этого автора, ПК выполняет функцию рассредоточения самцов в пространстве. Он полагает, что матерые агрессивные самцы посредством этих звуков охраняют «подвижную территорию» вокруг себя. Однако, некоторые данные самого МакКиннона не вполне укладываются в эту трактовку.

8.3.3. Взаимоотношения между самцами

При наблюдениях за посещениями плодоносящего фигового дерева четырнадцатью особями на протяжении 5 дней выяснилось, что матерые самцы могут быть вполне терпимыми в отношении друг друга (MacKinnon 1974: 53). В семи случаях здесь кормились

взрослые самцы в количестве более одного. В трех случаях такие особи появились здесь одновременно. Впрочем, иногда ощущалась некоторая напряженность в их поведении. Так, однажды три самца торопливо оставили кормовое дерево в момент приближения к нему четвертого, очень крупного животного.

Тем не менее, встречи двух самцов лицом к лицу МакКиннону удалось наблюдать только дважды. В одном случае самец, тихо сидевший на вершине дерева, завидев за 30 м приближение более крупной обезьяны, начал поспешно удаляться, попутно неистово раскачивая ветви. В другом эпизоде при встрече двух взрослых самцов они гонялись друг за другом, проделывая те же самые устрашающие акции.

Согласно более поздним данным, в тех немногочисленных случаях, когда матерые самцы встречаются лицом к лицу в присутствии рецептивной самки, между ними возможна жестокая драка, ведущая к «фатальным последствиям». Об этом говорит, в частности, высокая частота серьезных повреждений у самцов, попадавших в поле зрения исследователей; обзор см. (Sousa, Casanova 2005/2006).

8.3.4. Взаимоотношения между разнополыми особями и формирование брачных альянсов

В шести случаях при встрече взрослых особей разных полов самка пыталась спрятаться или избежать контакта с самцом каким-либо иным способом. В четырех других эпизодах, в которых можно было ожидать формирования альянса, самки избегали попыток самца прикоснуться к ним и обследовать их гениталии. Дважды самцы начинали преследовать самок, не вполне готовых к контакту. Один раз самец догнал самку и изнасиловал ее. Исход четвертого эпизода наблюдать не удалось.

Успешное формирование альянса МакКиннон зафиксировал дважды. В одном случае на четвертый день наблюдений за самкой с детенышем они повстречались, вероятно случайно, с полувзрослым самцом. Он оставался с семейной группой на протяжении последующих двух дней. Самка не проявляла признаков беспокойства, но лишь до тех пор, пока самец не проявлял к ней повышенного интереса. При его приближении ее лицо искажалось гримасой страха, и она пыталась скрыться от партнера на вершине дерева. Однако тот настигал ее, бил и брал силой. При этом самка вырывалась и прон-

зительно кричала (сигнал № 13), а ее детеныш вторил ей теми же звуками. Такие изнасилования имели место трижды на протяжении двух суток.

В другом эпизоде самка-подросток набрела в поисках корма на плодовое дерево, которое уже два дня использовал для той же цели полувзрослый самец. Хотя животные хорошо видели друг друга, самец сблизился с ней только на следующее утро и попытался кормиться вплотную. Однако самка издавала тревожный крик (сигнал № 12) каждый раз, как он пытался прикоснуться к ней, и убегала на соседнее дерево. Самец все же догнал ее, схватил и попытался вступить с ней в игру. Самка перескочила на соседнее дерево. Когда она оставила его, самец задержался здесь и повел себя следующим образом. Приняв «позу креста» (см. выше) и слегка откинув голову назад, он начал раскачивать все дерево по круговой траектории, а сам в это время плавно качался из стороны в сторону, медленно поворачивая подбородок вправо и влево. Все это заняло примерно одну минуту, после чего самец снова сблизился с самкой, и они некоторое время играли друг с другом. Хотя самка еще издавала время от времени тревожный крик, видно было, что ее страх пошел на убыль. Она вступила с самцом в игру, во время которой они вместе возились, тискали и покусывали друг друга в старом гнезде орангутана. Самец сделал несколько попыток удержать самку и обследовать ее гениталии, но так и не сделал садку. Позже оба мирно кормились близко друг к другу, а ближе к вечеру вместе отдыхали. Но на следующий день альянс распался.

Согласно более поздним, уточненным данным, насильственные копуляции осуществляют в основном полувзрослые самцы. В отношении матерых самцов показано, что они вступают в половые контакты с самками реже, чем полувзрослые, дожидаясь добровольного прихода к ним половых партнеров. Более того, самки предпочитают матерых самцов полувзрослым и активно разыскивают их, но, по-видимому, лишь в периоды рецептивности. Впрочем, достоверные данные относительно того, что такие контакты привязаны к времени их овуляции, отсутствуют (van Hooff, van Schaik 1994: 324—325).

8.3.5. Половые альянсы, копуляция

На о. Калимантан брачные партнеры остаются вместе лишь на время, достаточное для оплодотворения самки. Это несколько дней, максимально, возможно, до месяца. На этом острове только 7 (18.9%) из 37 тандемов самка-детеныш встречены в сопровождении самцов. На о. Суматра самцы присутствовали при девяти таких тандемах (75%) из 12 наблюдавшихся. На этом основании предполагается, что период существования брачных альянсов здесь более длителен. В одном случае самец и самка с детенышем держались вместе три месяца после первой встречи группы в таком составе.

В период совместного существования самец и самка обычно проводят ночь на одном и том же дереве. Копуляции предшествуют половые игры, во время которых, в промежутках между погонями и совместной возней, самец лижет гениталии самки и запускает пальцы в вагину. Во время копуляции партнеры могут находиться лицом друг другу — самец снизу, под углом около 130° к горизонтали. При этом он удерживает самку, охватив ее талию бедрами. Возможно и другое положение: самец сзади и сверху. Копуляция длится от 5 до 20 минут. Учитывая неудобство подобных контактов на ветвях дерева и малый размер пениса самца, для успешной интромиссии совершенно необходима кооперация со стороны самки.

8.3.6. Заключительные замечания о коммуникативном поведении органгутана

Легко можно видеть, что коммуникативная система этой человекообразной обезьяны обладает всеми теми основными чертами, которые были проиллюстрированы выше на примере других, не столь «высоко организованных» животных. Все те акции, которые выступают здесь в качестве коммуникативных сигналов, имеют полимодальную природу и характеризуются отсутствием четких структурных границ. Особенно наглядно это проявляется в сфере вокальной сигнализации.

Если говорить о таком дистантном вокальном сигнале, как ПК, то гипотеза о его функции как инструменте рассредоточения самцов в пространстве выглядит вполне убедительной. Однако функцию эту выполняет только вокализация, тогда как «демонстрации

устрашения», неотделимые от сигнального комплекса, взятого в целом, дают хороший пример иррациональности, столь характерной для многих форм «коммуникативного поведения» животных. В данном случае автоматизм, диктуемый, вероятно, спонтанными всплесками агрессии, заставляет самца проделывать в отсутствие адресата длинную последовательность весьма разнообразных действий, включающую в себя, в частности, раскачивание и обламывание ветвей.

Поскольку частота этих акций во времени невелика, здесь трудно говорить об их избыточности в том первоначальном смысле, который этому термину приписывается в теории информации. Однако комплекс действий, несомненно, затратен с энергетической точки зрения, и потому выглядит абсолютно инадаптивным.

Если задаться вопросом, насколько такое сигнальное поведение самцов целесообразно в общем контексте существования вида, то здесь перед нами очевидное противоречие. Оказывается, что самец с помощью своего ПК держит на расстоянии не только соперников-самцов, но и потенциальных половых партнеров. Как пишет Мак-Киннон, «реакция самок на крики самцов говорит о том, что они стараются оставаться в зоне охвата этой вокализацией, но на значительном расстоянии от отправителя сигнала, чтобы избежать возможной агрессии с его стороны» (MacKinnon 1974: 53).

В результате, как подчеркивает этот автор, «…встреча половых партнеров есть, по-видимому, дело случая. Если самцу удастся подавить страх самки и произвести на нее впечатление своими демонстрациями, возможно формирование брачного альянса. Самка будет кооперироваться с ним в сексуальных играх и в момент спаривания».

Вероятно, именно таков ход событий в тех случаях, когда рецептивная самка приходит к матерому самцу, ориентируясь на его ПК. А это значит, что данный сигнал не инвариантен всем стадиям коммуникативного процесса. Он значим для самок в период овуляции и безразличен все остальное время, что хорошо согласуется с взглядами Юкскюля и Лоренца (см. 1.1).

Как можно видеть из сказанного и из примеров, приведенных выше, процесс формирования брачного альянса труден и длителен и едва ли может быть объяснен как результат диалогового обмена несколькими дискретными «сигналами».

8.4. О неоправданных параллелях между сигнализацией обезьян и языком человека

Интерпретации увиденного при изучении коммуникативного поведения приматов нередко сводятся к использованию ложных аналогий между этим феноменом и языком человека. Авторы такого рода текстов поспешно полагаются на чисто внешнюю видимость сходства между тем и другим. Особенно часто это случается, если речь идет о вокальной сигнализации приматов. Разумеется, и там и тут есть нечто общее. Обе эти системы используют акустический канал связи и обе являются компонентами социального поведения.

Впрочем, на этом сходство интересующих нас систем заканчивается, и начинаются кардинальные различия, увидеть которые трудно из-за завесы антропоморфизма, глубоко укоренился к несчастью, в сознании многих исследователей.

8.4.1. Антропоморфизм: несколько характерных примеров

«У беличьих обезьян, — пишут Бибен и Симмес, — использование звука “чак” характеризуется некоторыми синтактическими маркерами разговора между людьми (bears some of the syntactic markers of human conversations)… При обмене этими сигналами между особями положение звука в секвенции (первый или второй) таково, что выглядит как диалог “вопрос — ответ”: информация, содержащаяся во второй посылке, изменяет последующее поведение отправителя первой… Таким образом наблюдатель и, вероятно, обезьянка, услышав “чак”, знают, какая особь произнесла этот звук и является ли он вопросом или ответом» (Biben, Symmes 1991: 1—2). Сказанное довольно трудно соотнести с тем описанием хаотической вокализации беличьих обезьян, которое приведено выше в соответствующем разделе этой главы.

Обсуждая причины того, что самки гиббонов иногда воспроизводят так называемый «псевдодуэт», объединяющий в себе партии и самки и самца, Ковлишоу дает следующее объяснение этому феномену. «Наблюдения свидетельствуют о том, что такое поведение чаще всего свойственно овдовевшим самкам, если они желают продолжать охрану своей территории. Вероятно, они тем самым вводят в заблуждение (by deceiving) соседние группы. Заставляя их думать, что ее партнер-самец все еще присутствует на участке, самка снижает вероятность того, что соседи воспользуются ее проблемами и

вторгнутся на ее территорию. Такая коварная (Machiavellian) стратегия может оказаться также критически важной для вдовы, еще выкармливающей детеныша молоком. Это увеличит шансы детеныша избежать гибели от рук бродячих гиббонов, склонных к детоубийству, но обманутых вокализацией матери» (Cowlishaw 1992: 148). Иначе, чем фантастическим и совершенно произвольным такой ход мысли автора едва ли удастся охарактеризовать.

Мэстрипиери в своей работе по жестовой коммуникации у свинохвостых макаков, осознав принципиальную невозможность выявить некую конкретную функцию «кислой гримасы» (КГ, см. выше) этих обезьян, решил подойти к делу с другой стороны. Он пишет: «Впрочем, КГ — это комплексный коммуникативный сигнал, который, вероятно, имеет не одно значение. Взаимодействия, которые инициируются КГ, часто следуют разным траекториям. Это говорит о том, что значение КГ зависит от контекста, в том числе — от сопутствующего поведения отправителя сигнала или, может быть, от тонких вариаций лицевой мимики. Например, когда КГ воспроизводится в ответ на приближение другой особи, значение может быть или “Не убегай от меня”, или “Не нападай на меня” [в последнем случае КГ может следовать одновременно с другим сигналом — причмокиванием (lip-smack)]. Когда КГ транслируется на расстоянии или при удалении от другой особи, значение выглядит как “Подойди и почисти мне шерсть” или же “Следуй за мной”» и т. д. … Здесь перед нами уже откровенная попытка «перевода» с «языка» свинохвостых макаков на английский.

Далее Мэстрипиери пишет: «Еще одна характерная черта КГ — это “разговорный” (conversational — кавычки автора.) характер его использования. Именно, КГ часто следует в ответ на КГ» (Maestripieri 1996: 1017). Мы вновь сталкиваемся с уподоблением обмена структурно одинаковыми сигналами диалогу по типу «вопрос — ответ», как это было сделано Бибеном и Симмесом в отношении беличьих обезьян (см. выше в этом разделе).

Особо стоит остановиться на более серьезных попытках приравнять процесс обмена вокальными сигналами у обезьян речевому общению людей. Эти попытки принадлежат Ричману, который основывался при этом на своих результатах изучения вокализации гелад (см. выше, 8.1.4). Он сразу делает оговорку, что речь здесь идет об аналогии. Однако все сказанное им далее скорее напоминает прямое уподобление этих двух форм коммуникации друг другу.

«Аналогия, которую я предлагаю, — пишет автор, — состоит в том, что гелады используют ритм и мелодии как инструмент синтаксиса теми способами, которые сходны с применением тех же средств людьми при разговоре и пении. *Гелады* и *люди* пользуются ритмом и мелодией для того, чтобы (1) обозначить (designate) сегмент высказывания (utterance act unit); (2) отличать (distinguish) типы таких сегментов друг от друга по их ритмике и мелодичной форме; (3) подразделять высказывание (parse the utterance) таким образом, чтобы другие могли отвечать на него соответствующим образом; и (4) разрешать (resolve) эмоциональный конфликт, порождаемый социальным контекстом, посредством ритмических и мелодических модификаций вокализации» (Richman 1987: 201; курсив мой. — *Е. П.*). И, в качестве резюме: «Ритм и мелодия (как они используются людьми при разговоре и пении) — это наиболее базовый принцип синтаксической организации акустического поведения человека. По моему мнению, именно эти качества составляют квинтэссенцию синтаксических способностей у людей... Изучение ритмов и мелодий в вокализации гелад дает нам аналогию того, как мог возникнуть синтаксис языка» (Ibid.: 200).

Эти построения были восприняты двояко. Они не вызвали никаких возражений у Фитча, который пишет: «Ричман обозначает вокальное поведение этих обезьян как “прото-разговор” и предлагает свою модель эволюции речи. Согласно этому автору, поведение гелад и гиббонов может служить прототипом музыкального протоязыка как коммуникативной системы, выполняющей важнейшие социальные функции» (Fitch 2010: 486).

Совершенно иначе комментирует гипотезу Ричмана Р. Бурлинг[19]. По его мнению, «Принимая во внимание тот факт, что язык человека неотделим от его когнитивных способностей, наиболее многообещающий способ поисков предшественников языка у приматов — это анализ их когнитивных возможностей. Гораздо более вероятно обнаружить намеки на происхождение языка, изучая их умственные способности, а не коммуникацию» (Burling 1993).

[19] Роббинс Бурлинг — профессор антропологии и лингвистики Мичиганского Университета.

8.4.2. О так называемых «референтных» сигналах у приматов

Два признака общности между вокальной сигнализацией обезьян и языком человека, именно, использование акустического канала связи и неразрывная связь обоих типов вокализации с социальным процессом, исчерпывают, по сути дела, сходство между этими системами коммуникации. Одно из основополагающих различий состоит в возможности языка человека создавать произвольные знаки (такие, например, как слова) для объектов внешней реальности, чего, разумеется, нет в сигнализации обезьян. Объект внешней реальности, получающий отражение в языковых знаках, именуется референтом. Таким образом, устанавливается отношение референции (конкретного указания, предметной соотнесенности), между референтом и указывающим на него (или соотносящим с ним) именем или знаком. Все это позволяет говорящему использовать такой знак тем или иным способом, с теми или иными оттенками значения в конкретном контексте обмена языковой информацией.

Приходится задать вопрос, присутствует ли нечто подобное в вокальной сигнализации обезьян? Здесь мы сталкиваемся с поистине удивительным обстоятельством. В то время как интенсивные исследования на шимпанзе показали, что у этого вида референтность вокальных сигналов определенно отсутствует, вновь и вновь предпринимаются попытки найти ее не только у мартышковых обезьян, но даже у лемуров, которые остались в далеко в стороне от эволюционного развития ветви, ведущей к человекообразным обезьянам, около 40 млн. лет назад (рис. 8.1). Перечисление этих работ см. в статье (Arnold, Zuberbühler 2006), а историю такого рода заблуждений в публикации (Rendall et al. 2009).

Наибольшее распространение получила идея, согласно которой референтность сигналов присутствует у мартышек верветок *Cercopithecus aethiops*. Было обнаружено, что особи этого вида подают разные звуковые сигналы в ответ на появление таких опасных для них животных как змея, орел и леопард. Были также приведены доводы в пользу утверждения, согласно которому другие особи в группе адекватно реагируют на эти сигналы, получая информацию, какой именно из этих трех хищников реально угрожает обезьянам в данный момент (Seyfarth et al. 1980).

Такого рода звуки были названы, по аналогии с языковыми знаками, «функциональными референтными сигналами» (Marler et al.

1992). При этом первый эпитет, по сути дела, делал бессмысленным второй. Слово «функциональный» означал в этой трактовке, что отправителем сигнал подается непреднамеренно, но в соответствии с уровнем его эмоционального восприятия происходящего в данное время (например, с силой испытываемого им страха). Эпитет же «референтный» указывал на возможность особи-реципиента (приемника сигнала) верно оценить обстановку (подробнее об этом см. Fitch 2010: 189—194).

Таким образом, в самом термине «функциональный референтный сигнал» содержится отрицание того, что здесь есть нечто общее с языковым означиванием, которое есть сознательный, намеренный психолингвистический процесс. Уловка в присвоении имени научному понятию по типу метафоры (а точнее, ложной аналогии) ускользнула от внимания многих. В первую очередь это касается авторов околонаучной литературы, где не принято вдаваться в суть вопроса и проявлять необходимую истинному ученому критическую рефлексию. Все написанное принимается на веру и выдается публике на волне очередной внешней сенсационности. Здесь утвердилось мнение, будто у мартышек и в самом деле обнаружены сигналы, аналогичные «словам» (см., например, Резникова 2008; Фридман, Бурлак 2008[20])

Не обошло все это стороной и рутинные исследования по сущностным характеристикам коммуникации у животных. Как это вообще характерно для так называемой «нормальной науки» по Т. Куну (Кун 1962), здесь сыграло свою роль правило: «Делай, как я», в результате чего пошел поток публикаций, направленных на «подтверждение» идеи референтности звуковых сигналов у животных.

Ситуация, которая в результате сложилась вокруг этой темы, хорошо отражена в книге Фитча. «В пору моей юности, — пишет

[20] Вот выдержка из этой статьи: «Такие сигналы-символы или "***имена***" определенных категорий существенных событий во внешнем мире особи были действительно описаны у целого ряда видов позвоночных. Это крики предупреждения об опасности у зеленых мартышек *Cercopithecus aethiops*, мартышек Диана *C. diana*, больших белоносых мартышек *C. nicticans* и других видов этого рода (Seyfarth et al. 1980; Cheney, Seyfarth 1990; Zuberbühler et al. 1997; Zuberbühler 2000; Riede, Zuberbühler 2003), у луговых собачек *Cynomys gunnisoni* (Slobodchikoff et al. 1991), у кольцехвостых лемуров *Lemur catta* (Macedonia 1990) и цыплят домашних кур (Evans 1997)» (выделено мной. — *Е. П.*).

он, — средства массовой информации были переполнены вымыслами о “языке дельфинов” и о том, что у обезьян, выращенных людьми, нет предела в способности развивать навыки в обучении языку. Считалось, что открытие референтной сигнализации у черномордой мартышки верветки означает неожиданную сложность звуковой сигнализации у животных. Казалось, что вот-вот появится новый Доктор Айболит, кто научится расшифровывать языки разных животных, и я волей-неволей верил в это. Еще 15 лет тому назад биолог Джаред Димонд предрекал, что все открытия, связанные с обнаружением свойства референтности в коммуникации животных, в частности, у шимпанзе, еще только впереди».

«То, что мы видим сегодня, — продолжает Фитч, — рисует довольно-таки любопытную картину. Вопреки интенсивным поискам в пользу такого рода предсказаний, выясняется нечто совсем иное. В частности, шимпанзе способны в естественных условиях транслировать богатую информацию об эмоциональном состоянии особей, что, разумеется обеспечивает адекватность социальных взаимоотношений внутри их сообщества. Однако референтность в этой коммуникативной системе весьма ограничена, не говоря уже о возможностях создавать новые по содержанию сообщения, что в неограниченной мере свойственно языку человека». В завершение этого отрывка Фитч, в подтверждение своих слов цитирует тех самых двух авторов (Seyfarth, Cheney 2003), чьи исследования стимулировали поиски референтности у новых и новых видов животных.

Впрочем, упорство в желании оказаться первыми, неважно какой ценой, в горячей сегодня теме происхождения языка легко пересиливает необходимость соблюдать определенную научную осмотрительность. Так, К. Арнольд и К. Зубербюллер, обнаружив, что некоторые самцы мартышек *Cercopithecus nictitans* иногда комбинируют воедино сигнал тревоги на леопарда с таковым на орла, скромно озаглавили свою заметку, поместившуюся на одной странице журнала *Nature*, следующим образом: «Эволюция языка: семантическое комбинирование в криках приматов» (Arnold, Zuberbühler 2006).

В другой работе, выполненной с участием второго из названных авторов, сделана попытка доказать существование референтных звуковых сигналов у белорукого гиббона. В резюме к этой статье сказано: «В серии полевых экспериментов показано, что эти обезьяны используют песню в качестве инструмента защиты против хищников. Мы сравнили песню, воспроизводимую в ответ на появление

хищника, с той, что сопровождает рутинную повседневную активность животных. Первая оказалась идентичной второй по составу нот, но способы их организации в целостную вокальную конструкцию там и тут существенно различаются. Ответные реакции на эти песни других особей свидетельствуют о том, что эти синтаксические различия значимы (meaningful) для конспецификов. Это исследование дает первое свидетельство существования референтных сигналов у свободно живущих обезьян, которые используют коммуникативную систему, построенную на правилах комбинаторики» (Clarke et al. 2006). Об этой коммуникативной системе, в эффективности которой легко усомниться, читай выше, в разделе 8.2.

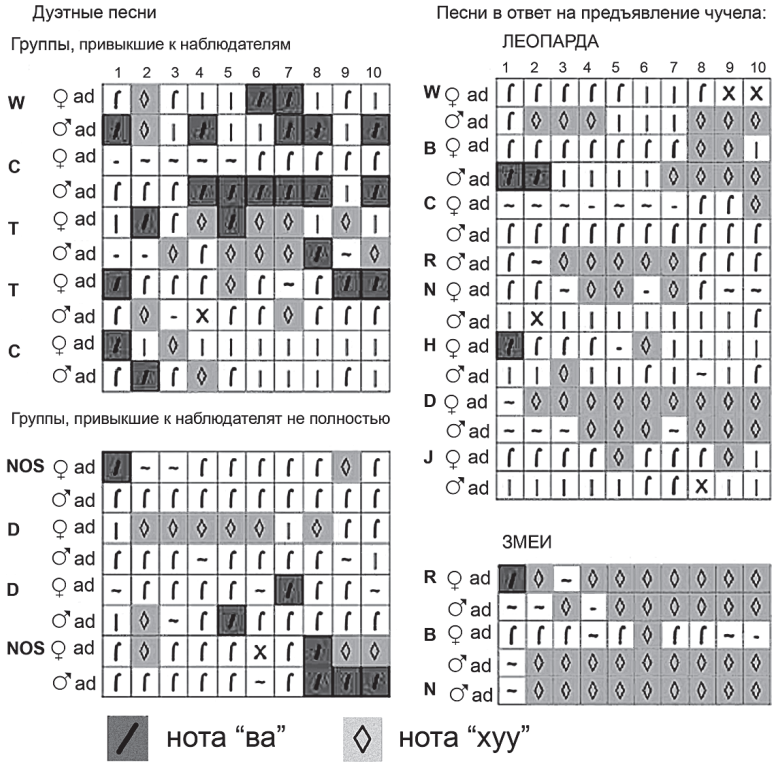


Рис. 8.8. Различия между первыми десятью нотами в дуэтном пении и в вокализации в ответ на предъявление чучел хищников у черношапочных гиббонов *Hylobates pileatus*. Символами, не указанными в легенде обозначены все прочие ноты. Из: Clarke et al. 2006.

С моей точки зрения, выводы авторов статьи совершенно не убедительны. Во-первых, как видно из рис. 8.8. , взятого из этой статьи, совершенно не следует, что структура «повседневной песни» подчиняется какой-либо единой системе (две позиции слева). Что касается «песен на хищника» (две позиции справа), их общим признаком оказывается несомненная монотонность, что может указывать как на большую, по сравнению с вокализацией конспецификов, так и на меньшую[21] стимулирующую роль хищника, находящегося в поле зрения обезьяны. Хорошо видно также, что вокальная реакция на змею не отличается от таковой на леопарда, что свидетельствует даже о меньшей «функциональной референтности» песен гиббонов по сравнению с тем, что известно для прославленных в этом смысле мартышек верветок.

И, наконец, доводам авторов в пользу идеи понимания гиббонами значения «сигнала на хищников» можно было бы противопоставить немало альтернативных объяснений, которые в гораздо большей степени согласуются с общими представлениями о принципах организации индивидуального поведения животных и не противоречат столь очевидным образом принципу бритвы Оккама и правилу Ллойда Моргана.

Одна из возможных (и простейших) интерпретаций состоит в том, что характер звуков, издаваемых особью в ответ на появление хищника, коррелирует со степенью мотивации тревоги. Такая трактовка оказалась применимой даже в отношении парадного примера «референтных сигналов» у черномордых мартышек верветок. Была высказана мысль, что наиболее высока мотивация тревоги при появлении в их поле зрения леопарда, минимальна она при виде змеи и имеет промежуточный характер в реакции на орла. И в самом деле, верветка, реально атакуемая змеей, издает «сигнал на леопарда». Протяженную серию тех же звуков можно слышать в ситуации, когда обезьяна видит, как змея поедает свою жертву (Macedonia, Evans 1993).

Поспешность в выводах, столь очевидная в упомянутой выше работе Арнольд и Зубербюллера, весьма характерна и для многих других, выполненных в духе идей «когнитивной революции». Приводимые в них примеры «референтности» сигналов с точки зрения профессионала, занятого всерьез анализом поведения живот-

[21] Изучали реакцию не на реальных хищников, а на их чучела, неподвижность которых делала весь эксперимент процедурой крайне искусственной.

ных, не выходят за рамки привычных представлений, составляющих основу этологической концепции[22]. Этому вопросу посвящена глава 4 «Эффективные раздражители» в сводке Р. Хайнда «Поведение животных». К сожалению, все это выглядит основательно забытым в попытках «новейших истолкований» коммуникации мартышек и прочих животных.

8.4.3. О гипотезе зарождения языка, предложенной в нейроэтологии

В основу гипотезы происхождения языка[23] было положено открытие так называемых зеркальных нейронов у макака резуса *Macaca mulatta* (Rizzolatti et al. 1996). Это двигательные нейроны,

[22] Вот лишь один простой пример. У каменок рода *Oenanthe* вокальным ответом на появление в районе гнезда лисицы или человека служат серии двух типов звуков, которые могут быть переданы звукоподражательно как «чек» и «тик». По ходу гнездового сезона уровень тревоги птиц при появлении у гнезда потенциального хищника определенно повышается, достигая максимума к моменту вылета птенцов. Соответственно меняется и характер использования названных звуков. Например, у черношейной каменки *O. finschii* в начале сезона гнездования в позывках тревоги абсолютно преобладает звук «чек», тогда как в дальнейшем в секвенциях все большее место занимает звук «тик», доля которого в это время достигает почти 70 % (Панов 1978/2009: 149). Если обозначить эти два звука литерами А и Б, то указанный характер смены секвенций можно схематически обозначить так: АААА-ААА...; ААААБАААААБ...; АББББАББАББББ.

Совершенно иной сигнал тревоги имеет место в качестве реакции на появление змеи (и не обязательно около гнезда). Он звучит как глухое шипение. Каменки плясуньи *Oenanthe isabellina* в этих ситуациях не ограничиваются воспроизведением серий этих звуков, но упорно зависают над местом пребывания змеи до тех пор, пока та не ретируется. Совершенно очевидно, что в данном случае перед нами максимальный уровень страха и общего возбуждения у птицы.

Оба варианта сигналов тревоги вызывают соответствующую реакцию и у полового партнера особи, обнаружившей опасность. В случае появления лисицы или человека эта вторая птица, еще не видя их, начинает издавать серии звуков «чек» и/или «тик», а при обнаружении партнером змеи она непременно присоединится к окрикиванию (моббингу) рептилии.

Нечто очень похожее описано в работе Овингса с коллегами в отношении различий в реакциях луговых собачек *Spermophilus beecheyi* на появление в их поселении собаки или змеи (Owings et al. 1986).

[23] Первоначально жестового согласно этим взглядам.

которые активируются в процессе выполнения обезьяной тех или иных действий, но также и тогда, когда она наблюдает за выполнением аналогичных действий ее социальными партнерами. Активация этих нейронов наблюдается в норме при таких движениях, как вытягивание руки вперед и схватывание объекта, а также при соответствующей визуальной стимуляции. То же самое происходит во время акций, в которых задействованы мышцы лица и рта (например, схватывание объекта зубами), а также при виде таких действий, выполняемых другими.

Зеркальные нейроны одно время рассматривали в качестве важнейшего биологического механизма, лежащего в основе природы языка. В нем видели нейрологический субстрат, который, как полагали, обеспечивает параллелизм в воспроизводстве жестов и в их понимании другими индивидами, присутствующими при этом. По мнению Риццолатти и Арбиба (Rizzolatti, Arbib 1998), такой параллелизм двигательной активности и ее восприятия есть предпосылка коммуникации. В основе этих представлений лежит простое предположение: обезьяна, которая видит поедание пищи другой особью, отдает себе отчет в происходящем («ее компаньон ест»). Отсюда сделан вывод, что визуальная стимуляция может «переосмысливаться» таким образом, что приобретает значение важного персонально адресованного сигнала.

В рамках этих воззрений корни языка следует искать на самых ранних стадиях становления отряда приматов, когда для этих животных стало возможным схватывать объекты руками. В той ветви отряда, которая привела в дальнейшем к гоминидам, сформировалась «зеркальная система» акций хватания. Она послужила основой жестового протоязыка человека, уступившего затем место речи (звуковому языку).

Критики этой гипотезы справедливо указывают, что термин «параллелизм» (между двигательной активностью и ее восприятием другими) постепенно и совершенно неоправданно стал подменяться словом «значение». В действительности же, параллелизм, о котором идет речь, невозможно приравнять феномену произвольного означивания в языке. Кроме того, сфера функционирования системы зеркальных нейронов весьма ограничена. Тот класс концептов, который она позволяет распознавать, охватывает только движения тела других особей. С ее помощью невозможно формировать такие концепты как, например, «дерево», «плод», дать репре-

зентацию маршрутам передвижения и множеству других важных объектов, относящихся к внешнему и внутреннему миру данного вида животных. Такая система не в состоянии концептуализировать все многообразие мира, как это доступно языку; детальный обзор проблемы см. (Fitch 2010: 452—464).

* * *

Отвечая на вопрос, поставленный в заголовке этой главы, приходится признать, что поиски преемственности между *естественной* коммуникацией даже таких эволюционно продвинутых животных, каковыми являются приматы, и языком человека обречены на провал. Можно полагать, что продвинуться по пути понимания эволюции языка окажется возможным лишь на основе изучения, в условиях искусственного содержания, *потенциальных* коммуникативных возможностей тех немногих представителей отряда приматов, которые относятся к числу наших ближайших родичей — шимпанзе и бонобо. Естественные коммуникативные системы этих двух видов и третьего, находящегося в более отдаленном родстве с человеком — именно, гориллы, будут рассмотрены в следующей главе.

Глава 9. Естественная коммуникация у наших ближайших родичей из царства животных

Как следует из предыдущей главы, поиски истоков языка даже у представителей надсемейства Hominoidea (гиббонов и орангутана) едва ли могут дать многое, не говоря уже о большинстве прочих видов приматов. Дело в том, что все эти виды миллионы лет назад ушли с того пути, который привел в итоге к появлению на эволюционной сцене общего предка шимпанзе и человека[1].

Допустим даже, что в момент, когда происходило расщепление ствола приматов на ветви, ведущую к подсемейству Homininat (рис. 8.2), и те, что ушли в стороны, между свойствами расходящихся групп видов было немало общего (в том числе и нечто такое, что могло бы, в принципе, послужить много времени спустя предпосылкой к становлению языка). Понятно, однако, что на протяжении последующих миллионов лет эти качества в боковых эволюционных ветвях остались в том же зачаточном состоянии либо могли быть полностью утраченными.

Все это, разумеется, ни в какой мере не снижает интереса к познанию особенностей коммуникативных систем у тех видов приматов, которые находятся в разных, отдаленных степенях филогенетического родства с так называемыми крупными человекообразными обезьянами, наиболее близкими человеку (горилла, бонобо, шимпанзе). Данные, полученные в исследованиях такого рода, представляют неоценимый интерес в рамках *сравнительной этологии* как вполне самостоятельной и самодостаточной области зоологических знаний.

И все же, если наша задача состоит в том, чтобы найти в поведении животных нечто сходное с образом действий нас самих, следует брать для сравнения те виды, у которых эти качества должны присутствовать с возможно большей вероятностью. Поведение, как и

[1] Особенности поведения этих приматов, по общему мнению, в наибольшей степени сохранились именно у двух видов рода *Pan* (шимпанзе и бонобо).

все прочие особенности строения и образа жизни, тем более сходны, чем ближе в эволюционном отношении находятся сравниваемые виды. А нашими ближайшими родичами бесспорно являются два вида человекообразных обезьян — шимпанзе (*Pan troglodytes*) и бонобо, или карликовый шимпанзе (*Pan paniscus*). Несколько дальше от компактной группы видов, куда помимо этих двух входит третий вид — человек разумный, стоит горилла.

Именно эти три вида высших приматов должны, как я полагаю, находиться в центре внимания в наших попытках реконструировать эволюцию языка. Именно по этому пути пошли те исследователи, которые сосредоточили внимание на изучение когнитивных способностей шимпанзе и бонобо (например, Savage-Rumbo et al. 1990; этим исследованиям посвящена глава 10).

Исследования этого плана, к сожалению, имеют и свою теневую сторону. Дело в том, что в их рамках в центре внимания сообщества приматологов и психологов оказались в последние годы *потенциальные возможности* этих обезьян к общению с экспериментатором посредством искусственных языков-посредников, выявление которых возможно лишь в лаборатории[2]. Это имело своим результатам утрату интереса к сущности *естественной коммуникации* этих животных в природе.

9.1. Акустическое поведение в группах горных горилл *Gorilla gorilla beringei*

Социальная организация. Горные гориллы живут сплоченными группами, численность которых может достигать 30 особей разного возраста, включая детенышей (в среднем 14—19 для групп разного состава). По композиции этих коллективов различают так называемые односамцовые и многосамцовые группы. В контингенте первых присутствует только один матерый «серебристоспинный» самец, обладающий гаремом из 2—11 самок. В многосамцовой группе может быть до четырех таких самцов, имеющих разный иерархический статус. В популяции горных горилл в заповеднике Вирунга[3] численно преобладают группы первого типа (около 60 %).

[2] Так называемые «обезьяньи проекты», о которых речь шла во Введении.

[3] Благодаря энтузиазму американской исследовательницы Дайан Фосси в этом заповеднике на общей границе Руанды, Заира и Уганды в период с

Наравне с одно- и многосамцовыми группами встречаются также одиночные серебристоспинные самцы и холостяцкие группы самцов, не имеющих в данное время половых партнеров. Все эти различия в составе групп не абсолютны: животные (в основном самки, но и самцы также) эмигрируют и иммигрируют, перераспределяясь между группами и изменяя их состав. Этот процесс описан в деталях в работе (Robbins 1995).

В односамцовых группах матерый самец, который почти вдвое крупнее каждой из своих самок, очевидным образом доминирует над всеми прочими ее членами. Поскольку гориллы — животные относительно менее возбудимые по сравнению с шимпанзе, такой доминант может терпеть присутствие в группе самца (или самцов), хотя и взрослых, но не достигших еще его почтенного возраста. Таким «подчиненным» самцом может оказаться и прежний лидер группы, утративший, в силу преклонного возраста, свой статус абсолютного доминанта (van Hooff, van Schaik 1994**).** ***Самцы-сателлиты*** (сопровождающие, ***followers***) кооперируются с лидером при столкновениях группы с соседними коллективами горилл, при защите самок из гарема доминанта от притязаний оппонентов.

Среди самок четко выраженная иерархия, как правило, отсутствует. Их отношения чаще всего поддерживаются на основе неагрессивных взаимодействий типа замещения (supplantation): особь уступает место другой в момент ее приближения вплотную. В то же время родственные друг другу самки (иногда — и не родственные) формируют альянсы, противостоящие другим таким коалициям. Конфликты между альянсами в норме пресекаются самцом-доминантом. В случае присутствия в группе более чем одного самца они конкурируют между собой за право контролировать агрессивное поведение самок. Вмешательство самцов в конфликты самок осуществляется в сравнительно мягкой форме (Harcourt, Stewart 1989; Watts 1997).

Вообще говоря, жесткая открытая агрессия внутри группы — явление сравнительно редкое. Даже в тех ситуациях, когда доминант прерывает попытку спаривания самца более низкого ранга с какой-либо самкой из группы, он лишь умеренно агрессивен. Мате-

1967 по 1983 годы сформировался Исследовательский центр Карисоке, в котором изучение образа жизни горилл проводится по сию пору (см. об этом Fossey 1983, в русском переводе: Фосси 1990).

рый самец даже не всегда препятствует копуляциям между молодыми самцами и самками. Вместе с тем, отношения между самцами в группе балансируют между нейтралитетом и взаимной настороженностью. Молодой самец по мере взросления старается держаться все дальше от доминанта, и все же рискует подвергнуться кратковременному акту агрессии с его стороны. Наиболее терпимые отношения устанавливаются между доминантом и его родным братом или сыном (обзор см. в работе: Sousa, Casanova 2005/2006).

Участки обитания групп могут перекрываться своими периферийными зонами[4]. При встречах двух групп либо группы с одиночным самцом в этих местах нормой оказывается открытая агрессия самцов. Интенсивное угрожающее поведение наблюдается в 80 % подобных случаев, а контактная агрессия — в 50 %. Анализ черепов горилл показал, что у этого вида серьезные травмы головы присутствуют у 11 % экземпляров выборки — вдвое чаще, чем у шимпанзе ((Jurmain 1997), цит. по (Carrier 2007)). Один из приемов, которыми самцы пользуются во время драки — это нанесение ударов противнику руками из положения стоя.

От группировок шимпанзе и бонобо коллективы горилл отличает компактность. Члены группы сохраняют между собой дистанции не более десятков метров на протяжении суток, и так — изо дня в день, месяцами и даже годами. Активность обезьян в значительной степени синхронизирована и делится между периодами перемещений в поисках корма и совместного отдыха (Schaller 1963; Fossey, Harcourt 1977).

Для дальнейшего изложения важно следующее обстоятельство. Часто приходится наблюдать координированную смену активностей членов группы в конце периода дневного отдыха, когда все они почти внезапно проявляют готовность отправиться в путь. Это нередко происходит в отсутствие каких-либо очевидных сигналов со стороны самца-лидера (Stewart, Harcourt 1994).

Репертуар сигнальных средств горной гориллы. Первоописание сигнального поведения этих обезьян принадлежит Джорджу Шаллеру (Schaller 1963). К числу акций, воспроизводимых взрослыми самцами и служащих средствами коммуникации, относятся бие-

[4] Эти зоны перекрывания значительны по площади у другого подвида — равнинной гориллы *G. gorilla gorilla*.

ние себя в грудь (см. ниже); особый «горделивый шаг», адресованный самке, которую самец намеревается увести из чужой группы (самец выглядит более крупным, чем он есть на самом деле); упорный взгляд на оппонента, сопровождаемый особой лицевой мимикой; еще несколько мимических «сигналов», выражающих угрозу либо страх. Важнейшую роль в регулировании взаимоотношений в группе играет аллогруминг[5]. В моменты эмоционального возбуждения (в частности, в ситуациях назревающего конфликта) серебристоспинные самцы издают резкий запах, исходящий из подмышечных желез, который, в принципе, может нести коммуникативную функцию[6] (Estes 1991).

Вокальный репертуар горилл насчитывает, по некоторым подсчетам, до 15 различных «типов звуков». Дайан Фосси первой провела количественный акустический анализ вокального репертуара горных горилл (Fossey 1972). Она выделила 8 типов вокальных сиг-

[5] Генти с соавторами в статье под названием «Жестовая коммуникация у равнинной гориллы…» приводят перечень из 102 «жестов». Сюда входят некоторые акции, упомянутые мной выше (например, биение себя в грудь, характерная локомоция) и множество других, различающихся лишь в частных деталях. Характерные примеры: постукивание по объекту кулаками, постукивание по объекту ладонями, несколько сильных ударов по объекту кулаком или запястьем. Или: покачивание головой и покачивание головой с одновременным удержанием объекта во рту. Или: отталкивание другой особи одной рукой и отталкивание другой особи двумя руками (Genty et al. 2009: 542—545).

Из этих комментариев легко понять, почему удалось выявить столь значительное количество «коммуникативных жестов». Число их определяется методикой описания, а та, в свою очередь, — первоначальной установкой исследователя. В данном случае — это установка на интерпретацию явлений в духе соответствия идеям когнитивной революции (что, кстати сказать, определяет всю деятельность приматологов из Школы психологии Университета св. Эндрью — School of Psychology, University of St. Andrews).

Вывод из комментируемой статьи состоит в следующем: «Жесты горилл не являются стереотипными (inflexible) сигналами, они используются в намеренной коммуникации, адресованной конкретным социальным партнерам» (Genty et al. 2009: 547). Это заключение уязвимо для критики. Например, М. Томаселло пишет в отношении других работ, вышедших из стен той же лаборатории: «Но, скорее всего, это обычные ритуализованные действия, которые кажутся людям изобразительными (иконичными)…; с точки зрения обезьян они не функционируют как таковые» (Томаселло 2011: 45).

[6] Однако Фосси не уверена, что это так (Fossey 1972).

налов, из которых семь были отнесены к вполне определенным контекстам. Использование трех типов звуков привязано в ее каталоге в основном к ситуациям воздействия на группу тревожащих факторов извне, а остальные пять Фосси отнесла к категории внутригрупповой акустической коммуникации (табл. 9.1).

Таблица 9.1.

Репертуар акустических сигналов горной гориллы в первом варианте его количественного описания. По: Fossey 1972

	Контекст	Характер звуков
	Реакции на воздействия извне (в том числе, при межгрупповых взаимодействиях)	
1	Атака	Рыкание (Roar)
2	Тревога (например, в ответ на появление хищника)	Лай (Barks)
3	Продолжительный крик (long call)	Уханье (Hoot series)
	Внутригрупповые взаимодействия	
4	Копуляция	Хрюканье/ворчание; хныкание (grunt, whimper)
5	Вокализация детеныша	Хныкание; скуление (whimper; whine)
6	Игра	Хихиканье/смех (play chuckle/ laugh)
7	Открытая агрессия (overt agonism) При высокой интенсивности	Визг (scream) Хриплое ворчание (cough grunt)
8	Звуки, транслируемые на короткую дистанцию (close calls)	Тихие звуки, похожие на те, что издаются человеком при отрыжке (belch vocalization и ее варианты): урчание (rumbles), рыгание (belches), гудение (croons), мурлыканье (purrs), хмыканье (hums), стоны (moans), завывание (wails), подвывание (howls)

Для всех тех достаточно разнообразных звуков, которые помещены в таблице под № 8, на этом первом этапе исследований их связь с каким-либо конкретным контекстом не была обнаружена. Поэтому в дальнейшем они послужили объектом изучения для

целой группы специалистов, которые задались целью выяснить их «значение» и функцию. К результатам этой работы, которая заняла несколько полевых сезонов, я вернусь чуть ниже.

Но прежде я дам краткие комментарии к двум другим типам «вокальных сигналов». Сигнал № 2 есть лишь составная часть полимодальной акции, имеющей в этом смысле много общего с «демонстрацией устрашения» у орангутана (см. 8.3). Различие состоит главным образом в том, что в момент транслирования серии ухающих звуков самец гориллы не раскачивает и не отламывает ветви дерева, а бьет себя в грудь не полностью сжатыми кулаками правой и левой рук, очень быстро меняя их очередность. Механические звуки от этих ударов усиливаются двумя резонирующими воздушными мешками, которые размещены по бокам трахеи. Они слышны с некоторого расстояния, но отнюдь не со столь дальнего, как сами голосовые сигналы. Доминантный самец воспроизводит эту акцию, когда появляются признаки присутствия неподалеку чужой группы горилл либо одиночного самца-пришельца.

Вот как описывает поведение вожаков при случайной встрече двух группировок этих обезьян Дж. Шаллер:

«18 апреля встретились группы VII и XI. Верхолаз (самец, доминировавший в группе VII) сидел сгорбившись, упершись взглядом в землю, и, казалось, был погружен в глубокое раздумье. Остальные члены группы теснились вокруг него. Самец с серебристой спиной из группы XI сидел на корточках под деревом в каких-нибудь 20 футах от Верхолаза. Пятнадцать животных его стада разбрелись по зарослям. Самец был очень возбужден и устроил целое представление: он негромко ухал, все убыстряя темп и силу звука, пока тот не слился в сплошное грозное рычание; он бил себя в грудь, вертелся во все стороны, влезал на бревно и с шумом обрушивался с него на землю. В заключение он шлепнул по земле ладонью. Верхолаз быстрым шагом подошел к нему, и они уставились друг на друга. Их лица были не более чем на фут одно от другого. Эти лесные великаны, каждый из которых был равен по силе нескольким мужчинам, улаживали какие-то свои спорные вопросы не дракой, а, так сказать, силой взгляда. Секунд двадцать они угрожающе смотрели друг на друга, но ни один не хотел сдаваться. Потом они разошлись. Верхолаз вернулся на свое место. В последующие 20 минут он дважды таким же образом пытался одержать победу, но это ему не удалось. Самцы напоминали двух воинственных школьников,

каждый из которых старается запугать противника, не ввязываясь в драку» (Шаллер 1968).

Звуки, объединенные под № 7, служат аккомпанементом акций угрозы на короткой дистанции. Это, в частности, оскаливание зубов и резкие броски в сторону оппонента.

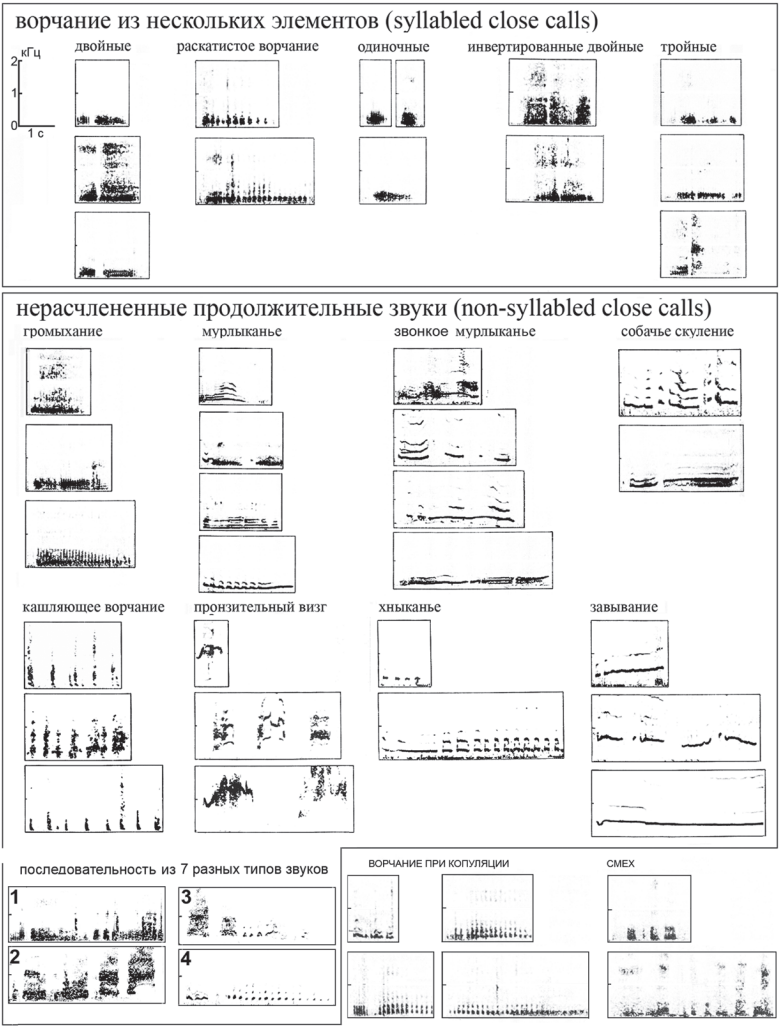


Рис. 9.1. Разнообразие вокальных сигналов горной гориллы *G. gorilla beringei* по классификации Херкурта с соавторами (Harcourt et al. 1993).

Перейду теперь к анализу результатов, полученных исследователями, поставившими своей задачей установить функцию разнообразных звуков, помещенных в таблице 9.1 под номером 8.

Звуки, которыми члены группы горилл обмениваются на коротких дистанциях: *попытка их классификации*. Бросающееся в глаза разнообразие той части вокального репертуара горилл, о которой идет речь, требовало предварительного детального описания, которое позволило бы дать инвентаризацию и строгую классификацию входящих сюда звуков.

Результаты этой части исследования приведены в статье Харкоута с соавторами. Они проанализировали около 150 фонограмм звуков этой категории, которые обозначили в качестве «контактных позывок» (КП, close calls). Магнитофонные записи были получены от 13 особей разного пола и возраста и описаны с использованием 13 акустических параметров (длительность звука, спектр частот, количество пульсов внутри звуковой посылки и т. д.). Авторы пришли к выводу, что полученная ими выборка включает в себя два класса звуков. Они пишут: «В плане структуры (acoustically) и функции КП могут быть подразделены на два класса: ворчание, состоящее из нескольких элементов-слогов (syllabled grunts) и нерасчлененные продолжительные звуки (non-syllabled longer calls)» (Harcourt et al. 1993: 89). Как следует из подписи к рис. 2 этой статьи, каждый класс распадается, в свою очередь, на несколько акустических структур. В первом классе их выделено пять, во втором — девять. Более того, как можно видеть из того же рисунка, внутри каждой такой структуры полное единообразие отсутствует, причем разные «варианты» подчас различаются по акустическим параметрам весьма значительно. Например, звуки № 17 и 20 или 21 и 24 на воспроизведенной здесь иллюстрации из статьи Харкоута с соавторами (рис. 9.1).

Каждому, кто знаком с биоакустикой и привык читать сонограммы, должно быть ясно, что дробление приведенного здесь набора из 37 звуков на два класса не только совершенно искусственно, но и противоречит любой логике классификации акустических конструкций. В действительности, гораздо логичнее было бы представить их разнообразие, или по крайней мере большинство звуков в виде почти идеального континуума, как это сделано мной на рис. 9.2.

В пользу этого заключения свидетельствует и рис. 3 из анализируемой статьи. Звуки, помещенные здесь под номерами 1 и 2

(из класса «ворчание из нескольких слогов», syllabled grunts), с одной стороны, и 3—5 («нерасчлененные продолжительные звуки», non-syllabled longer calls), с другой, выглядят наподобие концевых фрагментов континуума, в центре которого находится вокализация при копуляции, не относимая авторами ни к тому, ни к другому классу (рис. 9.3). Таким образом, подтверждается мнение Фосси о том, что все эти звуки, распознаваемые наблюдателем на слух, связаны друг с другом гаммой постепенных переходов (Fossey 1972).

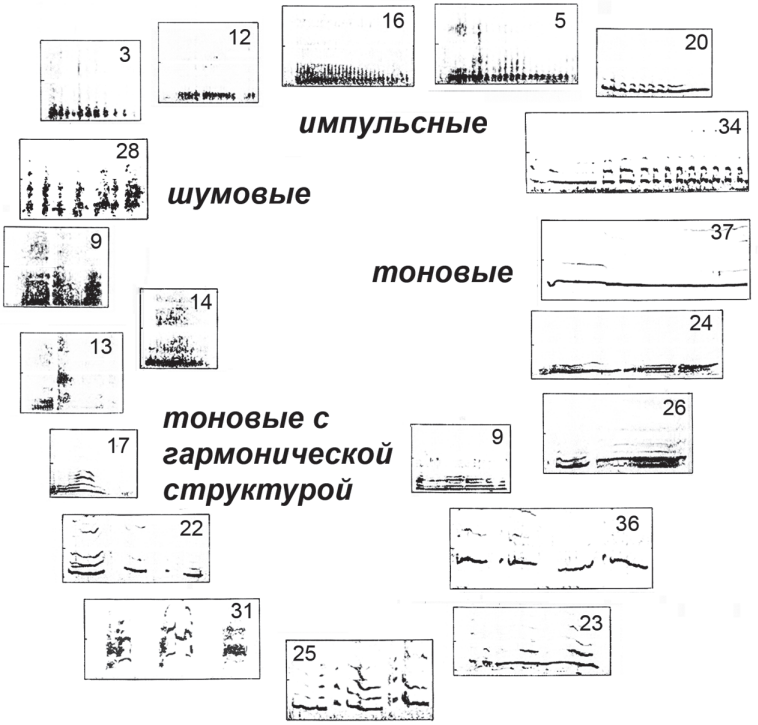


Рис. 9.2. Разнообразие вокальных сигналов горной гориллы *G. gorilla beringei*, представлено в виде континуума. Оригинал.

В то же время, «пронзительный визг» (№ 6 на графике) и «кашляющее ворчание» (№ 7) оказались на схеме явно в стороне от всех прочих. Поэтому авторам пришлось ввести для них третью классификационную категорию — «агонистические позывки»[7]. В отличие

[7] В первоначальной классификации оба звука относились к классу «нерасчлененных продолжительных звуков», non-syllabled longer calls.

от первых двух классов, при выделении которых были использованы структурные критерии, здесь задним числом введены функциональные характеристики.

Звуки, которыми члены группы горилл обмениваются на коротких дистанциях: *их гипотетические функции*. Попытки выяснить конкретную функцию этих звуков во многом аналогичны той, что была предпринята Бауэрсом и де Ваалом с целью установить коммуникативную функцию звука «ку» у медвежьего макака (см. в разделе 8.1). Существенная разница состоит в следующем. Звук «ку» достаточно четко очерчен в структурном плане, тогда как КП у горилл представляет собой, как я попытался показать выше, *аморфный конгломерат множества разнообразных звуков*, который, по сути дела, не поддается какой либо строгой классификации по структурным параметрам. Та классификация, которую предложили Харкоут с соавторами, дает слишком шаткую основу для дальнейших рассуждений по поводу функции этого аморфного акустического конгломерата.

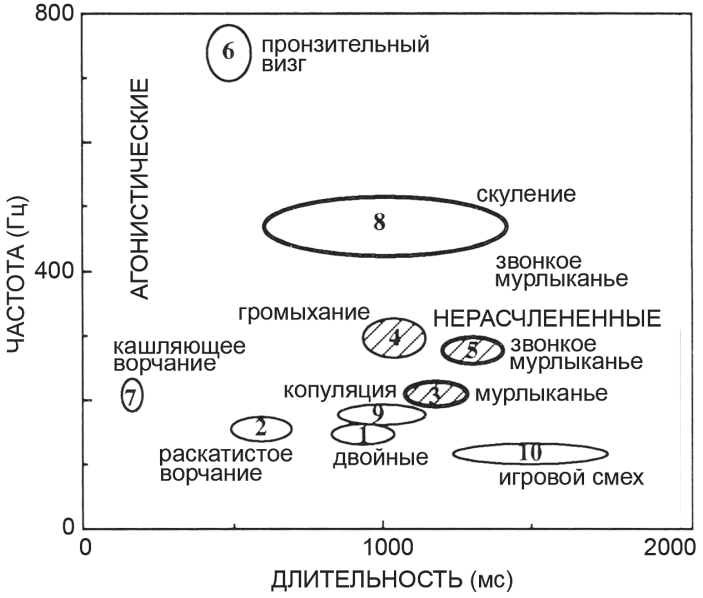


Рис. 9.3. Соотношение разных типов звуков ближнего действия у горилл заповедника Вирунга в пространстве двух признаков (доминантная частота и длительность. Штриховкой показаны звуки, «не расчлененные на слоги». Жирной линией обведены тональные звуки. Из: Harcourt et al. 1993.

Тем не менее, в этой статье ее авторы приходят к следующему выводу. «Звуки, подразделенные на слоги (syllabled calls), могут поддерживать контакт между особями, координировать их активности и выступать в качестве мягкой угрозы. Те, что не подразделены на слоги (non-syllabled calls), могут функционировать как сигналы умиротворения, а также способствуют слаженности передвижений группы и координации поведения особей в местах с хорошими кормовыми условиями — именно для привлечения членов группы в эти угодья и для сдерживания конкуренции между ними» (Harcourt et al. 1993: 89).

Таким образом, функции обоих классов звуков настолько размыты, что найти какое-либо конкретное «значение» каждого из них не представляется возможным. Как пишут сами авторы, «…звуки обоих классов (подразделенные и не подразделенные на слоги) имеют место во множестве сходных контекстов, скорее общего, нежели специфического характера. Нет ни единой ситуации или события, при которых эти звуки следовали бы неизменно. Они не ассоциируются в обязательном порядке с какой-либо определенной формой поведения и не меняют регулярным образом поведение особей, издающих их. Единственная очевидная реакция на них — это, обычно, воспроизведение того же звука особью, которой он казался адресованным» (Ibid.: 109—110).

Впрочем, этот результат не удовлетворил авторов статьи. На следующий год двое из них опубликовали следующую, где привели данные по изучению использования гориллами звуков, отнесенных к классу «подразделенных на слоги» (syllabled calls**)**, которые теперь именуются «одинарными», «двойными» и «тройными ворчаниями». Эти звуки наиболее часто издают взрослые самцы, реже — взрослые самки, еще реже — неполовозрелые гориллы, транслируя их главным образом в ситуациях, когда другая особь находится в радиусе около 5 м (рис. 9.4) Звук не обязательно адресуется конкретной особи, но обычно за ним менее чем через секунду следует ответный звук того же типа (Stewart, Harcourt 1994: 32).

Было установлено, что частота воспроизведения ворчаний (grunts) достоверно возрастает к концу периода отдыха группы, как за счет увеличения числа участников такого «хора», так и в силу увеличения акустической продукции каждого из них. При этом не наблюдается ни уменьшения индивидуальных дистанций, ни увеличения числа акций, не входящих в рутину сиесты (non-rest activities).

Отсюда, по мнению авторов, следует, что эти звуки сигнализируют всем и каждому о скором начале перемещения группы[8]. Авторы предполагают, что обмен этими звуками указывает на готовность горилл отправиться в путь и позволяет оценить готовность партнеров прекратить отдых.

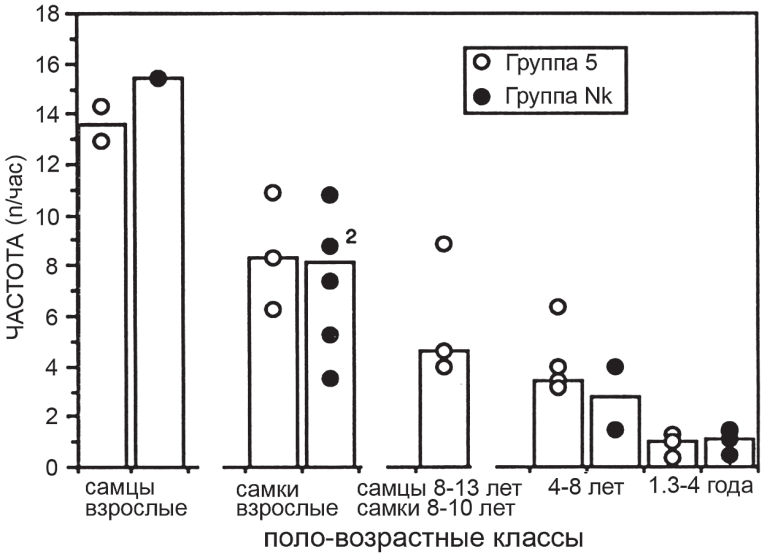


Рис. 9.4. Частота использования «сигналов ближнего действия» особями разных поло-возрастных классов у горилл заповедника Вирунга. Из: Harcourt et al. 1993.

В заключение авторы пишут: «Какова бы ни была функция этих звуков, мы утверждаем, что по крайней мере в некоторых контекстах эти сигналы содержат информацию о том, что особи могут делать дальше. Но нам неизвестно, является ли точное значение (precise meaning) сигнала зависящим от контекста или изменяется с изменением его акустической структуры. До сих пор при детальном акустическом анализе «двойных ворчаний» не выявилось взаимосвязи между их структурной изменчивостью и активностью отправителей этих сигналов» (Stewart, Harcourt 1994: 38).

[8] В действительности, как следует из рис. 1*а* этой статьи, усиление описанной акустической активности начинается задолго до начала движения группы и нарастает постепенно.

Необходимо подчеркнуть важность для темы настоящей книги такого явления, как хоровой характер этой вокализации и монотонность ее повторения каждой особью, что я называю избыточностью (см. позиции А и В на рис. 1*а-д* анализируемой статье). Все это очень напоминает поведение в стаях птиц. Парадоксально, но Стюарт и Харкоут, посвятившие себя изучению поведения высших человекообразных обезьян, сами наталкивают читателя на эту мысль. В преамбуле к статье они пишут: «Во многих работах по сигнализации и координации передвижений стай птиц дан анализ их предполетного поведения. При изучении двух видов лебедей показано, что незадолго до отлета стаи увеличивается число сигнализирующих особей и частота подачи ими соответствующих звуков. Считается, что все это служит указанием на готовность птиц следовать дальше[9]» (Stewart, Harcourt 1994: 30).

«Контактные позывки» (КП) горилл: итог исследований. В своих последующих попытках придать дополнительную окраску целесообразности этим звукам Харкоурт и Стюарт исследовали частоту их использования животными разного иерархического статуса и разной степени родства друг с другом при сближении на дистанцию 5 м и меньше (Harcourt, Stewart 1996).

С использованием изощренных методов статистики удалось показать, что доля наиболее употребительной КП (двойное ворчание) в репертуаре особи коррелирует как с ее собственным иерархическим рангом, так и с рангом «партнера»[10]. Как пишут авторы, «все взрослые особи (кроме серебристоспиннных самцов) чаще издавали двойное ворчание в присутствии тех, что ниже их по рангу, чем в присутствии самца-доминанта». Обнаружили также тенден-

[9] В рамках адаптационистской парадигмы это поведение объясняют как способ избегнуть потерь, которые могут последовать, «если особь не сможет скоординировать свое поведение с поведением других и отстанет от группы или затратит излишки времени и энергии на фальстарт» (Stewart, Harcourt 1994: 30).

[10] По словам авторов статьи, термин «партнер» относится ко всем гориллам, находившимся в радиусе не более 5 м от той, что издавала звук в момент наблюдения. Если последняя делала это, находясь на таком расстоянии от прочих членов группы, все они рассматривались в качестве «партнеров» (Harcourt, Stewart 1996: 832). Иными словами, фактор намеренности сообщения учитывали не всегда.

цию, в соответствии с которой гориллы-родичи чаще обменивались такого рода звуками друг с другом, чем это делали животные, не состоящие в родстве. Однако, замечают авторы, последние результаты, полученные в один год исследований, не подтвердились данными другого года.

Подводя итог обширной серии своих исследований, авторы пишут: «В качестве наиболее общей интерпретации можно сказать, что трансляция двойного ворчания служит животному для акцентирования факта своего присутствия, так что функция этого звука состоит в том, чтобы привлечь к себе внимание (exaggerated announcement of presence) и сигнализировать о своем дальнейшем поведении, в условиях данного контекста» (Harcourt, Stewart 1996: 828).

Эта статья заканчивается следующими словами: «Животное-доминант, как кажется, чаще издает эти звуки, поскольку другие члены группы с большей готовностью обращают внимание на акцентирование им факта своего присутствия, чем на аналогичное поведение особей более низкого социального статуса… Эта простота содержания сообщения (simplicity of content), — продолжают авторы, — выглядит парадоксальной (ironic), когда речь идет о коммуникации одного из наших ближайших родичей из мира животных. И это в то время, как звуки некоторых видов обезьян[11] содержат богатую конкретную информацию (so much specific information), что делает их функционально репрезентативными» (Ibid.: 842).

Это замечание весьма показательно в двух отношениях. Во-первых, авторы заблуждаются относительно богатства содержания вокальных сигналов у приматов, не относящихся к числу «крупных человекообразных обезьян». Что это не так, я попытался показать в предыдущей главе 8. Во-вторых, факт отсутствия какой-либо дифференцированной семантики в вокализации горилл служит прекрасной иллюстрацией «парадокса непрерывности» — того принципа, аргументации которого посвящена эта книга.

[11] Речь идет о так называемых мартышковых обезьянах.

9.2. Коммуникация у двух видов рода *Pan* в естественных условиях их обитания

В отличие от языка, который есть система отчужденная[12], все то, что принято называть сигнализацией животных, может быть отделено от прочих сторон жизни вида лишь в грубой абстракции. Когда говорят, что сигнальные системы животных обслуживают их социальное поведение или являются их частью, это верно лишь отчасти. В действительности, сигнализация и коммуникация — это лишь одна из сторон социального поведения, неотделимая от него в той же степени, в какой кожица, одевающая плод, неотделима от его мякоти или глазурь — от самого керамического изделия.

Я собираюсь аргументировать эту мысль, сопоставив характер коммуникации у двух видов приматов, которые филогенетически наиболее близки человек разумному. Это шимпанзе обыкновенный *Pan troglodytes* и так называемый карликовый, или бонобо *P. paniscus*. Оценивая генетическое сходство этих двух видов, биологи приходят к выводу, что они разошлись всего лишь около 1.5 миллионов лет назад, то есть примерно через 5—6 миллионов лет после того, как ветвь, ведущая к современному человеку, отделилась от общего эволюционного ствола высших приматов. Понятно поэтому, что индекс генетической дистанции между обыкновенным шимпанзе и бонобо (0.8) вдвое меньше того же индекса, вычисленного при сравнении обоих этих видов с человеком (1.6)[13].

Хотя принято считать, что обыкновенный шимпанзе и бонобо различаются лишь в частных деталях, это не соответствует истине. Первоначально считали, что бонобо — это не более чем миниатюрная версия шимпанзе. Истоки этого заблуждения обязаны тому факту, что бонобо был описан как самостоятельный вид по очень мелкому экземпляру. Средний вес самцов этой обезьяны — 46 кг, самок — 33 кг (White 1998). Эти цифры сопоставимы с теми, что

[12] О том, что язык человека живет самостоятельной жизнью, свидетельствует существование письменных текстов, которые осуществляют передачу информации между поколениями, разделенными временными отрезками в тысячи лет.

[13] Согласно одному из сценариев, эволюционный ствол, ведущий к человеку, о котором идет речь, около 8 миллионов лет назад расщепился одновременно на три ветви. Одна из них дала начало предкам гориллы, другая — предкам шимпанзе и бонобо, а третья спустя 3 миллиона лет привела к появлению на нашей планете самых ранних гоминид — австралопитеков.

приводят для самого мелкого подвида обыкновенного шимпанзе *Pan troglodytes schweinfurthii* (39 и 31.3 кг соответственно; по другим данным 42 и 40 кг).

У обоих видов, в отличие от орангутанов и горилл, половой диморфизм по массе тела выражен в несравненно меньшей степени. Например, у шимпанзе вес самок составляет около 90 % по сравнения с массой тела самцов.

Морфологические различия между бонобо и шимпанзе затрагивают множество признаков. Первый обладает более узкой грудной клеткой (в силу чего выглядит более «стройным»), укороченными, по сравнению с шимпанзе, руками и удлиненными ногами. У взрослых бонобо присутствует хорошо выраженный рудимент хвоста (обнаруживаемый только у юных шимпанзе). Множество различий затрагивают детали строения и внешнего вида головы: у бонобо маленькие уши, зубы мельче, чем у шимпанзе, кожа лица сильно пигментирована и выглядит черной (рис. 9.5). У самок бонобо влагалище расположено более вентрально, что во многом предопределяет относительные положения половых партнеров в момент копуляции (например, вентро-вентрально, как у людей).

Рис. 9.5. Различия в строении и окраске лицевого отдела у обыкновенного шимпанзе и бонобо. Из: White 1998.

При перемещениях между местами кормежки шимпанзе обычно идут по земле, опираясь на согнутые пальцы рук, тогда как бонобо часто движутся, перескакивая с дерева на дерево. Такому способу передвижения соответствует ряд особенностей строения скелета

(в частности, лопатки). Здесь поведение бонобо во многом сходно с тем, что наблюдается у молодых особей шимпанзе. Это обстоятельство, как и многие особенности строения бонобо, дают основание рассматривать этот вид как своего рода педоморфную версию обыкновенного шимпанзе[14] (White 1998).

Область распространения бонобо ограничивается девственными лесами, произрастающими в бассейне левых притоков реки Конго, и, таким образом, существенно меньше ареала обыкновенного шимпанзе. Ареалы двух видов разделены этой великой африканской рекой, так что совместно они не встречаются нигде[15].

9.2.1. Социальная организация

В отличие от того, что мы видели у горилл, у обоих видов рода *Pan* естественные группировки, часто называемые «коммунами», представляют собой сравнительно рыхлые образования. Тот тип взаимоотношений между особями, который свойственен как шимпанзе, так и бонобо, получил название «системы объединения-расщепления временных группировок». Эти группировки представляют собой фрагменты населения коммуны, которая на длительных промежутках времени сохраняет целостность и преемственность основного контингента своих членов.

Межвидовые различия в композиции временных групп. Текучесть состава временных альянсов становится понятной, если учесть масштабы пространства, занимаемого коммуной. У обоих видов коммуны владеют собственными групповыми территориями. В парке Гомбе-Стрим в Танзании в пределах площади около 45 км^2 обитают около 150 обыкновенных шимпанзе. В лесу Будонго в Уганде 7,5 км^2 тропического леса служат участком обитания для примерно 50 шимпанзе[16]. Размеры территорий двух хорошо изученных группировок бонобо варьируют от 22 до 50 км^2 (Nishida, Hiraiwa-Hasegawa 1987).

---

[14] При педоморфозе взрослые особи данного вида сходны с ювенильными стадиями предковой формы.

[15] Согласно весьма приблизительным подсчетам зоологов, численность бонобо составляет сегодня от 10 до 5 тысяч особей и продолжает неуклонно сокращаться в результате сведения тропических лесов в Заире.

[16] Размер участка обитания коммуны шимпанзе существенно зависит от характера растительности. В местах, покрытых густым лесом они меньше

У обоих видов самцы привязаны к местам своего рождения, а самки с наступлением половозрелости склонны к эмиграции в другие коммуны. У шимпанзе именно коалиция родственных друг другу самцов служит основой целостности коммуны на длительных промежутках времени. При этом, однако, никогда не удастся увидеть одновременно всех самцов, принадлежащих к данной коммуне. Во время перемещений по своему участку они держатся небольшими группами (максимально до 9 особей, чаще по 2—5). Эти группы непостоянны по своему составу и могут объединяться друг с другом при случайной встрече. Но вскоре вслед за этим такой временный коллектив самцов снова распадается на более мелкие альянсы. Что касается самок, то они склонны к индивидуализму, так что каждая предпочитает придерживаться собственного участка обитания, который широко перекрывается с другими такими же. Наиболее постоянные по составу альянсы — это либо семейные группы, состоящие из матери и ее двух-трех детей разного возраста, либо объединения нескольких обезьян, связанных давними дружескими узами.

У бонобо, в отличие от шимпанзе, тесные персональные связи устанавливаются между взрослыми самками[17], и именно они составляют ядро коммуны, которое служит центром притяжения для самцов. В силу этого во временных группах бонобо в норме присутствуют особи обоих полов, нередко в более или менее равных пропорциях. Столь типичные для шимпанзе временные группы, состоящие только из самцов, для бонобо гораздо менее характерны. Временные группировки бонобо объединяют в среднем большее число особей и более постоянны по составу, чем у шимпанзе.

Наиболее устойчивые коллективы у бонобо включают в себя до 9—10 самцов в возрасте старше 9 лет, до 15 самок того же возраста и около десятка детенышей и подростков. В некоторых случаях такие объединения распадаются на временные группы средней численностью свыше 6 особей, но вновь объединяются на ночь. Постоянство пребывания самцов в таком смешанном коллективе отчасти объясняется тем, что самки могут отвечать самцам взаимностью не только в период эструса (который более продолжителен, нежели у

(5—38 км^2), и крупнее там, где лес разрежен (25—560 км^2). [*Orsbon S.* A comparative approach to the taxonomy and phylogeny of *Pan*. http://soar.wichita.edu/dspace/bitstream/handle/10057/1810/LAJ%2022_p23-38.pdf?sequence=1]

[17] Как и у шимпанзе, они неродственны друг другу.

шимпанзе), но даже во время беременности. Возможно, именно в силу того, что самец почти всегда может найти вакантного полового партнера, особи мужского пола совершенно не склонны конфликтовать друг с другом из-за самок. «Не по праву сильного, а по праву первого» — вот тот принцип, которому подчиняются половые взаимоотношения этих обезьян.

Межвидовые различия в организации иерархических отношений. У обоих видов в основе отношений между самцами лежит хорошо выраженная линейная иерархия. Наиболее высокие ранги принадлежат взрослым самцам старше 15 лет. Среди них порядок ранжирования очевиден для наблюдателя, и выявление среди членов коммуны α-самца не вызывает ни малейших затруднений. Среди молодых самцов порядок ранжирования выражен не столь четко.

У шимпанзе важную роль в становлении иерархических отношений между самцами играет такой фактор, как формирование ими коалиций. В ходе агонистических взаимодействий члены коалиции оказывают друг другу взаимную поддержку. В силу этого ранг самца сильно зависит от того, кто оказывается его партнером по альянсу. Так, в случае, если это старший брат индивида, то ранг последнего может очень быстро и существенно повыситься. Это приводит к определенной неустойчивости системы социальной иерархии.

Таким образом, у шимпанзе система социального ранжирования среди самцов определяется, помимо возрастного фактора, их склонностью к формированию тесных персональных связей друг с другом. У бонобо, где самцы редко формируют такого рода дружественные альянсы, важным фактором, влияющим на социальный статус самца, оказывается ранг его матери. Среди самцов, недавно достигших половозрелости, высокие ранги чаще занимают те, чьи матери еще живы, по сравнению с самцами того же возраста, утратившими своих матерей. То же самое в какой-то степени относится и к самцам гораздо более старшего возраста. При изменении относительного социального статуса двух самок, аналогичные преобразования могут произойти и в рангах их сыновей (Furuichi, Ihobe 1994). Ничего подобного не наблюдается в коммунах шимпанзе.

Характер социального ранжирования среди самцов находит свое отражение и в сфере полового поведения. У шимпанзе самцы доминанты прерывают попытки копуляции самцов более низких рангов вспышками агрессии. Даже сам факт присутствия высокорангового

самца резко снижает вероятность попыток к спариванию у тех, что занимают более низкие ступени иерархической лестницы.

У бонобо, напротив, конфликты между самцами на почве конкуренции из-за самки, пребывающей в состоянии эструса, — явление скорее редкое. У этого вида низкоранговые самцы могут беспрепятственно спариваться с самками на виду у самцов-доминантов.

Межвидовые различия в отношениях между коммунами. Первые исследователи поведения шимпанзе в природе всячески подчеркивали их миролюбие. Полагали также, что коммуна шимпанзе представляет собой группировку, открытую для пришлых особей (Sugiyama 1969). Однако позже выяснилось, что ее мужской контингент активно защищает границы своего группового участка от пришлых самцов. Иллюстрацией сказанному могут служить полевые эксперименты американских этологов в национальном парке Кибале в Уганде. Здесь группировка шимпанзе, состоящая из 10 взрослых самцов (в возрасте от 16 до 20 лет и более), 1—2 самцов-подростков, не менее 15 взрослых самок и нескольких неполовозрелых (всего около 30 животных), на протяжении 9 лет занимала участок площадью 38 км^2. Всю эту территорию обезьяны использовали в поисках пропитания, но гнезда для ночлега строили только в ее центральной зоне (15,8 км^2; рис. 9.6).

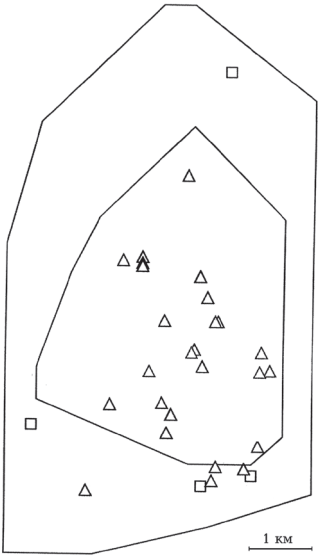


Рис. 9.6. Территория, принадлежащая коммуне шимпанзе в национальном парке Кибале (Уганда). Внутренний полигон очерчивает зону, в пределах которой располагались 98 % ночевочных гнезд. Треугольниками показаны точки, где во время опытов устанавливались громкоговорители. Квадратиками отмечены места, в которых наблюдали контакты членов данной коммуны с шимпанзе, принадлежащими к соседним группировкам. Из: Wilson et al. 2001.

Эксперимент был поставлен следующим образом. В той или иной точке территории, принадлежащей коммуне, через громкоговоритель проигрывали магнитофонную запись одного из вокальных сигналов шимпанзе (т. н. «уханье совы», pant hoot; см. табл. 2), записанных от «чужого» самца, не входящего в состав коммуны.

Наблюдения показали, что самцы, услышав сигнал, сразу же начинают кричать в ответ хором, а затем сокращают разделяющие их дистанции и, держась вплотную друг к другу, направляются к источнику звука с намерением изгнать нарушителя границ. Но происходит все это лишь в том случае, если группа состоит из трех или большего количества самцов. Если же сигнал доносится до самца, который в это время пребывает в одиночестве, либо до группы из двух самцов, то такие животные ведут себя совершенно иначе: они не только не вступают в «дуэт» с чужаком, но, напротив, стараются вести себя как можно незаметнее. Авторы приходят к выводу, что шимпанзе решаются на защиту территории лишь в случае своего численного превосходства над пришельцами (Wilson et al. 2001).

Согласно данным других исследований территориального поведения шимпанзе, летальные исходы на почве пограничных конфликтов составляют у этого вида около 30 % общей смертности среди самцов. Среди млекопитающих столь серьезные потери при охране границ групповой территории несут, помимо шимпанзе, только волки и некоторые воинственные племена людей (например, индейцы Южной Америки).

При встрече двух группировок бонобо агонистические взаимодействия имеют место не всегда и протекают не в столь жесткой форме. Самцы каждой группы стараются держаться более компактно, чем при прочих условиях, но предпочитают оставаться в окружении партнеров по коллективу, не сближаясь вплотную с чужаками своего пола. Они стараются увести группу прочь от места встречи, отступая скорее, чем это делают самки. Те могут оказаться среди членов другой группы и даже спариваться с тамошними самцами, далеко не всегда вызывая при этом протест со стороны самцов своей группы. Если же самцы пытаются, все же, ограничить доступ чужаков к самкам своей группы, то делают это не столь настойчиво и с гораздо меньшим успехом, чем самцы шимпанзе в аналогичных ситуациях (Furuichi, Ihobe 1994: 224—225).

9.2.2. Коммуникативный процесс: межвидовые различия

При сопоставлении репертуаров сигнальных средств шимпанзе, с одной стороны, и бонобо, с другой, выявляется очевидное попарно-однозначное соответствие друг другу почти всех элементов обеих структур. Это служит очевидным свидетельством их глубокой гомологии. При этом, однако, организация коммуникативных процессов в группировках каждого из этих двух видов кардинально отличается о того, что мы видим у другого. Эти различия обусловлены неодинаковым характером пространственных отношений между особями разных полов.

Предпочтения в выборе компаньонов и частота груминга. Фуруичи и Ихобе провели анализ частот пребывания особей разного пола в непосредственной близости друг к другу (proximity) и сравнили полученные данные с тем, что известно в этом плане для шимпанзе. Результаты сравнения показаны на рис. 9.7.

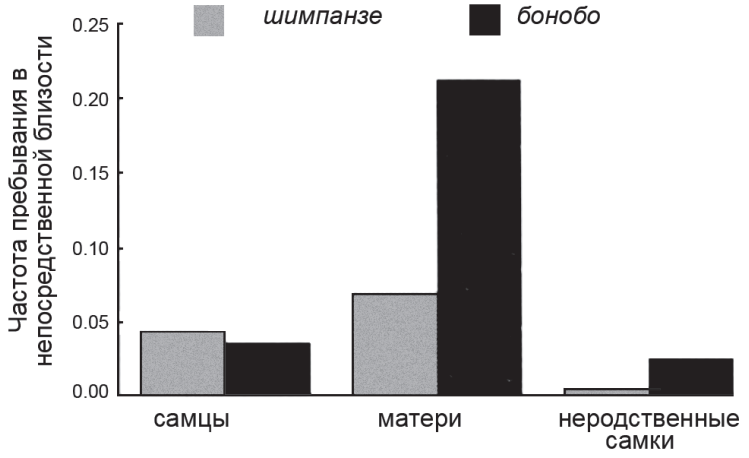


Рис. 9.7. Различия между самцами шимпанзе и бонобо в их предпочтениях к пребыванию в компании себе подобных, своих матерей и прочих самок группы. Рассматриваются ситуации пребывания самцов на дистанции 3 м от особей названных классов. Из: Furuichi, Ihobe 1994.

Как и следовало ожидать после сказанного выше, оказалось, что у бонобо, в отличие от того, что характерно для шимпанзе, самки предпочитают чаще оставаться вблизи других самок, а самцы — неподалеку от своих матерей. Что касается самцов этого вида, то

их поведение в этом плане примерно одинаково у обоих видов, несмотря на несклонность самцов бонобо вступать в альянсы с себе подобными.

Это различие во взаимоотношениях самцов у сравниваемых видов находит отражение в частоте участия их во взаимодействиях на почве груминга. Как видно из рис. 9.8, эти взаимодействия гораздо более свойственны самцам шимпанзе, нежели самцам бонобо. Что касается самок, то здесь картина обратная: у бонобо они гораздо чаще, по сравнению с самками шимпанзе, взаимодействуют на почве взаимного ухода за покровами.

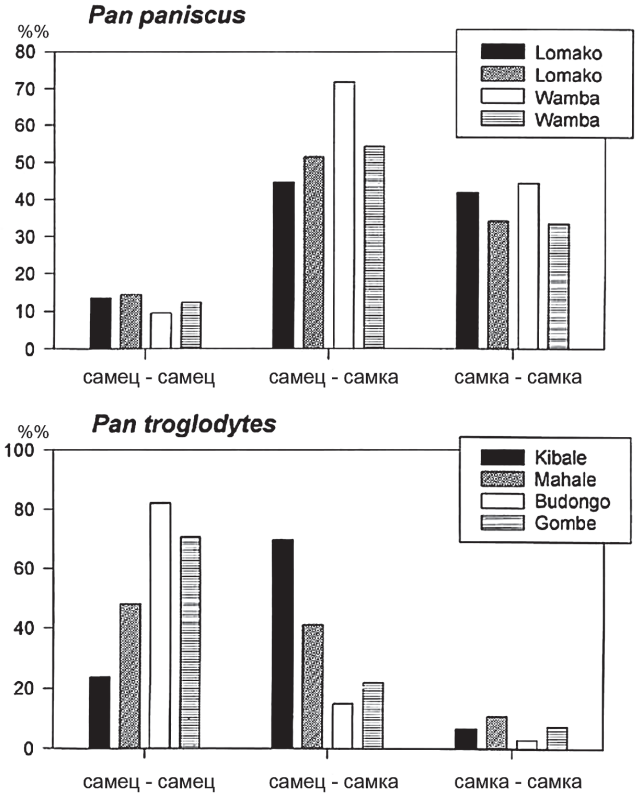


Рис. 9.8. Различия в частоте аллогруминга между особями разных полов в локальных популяциях шимпанзе и бонобо. Из: Из: White 1998, с изменениями.

Следует подчеркнуть, что аллогруминг представляет собой одно из самых важных звеньев коммуникативных процессов у приматов. В частности, у шимпанзе он, помимо своей главной функции поддержания и укрепления аффилиативных связей между особями, может играть важную роль при контактах совершенно иного типа. Очень часто его можно наблюдать в ситуациях конфликтов между самцами, даже таких, которые выглядят достаточно жесткими. Частота аллогруминга между двумя данными самцами может изменяться с изменением их рангов. У самцов бонобо груминг наблюдается в качестве средства их примирения спустя некоторое время после их агонистического взаимодействия (Furuichi, Ihobe 1994: 218—219; Fig. 7).

Агрессия и секс. У шимпанзе иерархические отношения между самцами устанавливаются как равнодействующая побед и поражений индивидов в ходе острых агонистических взаимодействий между ними. У бонобо конфликты между самцами обычно ограничиваются угрозами, порой достаточно настойчивыми, и редко выливаются в открытое нападение на оппонента (Furuichi 1992).

Впрочем, как пишет де Ваал, «…агрессия играет в социальной жизни бонобо не меньшую роль, чем у шимпанзе. Многочисленные указания на относительную миролюбивость бонобо не следует понимать так, словно агрессия как таковая здесь редка или отсутствует. Речь идет лишь о редкости чрезмерного насилия (violence)… Совершенно очевидные различия между двумя видами в характере бойцовского поведения (physical fighting) трудно поддаются количественному анализу. Удары и укусы, наносимые особями бонобо своим соперникам, выглядят более сдержанными (inhibited), чем это происходит у шимпанзе. У бонобо не приходится видеть ударов, наносимых в полную силу, продолжительного топтания оппонента и свирепых укусов, столь характерных как для диких шимпанзе, так и для содержащихся в полувольных условиях. Кратковременность большинства физических столкновений между особями бонобо указывает на существование здесь эмоционального контроля [над образом своих действий. — *Е. П.*], который выглядит наиболее замечательным (striking) аспектом агонистического поведения у этого вида обезьян» (de Waal 1988: 240—241).

Этот автор не наблюдал у бонобо тех острых приступов гнева (temper tantrum), которые у шимпанзе влекут за собой неистовые вопли, спазматические, неконтролируемые движения тела, нанесение ударов самому себе, судороги гортани и, в крайних случаях, даже рвоту. Если у бонобо и бывает нечто похожее, то выражается это в несравненно более мягкой форме (Ibid.: 247).

Резко отличается бонобо от шимпанзе и по общему характеру полового поведения. По словам де Ваала, у бонобо оно выполняет не только функцию воспроизведения потомства, но оказывается также неотъемлемой частью всего того, что изо дня в день происходит в группе. Из 16 акций, которые непосредственно связаны с сексуальным поведением у бонобо, семь никогда не наблюдали у шимпанзе. Сюда относятся гомосексуальные контакты между самцами (без интромиссий) и между самками, мастурбация гентиталий социального партнера и даже оральный секс в играх между юными обезьянами. Богатство репертуара действий, которые используются у этих обезьян ради реализации половых мотиваций как самой особи, так и ее сиюминутного партнера, рисует нам бонобо как истинного сексуального гедониста. Цитируя неопубликованную диссертацию Джордана (Jordan 1977), де Ваал пишет: «Едва ли существует такая принципиально возможная взаимная позиция половых партнеров, которую нельзя было бы увидеть у бонобо» (de Waal 1988: 232).

Особо следует отметить гомосексуальные взаимодействия между самками, во время которых партнеры приводят в контакт участки так называемой «половой кожи» и трут их друг об друга (GG rubbing; рис. 9.9). Это поведение выполняет ту же функцию, что и груминг между самцами шимпанзе, именно установление и поддержание длительных аффилиативных альянсов между особями.

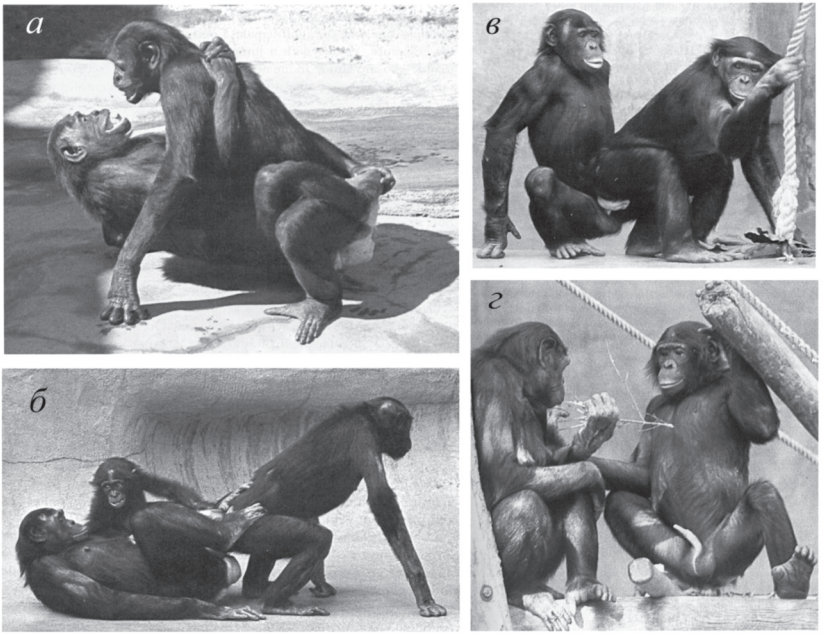


Рис. 9.9. Типичные компоненты социо-сексуального поведения бонобо. *а*, *б* — два варианта гомосексуального полового контакта одних и тех же самок; *в* — копуляция молодого самца с взрослой самкой; *г* — молодой самец демонстрирует пенис взрослой самке. Из: de Waal 1988.

В силу всего сказанного, такая акция как «подставление под садку» (rump present) служит у бонобо почти универсальным «сигналом» в самых различных социальных контекстах (табл. 9.2).

Таблица 9.2.
Типичное поведение, используемое в качестве механизма регуляции напряженности при взаимодействиях особей.
(Из: Furuichi, Ihobe 1994)

<table>
<tr><th colspan="2">Контекст</th><th>Бонобо</th><th>Шимпанзе</th></tr>
<tr><td colspan="2" rowspan="3">Приветствия при встрече самцов</td><td>Садка</td><td>Ворчание с придыханием (pant-grunt)</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Соприкосновение анальными областями (rump contact)</td><td>Поцелуй</td></tr>
<tr><td>Прикосновение</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Умиротворение (возбужденные самцы)</td><td rowspan="2">Со стороны возбужденного самца</td><td>Объятия</td><td rowspan="3">Захват (hug)
Прикосновение
Объятия
Поцелуй</td></tr>
<tr><td>Садка</td></tr>
<tr><td>Соприкосновение анальными областями</td></tr>
<tr><td rowspan="5">Улаживание конфликта</td><td>В адрес возбужденного самца</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="2">Непосредственно после агонистического взаимодействия</td><td>Садка</td><td rowspan="2"></td></tr>
<tr><td>Соприкосновение анальными областями</td></tr>
<tr><td rowspan="3">По истечении некоторого времени</td><td rowspan="3">Груминг</td><td>Прикосновение</td></tr>
<tr><td>Объятия</td></tr>
<tr><td>Поцелуй</td></tr>
<tr><td></td><td></td><td>Груминг</td></tr>
</table>

9.2.3. Коммуникативное поведение: репертуары сигнальных средств

Из 58 поведенческих паттернов коммуникативного характера, перечисленных в работе де Ваала, 39 (67.2%), оказываются общими для обоих видов. В цитируемой статье эти паттерны подразделены на следующие семь категорий: лицевая мимика (7), вокализация (14), жестикуляция, включая такие акции, как прикосновении

к партнеру, обхватывание его и даже груминг (16), локомоция (4), социо-сексуальное поведение (7), агонистическое поведение[18].

Полимодальные конструкции. Говоря о такого рода паттернах в поведении шимпанзе и бонобо, следует заметить, что они и по форме и по контексту имеют очень много общего с рассмотренными выше «акциями запугивания» у самцов орангутана (глава 8) и горилл. Речь идет о так называемых «акциях нагнетания эмоций» (charging display), которым предшествуют другие под названием «чванливая походка в вертикальном положении» (bipedal swagger).

Вот как описывает это поведение Дж. ван Лавик-Гудолл. «Один из самцов, как по сигналу, выпрямился и начал ритмично раскачиваться и переступать с ноги на ногу, сопровождая эти движения громким уханьем. Сквозь шум дождя мне были слышны высокие обертоны его голоса. Внезапно он повернулся и бросился вниз к тем самым деревьям, на которых он и другие обезьяны только что кормились. Пробежав около 30 метров, он резко остановился, ухватился за ствол дерева, прыгнул на нижнюю ветвь и уселся там. Почти сразу же вслед за ним пустились два других самца. Один из них на бегу отломил ветку, покрутил ее над головой и отшвырнул в сторону. Другой, добежав почти до самого конца склона, выпрямился и начал ритмично раскачивать ветки ближайшего дерева, потом отломил одну из них и потащил за собой. В этот момент в игру вступил четвертый самец. Он с разбегу вспрыгнул на дерево, отломил огромную ветвь, тотчас соскочил с ней и побежал вниз, волоча ее за собой. Наконец, и два последних самца с дикими воплями понеслись вниз. Между тем первый шимпанзе, инициатор спектакля, уже слез с дерева и побрел вверх по склону. За ним последовали остальные обезьяны, которые к этому времени успели добраться до конца склона и рассесться там на деревьях.

[18] К этой отдельно выделенной категории де Ваал относит 2 варианта лицевой мимики, 6 звуков, 2 жеста и 2 типа локомоции из числа входящих в другие 6 категорий. В рамках классификации, принятой этим автором, неизбежны постоянные перекрывания обсуждаемых им паттернов. Например, как пишет сам автор, при вокализации «протестующий визгливый писк (peep yelp, № 17 списка) неизменна лицевая мимика обнажения зубов (teeth-baring, № 1). Это неизбежный дефект любого описания репертуара на основе простого перечня паттернов, без учета разных уровней их интеграции. См. об этом в главе 2.

Взобравшись на гребень, самцы вновь один за другим ринулись вниз, издавая дикие вопли и волоча за собой огромные ветки». Интересно, что два самца, находившиеся под наблюдением в заповеднике Гомбе Стрим, в подобных ситуациях еще и били себя в грудь, как это свойственно гориллам (Goodall 1986).

Таково полное описание «агрессивного» поведения шимпанзе в той ситуации, которая совершенно исключает не только сколько-нибудь заметную почву для конфликта, но и прямые взаимодействия между участниками этой сцены. Каждый самец действовал сам по себе, лишь заражаясь от других их необъяснимым для наблюдателя возбуждением. Можно сказать, что все описанные действия шимпанзе, которые схематично можно отнести к проявлениям агрессивности, в данном случае выступали в качестве признаков «общего возбуждения» и «игрового поведения».

Аналогичные формы поведения свойственны и бонобо. Различия невелики и сводятся к следующему. «Чванливая походка» у второго из этих видов выглядит менее напыщенной (exaggerated). Шерсть животного не поднята дыбом, как у шимпанзе в соответствующих ситуациях, а длительность акции короче.

«Акцию нагнетания эмоций» наблюдали не только у самцов бонобо (чаще всего у доминантного), но также у высокоранговой самки. Проделывая ее, животные тащат за собой ветку, цепь (в условиях полувольного содержания) или какой-либо другой удлиненный предмет (около 25 % всех наблюдений). Из 128 эпизодов в 28 % случаев акция не была адресованной какой-либо конкретной особи. Впрочем, доминантный самец мог адресовать ее молодому, если тот намеревался вступить в половой контакт с самкой. Как правило, такого рода демонстрации часто игнорируются другими и не приводят к развитию конфликта. Как и в случае «чванливой походки», движения раскачивания из стороны в сторону не столь акцентированы, как у шимпанзе, шерсть вздыблена в меньшей степени, и акция в целом не столь продолжительна.

Кроме того, особям бонобо не требуется «разогрева», чтобы начать действовать таким образом. Акция проделывается в полной форме без всякой подготовки и также внезапно прерывается (de Waal 1988: 228—229).

Из описания этих стереотипов, принадлежащего Дж. ван Лавик-Гудолл, очевидно, что их непременным компонентом служит специфическая вокализация. Применительно к бонобо де Ваал назы-

вает такое звуковое сопровождение акции нагнетания «враждебным уханьем» (contest hooting), подчеркивая, что у этого вида как раз оно составляет «наиболее важную» компоненту всего спектакля, поскольку моторная его составляющая выглядит не столь впечатляюще, как у шимпанзе. И, напротив, у этого последнего вида, пишет де Ваал, квинтэссенцией полимодального сигнала является его моторика, а вокализация служит скорее для привлечения внимания других к действу и акцентированию происходящего (de Waal 1988: 207)[19].

Недостаток места не позволяет мне столь же подробно рассмотреть другие примеры различий в гомологичных полимодальных стереотипах у сравниваемых видов. Хочу лишь подчеркнуть, что за исключением акций, относящихся к сфере непосредственных половых контактов, эти различия носят примерно такой же количественный характер. Это можно показать, проанализировав в сравнительном плане «сигналы», транслируемые преимущественно по оптическому каналу связи.

*Лицевая мимика и жестикуляция***.** Из шести вариантов лицевой мимики, описанных для бонобо, пять свойственны также шимпанзе, причем три из них можно считать одинаковыми у обоих видов. Де Ваал намекает на континуальность этих гримас в следующих выражениях: «…немногие рассмотренные мной стереотипные выражения лица у бонобо — это лишь вершина айсберга в коммуникации этих обезьян с использованием таких сигналов» (de Waal 1988: 190).

Из 14 акций, отнесенных де Ваалом к категории жестов (сигнализация руками и ногами, обхватывание партнера вне сексуальных контекстов) у бонобо, только 11 описаны для этих обезьян в естественных условиях[20]. Из них пять входят также в стандартный сигнальный репертуар шимпанзе и шесть описаны для этого вида лишь в отдельных случаях.

---

[19] Искусственность подобных трактовок разной значимости отдельных компонентов полимодальных «сообщений» состоит в том, что наблюдатель без колебаний приписывает возможности своего восприятия происходящего особям исследуемого им вида. Об этом наивном антропоморфизме я скажу ниже при рассмотрении трактовок де Ваалом «значения» вокализации «враждебное уханье».

[20] Три другие могут быть традиционными для группировки, содержащейся в полувольных условиях.

Вокализация: структура. Вокальный репертуар шимпанзе включает в себя, по разным оценкам, от 11 до 32 «сигналов» (Goodall 1986; Clark 1991). Крокфорд и Бош говорят о 15 «сигналах»[21] (Crockford, Boesch 2005). Уже одно это наводит на мысль, что перед нами структура, не поддающаяся простому дроблению на некие дискретные фрагменты.

Ван Хоофф, который проанализировал вокализацию шимпанзе в деталях, насчитывает у этих обезьян 11 естественных звуков. Из рис. 9.10 можно видеть, что почти все выделенные им «типичные» вокальные сигналы связаны друг с другом промежуточными вариантами, образуя очевидный континуум.

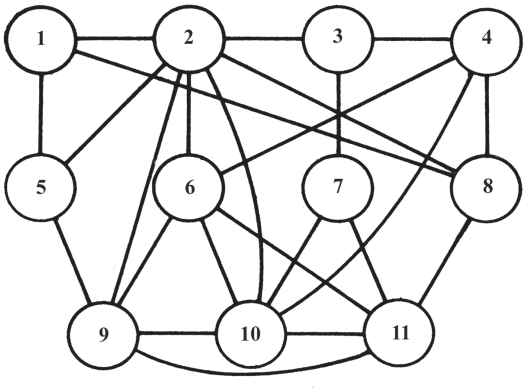


Рис. 9.10. Связь между 11 типами вокальных сигналов у шимпанзе. Линиями показаны переходы между сигналами через промежуточные варианты. 1 — «пыхтение»; 2 — «ох-ох»; 3 — «оохоо»; 4 — «ээээ»; 5 — «ах-ах»; 6 — «ваув»; 7 — визг «эххх»; 8 — лай с оскаленными зубами; 9 — «уррр»; 10 — «рра»; 11 — «рррааа». Из: van Hooff 1973.

К тому же выводу об отсутствии дискретности в вокализации шимпанзе приходит и П. Марлер. Он рассматривает каталог из 13 «типичных сигналов», указывая при этом, что 11 из них окружены «облаками» промежуточных вариантов. Число их неодинаково для этих разных «типов звуков» и колеблется от 7 до 53 % (от частоты суммарного использования звуков «типичного» и промежуточных). В целом, доля промежуточных вариантов по отношению ко всем использованным «сигналам» составляет 13 % (Marler 1976: 268).

[21] 14 вокальных и один механический (drumming), производимый ударами рук и/или ног о резонирующий ствол дерева.

Для всех 12 «типов вокальных сигналов», описанных де Ваалом для бонобо, существуют гомологи или, по крайней мере, аналоги в репертуаре шимпанзе. Кроме того, у этого вида описаны еще два акустических паттерна, не обнаруженных у бонобо.

Я позволю себе проиллюстрировать степень различий между характером самих звуков из репертуаров двух видов и контекстами, в которых они используются, только на одном примере. Это так называемое «ворчание в знак приветствия» (greeting grunt). По словам де Ваала, «…это версия тех звуков, которые Дж. Гудолл называет "пыхтением с поклонами" (bobbing-pants) или "ворчливым пыхтением" (pant-grunts), а ван Хооф "торопливым ох-ох"». Основное отличие в вокализации бонобо состоит в том, что ритм трансляции звуков здесь замедлен и они производятся на выдохе. Соответственно, у бонобо эти звуки имеют более выраженный характер стаккато. Кроме того, у бонобо не отметили характерных для шимпанзе моторных элементов — кивков и поклонов[22]. И у диких шимпанзе в Гомбе Стрим, и у содержащихся зоопаке Архема, эта акция почти неизменно адресуется особи более высокого социального ранга. По этой причине де Ваал назвал этот паттерн «приветствием со стороны подчиненного» (submissive greeting) и интерпретировал его в качестве показателя иерархического неравенства. «Согласно изложенным здесь данным, — пишет он, — "ворчание в знак приветствия" может выполнять ту же функцию и у бонобо» (de Waal 1988: 208).

После того, что было сказано об отсутствии дискретности вокальных сигналов у шимпанзе, не приходится удивляться аналогичной картине в репертуаре бонобо. По поводу той же самой акции «ворчание в знак приветствия» де Ваал пишет: «Когда этот сигнал имеет место во время борьбы на самоутверждение (assertive wrestling), звук может быть спутан с другим — "пыхтящим смехом" (panting laugh), который также часто наблюдается в этом контексте. Этот смех также воспроизводится с придыханием, но более отрывист и лишен ритма стаккато, столь характерного для "приветственного ворчания". Вообще говоря, между этими двумя звуками суще-

[22] Отсюда видно, что «ворчание в знак приветствия» — это полимодальная акция и помещение ее в категорию вокальных сигналов не вполне оправдано, как и очень многое другое в этограмме де Ваала и других того же рода, построенных по принципу списка.

ствует промежуточная серая зона (gray area of intermediates). Таким образом, большая продукция звуков смеха подчиненными особями говорит о связи между двумя типами звуков в плане мотивации и функции» (de Waal 1988: 208).

Примерно так же обстоит дело с вокализацией «звонкое гиканье» (high hooting) в ее отношениях с другой — «плавное гиканье» (legato hooting). Они различимы на слух, но переходы между той и другой имеют место регулярно, и обе можно слышать одновременно при хоровых криках бонобо. Поэтому, как полагает де Ваал, «…может быть много общего в их мотивационной подоплеке и в функциях».

Вокализацию «пронзительный визг» (scream) де Ваал подразделяет на четыре подтипа. При этом, однако, существует полный спектр переходов между одним из них (full scream) и другой категорией звуков — «чирикающим повизгиванием» (peep yelp). Эти промежуточные варианты получили собственное название — «чирикающие вопли» (peep scream).

Это лишь очень неполный перечень примеров, указывающих на континуальность вокального репертуара бонобо.

Помимо таких особенностей вокализации этих обезьян, как континуальность репертуара и семантическая вырожденность сообщений, ей присуще еще и свойство избыточности. Это, в частности, относится к воспроизведению конструкции «звонкое гиканье». У бонобо 87% из 319 реализаций, записанных на магнитофон, были адресованы в пустоту. В ответ на изменения внешней обстановки (в предвкушении кормления, в качестве реакции на нестандартные внешние события) все члены группы начинали издавать эти звуки одновременно. Хор звучит как тявканье небольших собачек, с частотой следования звуков в криках каждой особи около двух посылок в секунду. При этом голоса всех исполнителей хора настолько синхронизированы, что гиканье каждого звучит как эхо голосов других.

Вокализация: гипотетические функции. Почти каждый «коммуникативный сигнал» из репертуара шимпанзе может в разное время выступать в разных качествах. На рис. 9.11, взятом из работы ван Хооффа, показана степень связи нескольких мимических жестов и звуков с теми или иными «типичными» ситуациями — агрессии, подчинения и проявления дружелюбия.

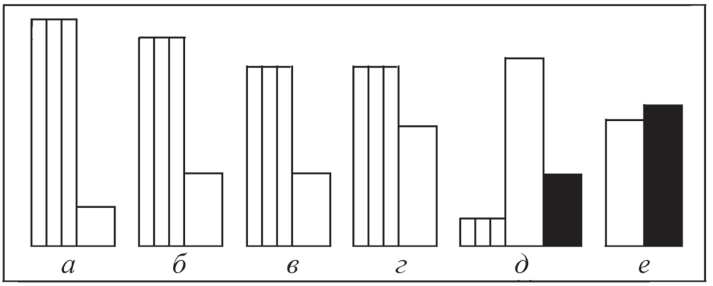


Рис. 9.11. Степень связи шести оптических и вокальных сигналов у шимпанзе с ситуациями дружелюбия (заштрихованные столбцы), подчинения (белые столбцы) и агрессии (черные столбцы). Сигнал в позиции *д* («визг с оскаленными зубами») используется с разной частотой во всех трех типах ситуаций. Из: van Hooff 1973.

Принимая во внимания ту зыбкость границ между «отдельными вокальными сигналами», которую мы обнаруживаем при анализе структуры акустического репертуара, выявление конкретных функций того или иного звука оказывается процедурой в высшей степени шаткой. Как пишет де Ваал в своем описании вокализации бонобо, «опираясь на использование звуков в том или ином контексте, трудно отделить ***значение*** протяжного лая (“wieew”-bark) от того, что транслируется гиканьем (hooting). Как они слышатся мне, в мотивациях здесь преобладает агрессивность (hostility) в большей степени, чем возбуждение как таковое» (de Waal 1988: 205).

Еще более показательна следующая цитата из той же работы. Говоря о звуковом сопровождении «акции нагнетания эмоций» у бонобо, ее автор пишет: «Все сказанное свидетельствует о присутствии в такого рода вокальных конфронтациях, наряду с наступательным и защитным элементами, также кооперативного. Взаимодействие, как кажется, никогда не бывает выражением непримиримой агрессии (purely aggressive). Хотя “враждебное уханье” (contest hooting), которое наиболее часто сопровождает эти взаимодействия, обладает очевидным значением враждебности (hostile meaning), ***вся гамма эмоций может транслироваться***, включая желание прекратить диспут каким-либо иным способом» (Ibid.: 207).

А вот еще одно высказывание того же характера. «В итоге, “резкие вопли” (rasp scream) могут быть менее агонистического характера, чем другие типы пронзительных воплей (scream types). В то время как эти другие варианты служат выражением различ-

ных оттенков страха и подчинения, а также протеста против агрессии других индивидов, “резкие вопли” могут нести в себе признаки более позитивных мотиваций, таких как социальная аттрактивность и сексуальное возбуждение» (de Waal 1988: 214).

Кроме того, де Ваал отдает себе отчет в том, что многие звуки, по сути дела, безразличны для самих обезьян. Обсуждая функции «пищевого чириканья» (food peep), он пишет: «Эти звуки чрезвычайно вариабельны, также как и вокальные ответы на них со стороны других особей. Многие из них могу не нести какого-либо определенного значения (be not meaningful) для социальных партнеров» (Ibid.: 211).

Имея в виду сказанное в этом разделе, трудно отнестись всерьез к размышлениям Крокфорд и Боша (Crockford, Boesch 2005). Они обнаружили, что у шимпанзе Леса Таи (берег Слоновой кости) половина вокализаций (49 %) представлены не изолированными звуками из списка «коммуникативных сигналов», но их комбинациями. Для объяснения этого ими сразу же было выдвинуто предположение, согласно которому эти комбинации звуков «выполняют несколько функций, которые позволяют приемнику сигнала извлекать более точную (more precise) информацию о ситуации, в которой пребывает ее отправитель» (Ibid.: 419).

Трудно представить себе, чтобы при комбинации двух или более звуков, каждый из которых не несет сколько-нибудь определенного содержания, возникло нечто, транслирующее «более точную информацию». Вся надуманность этих спекуляций прекрасно иллюстрируется таблицей 8 цитируемой статьи. Вот лишь один пример. По мнению самих авторов, контекст использования «ворчливого пыхтения» (pant grunt) — это приветствие старшего по иерархии, а «пыхтящего гиканья» (pant hoot) — кормление, перемещения (travelling), встреча с другой группой шимпанзе (Ibid.: 402—403). А вот как авторы интерпретируют контекст для связки этих двух звуков: «Встреча в присутствии корма и перемещение» (meet at food and travel — Ibid.: 414). Казалось бы, комментарии излишни.

Однако Крокфорд и Бош не останавливаются на этом. Они видят в своих данных повод заговорить о происхождении языка. «Кажется очень вероятным, — пишут они, — что мы недооцениваем характер и сложность информации, передаваемой шимпанзе посредством комбинаций звуков и будем заблуждаться на этот счет далее, пока не проверим, что она представляет из себя. Кроме того, такой ана-

лиз может оказаться ключевым для выяснения того, действительно ли корни языка человека могут датироваться временем порядка 4—6 миллионов лет, когда еще существовал общий предок людей и шимпанзе» (Crockford, Boesch 2005: 419).

Авторы статьи не учитывают того факта, что комбинирование разных звуков вокального репертуара — это совершенно рядовое явление у множества разных животных. Оно было описано, в частности, у горилл (Harcourt et al. 1993: рис. на с. 104). Но поскольку в те годы когнитивная революция не достигла еще своего апогея, эти авторы не стали наспех интерпретировать факт как намек на существование зачатков языка у этих человекообразных обезьян.

Коммуникация: резюме. Если иметь в виду всю эту неоднозначность всего спектра коммуникативных сигналов у наших ближайших родичей, становится понятным следующий любопытный факт, который кажется мне многозначительным. Только в одной из двух солидных монографий о социальном поведении шимпанзе, принадлежащих перу того же Франца де Ваала (de Waal 1996; 1998), дается краткое описание коммуникации шимпанзе с использованием ими врожденного сигнального кода. Этот текст, без учета многочисленных иллюстраций, занимает всего лишь около пяти страниц (de Waal 1998: 18—27). Создается впечатление, что при постоянных взаимодействиях друг с другом эти обезьяны пользуются преимущественно какими-то иными, более субтильными средствами обмена информацией; см., в частности Menzel 1971.

Все, что было сказано в предыдущей и в этой главах о коммуникативных средствах, используемых приматами, и об их вокализации, в частности, хорошо подтверждает следующую мысль известного приматолога и лингвиста Майкла Томаселло. «Голосовые демонстрации приматов, — пишет он, — принципиально ничем не отличаются от голосовых демонстраций других млекопитающих: от млекопитающих к приматам, или даже от мартышкообразных к человекообразным обезьянам их сложность и уровень детализации не увеличиваются. Для всех млекопитающих, в том числе и приматов (за исключением человека), голосовые демонстрации, как правило, генетически закреплены, тесно связаны с эмоциями, проявляются как непроизвольные и негибкие реакции на жизненно важные события, и так или иначе дают преимущество использующему их животному. Как правило, они не предназначены для кого-

либо специально, и потенциальным реципиентам уделяется очень мало внимания… Как такие механические рефлексы могут быть непосредственными предшественниками любой из сложных систем человеческой коммуникации и языка, выходящих за рамки крика “Ой!”?» (Томаселло 2011: 64—65).

Как и в предыдущих главах, в этих двух я попытался показать, что все разговоры об эволюции каких-то отдельно взятых «сигналов» (честных или нечестных) лишены серьезной научной основы и представляют собой чистую схоластику. Пример сравнения коммуникативных процессов у шимпанзе и бонобо может служить яркой иллюстрацией идеи, согласно которой социальное поведение и коммуникация, как неотъемлемая часть ее, эволюционируют в качестве единой целостной системы (аргументацию на основе эмпирических данных сравнительной этологии см.: Панов 1989).

9.3. Синдром шимпанзе

Обсуждая характер постановки опытов в так называемых обезьяньих проектах и полученные в них результаты, известный языковед Клод Ажеж пишет: «…в противоположность тому, на что способны люди, шимпанзе обнаруживают лишь способность (вероятно, наследуемую генетически) к весьма рудиментарной общественной жизни в ограниченных по размеру группах; такое существование не предполагает никакой эволюции, сравнимой с той, что восстанавливается благодаря археологическим находкам, относимым к периоду, протекавшему между *Homo habilis* и *Homo erectus*, не говоря уже о следующих этапах развития человека. Если шимпанзе не “разговаривают”, то лишь потому, что их общественная жизнь не требует этого; им, собственно говоря, и нечего сказать друг другу» (Ажеж 2008: 102—104).

На мой взгляд, эта точка зрения верна в целом, но требует ряда важных оговорок. Она проистекает из оценок деятельности человека-исследователя, которую Ажеж видит как «…бесконечное движение по кругу: экспериментаторы пытаются обнаружить существование у шимпанзе определенных языковых универсалий, схемы которых заранее предопределены языковой способностью, якобы закрепленной в биологии обезьян». Но в подходе этого автора не учтены весьма важные особенности поведения шимпанзе в естественных условиях существования этого вида.

Одна из таких особенностей шимпанзе — его способность к изготовлению и регулярному использованию орудий в повседневной рутине существования в естественных условиях. Такое поведение свойственно только этому виду из более чем 200 представителей отряда Приматов[23]. Замечательно то, что два другие вида, в наибольшей степени близкие и к шимпанзе и к человеку (бонобо и горилла) практически лишены этого свойства[24]. Это должно вызывать удивление, поскольку они обитают в экологической среде, не имеющей сколько-нибудь серьезных отличий от той, к которой приспособлен шимпанзе. Не столь уж принципиальны и различия в социальной организации этих трех видов.

Но в то время, как шимпанзе при добывании термитов могут применять набор из двух инструментов (Приложение 2, рис. 1), гориллы, живущие в том же лесу, не пользуются при этом орудиями, а разламывают стенки термитников руками.

Несомненная целесообразность орудийной деятельности шимпанзе в естественных условиях их обитания свидетельствует о весьма высоком уровне развития их психики. Она бесспорно указывает прежде всего на их способность рационально планировать длинные последовательности действий. Как показали Миллер, Галантер и Прибрам (Миллер и др. 1962), это свойство психики само по себе служит важнейшей предпосылкой к становлению языкового поведения.

---

[23] Возможно, исключением из этого правила может оказаться южноамериканский капуцин *Cebus libidinosus*. В ходе двух полевых сезонов И. Вага с коллегами, изучая поведение двух группировок этих обезьян в Бразильском Национальном парке, наблюдали 7 эпизодов, в которых 6 разных особей раскалывали камнями орехи плодовых деревьев (*Hymenea courbaril* и *Acrocomia aculeata*) (Waga et al. 2006).

Есть единичные наблюдения в природе относительно использования орудий гориллами, см., например, Breuer et al. 2005.

[24] При отсутствии у бонобо повадок использования орудий, они пользуются листьями в качестве зонтов во время дождя (Kano 1982). Что касается шимпанзе, то они просто не обращают внимание на дождь и пережидают его, сидя неподвижно.

Наблюдения за бонобо в неволе показали, что этот вид не менее искусен в использовании орудий, чем шимпанзе. В отличие от этого вида, бонобо (преимущественно самки) проявляют орудийную деятельность в основном в игровых ситуациях. Авторы считают, что отсутствие сведений о таком поведении бонобо в природе может быть связано с меньшей степенью изученности этого вида по сравнению с шимпанзе (Gruber et al. 2010).

Другая сторона рационального поведения шимпанзе — это их способность приобретать путем индивидуального научения и сохранять в памяти весьма обширный запас представлений об объектах внешнего мира. При использовании орудий шимпанзе проявляют такие качества, как дифференциация концептов, приобретаемых в онтогенезе за счет индивидуального опыта и касающихся, в частности разнообразных артефактов (типа «молоток», пробойник», «удочка»). Они адекватно соотносят рабочие качества орудий с задачами, которые следует решать в дальнейшем при их применении (подробнее см. Приложение 2). Все это несомненно свидетельствует о существовании потенций, развившихся позже у ранних гоминид в момент приобретения ими протоязыка. Поэтому, зная эти особенности поведения шимпанзе, можно было бы заранее предсказать результаты, полученные в опытах по обучению шимпанзе использованию примитивной лексики. Дело в том, что репрезентация реальности этими обезьянами отличается от того, что мы видим у людей, лишь отсутствием механизма двойного кодирования — в образах, с одной стороны, и в знаках-символах — с другой.

В синдроме шимпанзе задействованы, помимо использования орудий, такие особенности поведения, как коллективная охота на позвоночных и, соответственно, значительная роль мяса в диете, а также деление добычи при ее коллективном поедании (Приложение 2). В этой связи полезно будет акцентировать еще одну важную сторону вопроса. Для этого мне придется упомянуть о так называемой «кооперативной модели коммуникации». Ее автор, М. Томаселло, видит первопричину способности людей пользоваться изощренными способами обмена информацией в следующем: люди в состоянии вовлекать друг друга в социальные взаимодействия, поскольку они обладают только им присущими, видоспецифичными способами сотрудничества, которые позволяют строить и реализовывать совместные намерения. На основе своих исследований поведения шимпанзе в условиях неволи этот автор, как кажется, полностью отказывает этим обезьянам в такой способности[25]. Однако, как будет показано в тексте приложения 2, совместные действия этих обезьян в определенных ситуациях (например, во время охоты на позвоночных) позволяют допустить возможность существования у

[25] Он считает, что доказательства такой способности у шимпанзе могут быть получены только в эксперименте (Томаселло 2011: 270—271).

них зачаточных форм истинно кооперативного поведения (см. также 10.3, этап 5).

С учетом всего сказанного, перед нами иллюстрация эволюционного прорыва в когнитивной сфере у единственного ныне живущего вида, принадлежащего к ветви приматов, ведущей к человеку разумному[26]. Принимая во внимание сходство шимпанзе с двумя другими видами подсемейства Homininae (бонобо и гориллой) по общему морфо-биологическому облику, экологическим потребностям и социальному поведению, этот прорыв можно объяснить только как событие, которое не поддается простому объяснению в терминах традиционного адаптационистского подхода. Если бы переход к использованию орудий диктовался давлением средовых факторов, ту же способность мы, скорее всего, наблюдали бы также у бонобо и горилл. Отсутствие его у этих видов наводит на мысль о ***спонтанном скачкообразном*** изменении в психике общего предка шимпанзе и человека на основе ранее заложенных в ней предрасположенностей. Они, по неясной причине, не были реализованы у бонобо, остановились в своем развитии у шимпанзе, и достигли дальнейшей реализации сначала у ранних гоминид, а затем и у человека разумного.

Все те черты поведения шимпанзе, о которых только что было сказано, открыли перспективу для следующего эволюционного броска, вероятно, такого же спонтанного характера — именно, приобретения речи.

Порог, который был поставлен на пути развития когнитивных способностей шимпанзе консерватизмом его генетической конституции, разумеется, не сможет быть преодолен полностью. Как оказалось, однако, человеку, оснащенному интеллектом и настойчивостью в поисках истины, удается краем глаза заглянуть на дальние подступы к этому порогу. В сущности, такая возможность дана человеку не чем иным, как языком. Обезьяньи проекты показывают, что только под руководством человека шимпанзе и бонобо, приспосабливаясь к его желаниям, проявляют те зачатки подобия людям, которые таятся глубоко в их генетической конституции. О том, какие усилия требуются ученым для этого, будет рассказано в следующей главе.

[26] Легко допустить, что эти способности были заимствованы от того вида, который стал общим предком шимпанзе и человека.

Глава 10. В поисках недостающего звена

Когда в прошлом антропологи обсуждали вопрос о том, когда и как именно Человек Разумный выделился из мира животных, под «недостающим звеном» понимали некую популяцию живых существ, промежуточных по своему строению (особенности скелета, величина мозга и т. д.) между человекообразной обезьяной и человеком в строгом смысле слова. В разное время, по мере накопления новых данных, в качестве такого недостающего звена ученые рассматривали австралопитека, «человека умелого», человека прямоходячего и прочих вымерших представителей отряда приматов.

В этой главе речь пойдет о недостающем звене совершенно иного рода. Вопрос ставится так: что в эволюции пралюдей могла представлять собой коммуникация, позволявшая им понимать друг друга и переросшая со временем в то самое языковое поведение, которое определяет саму суть существования и всестороннего прогресса человечества. Единственная осязаемая сфера реальности, изучение которой дает надежду получить хотя бы приблизительные ответы на этот вопрос — это коммуникативное поведение наших ближайших родичей из числа человекообразных обезьян, именно шимпанзе (обыкновенного и карликового, или бонобо). Поиски и находки ученых в этом плане можно сравнить с работой криминалиста над косвенными уликами.

В предыдущей главе я говорил о том, насколько эффективной в плане взаимопонимания может быть сигнализация, присущая обыкновенным шимпанзе в естественных условиях их существования в джунглях Африки (эта тема раскрыта в подробностях в Приложении 2) или при полувольном содержании (вспомним, к примеру, опыты Е. Мензела, о которых упомянуто в главе 2). Но при всем при этом, как я старался показать в главе 9, сигнализация, присущая шимпанзе как биологическому виду, не имеет, по сути дела, ничего общего с языковым поведением человека, основанно на использовании символов.

В то же время, как показали многочисленные эксперименты с шимпанзе, которые воспитывались в обстановке городской квартиры либо детского сада, эти обезьяны обладают бесспорными потенциями к символизации окружающего их мира и к использованию знаков-символов при общении не только со своими воспитателями, но и друг с другом.

10.1. Разногласия мнений о том, что представляет собой поведение «говорящих» обезьян

Когда такой вывод был сделан самими экспериментаторами, им оставалось лишь убедить научное сообщество в том, что обезьяны и в самом деле пользуются символическими средствами общения, а не подражают бессознательно действиям своих педагогов. Сделать это оказалось не так уж просто, и триумфу тех, кто изначально верил в возможность обучить шимпанзе «языку символов», предшествовал длительный период неверия в успехи «говорящих» обезьян.

В 1980 г. по инициативе известного лингвиста и семиотика Т. Сибеока было предложено созвать специальную конференцию для обсуждения вопроса о том, как же все-таки следует трактовать поведение Уошо, Сары и им подобных. Было предложено пригласить, помимо самих авторов «обезьяньих проектов» и прочих специалистов в области зоопсихологии, также цирковых дрессировщиков и профессиональных иллюзионистов. Такой подбор участников дискуссии отражал всю гамму настроений среди ученых — от предположений, что экспериментаторы сознательно подтасовывали результаты своих опытов до убеждения в том, что они поддались неумышленному самообману в соответствии с хорошо известным зоопсихологам «эффектом Умного Ганса»[1]. Нетрудно понять супругов Гарднеров, которые сочли унизительным для себя

[1] Комиссия, подобная той, что упоминается здесь, была созвана на заре рождения зоопсихологии для проверки утверждения владельца лошади по имени Ганс, что та, якобы, обучена считать. Лошадь, действительно, правильно отвечала на адресуемые ей вопросы, отбивая копытом столько раз, сколько требовало нужное число. Оказалось, что хозяин Ганса, сам того не ведая, подавал ей знак, когда следует прекратить удары копытом: Ганс улавливал недоступные для людей движения головы своего тренера. Открытие эффекта Умного Ганса явилось одной из причин того, что в опытах с животными стали использовать экраны одностороннего видения, изготовленные из особого стекла (экспериментатор видит подопытное существо, а то не

принять участие в такого рода обсуждениях и буквально в последний момент отказались от предложения.

Откровенный протест лингвистов, широко включившихся в дискуссию, вызывала в первую очередь полная, с их точки зрения, несовместимость самих слов «обезьяна» и «язык». Чтобы уяснить себе эту позицию, следует вернуться к тем определениям понятия «язык», которые были даны выдающимися философами и классиками лингвистики.

Здесь уместно вспомнить одно чрезвычайно важное обстоятельство. Именно, что язык выполняет две тесно связанные, но все же неодинаковые функции. Одна из них — это так называемая репрезентация мышления и перевод явлений реальной действительности (Действительности 1) в иерархию понятий, составляющих вкупе Действительность 2. Вторая функция — коммуникативная, осуществляемая посредством речи, составляет языковое, или вербальное поведение, доступное непосредственному наблюдению со стороны. Отчасти именно благодаря последнему обстоятельству свойство языка быть инструментом коммуникации выглядит для всех нас самоочевидным.

10.2. Новый подход к анализу проблемы в работах Севидж-Рамбо

Как сказанное выше можно соотнести с результатами, полученным к середине 1970-х годов при обучении шимпанзе «языку» по методам Гарднеров и Примака? Из проведенных к тому времени экспериментов можно было заключить, что способность к символизации явлений внешнего мира (по типу конструирования Действительности 2) находится у этих обезьян на уровне потенций, которые упорным трудом тренера удается развить в той или иной степени. Но в любом случае эта способность оказывается на уровне несравненно более низком, чем тот, что присущ человеку. Поэтому в отношении этих обезьян имело смысл обсуждать в первую очередь продемонстрированные ими успехи в коммуникации с использованием символов.

Именно по этому пути и пошла уже упоминавшаяся в предыдущей главе американская исследовательница Е. С. Севидж-Рамбо,

видит его). Эта методика широко использовалась и в тех экспериментах с шимпанзе и бонобо, о которых речь пойдет далее в этой главе.

приступив к воспитанию двух юных самцов шимпанзе — Остина и Шермана. В ее задачу входило прежде всего избежать самообмана, возможности выдавать желаемое за действительное. Ведь именно субъективность в оценках того, что «думают» подопытные шимпанзе, во многом скомпрометировала отчеты о результатах, полученных в других исследованиях подобного рода. И в самом деле, надо быть очень доверчивым человеком, чтобы поверить в следующий «факт». Когда Уошо была раздражена, она использовала знак «грязный», которому ее научили использовать в отношение запачканных объектов, включая и ее собственную персону. По мнению Р. Футса, тренировавшего самку шимпанзе Уошо, в моменты гнева обезьяна использовала этот знак в качестве ругательства — как характеристику того живого существа, которое вывело ее из себя. Это мог быть служитель («грязный Джек») или кто-либо из подопытных животных, содержавшихся на территории Института по изучении приматов в Оклахоме (например, мартышка).

Как раз такие вольные интерпретации происходящего Е. Севидж-Рамбо имела в виду, когда в 1990 г. писала следующее: «Ни Паттерсон и Линден, обучавшие гориллу, ни Майлс, занимавшийся с орангутаном, не предоставили достаточных доказательств того, что их подопечные отдавали себе отчет в своих действиях. Таким образом, несмотря на интригующие заявления этих исследователей, трудно решить, действительно ли их обезьяны понимали значение символов и пользовались ими соответствующим образом» (Savage-Rumbaugh 1990).

Столь же скептически исследовательница относится и к работам Гарднеров и Примака. По ее мнению, способность обезьян к коммуникации не определяется, как считали названные ученые, тем, могут ли эти существа отвечать на вопросы, либо связывать те или иные действия с некими внешними стимулами. «Сущность языка людей — продолжает она, — это способность сообщить другому, пользуясь символами, нечто неизвестное тому до акта коммуникации. Поэтому то, что делают шимпанзе, обучаемые оперировать с символами, надо пытаться понять ***не в рамках предположений об уровне их интеллектуальных способностей*** (как это делалось в других “обезьяньих проектах”. — *Е. П.*), но создавая условия для коммуникативного процесса, при котором происходит обмен значимой информацией, практически полезной для шимпанзе» (Savage-Rubaugh, Rubaugh 1993: 88). Тем более, добавлю я, что в последнем

случае происходящее гораздо лучше поддается непредвзятому описанию и объективному анализу.

Постановка задачи в проведении экспериментов. Сосредоточив свое внимание на анализе коммуникации подопытных обезьян, Е. Севидж-Рамбо решила построить методику их обучения на тех представлениях, которые существовали в психологии относительно речевого (вербального) поведения людей. На эту тему написаны многие и многие тома, из которых исследовательница выбрала в качестве руководства к действию книгу известнейшего американского психолога Берреса Скиннера под названием «Вербальное поведение» (Skinner 1957).

Чтобы читателю стало понятно, как Скиннер представлял себе процесс языкового общения у людей, следует сказать несколько слов о роли этого ученого в создании современного здания зоопсихологии. Именно ему принадлежит понятие оперантного (инструментального) условного рефлекса.

В своей книге «Вербальное поведение» Скиннер уподобляет диалог между двумя людьми чередованию оперантных рефлексов каждого на реплику другого. При этом подкреплением акта высказывания, по мнению Скиннера, может служить не только некое действие одного из собеседников, приносящее материальную выгоду другому (например, передача во время совместной трапезы солонки из рук в руки в ответ на просьбу «Не могли бы Вы передать мне соль?»), но и любое нейтральное высказывание само по себе.

В такой интерпретации реплика каждого из участников разговора выступает как Стимул, вызывающий Реакцию другого, которая в свою очередь служит Стимулом для ответной реплики собеседника. Иными словами, все происходящее может быть отображено в виде цепочки С (присутствие собеседника до начала обмена репликами) — Р/С — Р/С — Р/С...[2]

---

[2] Эти взгляды Скиннера, высказанные им в 1957 г., не встретили всеобщего одобрения даже среди американских психологов, для которых в разные периоды становления психологии был характерен прагматизм, неизбежно опирающийся на упрощенное понимание психического мира людей*.

* Но особенно негативной была реакция со стороны лингвистов. Здесь уместно процитировать следующий абзац из книги выдающегося отечественного психолога М. Г. Ярошевского «История психологии»: «С критикой Скиннера выступил известный американский лингвист Ноам Хомский, показав-

Севидж-Рамбо пришла к выводу, что коммуникативное поведение шимпанзе удобно изучать в условиях опыта, опираясь на схему Скиннера. Избрав этот путь, она с самого начала сильно «понизила планку» в тех оценках, которые могли быть даны языковой компетенции этих обезьян со стороны научного сообщества. Вероятно, под влиянием весьма скептического отношения к «обезьяньим проектам», которое господствовало среди ученых на рубеже 1970-х и 1980-х годов, Е. Севидж-Рамбо заменила в заголовках своих статей слово «язык» на понятие «вербальное поведение» и продолжала придерживаться этого термина до тех пор, пока ее исследования не принесли поистине сенсационных результатов.

Основные теоретические предпосылки. В отчетах о своей дальнейшей работе исследовательница особо подчеркивает важность нескольких основополагающих принципов. Она пишет, что при обучении обезьян (как и человеческого дитя) языку ***понимание*** должно, в идеале, предшествовать ***продуктивности***. Под продуктивностью имеется в виду количество заученных знаков, выступающих названиями (или «этикетками») объектов, действий и событий.

Мы помним, с какой гордостью пионеры «обезьяньих проектов» сообщали о количестве «слов» заученных их обезьянами за такой-то и такой-то промежуток времени. Но, как оказалось во многих подобных случаях, быстрое пополнение «словаря» еще не гарантирует приобретения языковой компетенции. Оно полезно лишь тогда, когда шимпанзе действительно понимают значение символов. А проверить, понимают ли они свои высказывания, можно лишь в процессе двусторонней коммуникации между обезьяной и экспериментатором, либо двух шимпанзе друг с другом. При этом коммуникация может реально существовать тогда и только тогда, если «говорящий» намеренно адресует свои «высказывания» конкретному собеседнику — будь то сам экспериментатор или другая особь шимпанзе. В свете всего сказанного основополагающими моментами в приобретении коммуникативной компетенции оказывается не про-

ший, что попытки объяснить порождение речи по типу оперантных реакций крысы, нажимающей на рычаг, не только не совместимы с лингвистической трактовкой языка как особой системы, но и обессмысливают ключевые для бихевиоризма понятия о стимуле, реакции, подкреплении». По мнению Хомского, речевое поведение людей «свободно от стимулов и всегда творческое».

дуктивность (ее роль усиливается лишь в дальнейшем), а понимание и настрой на собеседника («намеренность» в буквальном переводе с английского).

Если же во главу угла ставить продуктивность, подчас не легко будет увидеть всю ту пропасть, которая отделяет высказывание физика-теоретика от лишенной смысла тирады душевнобольного.

Но как мы можем узнать, «понимает» ли шимпанзе, что некий символ, предъявленный им воспитателю, обозначает совершенно определенный фрагмент реальности, будь то материальный объект или действие? Положительный ответ возможен в том случае, если поведение обезьяны в этот момент, до и после него полностью согласуется с представлениями экспериментатора о том, как бы в соответствующей ситуации повел бы себя он сам. При этом обстановку эксперимента следует спланировать таким образом, чтобы вывод, логически следующий из увиденного, не имел бы альтернативы (по крайней мере, достаточно очевидной).

При такой постановке задачи самодеятельность обезьяны в сфере «словотворчества» полностью исключена. Иными словами, если Гарднеры рассматривали такие высказывания Уошо как «кричать — больно — пища» (в отношение редиски) в качестве ее лингвистических успехов, то подопытные животные в экспериментах Севидж-Рамбо получили бы за эту тираду не больше единицы. Лозунг здесь: «один символ — один и только один объект!».

Добиться однозначного соответствия между символом и языковым понятием удалось с использованием компьютерной техники в качестве средства связи. Обезьяны адресовались к собеседнику, нажимая клавиши клавиатуры, на которые вместо букв были нанесены графические символы кода под названием Иеркиш[3] (которые далее будут обозначаться как лексиграммы). При нажатии на клавишу она высвечивалась, так что выбор, сделанный шимпанзе, был очевиден для экспериментатора. Нажатие на неверную клавишу расценивалось как ошибка. Вся методика позволяла во много раз объективнее фиксировать характер действий обезьян, чем это можно было сделать, пользуясь блокнотом, диктофоном или даже видеокамерой.

А теперь давайте проследим за ходом крайне интересных и весьма успешных, на мой взгляд, экспериментов Севидж-Рамбо с двумя самцами обыкновенного шимпанзе — Остином и Шерманом.

[3] Производное от названия Центра имени Иеркса по изучению приматов.

10.3. Остин и Шерман

В Центре по изучению проблем языка при Университете штата Джорджия занятия с Остином начались, когда ему было полтора года, а с Шерманом — в возрасте 2.5 лет. Оба шимпанзе находились под надзором группы постоянных воспитателей, которые общались с обезьянами с использованием клавиатуры компьютера на протяжении всего дня — во время приготовления для них пищи, при гигиенических процедурах, во время игр и прогулок вне помещения. При всем том, однако, не было затрачено специальных усилий, чтобы создать для обезьян обогащенную среду, подобную той, в которой воспитываются дети.

Для лучшего понимания происходящего следует подчеркнуть, что Остин и Шерман, вопреки кажущейся очевидности, совершенно не понимали слов человеческой речи. Заподозрить обратное было очень нетрудно, поскольку они великолепно разбирались в тончайших изменениях интонаций, сопровождающих любое высказывание воспитателя. Они словно кожей чувствовали, доволен ли ими воспитатель или нет, и могли догадаться, о чем идет речь, руководствуясь общей ситуацией, жестами и взглядом человека. Именно так они подчинялись таким командам как «Иди сюда!», «Где твоя миска?», «Не хочешь ли погулять?» (здесь очень уместно вспомнить «эффект Умного Ганса»!). В силу всего сказанного Остина и Шермана так и не удалось научить связывать вид лексиграммы со звучанием соответствующего слова.

Пять этапов обучения Остина и Шермана

Весь процесс обучения Остина и Шермана премудростям двусторонней коммуникации можно схематически подразделить на пять этапов.

Этап 1. *«Удовлетворение просьбы»: выработка у обезьяны навыка получать требуемый ею объект в ответ на предъявление экспериментатору строго определенного символа.* Шимпанзе может видеть несколько пищевых объектов, каждый из которых она была бы не прочь получить. Однако ее приучают реагировать на то единственное лакомство, которое тренер в ходе данного опыта берет в руку и приподнимает перед глазами обезьяны. В ответ шимпанзе должен нажать на соответствующую клавишу клавиатуры (напри-

мер, на символ, обозначающий банан либо апельсин). Если животное делает это правильно, оно получает требуемый корм в виде вознаграждения. Просьбы, касающиеся других объектов, находящихся в поле зрения шимпанзе, экспериментатор игнорирует.

Чтобы предоставит обезьяне больше возможностей для оперирования с символами, ей в дальнейшем предлагается самой выбрать желаемое из нескольких объектов (от 5 до 15), разложенных перед ней на столе. Воспитатель уже не проявляет никакой инициативы; обезьяна по собственному почину нажимает ту или иную клавишу, и если выбор символа сделан правильно, получает требуемое лакомство.

На этом этапе тренировки шимпанзе может попросить (используя клавиатуру) что-нибудь съестное не только во время проведения опыта. Обычно, хотя и не всегда, такие просьбы удовлетворяются кем-либо из воспитателей.

Этап 2. *Выработка у шимпанзе навыка называть объекты «бескорыстно».* На этой стадии обучения в ответ на конкретную просьбу обезьяны следовало вознаграждать ее не тем, что она просит (специфическое подкрепление), но какой-либо другой подачкой, единой для всех запросов с ее стороны. Эта процедура называется *генерализацией* подкрепления. Предполагалось, что эффект обучения в этом случае может быть усилен, если обезьяна получает еще и похвалу тренера (такого рода акция была названа «социальным одобрением»). Задача состояла в том, чтобы довести шимпанзе до понимания общего принципа, состоящего в том, что объекты имеют устойчивые имена, не меняющиеся от ситуации к ситуации. То есть, банан продолжает называться «бананом», даже если тебе вместо него дают кусочек пирога.

Неудивительно, что первые попытки осуществить все это закончились провалом. Шимпанзе приходили в замешательство — они напряженно вглядывались в клавиатуру либо начинали нажимать клавиши наугад.

Выход из создавшейся тревожной ситуации был найден в том, что требуемую обезьяной пищу стали давать в добавление к генерализованному вознаграждению. Но при этом порции первой постепенно уменьшали — до тех пор, пока они стали совершенно ничтожными, так что перестали интересовать обезьян. Понадобилось 200 тренировочных сессий, чтобы шимпанзе восстановили способность

верно называть три типа пищи, получая в качестве вознаграждения ***не то***, что они просили. Очень быстро животные перенесли этот навык на все остальные виды лакомств, и теперь называли их с неизменной правильностью — вне зависимости от того, что им давали в качестве вознаграждения за верный ответ.

Поведение «называния» на этой стадии тренинга отличалось от «выпрашивания» в одном важном отношении. Именно, акт «выпрашивания» мог проявиться спонтанно (иногда даже в отсутствии воспитателя), чего нельзя сказать о назывании. В последнем случае обезьяна нажимала на соответствующую клавишу лишь тогда, когда экспериментатор брал в руку и поднимал тот или иной объект из числа лежащих перед ней. Позже, однако, по мере дальнейшего обучения Остина и Шермана операциям с символами, обезьяны стали называть объекты спонтанно, по собственному почину.

Еще позже «называние» стало предметом следующей игры. Обезьяна усаживалась напротив экспериментатора перед столом, на котором были разложены всевозможные предметы (игрушки и инструменты). Шимпанзе высвечивал определенную лексиграмму на клавиатуре, брал со стола то, что обозначает данный символ, и отдавал предмет человеку. Важно подчеркнуть, что в этой ситуации поведение обезьяны было во многом «бескорыстным». Обычно она получала пищевое вознаграждение лишь после того, как называла все предметы, лежащие на столе.

Е. Севидж-Рамбо пишет, что Остин и Шерман, уяснив, что вещи имеют имена, не стали вести себя в согласии с так называемым «феноменом Элен Келлер». Напомню, что эта женщина, слепоглухая от рождения, стремилась узнать названия всего того нового, с чем она знакомилась на ощупь. Вместе с тем, когда на клавиатуре появлялась новая для них лексиграмма, обезьяны с готовностью высвечивали ее и одновременно бросали взгляд на тренера, как бы стараясь узнать, что за этим последует.

Этап 3. *Требование по поводу отсутствующего объекта*. После того как Остин и Шерман приобрели навыки высказывать просьбу и «называть» объекты, перед ними открылась возможность при случае попросить у воспитателя нечто, чего в данный момент у них не было перед глазами. Выработка подобного поведения даже не потребовала специальной тренировки. Но экспериментаторы воспользовались этими изменениями в поведении обезьян, чтобы проверить,

действительно ли есть четкая связь между реальным пожеланием шимпанзе и тем, что он требует, называя тот или иной объект.

Выяснить это удалось следующим образом. Когда обезьяна просила дать ей, скажем, апельсин, воспитатель отвечал ей, указывая на холодильник. Этот жест обозначал: «Да, ты можешь подойти холодильнику и взять то, что тебе хочется». Если шимпанзе при этом и в самом деле брал апельсин, можно было заключить, что животное действительно знало, чего оно хочет.

Впрочем, на этой стадии выработка подобных навыков потребовала специальной тренировки. Первоначально, когда шимпанзе получал разрешение открыть холодильник, он буквально терял голову при виде изобилия разнообразных лакомств. Обезьяна хватала подряд несколько продуктов, находившихся ближе к ней, и сломя голову убегала прочь.

В подобных случаях экспериментатор должен был остановить шимпанзе, указать ему на клавиатуру (где нажатая животным клавиша оставалась высвеченной), а затем — через открытую дверь холодильника — на затребованный им фрукт. Прошло сравнительно немного времени, и эта методика сработала: Шерман и Остин научились брать их холодильника именно то, о чем они сигнализировали посредством клавиатуры. И хотя было очень трудно добиться от обезьяны, чтобы она не изменила первоначальное намерение, увидев нечто еще более вкусное, доля правильных действий не опускалась теперь ниже 95 %.

Суммируя результаты, полученные исследователями к концу третьего этапа обучения, Севидж-Рамбо пишет: «Генерализованное подкрепление (разрешение доступа к холодильнику) сочетается теперь со специфическим подкреплением (конкретное пищевое вознаграждение, затребованное самой обезьяной)». Первое поступает от экспериментатора, второе осуществляется самим шимпанзе, если он решает задачу правильно.

Этап 4. *Обучение обезьян роли партнера по диалогу*. Для осуществления дальнейшей программы по развитию у шимпанзе навыков двусторонней коммуникации, следовало научить их не только «говорить», но и адекватно реагировать на «сказанное» собеседником. Сделать это оказалось нелегко.

Когда соответствующая тренировка началась, и обезьяна должна была оказаться в роли получателя сообщения, она поначалу про-

должала действовать как его отправитель. А именно, экспериментатор, сидя напротив шимпанзе, делает просящий жест (раскрытая ладонь подается вперед) и нажимает символ «банан». В ответ обезьяна берет банан, намереваясь съесть его. Если же она следует просьбе экспериментатора, то дает ему либо всегда одно и то же (не обязательно то, что было затребовано), либо выбирает подачку наугад.

При таком положении вещей оказалось очень трудным организовать диалог между экспериментатором и обезьяной или между двумя шимпанзе. Нужно было сделать так, чтобы обезьяны извлекали из него какую-либо пользу для себя.

Для этого схему опытов построили следующим образом. Тренер сигнализирует с помощью клавиатуры «Дай апельсин!» и указывает на него пальцем. Тем самым он фиксирует внимание шимпанзе сначала на лексиграмме, а затем на объекте. Когда обезьяна берет фрукт, человек подает вперед ладонь, обращенную внутренней стороной кверху. Получив от шимпанзе апельсин, экспериментатор делит его пополам и одну половинку отдает обезьяне.

После серии подобных опытов, когда смысл происходящего усвоен шимпанзе, наступает время перейти к поочередной смене ролей отправителя и приемника сообщений. А именно, когда шимпанзе берет апельсин, тренер просит отдать фрукт ему и обезьяна охотно соглашается. Затем фрукт берет экспериментатор, и в ответ на просьбу шимпанзе отдать лакомство ему, также соглашается.

По мнению Севидж-Рамбо, подобная смена ролей «говорящего» и «слушающего» обеспечивает их кооперацию и сама по себе оказывается «подкреплением» (в том смысле, который имел в виду Скиннер) вырабатывающегося навыка быть внимательным к сообщениям собеседника.

Только если такой навык выработан, шимпанзе оказывается способным внять приказу тренера принести то-то и то-то из соседней комнаты. Получив соответствующую инструкцию в виде набора символов, обезьяна идет туда, осматривает все, что там находится, и приносит тренеру затребованный им предмет. Если, получая приказ, животное проявляет признаки непонимания, опытный тренер видя ее нерешительность, может помочь делу, прояснив ситуацию указательными жестами.

По мере того, как Остин и Шерман все более включались в ситуацию диалога, стало возможным демонстрировать им телевизион-

ное изображение стола, заставленного деликатесами, который находился в другой комнате. В этом случае одна из обезьян «просила» другую принести что-либо конкретное из этих лакомств, после его другая отправлялась по адресу и доставляла «компаньону» то, чего ему хотелось.

Этап 5. *Проверка способностей шимпанзе понимать друг друга при их общении посредством лексиграмм.* Речь идет, в частности, о том, насколько верно одна из обезьян интерпретирует «сообщение» другой о содержимом холодильника. Можно ли сказать, что Остин «верит» «сообщению» Шермана по поводу того, что тот видел в холодильнике?

Чтобы ответить на этот вопрос, эксперимент проводили по следующей схеме. Одному из шимпанзе позволяли обозреть содержимое холодильника, где находились, скажем, одни только яблоки, и сообщить об увиденном второй обезьяне. Затем следовало выяснить, что именно та извлекла из этого сообщения. Перед ней раскладывали фотографии с изображением разных пищевых объектов. Бросив на них взгляд, шимпанзе выбирал фотографию яблока и просил угостить его этим фруктом. Так было доказано, что выпрашивая нечто, находящееся в данный момент в холодильнике, эта обезьяна знала, о чем идет речь. Иными словами, это ее поведение нельзя было рассматривать как простую имитацию действий шимпанзе, осведомленного о содержимом холодильника. Как указывает Севидж-Рамбо, важно подчеркнуть, что на этой стадии обучения Остин и Шерман еще не умели выбирать нужную фотографию в ответ на высвечивание соответствующей лексиграммы. И тем не менее, они смогли без специального обучения перейти от высказывания просьбы с помощью клавиатуры и символов-лексиграмм к аналогичному поведению с использованием фотографий. А это значило, что они уяснили себе общий смысл той формы коммуникации, при которой партнер адекватно отвечает тебе на высказанную просьбу.

Ту же способность переходить, в случае необходимости, от использования привычных символов-лексиграмм к знакам иного характера, Остин и Шерман продемонстрировали в эксперименте, который проходил по привычной для них схеме, но с одним существенным изменением, о котором я скажу ниже. Схема эта состояла в следующем. Шимпанзе находились в разных комнатах, но могли общаться через окошко в стене, разделяющей эти помеще-

ния. В одном из них стоял холодильник, заглянуть в который было позволено тому шимпанзе, который находился здесь вместе с экспериментатором. Ознакомившись с содержимым холодильника, шимпанзе нажимал ту или иную клавишу, которая высвечивалась и становилась видной второй обезьяне через окошко. В ответ та должна был выбрать одну из табличек-лексиграмм, разбросанных перед ней на столе, и передать ее через окно обезьяне-осведомителю. Получив сообщение этот шимпанзе отдавал табличку экспериментатору, а тот заглядывал в холодильник, чтобы проверить, соответствует ли символ содержимому последнего.

В измененном опыте, о котором я упомянул, общая схема оставалась той же, но клавиатуру в помещении, где находился холодильник, предварительно отключили от сети. А подле клавиатуры разложили этикетки, взятые с упаковок продуктов и наклеенные на пластиковые таблички. Эти товарные знаки были хорошо знакомы обезьянам, поскольку распаковку продуктов воспитатели нередко проводили в их присутствии. Но никто не учил Остина и Шермана использовать такие этикетки в качестве знаков. Тем не менее, в первом же опыте с отключенной клавиатурой Остин, ознакомившись с содержимым холодильника и тщетно попытавшись высветить лексиграмму, схватил соответствующую ей этикетку и передал ее через окно Шерману. Тот взглянул на нее, взял нужную лексиграмму и отдал ее Остину.

В дальнейшем шимпанзе научились безошибочно пользоваться товарными знаками для всех 15 продуктов, с которыми им постоянно приходилось иметь дело. Тем самым обезьяны показали, что их пониманию доступны общие принципы использования символических средств в тех простейших формах коммуникации, которые позволяют ее участнику получить те или иные выгоды для себя (например, доступ к лакомой пище).

По мнению Севидж-Рамбо, эксперименты, поставленные с Остином и Шерманом на последнем, пятом этапе их тренировки, показывают, что поведение этих обезьян может быть вполне аналогичным вербальному поведению людей. Такое сходство определяется по меньшей мере тремя важными обстоятельствами. Во-первых, обезьяны включены в отношения кооперации ради достижения обеими некоего ощутимого результата. Во-вторых, эффективность такой кооперации обеспечивается тем, что каждый из коммуникантов держит под постоянным контролем действия другого. И, наконец, в-третьих,

каждый доносит до партнера сведения об объектах, которые они не могут видеть непосредственно. Такой выход в мир объектов, удаленных в пространстве и во времени от акта сиюминутного восприятия, во многом сродни феномену ***перемещаемости***, который составляет одну из важнейших особенностей языка человека.

Способен ли шимпанзе «выступить с заявлением»? Прежде чем расстаться с Остином и Шерманом, следует для полноты картины рассказать еще об одном эпизоде. Этот случай Севидж–Румбо склонна считать свидетельством того, что эти шимпанзе способны в отдельных случаях «высказываться» не только в меркантильных целях (получение лакомства либо удовольствия от игры), но и по поводу событий, происходящих вокруг.

Как-то раз Остин подбежал к своему воспитателю в величайшем возбуждении, о чем свидетельствовала его вставшая дыбом шерсть. Обезьяна кинулась к клавиатуре, нажала символ «пугать» и указала жестом по направлению к окну. Когда тренер выглянул на улицу, он увидел, что два служителя в белых халатах несут на носилках анестезированного шимпанзе. Остин, подбежавший в этот момент к окну, поочередно бросал тревожные взгляды на воспитателя и на происходящее снаружи. Затем он начал возбужденно стучать по стеклу, словно хотел получить от тренера подтверждение того, что тревога не напрасна.

Стоит упомянуть, что использованию лексиграммы «пугать» Остина и Шермана научили в контексте одной из игр, во время которой воспитатель, одевшись непривычным для обезьяны образом, делал вид, что пугает ее. Важно также и то, что «высказывания» наподобие сделанного Остином при виде своего собрата на носилках, составляли совершенно ничтожную часть того, что за все время работы с двумя самцами шимпанзе было ими «сказано».

Надо отдать должное научной объективности Севидж-Рамбо, которая откровенно говорит о том, что подобные, крайне редкие события не стоит безапелляционно интерпретировать в качестве свидетельства необычайно возросших языковых возможностей шимпанзе. В этом отношении позиция этой исследовательницы весьма выгодно отличается от того, что мы видели в других «обезьяньих проектах», где их исполнители нисколько не опасались оценивать способности обезьян по тем самым меркам, которые каждый из нас склонен применять к другим людям.

Некоторые обобщения. Опыты, проведенные с Остином и Шерманом, показали, что шимпанзе, содержащимся в неволе, и в самом деле можно искусственно навязать такой способ действий, который, по признанию самой Севидж-Рамбо, во многом напоминает «примитивную коммуникацию» умственно отсталых детей. Одна из важных особенностей этого типа коммуникации состоит в том, что в высказываниях здесь преобладает императив (то есть обращенные к другим требования дать «говорящему» что-то, либо сделать для него нечто другое). При развитых формах коммуникации, осуществляемых психически здоровыми детьми и взрослыми людьми, главное место занимают высказывания декларативного типа, цель которых — привлечь внимание собеседника к тому, что делает сам отправитель сообщения либо на события, происходящие вокруг.

Впрочем, даже нормальные дети в процессе приобретения языка проходят стадию, в ходе которой их общение с окружающими имеет некоторые черты примитивной коммуникации. В возрасте от года до полутора лет нормальный ребенок, особенно если его развитие протекает вне семьи, с большим трудом обучается называнию объектов. Когда же он усвоил название некоего предмета (например, чашки или тарелки), нелегким оказывается перенесение того же слова на другие экземпляры, относящиеся к тому же классу объектов (скажем, другой чашки).

Так или иначе, если условия существования маленького ребенка хоть сколько-нибудь приближаются к стандартным, едва ли можно воспрепятствовать тому, чтобы он со временем научился языку. Возникает вопрос, почему же шимпанзе, чтобы достичь хотя бы начальной стадии этого процесса, требуется тренировка столь изощренная, как в случае обучения Остина и Шермана?

Должен сказать, что мне этот вопрос представляется риторическим. Я стою на позиции Ноама Хомского и его последователей, полагающих, что способность к приобретению языка человеком запрограммирована генетически. Другое дело, что и здесь влияние среды огромно. Поэтому если психически нормальный ребенок окажется, в силу чрезвычайных обстоятельств, вне того или иного языкового сообщества, он окажется «каспархаузером» — то есть существом бессловесным и не способным к общению с другими людьми (об этом сказано в Главе 2).

Насколько мне удалось понять, читая работы Севидж-Рамбо и ее соавторов, они не вполне согласны с подобными взглядами.

Отсюда и желание этих исследователей доказать во что бы то ни стало, что если и есть различия в том, что называется «вербальным поведением», то это различия скорее количественные, нежели качественные.

Важным козырем в пользу приверженцев последней точки зрения в их споре с теми, кто видит в языке уникальное свойство Человека Разумного, оказались результаты, полученные при изучении поведения в неволе нескольких особей карликового шимпанзе. К этой работе группа исследователей под руководством Севидж-Рамбо перешла в 1983 г.

10.4. Феноменальные успехи бонобо по имени Канзи

Наиболее знаменитым из них в мире посвященных в проблему «говорящих» обезьян стал самец по имени Канзи (рис. 10.1). Он родился в исследовательском центре имени Иеркса 28 октября 1980 года. В течение получаса после появления на свет Канзи был отнят у своей матери Лорел другой самкой бонобо по имени Матата. С этого момента Матата стала воспитывать Канзи вместе с другим, своим собственным детенышем. Матату решили включить в программу обучения языку, когда Канзи исполнилось 6 месяцев. Так он, сам того не ведая, вступил на стезю, которая напрямик вывела его на роль суперзвезды среди всех тех человекообразных обезьян, которые когда-либо находились на обучении у любознательных психологов.

Рис. 10.1. Портрет Канзи.

Впрочем, способности Канзи оставались нераскрытыми на протяжении целых двух лет, которые Севидж-Рамбо и ее помощники отдали попыткам научить операциям с символами его приемную мать Матату. Сама она совсем не преуспела в этом и, как предположили позже, могла препятствовать Канзи в приобретении навыков символизации, не подпуская его к клавиатуре.

Случилось так, что по соображениям, не имевшим отношения к тре-

нировочным программам, Канзи на некоторое время разлучили с Мататой. Вот тут-то и выяснилось, что прошедшие два года не прошли для него понапрасну. Получив свободный доступ к клавиатуре Мататы, юный бонобо тут же продемонстрировал свои исключительные способности в оперировании символами.

Оказалось, что Канзи вполне понимает принцип использования клавиатуры, как инструмента, с помощью которого можно, обращаясь к воспитателю, высказывать всевозможные просьбы. А именно, дать юнцу то или иное лакомство либо затеять с ним игру совершенно определенного характера (в данном случае — в догонялки).

Правда, в первые дни после его разлучения с приемной матерью Канзи стал использовать по назначению всего лишь 7 лексиграмм: «апельсин», «арахис», «банан», «яблоко», «спальня», «гоняться» и «Остин». Однако его «лексикон» сразу же начал увеличиваться быстрыми темпами. Спустя всего месяц он вырос до 14 «слов», через год — до 35. Справедливости ради следует все же сказать, что в дальнейшем успехи Канзи на этом поприще не сильно превзошли достигнутое Остином и Шерманом. Спустя три года после описанных событий, когда Канзи было пять с половиной лет, он постоянно использовал не более 90 лексиграмм. Напомню, что человеческое дитя уже в возрасте четырех лет владеет примерно двумя тысячами слов.

Впрочем, как я уже упоминал, рассматривая процесс обучения Остина и Шермана, ученых больше интересовали не успехи в продуктивности (использование большого количества символов), а способность обезьян к пониманию. В этом смысле Канзи оказался вполне на высоте. Дело в том, что использование им «слов» было, по крайней мере с точки зрения его тренеров, достаточно гибким и хорошо соответствующим меняющейся ситуации.

Например, как сказано в одной из статей Севидж-Рамбо и ее коллег, слово «прятаться» могло быть использовано Канзи в трех разных смыслах — как просьба, как комментарий к происходящему и как привлечение внимания к своим собственным действиям (авторы статьи называют последний тип «высказывания» «заявлением»). В этой работе они приводят четыре примера первого типа «высказываний», пять примеров, относящихся ко второму типу и столько же — к третьему. Я приведу лишь по одной иллюстрации каждого из этих трех типов «словоупотребления».

Находясь в лесу с двумя воспитателями, Канзи трогает лексиграмму «прятать»[4], берет за руку одного из своих спутников и уводит его за деревья, откуда оба не видны второму человеку.

Канзи видит, что воспитатель зажал в кулаке маленькую игрушку и показывает кулак другому бонобо. Канзи сигнализирует «прятать».

Канзи трогает лексиграмму «прятать», затем покрывает голову одеялом, идет в другую комнату и садится в уголке, сохраняя неподвижность.

Канзи усложняет свою «речь». Со временем Канзи научился не только выполнять сложные команды экспериментатора, состоящие из нескольких слов (о чем будет сказано отдельно), но и сам стал более определенен в своих «высказываниях», используя комбинации из двух знаков.

Сначала такие комбинации представляли собой сочетания лексиграммы и жеста, причем именно в таком порядке. При этом лексиграмма обозначала действие или конкретный предмет, а жест — действующее лицо либо персону (человека или обезьяну), на которую направлено действие[5]. Например, дотронувшись до лексиграммы «гнаться», Канзи брал руку одного из присутствующих и затем делал движение в сторону второго. Это означало, что Канзи хочет, чтобы второй побежал, а первый погнался за ним[6].

Позже, в возрасте 5 лет Канзи стал пользоваться комбинациями из двух лексиграмм. Так «Матата кусать» обозначала, что приемная мать укусила его. Тирада «Арахис Остин» сопровождалась следующими действиями Канзи. Он взял мешочек с орехами, передал его воспитателю и направился к клетке Остина, жестом увлекая человека за собой.

Читатель, вероятно, помнит, какое значение экспериментаторы придавали комбинациям из нескольких «слов» в других проектах по обучению шимпанзе «языку» (вспомните «высказывания» Уошо

---

[4] При обучении вербальному поведению карликовых шимпанзе каждому из них была предоставлена переносная клавиатура — нечто вроде магнитной азбуки наших детей.

[5] Любопытно, что в тех редких случаях, когда тренеры использовали оба типа знаков, они неизменно придерживались обратного порядка: жест—лексиграмма.

[6] Такое поведение типично для примитивной коммуникации умственно отсталых детей.

и Сары). Такие комбинации рассматривали в качестве свидетельства успехов этих обезьян в приобретении новых языковых навыков. Однако, как считают воспитатели Канзи, в такого рода «высказываниях» добавление нового «слова» не несло, как правило, полезной информации. Например, в тираде «я Ним кушать пища», адресованной тренеру, полезным элементом оказывается только слово «пища», поскольку «я Ним» неизменно обозначает того, кто привычным же образом просит дать ему нечто съедобное.

«Двухсловные» комбинации Канзи, как можно видеть, были гораздо более содержательными, хотя бы по той причине, что он, «высказываясь» таким образом, далеко не всегда ставит себя в центр событий (как, например, в попытке угостить Остина арахисом). И хотя, как пишут Севидж-Рамбо с соавторами, правила комбинирования знаков в таких «высказываниях» Канзи примитивны, а сами эти комбинации используются им сравнительно редко, добавление второго знака действительно несет полезную информацию.

Обучение через наблюдение. В статье «Язык как коммуникация по принципу “действие-результат”», опубликованной через несколько лет после завершения опытов с Остином и Шерманом, Севидж-Рамбо писала: «Продуктивность — это всего лишь одна сторона растущей языковой компетенции. Продуктивность без понимания не свойственна на этом пути детям. Когда же продуктивность опережает понимание — это свидетельствует о патологии. Обучение, кладущее в основу развитие продуктивности путем тренинга, как это было в случае с Остином и Шерманом, по сути дела вредоносно, поскольку такая стратегия нарушает “естественный процесс” (normal course) приобретения языковых навыков обезьяной».

Сделать столь важный вывод исследовательнице позволило все то, что она узнала, наблюдая за поведением Канзи и двух его сестер — карликовых шимпанзе Мулики и Панбаниши. Здесь как сам процесс воспитания, так и полученные результаты существенным образом отличались от того, что мы видели, когда знакомились с историей Остина и Шермана. Все три бонобо научились использовать символы самостоятельно, наблюдая за тем, что происходило вокруг и «наматывая увиденное на ус».

О том, что дело происходило именно так, свидетельствует, помимо всего прочего, один любопытный факт. Если сравнить, какие из лексиграмм входили в начальный «словарь» трех юных

бонобо, то окажется, что каждый шел своим собственным путем. В лексиконах Канзи и Мулики среди первых приобретенных ими семи «слов» только одно («банан») было общим. С Панбанишей Канзи также делил лишь одно «слово» (на этот раз «гоняться», или «погоня»). В начальном лексиконе двух самочек было три общих слова, которыми, однако, первоначально не пользовался Канзи («молоко», «виноград» и «сюрприз»).

Совершенно разным было и употребление первых «слов» этими обезьянами. Например, Мулика, которая была отнята от матери четырехмесячным детенышем, познакомилась с клавиатурой очень рано, в годовалом возрасте (мы помним, что Канзи пошел по этой стезе в два с половиной года). Она долгое время использовала одну лишь лексиграмму «молоко», обозначая с ее помощью не только этот продукт, но и все что угодно — вплоть до просьб взять ее на руки или прогуляться с воспитателем по улице. Обезьянка легко находила эту лексиграмму на разных клавиатурах, даже если относительное расположение клавиш на них было совершенно различным[7]. Коль скоро Мулика часто, подавая сигнал «молоко», сопровождала это действие тем или иным жестом, легко было догадаться, чего она хочет на самом деле.

Разумеется, было бы неверным считать, что все эти достижения юных бонобо не потребовали длительных систематических усилий со стороны людей-воспитателей. От тех, кто склонен преувеличивать «языковые» возможности человекообразных обезьян, нередко приходиться слышать, что Канзи и его сестер «не обучали» использованию символов.

Но, спрашивается, обучаем мы этому своих собственных детей? По этому поводу П. Линдсей и Д. Норман пишут в своей книге «Переработка информации у человека»: «Существует ходячее мнение, что ребенок научается говорить правильно потому, что родители непрерывно поправляют его ошибки. На самом деле это не так. Иногда ошибки ребенка поправляют, но обычно их либо оставляют без внимания, либо просто отвечают ему по существу...».

По словам тех же авторов, ребенку трудно найти в речи взрослых образцы для простого подражания: «С первых же дней жизни

[7] В этом отношении Мулика заметно превосходила Шермана и Остина, которые, выбирая нужную лексиграмму, ориентировались преимущественно на ее местоположение относительно других.

ребенка на него обрушивается чудовищная смесь из грамматически правильных предложений, неправильных обрывков фраз, неполных высказываний с подразумеваемыми частями, вопросов и, наконец, сюсюканья, подражающего его собственным попыткам говорить. Из всего этого винегрета ребенок должен как-то извлечь правила, управляющие передачей информации о понятиях и отношениях». Очевидно, заключают Линдсей и Норман, интеллектуальное развития ребенка есть сложнейший, неосознаваемый им самим процесс поиска правил, лежащих в основе языка. При этом подражание в широком смысле слова играет важнейшую роль: языковое поведение родителей, других детей, героев детских передач — все это перерабатывается сознанием и превращается в модели собственного поведения.

Именно в таком «свободном режиме» и проходило воспитание юных бонобо. Они медленно, но верно постигали мир людей изо дня в день, которые проходили в соответствии с неким устойчивым распорядком. Время было заполнено приготовлением пищи, гигиеническими процедурами (такими как купание), прогулками в лес, посещением других обезьян, всевозможными играми (от самых простых — с мячом, до более сложных — таких как пускание мыльных пузырей), просмотром детских телепередач и т. д. Все, что происходило, воспитатель комментировал на английском языке, изо дня в день называя предметы, действия, места, которые предстояло посетить. Иначе говоря, с обезьянами вели ту же воспитательную работу, которую мы сами проводим с нашими детьми дошкольного возраста. От воспитанников не требовали запоминать символы. Человек, находящийся с ними, ограничивался тем, что, произнося то или иное слово, указывал одновременно на соответствующую лексиграмму.

Неудивительно поэтому, что обращаясь с юными бонобо как с маленькими детьми, Севидж-Рамбо и ее коллеги получили и соответствующий результат. Характер спонтанного приобретения обезьянами элементарнейших языковых навыков очень напоминало процесс начального освоения языка ребенком. Канзи, Мулика и Панбаниша стартовали на этом пути каждый по-своему — именно так, как это свойственно детям в возрасте полутора лет.

Но при всем этом поистине колоссальную роль в успехах юных бонобо сыграло одно обстоятельство, которое экспериментаторы никак не могли предвидеть, когда начинали работать с этими обе-

зьянами. Оказалось, что они, в отличие от всех прочих героев «обезьяньих проектов», способны к пониманию человеческой речи.

Естественный язык вместо «языка-посредника». Здесь уместно напомнить, что вопреки всем усилиям обучить Остина и Шермана пониманию разговорного языка, эти обезьяны так и не смогли научиться этому. По иному обстояло дело с юными бонобо. Неожиданно стало очевидным, что Канзи и Мулика способны уловить связь между словами и элементами реального мира (предметами, действиями, индивидами), которые слова обозначают. Важно заметить, что реализация этой способности не потребовала специальной тренировки со стороны людей, как и умение пользоваться лексиграммами.

На протяжении каждого «рабочего дня» Канзи постоянно слышал английскую речь начиная с шестимесячного возраста, а Мулика — с четырехмесячного. Я уже говорил о том, что воспитатели этих обезьян систематически комментировали все, что происходило перед глазами их питомцев. Поэтому не приходится удивляться тому, что детеныши бонобо усвоили словесные «этикетки» предметов и действий раньше, чем к ним пришло понимание значения графических лексиграмм. И только позже эти создания уяснили себе, что одно и то же явление внешнего мира может быть обозначено двояко — как с использованием конкретного звука (произнесенное слово), так и графическим значком на клавиатуре. Здесь можно усмотреть отдаленное сходство с нелегким процессом усвоения навыков чтения (декодирование текста, отображенного графемами-буквами) ребенком, уже владеющим звуковой речью.

Вот лишь один пример того, как происходило усвоение этой трехсторонней связи (объект — слово — лексиграмма) у Канзи. Уяснив себе в раннем детстве, что слово «свет» имеет прямое отношение к действиям с выключателем, Канзи на первых порах неизменно бросался к нему и нажимал кнопку, если в его присутствии это слово употребляли даже походя. Позже в таких же ситуациях обезьянка ограничивалась тем, что бросала взгляд на выключатель. Когда же Канзи заметил, что при слове «свет» воспитатель указывает на соответствующую лексиграмму, он и сам начал делать то же самое. И наконец, не имея возможности высказать свои пожелания вслух, Канзи стал использовать лексиграмму «свет», когда хотел поиграть с фонариком.

В возрасте 6 лет Канзи понимал значения 150 английских слов. Попросту говоря, он мог, услышав то или иное из них, указать на соответствующую лексиграмму либо выбрать подходящую к случаю фотографию из кучи снимков, лежащей перед ним. Важно заметить, что такая реакция следовала не только в ответ на слово, сказанное воспитателем, но и при прослушивании обезьянкой фрагментов синтезированной речи через наушники. В последнем случае исключалась возможность того, что Канзи реагирует не столько на структуру слова, сколько на знакомые ему интонации речи конкретного воспитателя.

На протяжении первых двух лет участия Канзи в проекте понимание им речи ограничивалось отдельными словами и немногими короткими стандартными фразами. Однако уже на пятом году жизни сфера понимания английского языка обезьяной существенно расширилась. Теперь Канзи мог уже отвечать на команды воспитателя такими действиями, которые требовали умения адекватно связывать между собой значения нескольких слов.

В этом смысле чрезвычайно важно то, что «знание разговорного языка» не только делало жизнь Канзи более интересной и насыщенной. Это обстоятельство в огромной степени облегчило задачи экспериментаторов как в совершенствовании навыков своего воспитанника, так и в понимании того, что именно происходит в его психическом мире. Только с помощью столь гибкого инструмента коммуникации, каким является человеческая речь, можно было последовательно усложнять команды, адресованные Канзи, вполне адекватно оценивая его ответные действия.

Вполне понятно, что таких возможностей не может дать использование при общении с животным так называемых «языков-посредников», поскольку те столь же чужды самому тренеру, как и его питомцу. Интересно было бы посмотреть, насколько хорошо удалось бы нормальному человеку выполнять сложные команды, транслируемые ему посредством лексиграмм, среди которых отсутствуют союзы и предлоги.

Кроме того, способность юных бонобо к двусторонней коммуникации с помощью речи открыла перед исследователями еще одну уникальную возможность: именно, сравнить поведение этих обезьян в ответ на достаточно сложные команды с соответствующим поведением ребенка. Такого рода эксперименты проводились на протяжении 9 месяцев с участием Канзи, когда ему было 8 лет,

и в такой же промежуток времени с двухлетней девочкой Алией — дочерью постоянной воспитательницы Канзи.

Испытуемого помещали в комнату, полную всевозможных игрушек и других предметов. Все, что происходило в этом помещении, можно было наблюдать через экран одностороннего видения: экспериментатор мог фиксировать события, оставаясь невидимым для обезьяны или ребенка. Команды, с которыми ни тот, ни другая не были знакомы ранее, подавали через громкоговоритель. При этом в значительной части опытов из одних и тех же слов составляли фразы, в которых члены предложения (скажем, подлежащее и дополнение) менялись местами. Например, «Положи сосновые иглы на мяч» и «Положи мяч на сосновые иглы»; или «Положи лимон в холодильник» и «Подойди к холодильнику и возьми лимон». Любопытно, что в этих экспериментах Канзи превзошел Алию по числу правильных действий в ответ на команды. Так, он правильно действовал в 88 случаях из 116 (75.7 %), а Алия — в 70 из 110 (63.6 %).

При этом в ответах на команды с переменой мест субъекта и объекта действия Алия сделала пять ошибок, а Канзи только две. Среди прочих таких команд две звучали следующим образом: «Сделай так, чтобы собачка укусила змею» и «Сделай так, чтобы змея укусила собачку» (речь, разумеется, шла об игрушечных животных). В ответ на первую команду Канзи положил змею в рот собачки. Да еще нажал сверху на ее морду рукой. Алия же не справилась с этой задачей: она подошла к игрушечной собаке и укусила ее сама.

При всей эффектности подобных результатов не следует все же упускать из виду, что Алие было в то время только два года, тогда как Канзи был старше ее на целых шесть лет.

10.5. Проект «Синтетическая культура человека и бонобо»

Воодушевленные успехами Канзи, Севидж-Рамбо и ее коллеги инициировали в высшей степени амбициозный проект, целью которого стало дальнейшее изучение когнитивных способностей бонобо, но теперь уже в их общении не только с людьми-воспитателями, но и друг с другом.

Местом проведения исследований стал филиал Центра по изучению языка в штате Айова. Здесь на протяжении трех десятилетий постепенно формировали группу бонобо, численность которой в ходе осуществления проекта достигла 8 особей (4 самца и 4 самки).

К моменту выхода в свет статьи, содержащей описание результатов исследования (Savage-Rumbaugh et al. 2005), самой младшей обезьяне исполнилось 3 года. Канзи в то время было уже 25 лет, а его матери Матате, пойманной в Конго во взрослом возрасте — больше 35.

Один из самцов (П-Сьюк) также был пойман в природе еще подростком и выращен в японской семье. Две обезьяны (самец Маиша и самка Эликия) родились в неволе от диких матерей и были выращены ими. В отличие от них, самка Панбаниша и два самца (Ниота и Натан[8]), также родившиеся в неволе, воспитывались людьми в обогащенной среде, приобретая с возрастом навыки жизни в условиях цивилизации. Таким образом, Канзи, который с раннего детства находился на попечении матери, а затем перешел под опеку сотрудников Центра по изучению языка, оказался как бы связующим звеном между «бонобо-обезьянами» и «бонобо-частично людьми».

Эти особенности биографий обезьян позволили Севидж-Рамбо рассматривать своеобразную коммуну, состоящую из них и их воспитателей в качестве сообщества, разделяющего «культуру» бонобо и ту, к которой принадлежали сами исследователи (bi-species *Pan*/*Homo* culture — Savage-Rumbaugh et al. 2005: 311). Как пишут эти авторы, Матата была здесь носителем культуры диких бонобо, тогда как сама Севидж-Рамбо представляла культуру американцев Среднего запада (Ibid.: 315).

Местом пребывания этой странной компании стали корпуса, расположенные в нетронутом лесном массиве площадью около 0,3 км^2. Воспитатели живут вместе с обезьянами круглые сутки, делят с ними трапезы, совершают совместные прогулки. Прямое общение между людьми и животными идет постоянно в обстановке, где пребывание последних в клетках сведено до абсолютного минимума. Отношение людей к обезьянам лишено и намека превосходства над ними. Как раз наоборот: этих созданий рассматривают как обладающих огромным потенциалом, возможности которого еще остается выяснить, преодолев границы своего незнания. Авторы подчеркивают, что при постановке экспериментов культура, привнесенная людьми, не довлеет над обезьянами полностью. Они верят в то, что в ходе повседневного общения между теми и другими возникает

[8] Натан позже был передан в другую лабораторию.

культура, объединяющая черты образа действий человека, с одной стороны, и бонобо, с другой (intermediary culture with both *Pan* and *Homo* features has emerged). Ее роль такова, что под ее влиянием меняются сами участники процесса, представители обоих видов, поскольку и у тех и у других есть желание уважать нормы поведения своих компаньонов (Savage-Rumbaugh et al. 2005: 314).

Авторы статьи уподобляют свою роль той, что выполняет этнолог, который изучает обычаи людей, принадлежащих к чуждой ему культуре, находясь внутри нее в качестве участника процесса. Севидж-Рамбо с соавторами пишут, что статья построена на «богатом этнографическом материале» и призывают других ученых присоединиться к этим изысканиям (Ibid.: 311, 312).

Как авторы проекта расценили его итоги. Задача, поставленная перед собой Севидж-Рамбо и ее коллегами, состояла в следующем. Они хотели выяснить, насколько глубоко могут бонобо погрузиться в обстановку цивилизации, используя при этом при этом семантически наполненные средства коммуникации в общении со своими партнерами из числа самих исследователей и особей своего вида.

Собственно говоря, многое в этом плане было ясно уже на основе сопоставления между поведением в таких условиях Мататы, выросшей в природе, и ее сына Канзи, родившегося среди людей и усвоившего из жизни среди них немало нового. Оказалось, что такие различия в судьбе обезьян на стадии их раннего детства коренным образом предопределяют сферу их потенциальных возможностей в приобретении новых знаний. Так, П-Сьюк, который был пойман в природе подростком и не имел опыта в использовании клавиатуры компьютера и лексиграмм, так и не усвоил практики открывания автоматических дверей нажатием на кнопку. Как сказано в статье, другие обезьяны делали это за него и для него, если не имели к нему претензий (unless they are upset with him). Вместе с тем, П-Сьюк, проведший значительную часть жизни среди людей, охотно садился в автомобиль, страх к которому так и не смогла преодолеть Матата, пойманная уже в зрелом возрасте.

Статья, из которой взята эта выдержка, по своему стилю резко отличается от предыдущих работ С. Севидж-Рамбо, содержание которых изложено мной в начале этой главы. Строгий аналитический подход уступил здесь место описанию отдельных эпизодов, которые, по мнению авторов, должны убедить читателя в когнитив-

ном продвижении вперед[9] и в лингвистических успехах их подопечных. Каждому такому эпизоду предшествует резюме, поданное в одной фразе. Сами эти подзаголовки, с моей точки зрения, иллюстрируют тенденцию выдавать желаемое за действительное. Вот лишь несколько примеров. «Панбаниша напоминает Биллу[10] о том, что ему следовало сделать»; «Панбаниша указывает Биллу, что его очки лежат на стиральной машине»; «Канзи выражает неудовольствие тем, что не выполнили обещанное ему» и т. д. Некоторым пассажам просто невозможно поверить. Например, «Только Ниота использовал понятия "вчера" и "сегодня", но Канзи и Панбанша легко поняли их значение (readily grasp their meaning)».

«Изготовление каменных орудий». Особое место в статье отведено акциям, обозначенным этим словосочетанием. Само оно должно натолкнуть читателя на аллюзии, связанные с приобретением ранними гоминидами умения обрабатывать камень. К сожалению, как выясняется, в этом случае мы имеем дело скорее просто с игрой слов.

На с. 316 сказано: «Способность Канзи обрабатывать камень и улучшать форму орудий документировано видеозаписью. Канзи делает прекрасные каменные ножи олдувайского типа из разных сортов камня. Он научился этому, наблюдая действия археолога доктора Николаса Тот. Ник только один раз показал Канзи, что следует делать, и после нескольких кратких демонстраций со стороны ученого Канзи начал использовать камень как режущий инструмент (to utilize a rock as cutting edge). Он проверил несколько камней на твердость и легко выбрал наилучший. На этот раз он не добился успеха в своей работе. Но он продолжал попытки воспроизвести виденное в деятельности Ника долгое время после того, как тот уехал. На протяжении нескольких месяцев Канзи не сделал ни одного изделия, и прошло несколько лет прежде чем ему удалось улучшить свою технику (to perfect his technique)[11]. Примерно столько же времени требуется взрослому человеку, чтобы научиться этому» (рис. 10.2).

Понятно, что этому не смог научиться П-Сьюк. А вот пятилетний Ниота, рожденный и воспитанный уже в ходе проекта, «…в один

[9] В частности, в сфере чтения мыслей других (theory of mind).

[10] Один из воспитателей обезьян

[11] «Олдувайское орудие», изготовленное Канзи, показано на рис. 10.2.

прекрасный день показал в спонтанном режиме свои знания сфере обработки камня. После того, как мы потратили примерно 2 часа на попытки научить этому П-Сьюка, сюда же был приглашен Ниота. До этого он наблюдал за происходящим из соседней комнаты. Он быстро прибежал на место действия, схватил два куска камня, прижал их друг к другу и сделал вид, что мелкий отщеп взлетает в воздух. Ниота был еще слишком молод, чтобы приложить силу, достаточную для изготовления каменного орудия, но он знал, как делать его (knew the rules) и хотел показать это нам и П-Сьюку. Никто до этого не пытался научить Ниоту изготовлению каменных орудий. Он сам научился этому, наблюдая как такие орудия изготовляют Канзи, Панбаниша, Билл и Сью[12]. Еще в возрасте 6 лет он, когда следил пристально за действиями своей матери Панбаниши, подражал ее движениям, проделывая правой рукой плавные движения в воздухе» (Savage-Rumbaugh et al. 2005: 317).

Рис. 10.2. Каменное «орудие», изготовленное Канзи.

Самое интересное во всей этой истории состоит в том, что, говоря об «орудиях», авторы ни словом не упоминают, как бонобо их использовали и использовали ли вообще. Из текста статьи довольно очевидно, что обезьяны не имели ни малейшего представления

[12] Имеется в виду сама Севидж-Рамбо.

о том, для чего они делают все это. Иными словами, мы имеем здесь дело с чисто механическим подражанием действиям других.

Разумеется, перед нами чисто поверхностное сходство поведения обезьян с процессом реального изготовления каменных орудий, ***предназначенных для определенной цели***. Именно это имел в виду английский археолог Гордон Чайлд, когда говорил, что «ручное рубило как стандартизованное орудие есть само по себе ископаемая концепция».

То, что авторы статьи пытаются выдать в данном случае за рациональное поведение бонобо, в основе которого лежит их «сознание», усовершенствованное обогащенной средой, выглядит поистине смехотворным по сравнению с действиями диких шимпанзе, которые добывают термитов из их неприступного убежища, используя два разных инструмента (см. Приложение 2).

Подводя итог сказанному в этом разделе, результаты, полученные в ходе проекта, можно вкратце охарактеризовать так: «Что верно, то не ново, а что ново, то неверно».

10.6. Симпозиум «Язык человека — сознание человека» и мнения его участников о «языке бонобо»

В период с 2 по 16 января 2011 г. состоялся симпозиум под таким названием, организованный С. Севидж-Рамбо. «Затравкой» для дискуссии послужил ее текст, в котором под работы, выполненные ей и ее коллективом, подводятся, в частности, идеи из сферы знаний о постнатальном онтогенезе. «Когда человек начинает жить в составе группы обезьян, — пишет она, — и принимает участие в выращивании их потомства, появляется почва для активации различных факторов эпигенетического[13] развития детенышей... К примеру, сегодня уже известно, что у людей ожидания и вера могут воздействовать на активность генов. В тех измененных условиях, которые окружают наших бонобо, варианты онтогенетических траекторий детенышей определенно имеют тенденцию уклоняться в сторону существующих у людей. В отличие от матери-обезьяны, мать ребенка транслирует ему свои намерения лингвистически.

[13] Эпигенетические аспекты развития базируются не на изменениях генетического кода (ДНК), но в силу действия других генетических факторов, которые регулируют активность генов.

В силу этого намерения сторон могут согласовываться. И если речь идет о детеныше обезьяны, у него возникает некая (intrinsic) мотивация настроя на понимание транслируемого ему коммуникативного сообщения».

После выступлений девятнадцати специалистов разного профиля (антропоогов, психологов, лингвистов), о чем речь пойдет ниже, С. Севидж-Рамбо выступила в защиту своих взглядов, которые в ходе симпозиума подверглись уничтожающей критике.

Подводя итог сделанному ее коллективом, Севидж-Рамбо утверждает: «Когда обезьяны оказываются выращенными людьми и постоянно слышат их разговоры, они уже к шести месяцам жизни начинают демонстрировать свойственное человеку осознание самого себя (self-awareness). Очевидным показателем этого является интерес к зеркалу, в котором животное не только видит себя как такового (self), но также намеренно меняет свою внешность перед зеркалом (self-reflection)».

«Оставаясь представителями вида бонобо, — продолжает она, — Канзи и его родичи приобрели тот сорт языка (kind of language), который (за вычетом тех главных компонент, которые им еще предстоит усвоить) есть язык человека в вашем и моем употреблении и понимании (is human language as you and I speak it and know it). Таким образом, хотя биологически они остаются обезьянами, их сознание (consciousness) начинает меняться под воздействием языка (as a function of the language), что накладывает отпечаток на их мышление (minds) и оказывает эпигенетическое влияние на последующие генерации. Эти бонобо пробуют себя в умении сделать то или это, в музыке, в креативных лингвистических упражнениях, они имеют за плечами собственное автобиографическое прошлое и думают о будущем. Сегодня они не делают всего этого с тем совершенством, которое свойственно людям, но будут пытаться сделать так, если предоставится возможность».

«На основе всего сделанного нами мы предлагаем новую концепцию языка. Мы пересмотрели классический перечень универсалий языка, предложенный Чарлзом Хоккетом (Hockett 1963) и внесли в него рубрики, соответствующие нашим наблюдениям над ежедневным обменом сообщениями с участием бонобо. Имеются в виду все те явления, которые заложили основу формирования языка бонобо в нашем Центре по изучению языка... По контрасту с существующими взглядами на язык, наша гипотеза состоит в том, что он представ-

ляет собой результат интеграции (integral aspect) самых различных культурных практик или, иными словами, переплетения некоторых основных составляющих человеческой культуры. Напомним здесь, в частности, аналогию между языком и игрой, предложенную Витгенштейном еще в 1953 году» (Savage-Rumbaugh 2011).

Не буду утомлять читателя перечислением и расшифровкой тех двенадцати признаков языка, которые этот автор сформулировал на основе наблюдений за рутиной общения между бонобо и людьми в условиях «синтетической культуры бонобо / человека (*Pan*/*Homo*-life situations). Замечу лишь, что в этом списке отсутствует основополагающая для языка категория перемещаемости[14], зато к перечню Хоккета добавлено, среди прочих, такое свойство, как «моральные и персональные измерения языка».

Как расценили выводы Севидж-Рамбо участники дискуссии. Большинство из них, отдав должное энтузиазму исследовательницы и ее вкладу в изучение поведения человекообразных обезьян в неволе, категорически отвергли тезис о существовании «языка» у бонобо.

Так, Т. Гивон[15] из Института когнитивных наук (Университет штата Орегон) заявил: «Утверждение, “сорт языка, приобретенного Канзи и ему подобными демонстрирует все главные особенности языка человека” — это результат сильного расширения понятия язык (considerable stretch). Разговорчивые (language-savvy) бонобо общаются главным образом при помощи однословного лексического пиджина, характерного для годовалых детей. Присутствие грамматики в нем незначительно, так же как и словаря абстрактных понятий, которые представляют собой ключевую предпосылку ее генезиса. Эти обезьяны могут отвечать на вопросы ответами декла-

[14] Перемещаемость — способность языка сигнализировать об удаленных во времени и в пространстве событиях. Именно свойству перемещаемости в первую очередь обязано развитие человеческой культуры и науки. Знания о прошлых этапах истории человечества складываются из наблюдений очевидцев, которые с помощью языка транслируются последующим поколениям. Мы можем прогнозировать будущее и заранее вносить коррективы в неблагоприятные прогнозы лишь благодаря тому, что предполагаемый ход событий облекается нами в форму языковых текстов.

[15] Первый автор одной из статей в соавторстве с Севидж-Рамбо, которое она отрицает, не разделяя, по ее словам, высказанные там точки зрения.

ративного характера, но их спонтанная коммуникация с людьми остается всецело манипулятивной [направленной на удовлетворение собственных желаний. — *Е. П.*]. Точно также, хотя они могут помнить события прошлого и вообразить себе будущее, их коммуникация остается в целом в рамках происходящего здесь и сейчас, между мной и тобой, с учетом того и этого, что находится в поле зрения в данный момент».

Еще резче высказалась Хейди Лин (также соавтор одной из статей с участием Севидж-Рамбо[16]). «Нет, — говорит она, — ни Канзи, ни Панбаниша (как и другие обезьяны, обучаемые языку) не могли бы участвовать в этом форуме. Эти обезьяны не в состоянии использовать язык даже в той степени, как это делают дети в возрасте двух с половиной лет. А ведь именно эта стадия в развитии языка ребенка обычно приводится для сравнения с лингвистическими успехами бонобо. Разумеется, к этому не способны ни собака, ни дельфин, ни золотая рыбка. Ясно, что бонобо не эквивалентен этим животным в своих лингвистических способностях, но, строго говоря, никто из них не “обладает языком”».

Таким образом, этот критик почти в точности повторил слова Стивена Пинкера, сказанные им 17 лет назад (в 1994 г.) по поводу результатов обучения шимпанзе американскому языку знаков (см. Введение).

Позиция автора книги. С моей точки зрения, столь резкие несовпадения во взглядах исполнителей проекта и позиции целой армии специалистов, которые оценивают его результаты со стороны, — это результат фундаментальных различий в исходных установках тех и других, что естественным образом влечет за собой неодинаковые интерпретации того, что можно назвать первичными эмпирическими данными.

Очень важно то, что сам характер этих данных исключает саму возможность их однозначной трактовки. Коль скоро сами наблюдатели оказались, по словам исполнителей проекта, включенными в исследуемый ими процесс в качестве его участников, их интерпретации происходящего не могут, в принципе, избежать субъективизма. Тенденциозность этих интерпретаций усиливается тем

[16] Lyn H., Franks B., Savage-Rumbaugh E. S. Precursors of morality in the use of symbols, «good» and «bad» in two bonobos (*Pan paniscus*) and a chimpanzee (*Pan troglodytes*) // Language and Communication. 2008. 28. P. 213—224.

обстоятельством, что задачей проекта было не столько проверить, способны ли бонобо к использованию семантически наполненных средств коммуникации, сколько ***доказать*** такую их способность. Как я уже говорил, при чтении статьи, опубликованной коллективом исследователей в 2005 году, эта тенденция выдавать желаемое за действительное совершенно очевидна. Особенно это бросается в глаза, когда речь идет об изготовлении обезьянами «орудий» — деятельности, не нацеленной на какие-либо дальнейшие результаты и, таким образом, чисто автоматической.

Иными словами, усилия исполнителей проекта были направлены на верификацию идеи о возможности бонобо пользоваться языком, а не на попытку ее фальсификации — в соответствии с современными требованиями методологии научного исследования.

Далее, отсутствие в проекте конкретной, четко очерченной задачи[17] не предполагает в нем естественного логического конца. А его долговременность приводит к накоплению столь обширного первичного материала, который, в принципе, не может быть охвачен единым взглядом и представлен на обозрение научного сообщества в сколько-нибудь компактной форме.

Отсюда создается ощущение невозможности отделить факты от их интерпретаций авторами проекта. Получается, что уяснить суть событий возможно лишь в том случае, если воспроизвести всю их последовательность. Так, возражая на мнение критиков об отсутствии в «высказываниях» бонобо грамматически организованных сентенций, С. Севидж-Рамбо заявляет: «Они есть, но еще предстоит провести их полную и точную оценку (definitive and complete account). Точная оценка потребует использования автономных клавиатур (iPad devices), которые бонобо могут носить с собой повсюду, и/или подключения электронных клавиатур в комнатах, где они живут, а также видеокамер повсюду, где можно зафиксировать контекст их высказываний. Кроме того, полученные данные потребуют детального анализа того, как именно обстановка общения (entire setting) изменяется и трансформируется при переходе во времени от одной темы к другой (from topic to topic across time)» (Savage-Rumbaugh 2011).

[17] Интеграция бонобо в социум ученых-приматологов такой задачей считаться не может. Все это скорее утопия, вызывающая в памяти содержание романа Д. Веркор «Люди или животные».

В этом высказывании сквозит печальный намек на невозможность представить полученные ранее данные в убедительной компактной форме, либо, что еще опаснее, на принципиальную их невоспроизводимость другими исследователями. Все это может свидетельствовать о том, что сама постановка проекта не вполне удовлетворяет фундаментальным требованиям проведения научного исследования.

10.7. Хрупкий мостик между двумя мирами

Давайте теперь подведем итог всему сказанному в этой главе. Увенчались ли успехом поиски «недостающего звена» между интеллектом Человека Разумного, живущего и действующего в мире символов, и психическими возможностями его ближайших родичей, предков из числа высших приматов? Даже если не быть чересчур оптимистичным, можно сказать, что действительно обнаружен ***вход на мостик***, разделяющий эти два микрокосма и ведущий из глубины тысячелетий к тому рубежу, когда люди начали становиться тем, что они есть сегодня. Но, увы, большая часть этого моста не сохранилась, и его обломки никогда не будут найдены.

Обнаружение такого моста — это, несомненно, самый важный результат многолетних исследований Севидж-Рамбо и ее коллег. Если отбросить шелуху преувеличений и поспешных суждений, ведущих к излишней сенсационности (например, в вопросе об «изготовлении орудий» бонобо)[18], эти работы бесспорно имеют фундаментальное значение для темы эволюции языка. В этом отношении очень важным, среди прочего, оказалось открытие способности бонобо адекватно реагировать на звуки человеческой речи.

И все же, как это ни парадоксально, все сделанное в этой области не только не отрицает реальности существования парадокса непрерывности, но лишь еще раз подтверждает его. При всех тех интеллектуальных усилиях, которые проявили Севидж-Рамбо и ее коллеги с использованием новейшей техники и на базе баснословных материальных затрат, им все же не удалось заставить своих подопечных преодолеть тот рубикон, который разделяет коммуникативные возможности животных и язык человека.

[18] Что во многом оказывается причиной скепсиса со стороны научного сообщества.

Заключение

Давайте теперь подумаем, в чем корни не прекращающихся бесплодных попыток найти нечто общее между способами обмена информацией у животных и языком человека. Я вижу здесь по крайней мере три причины. Это, во-первых, слабое знакомство зоопсихологов, которые упорно придерживаются этих позиций, с тем, что, собственно говоря, представляет собой наш язык. Во-вторых, слепая их вера во все априорные постулаты адептов так называемой «когнитивной революции». Вся программа исследований этого направления основана на сознательном отказе от правила Ллойда Моргана. Его применение, по мнению «когнитивистов», грозит опасностью преуменьшения когнитивных способностей птиц и млекопитающих.

Между тем, правило Моргана основано на базовом методологическом принципе парсимонии и тем самым предполагает строгий объективный подход к анализу механизмов, отвечающих за целесообразность поведения животных. Пренебрежение им неизбежно приводит к субъективизму, грозящему опасностью очеловечения животных. В духе обыденной логики явно или неявно предполагается, что если животное ведет себя «разумно», то здесь задействованы механизмы, непременно имеющие нечто общее с сознанием людей[1].

Я уже упоминал ранее о том, что здесь возможна неявная подмена понятий, основанная на ложных аналогиях и, зачастую не осознаваемая самими исследователями. Суть ее сводится к следующим подсознательным умозаключениям. Во-первых, у человека язык неразрывно связан с мышлением. Во-вторых, когнитивные способности высших животных намного превосходят все то, что о них думали до наступления эры когнитивной революции. А именно, они обладают

[1] О том, к чему с наибольшей вероятностью приводит небрежение правилом Ллойда Моргана, свидетельствует судьба гипотезы Карла фон Фриша относительно существования так называемого «языка танцев» у пчел, описанная выше в разделе 4.2.

мышлением (пусть даже «бессознательным»[2]), что, в свою очередь, позволяет искать у них и «скрытые потенции к использованию коммуникативных систем, подобных языку» (Fitch 2010: 164). Иными словами, при такой постановке вопроса позволительно предположить, что животные способны не только к формированию концептов (что в науках о поведении давно стало азбучной истиной), но и к манипулированию ими в плане построения достаточно сложных силлогизмов.

В качестве примера адресую читателей к сказанному в разделе 1.3 (*Честная коммуникация и обман*) о тех интерпретациях поведения птиц, которые выглядят допустимыми в рамках парадигмы когнитивной революции. Речь там шла о некоторых особенностях манеры запасания корма калифорнийскими кустарниковыми сойками *Aphelocoma californica*. «Эти пернатые — пишет Фитч, — способны, по-видимому, "спроектировать" свой собственный опыт воровства (один из аспектов теории чтения чужих мыслей) таким образом, чтобы использовать его для модификации своего дальнейшего поведения по защите сделанных ими запасов».

Несколько слов о сущности языка. Дирек Бикертон в своей книге «Язык и виды» (Bickerton 1990) пишет, что проблема эволюции языка обсуждается учеными, не знакомыми с лингвистикой[3], и потому не отдающими себе отчета в сложности языка. Между тем, утверждает он, для тех, кто не осознает всей сложности языка, не очевиден и разрыв между коммуникацией у животных и системой языковых связей среди людей.

Феномен языка оставался в центре внимания выдающихся мыслителей на всем протяжении истории западной цивилизации. Результаты этих поисков нашли отражение в идее о двуединой сущности

---

[2] «Бессознательное мышление» — термин, введенный Т. Фитчем (Fitch 2010: 151—152).

[3] В наши дни, когда на почве «обезьяньих проектов» тема эволюции языка стала модной и престижной, мало кто из зоопсихологов, имеющих дело с коммуникацией у приматов, откажется от причастности к ней. Так, заметка в журнале *Nature* объемом в одну страницу без лишних претензий названа так: «Эволюция языка: семантическое комбинирование в криках приматов». В ней речь идет о том, что некоторые самцы мартышек *Cercopithecus nictitans* иногда комбинируют воедино сигнал тревоги на леопарда с таковым на орла (см. Arnold, Zuberbühler, 2006.).

нашего языка как инструмента познания мира, с одной стороны, и как средства коммуникации (с использованием речи), с другой. Вот что думали по этому поводу некоторые видные философы и лингвисты. Напомню для начала сказанное по этому поводу классиком лингвистики Фердинандом де Соссюром. Разделяя понятия «язык» и «речь», он писал: «Без сомнения, оба эти предмета тесно между собой связаны и друг друга взаимно предполагают: язык необходим, чтобы речь была понятна и производила свое действие; речь же в свою очередь необходима для того, чтобы установился язык; исторически факт речи всегда предшествует языку».

А вот как раскрывается понятие «язык» в трудах некоторых других выдающихся философов, лингвистов и психологов. По словам Джона Локка, работавшего еще в XVII веке, «…люди способны делать звуки знаками идей; у людей есть способ пользоваться этими звуками как знаками внутренних представлений и замещать ими идеи своей души так, чтобы человек мог сделать известными другим свои идеи и сообщать им свои мысли...» (Локк 1690).

Выдающийся лингвист Эдуард Сепир писал в середине прошлого века: «Язык есть чисто человеческий, не инстинктивный способ передачи мыслей, эмоций и желаний посредством системы произвольно производимых символов» (Сепир 1934).

Другую сторону вопроса подчеркивает единомышленник Сепира, Бенджамин Уорф. Он пишет: «Мы воспринимаем природу так, как она отражена в нашем родном языке. Мы кромсаем природу, организуем ее в понятия и приписываем им значимость потому, что являемся участниками договора поступать именно так — договора, в котором участвуют все языковое сообщество и который сам закодирован формами нашего языка» (Whorf 1940).

По мнению выдающегося отечественного психолога А. Р., «…человек отличается от животных наличием языка как системы кодов, обозначающих предметы и их отношения, с помощью которых предметы вводятся в известные системы или категории. Эта форма кодов ведет к формированию отвлеченного мышления, к формированию “категориального” сознания» (Лурия 1979).

Можно видеть, что Дж. Локк и Э. Сепир делают акцент на коммуникативной функции языка, осуществляемой посредством речи. Это то самое языковое, или вербальное поведение, которое доступно непосредственному наблюдению со стороны. Б. Уорф и А. Р. Лурия подчеркивают другую его функцию, суть которой в репрезента-

ции мышления, то есть в трансформации явлений реальной действительности (Действительности 1) в иерархию понятий, которые вкупе составляют Действительность 2.

«Можно думать, — продолжает Лурия, — что слово, которое родилось из труда и трудового общения, на первых порах истории было *вплетено в практику*; изолированно от практики оно еще не имело твердого самостоятельного существования. Иначе говоря, на начальных этапах развития языка слово носило *симпраксический характер*[4]. По-видимому, вся дальнейшая история языка... является историей э*мансипации слова от практики*, *выделение речи как самостоятельной деятельности*, *наполняющей язык... как самостоятельную систему кодов*. Иначе говоря, историей формирования языка в таком виде, когда он стал заключать в себе *все необходимые средства для обозначения предмета и выражения мысли*. Этот путь эмансипации (освобождения. — *Е. П.*) слова от симпрасического контекста можно назвать переходом к языку как *синсемантической системе*[5], т. е. к системе знаков, связанных друг с другом по значению и образующих систему кодов, которые можно понимать, даже не зная ситуации» (курсив А. Р. Лурия).

Совершенно аналогичную картину мы видим, наблюдая длительный и трудный процесс становления ребенка как личности и полноценного члена общества. Определяющbм в этом процессе оказывается освоение им своего национального языка. Как писал классик отечественной психолог Л. С. Выготский, «…существенно, что развитие речи протекает независимо от мышления, а мышление развивается независимо от развития детской речи, но в известный момент то и другое сталкиваются. У ребенка около двух лет проявляется скачкообразное увеличение словаря, его активное расширение, после чего наступает полоса вопросов “Что это? Как это называется?”».

Внутренний мир животных[6] *и их сигнальные системы*. Каждый вид животных существует в обстановке, где лишь часть объектов и явлений существенны для выживания именно этого вида. Эти жизненно важные компоненты внешнего окружения фиксируются

[4] Симпраксический — от греческих слов *syn* — «вместе» и *praktikos* — «деятельный», «активный».

[5] Синсемантический — от *sýn-* и *sëmantikós* — «обозначающий».

[6] Umwelt, по терминологии Якоба Юкскюля.

в когнитивной сфере индивида в форме концептов, без которых его ориентация в пространстве и времени оказалась бы немыслимой.

Однако, в противоположность тому, что мы видим у людей, эти концепты не оформляются в виде знаков-референтов, которые особь могла бы транслировать конспецификам в составе содержательных сообщений. Но несмотря на то, что все это представляется самоочевидным как лингвисту, так и этологу, поиски референтности у животных упорно продолжаются зоопсихологами, работающими в рамках парадигмы когнитивной революции.

Здесь стоит обратить внимание на одно любопытное обстоятельство. В разделе 8.4 я попытался показать, что использование термина «референтный сигнал» в отношении животных легко может ввести в заблуждение всех тех, кто не знаком с историей вопроса. Первоначально речь шла о так называемых «***функциональных*** референтных сигналах». Эпитет «функциональный» в этой трактовке означал, что отправителем сигнал подается непреднамеренно, а слово «референтный» указывало на возможность особи-реципиента (приемника сигнала) среагировать на него адекватным образом (Marler et al. 1992). А это значит, что, строго говоря, нет ничего общего между словом-референтом, транслируемым адресату с намерением сообщить ему некое вполне определенное содержание, и [функциональными] референтными сигналами животных.

Читатель может задать вопрос, почему слово функциональный поставлено здесь в квадратные скобки. Этим я хочу показать, что в работах по обсуждаемой тематике это слово почти регулярно опускается, что коренным образом меняет смысловое содержание термина. В таком случае позволительно спросить, не является ли все то, что написано в последние годы о референтных сигналах животных, не более чем переформулированием явлений, давно и хорошо известных, на язык модной «когнитивной» терминологии. В самом деле, что нового в том, что особь данного вида реагирует эманацией некоего определенного звука на появление в ее поле зрения значимого для нее объект (корма, хищника), а особи-конспецифики ведут себя в ответ тем или иным соответствующим образом. Например, луговые собачки *Spermophilus beldingi* обычно реагируют одиночным свистом на появление хищной птицы, а при виде наземного хищника издают звуки, представленные сериями нот (Sherman 1985).

Подобное «выборочное» использование звуков из репертуара тревожных позывок описано у многих видов птиц и представляет собой самое заурядное явление. Однако утверждение, будто бы все это свидетельствует о референтности таких сигналов, прозвучало бы полнейшим абсурдом для каждого этолога, занятого изучением истинных мотивов поведения животных.

Даже такой приверженец идей когнитивной революции, как Т. Фитч, пишет, что вопреки интенсивным поискам феномена референтности у животных, приходится все четче осознавать его отсутствие даже у высших приматов. Наши ближайшие родичи — шимпанзе и бонобо обладают богатым репертуаром сигнальных средств, что в естественных условиях существования дает им возможность транслировать партнерам по группе богатую информацию об эмоциональном состоянии особи (см. об этом в главе 9). Это обеспечивает адекватность социальных взаимоотношений внутри сообществ этих обезьян. Однако, как подчеркивает Фитч, «референтность в этой коммуникативной системе оказывается весьма скудной, не говоря уже о возможностях создавать новые по содержанию сообщения, что в неограниченной мере свойственно языку человека».

Комментируя результаты опытов по обучению человекообразных обезьян языкам-посредникам, известный французский лингвист Клод Ажеж пишет: «…проведенные опыты доказывают от противного, что человек — единственное существо в мире живого, которое способно и ***означивать***, и ***сообщать*** в полном смысле обоих этих слов, то есть он может пользоваться знаками, строя из них внутренне связные структуры, число которых постоянно растет; благодаря этой способности он отправляет и понимает сообщения, предполагающие наличие чрезвычайно сложных социальных связей, отношений взаимодействия и диалога. С помощью своих высказываний человек может что-то утверждать, о чем-то спрашивать, отдавать приказы, излагать положение дел. И все это потому, что человеческие языки — единственные системы, одновременно наделенные двумя свойствами, выступающими в их единстве (Ажеж 2008: 103—104; курсив мой. — *Е. П.*).

* * *

В заключение я хочу подчеркнуть, что сопоставления между коммуникацией животных и языком человека небесполезны в принципе. Дело в том, что осведомленность о том, как устроен язык,

лучше позволяет понять принципы того, что называется «сигнальными системами» животных и придти к неизбежному заключению, что они имеют крайне мало общего с языком людей. Получается нечто подобное идее, высказанной Марксом в следующих словах: «Анатомия человека — ключ к анатомии обезьяны», а не наоборот.

Существует точка зрения, согласно которой наш язык — это «“новая машина”, составленная из старых частей» (Bates 1979). По мнению последователей этой идеи, такими «старыми частями» могут быть все те качества, которые делают целесообразным поведение высших животных. Сюда относятся те особенности поведения, которые, по мнению Фитча, входят в основной «набор инструментов», определяющих когнитивные способности животных. Это категоризация и научение, восприятие времени и планирование, умозаключения, способность к элементарному счету, соблюдение упорядоченности (serial order) в поведенческих последовательностях и некоторые другие, рассмотренные в книге этого автора.

В рамках адаптационисткой парадигмы приемлем следующий сценарий: каждое из этих свойств (traits) эволюционировало по пути достижения оптимальности, а затем они оказались скоординированными в качестве компонентов протоязыка продвинутых гоминид.

Как я попытался показать в этой книге, кардинальные сущностные различия в коммуникации у животных и у людей не дают ни малейшей надежды проследить постепенность трансформации систем коммуникации у животных в язык человека. С этой точки зрения, сценарий «новая машина из старых частей» основан на плоском эволюционизме, не принимающем во внимание реальность скачкообразных трансформаций биологических структур — того их типа, которые в эволюционной теории известны под названием ароморфозов (Северцов 1939). Именно таким ароморфозом можно считать приобретение речи пралюдьми на той базе, которая сформировалась в эволюции поведения нашего общего предка с шимпанзе и бонобо (Bickerton 1998). Приобретение речи шло параллельно с формированием сознания в строгом смысле этого слова.

Приложение 1
Конкуренция за доступ к временным группам птенцов у чаек хохотуний *Larus cachinnans*

Материал, приведенный ниже, получен на о-ве Смеха, расположенном в пересыхающем заливе юго-западной части озера Тенгиз в Казахстане[1]. Это озеро отличается весьма высокой соленостью и отсутствием собственной ихтиофауны. Ближайший пресноводный водоем расположен в 70 км. Хотя хохотуньи — не строгие ихтиофаги, географическое положение колонии, несомненно, отрицательно влияет на обеспеченность ее пищей. Птицы гнездятся по периферии острова, непосредственно переходящего в мокрые солончаки, периодически затопляемые при нагонных ветрах. Места гнездования хохотуний — ровный открытый берег, поросший низкой и редкой травой. В результате, большая часть колонии хорошо просматривается во всех направлениях и лишена каких-либо укрытий.

Это обстоятельство, как мы полагаем, может иметь серьезные последствия для судьбы птенцов. При отсутствии убежищ на гнездовом участке ни у птенцов, покинувших гнездо, ни у их родителей нет необходимости оставаться на однажды избранном месте. Выводки вскоре перемещаются на самый край острова и оказываются на ровном и гладком солончаке. В условиях неизбежного недокорма в данной экологической обстановке двигательная активность птенцов повышается (см. Hunt, McLoon 1975). Птенцы из соседних выводков находятся в сфере взаимной видимости. В случае временного отсутствия обоих родителей (например, во время ложной паники) птенцы начинают перемещаться, двигаясь в сторону ближайших к ним чужих птенцов. Таковы естественные предпосылки формирования яслей в исследованной колонии.

Они образуются, по всей видимости, в результате потери персональных связей между родителями и их птенцами. Кроме того,

[1] Полное изложение результатов исследования см. в работе: Панов, Зыкова 1981.

объединение птенцов в большие группы (до 17 особей) можно рассматривать как артефакт, обязанный интенсивным внешним воздействиям тревожащего характера. Наблюдали случай, когда при появлении вертолета, летевшего низко над островом, множество птенцов, оставленных поднявшимися в воздух чайками, покинули травянистую часть острова и мгновенно оказались на солончаке, где сразу же объединились в несколько больших групп. Аналогичный эффект должно производить появление на острове крупного хищника и, конечно, наблюдателя.

Отдавая себе отчет в том, что первоначальным стимулом для образования яслей могло быть наше присутствие на острове, мы, тем не менее, решили более подробно описать и изучить это явление. Это своего рода естественный эксперимент, который позволяет уяснить себе многие стороны взаимоотношений чаек с птенцами (возможность и необходимость взаимного индивидуального узнавания, конкуренция взрослых птиц за роли опекунов яслей, соотношение в этих ситуациях агрессивного и родительского поведения и т. д.).

Ясли могут представлять собой компактные и относительно постоянные группы из небольшого числа пуховиков (два-четыре) с очень значительной разницей в возрасте или же рыхлые скопления из 10 птенцов и более. В последнем случае внутри скопления (яслей) выделяются более мелкие группы, численность и состав которых постоянно меняются, так как птенцы то и дело переходят из одной группы в другую. Например, в одних яслях из 11 птенцов, державшихся в течение 2-часового периода наблюдений на постоянном участке радиусом около 10 м, величина групп менялась следующим образом: 7—1—1—2, 6—1—2—2, 3—4—2—2, 3—3—3—2, 1—10, 1—8—1—1, 7—2—2. Характер перераспределения 27—30 птенцов на более обширном участке солончака показан в табл. 1.

Таблица 1

Изменение численности птенцовых групп из 1—17 особей на ротяжении 1 ч (22.V. 1978)

Время наблюдений		Число птенцов в группе											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	17	∑
Число групп	15 ч 30 мин	3	–	–	–	–	–	1	–	–	2	–	30
	16 ч 00 мин	–	–	2	1	–	–	–	–	–	–	1	27
	16 ч 30 мин	5	–	1	–	–	1	–	2	–	–	–	34

В разделе 3.2.2 была описана общая картина взаимоотношений между двумя категориями взрослых чаек, держащихся в непосредственной близости от конкретных яслей. Это, с одной стороны, так называемые «опекуны», в чьем временном распоряжении оказывается данная группа птенцов, и с другой — «претенденты», добивающиеся возможности выполнять эту роль. За 20 часов наблюдений мы зарегистрировали свыше 140 нападений взрослых птиц друг на друга, в том числе 18 драк. Не менее чем в половине случаев достоверно зафиксировано нападение опекунов на претендентов.

Ниже мы приведем результаты анализа тех сигнальных средств, которые приходится наблюдать у чаек в подобной ситуации.

Поведение опекунов. Здесь мы рассмотрим особенности поведения двух таких чаек, за которыми удалось проследить достаточно длительное время. 29 мая особь *А* (предположительно самец) держалась около яслей из 11 птенцов от начала и до конца периода наблюдений (10 ч 45 мин — 13 ч 10 мин, т. е. 2 ч 25 мин). Особь Б (предположительно самка) находилась здесь же с момента начала наблюдений до 12 ч 05 мин (1 ч 20 мин)[2]. Характер перемещения этих двух птиц в районе пребывания яслей показан на рис. 1, который иллюстрирует также динамику перекомбинации птенцов и характер смены опекунов.

В поведении этих двух птиц есть черты сходства, общие для всех опекунов, например, непредсказуемость агрессивных реакций на претендентов. Оказалось, что половина таких нападений не спровоцирована: опекун внезапно нападает на чайку, находящуюся на периферии яслей, даже если та не пытается приблизиться к птенцам. С другой стороны, во многих случаях опекун не нападает на претендента, оказавшегося от него всего в 0.5—1.5 м. В ситуации, когда часть претендентов находится на периферии яслей, а некоторые — ближе к их центру, рядом с опекуном, последний во многих случаях нападает на дальнюю, а не па ближайшую к нему чайку.

В целом, поведение *А* отличается умеренной агрессивностью и ориентировано на птенцов в гораздо большей степени, чем у *Б*. Поведение *Б* характеризуется открытой агрессивностью и почти полным отсутствием элементов родительского поведения.

[2] Чистое время наблюдений за особью *А* — 48 мин, за особью *Б* — 45 мин.

Из общего числа нападений *Б* на других чаек (11) заслуживают внимания три. Дважды особь *Б* нападала на проходящую мимо чайку с ее собственным выводком, присваивала чужих птенцов и активно не допускала к ним мать. Один раз *Б* напала на *А,* которая, однако, не ответила ей тем же. Особь *Б* нападала на других чаек почти в 3 раза чаще, чем особь *А*.

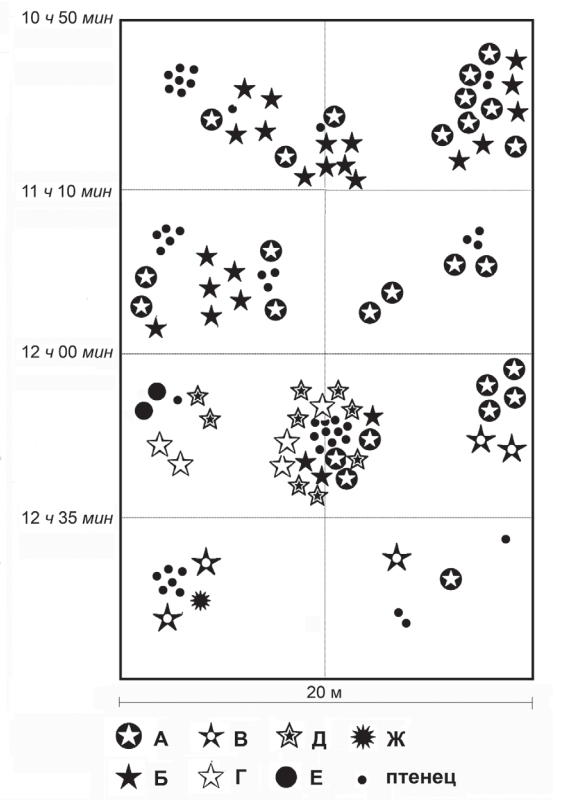


Рис. 1. Динамика перекомбинации птенцов в яслях и смены особей опекунов (обозначены буквами). Из: Панов, Зыкова 1981.

В отличие от особи *Б*, особь *А* в присутствии претендента часто не переходила к прямому нападению, а вместо этого издавала один или несколько долгих криков (13 изданных ею долгих криков сравнительно равномерно распределяются по всему времени наблюдений). У особи *Б* шесть долгих криков (всего их было семь) воспроизведены в короткий отрезок времени (2—3 мин), в момент

внезапного одновременного вторжения в самый центр яслей четырех чаек-претендентов.

Элементы из комплекса моторных реакций той категории, к которой мы относим взгляд под ноги и прикосновения клювом к земле, плюс мяукающий крик, наблюдались в сумме 21 раз у *А* и в пять раз реже у *Б*. Эти движения сопровождали шесть непосредственных контактов особи *А* с птенцами, тогда как *Б* только отгоняла от птенцов других чаек, но сама практически с птенцами не контактировала.

У обеих особей были периоды потери интереса к яслям, когда птицы держались в стороне от птенцов. У *А* этот период был немного короче (7 мин), чем у *Б* (около 10 мин). Все приведенные данные могут свидетельствовать о более слабой и менее устойчивой мотивации родительского поведения у особи *Б* по сравнению с *А*. О том же говорит и факт ухода особи *Б* от яслей после однократного нападения на нее нового претендента на роль опекуна.

К сожалению, нам не известна ни биография, ни последующая судьба особей *А* и *Б*. Однако можно предполагать, что *А* относится к числу постоянных опекунов, а *Б* — к числу временных. Постоянными мы называем таких опекунов, которые изначально не утратили полностью собственного выводка, так что естественное развитие родительского поведения не было прервано на полпути. Стремление опекать чужих птенцов в этом случае есть как бы продолжение заботы о собственных птенцах, даже если последние при постоянных перемещениях птенцов в яслях теряют связь с родителем и замещаются чужими птенцами. У временных опекунов с потерей собственного выводка естественный ход взаимодействий с птенцами нарушается, и истинное родительское поведение проявляется отныне периодически или же сменяется нетипичными формами псевдородительского поведения. Одним из признаков последнего может служить гипертрофированная агрессивность, направленная на захват чрезмерно большого числа чужих птенцов, которых опекун только «охраняет» от других чаек, не заботясь о них в истинном смысле слова. В пользу предположения, что особь *А* — постоянный опекун, свидетельствует факт ее явного тяготения к небольшой группе птенцов в правой части яслей (см. рис. 1).

За все время наблюдений за этими яслями ни *А,* ни *Б* (как и другие опекуны) не кормили птенцов. Отмечено лишь одно выпрашивание корма птенцами правой группы у особи *А*. Наряду с отсутствием

истинного родительского поведения, у особи *А* (и в меньшей степени у *Б*) отмечались элементы гнездостроительного поведения в форме кашляния. Как *А,* так и *Б* по одному разу участвовали в парных демонстрациях кашляния, причем партнерами обеих птиц в этих парных контактах были пришлые особи (видимо, из числа претендентов). В эпизоде с участием особи *А* ее партнер во время такой совместной акции (с одновременным выдергиванием травинок) трижды пытался ударить особь *А* клювом. Взаимодействие закончилось дракой, после которой вторая птица вскоре исчезла из поля зрения.

Хотя, как указывалось выше, отношения *А* и *Б* внешне оставались мирными (за исключением единственного нападения *Б* на *А*), в двух случаях можно было предполагать скрытый антагонизм. В обеих ситуациях особь *А* приближалась к птенцам (к одному и к десяти), находившимся в центральном участке яслей (а не справа, где *А* пребывала большую часть времени). В эти моменты *Б* шла следом за *А,* и их сближение заканчивалось короткими параллельными проходами в слабо выраженных позах мяукающего крика.

В целом в тех случаях, когда два опекуна одновременно присутствуют в яслях, их поведение нейтрально по отношению друг к другу. Акты агрессии в таких ситуациях отмечены только трижды. Если в момент стычки опекунов в район яслей вторгаются претенденты, опекуны могут совместно отогнать их (один случай). Контакты опекунов с птенцами сводятся в основном к тому, что они собирают пуховиков в единую группу (хотя делают это далеко не все опекуны) или переводят их с места на место. Во время дождя птенцы укрываются под опекунами, причем в том случае, если группа пуховиков велика, не всем им удается поместиться под взрослой птицей. Вместе с тем, описано девять случаев нападений опекунов на птенцов из охраняемых ими яслей. Данные наблюдений за двумя особями-опекунами суммированы в табл. 2.

Поведение претендентов. Претенденты в основном ожидают, стоя вокруг яслей в повседневных позах или лежа на земле, иногда при этом спят. Как правило, они индифферентны по отношению друг к другу, хотя изредка между ними возможны короткие стычки, возникающие совершенно беспричинно. При нападениях опекунов претенденты слегка отступают или отлетают на 1—2 м, но затем постепенно вновь приближаются к яслям. Иногда претенденту уда-

ется приблизиться к маленькой изолированной группе птенцов на периферии яслей, около которой он остается несколько минут — до очередного нападения на него опекуна. Так могут возникать довольно устойчивые связи претендента с птенцами, оказавшимися на периферии яслей. Иногда это заканчивается тем, что претендент уводит одного-двух птенцов за пределы яслей, вне сферы постоянной активности опекунов. Чаще же претендент, установивший временную связь с периферической группой птенцов, позже сменяется другим претендентом.

Таблица 2

Поведение двух особей, опекающих одни и те же ясли

Поведенческие акты	Особь *А**	Особь *Б**
Нападения на претендентов, когда те оказываются рядом с птенцами	2	5
Нападение на другого опекуна	2	5
Неспровоцированные нападения на претендентов	–	1
Отсутствие агрессивной реакции на претендента, находящегося в непосредственной близости	7	8
Долгий крик	13	7
Мяукающий крик	9	1
Взгляды вниз, прикосновения клювом к субстрату	12	4

* Чистое время наблюдений за особью *А* 48 мин, за особью *Б* 45 мин.

Возможна и другая ситуация, в которой претендент, первоначально тяготеющий к периферической группе птенцов, постепенно переходит в роль опекуна. Так, особь *В* (см. рис. 1) около 11 ч 00 мин «освоила» правую периферическую группу из трех птенцов, сменив другую птицу, дежурившую здесь ранее, но дважды изгонявшуюся особью *А*. Затем *В* была также вытеснена особью *А,* но около 12 ч 00 мин *В* вновь оказалась примерно в том же месте — теперь уже с четырьмя птенцами.

Особь *В* переместилась в левую часть яслей, где она держалась около пяти (других!) птенцов. И, наконец, к 12 ч 20 мин особь *В* контролировала уже всю центральную часть яслей (семь птенцов), активно нападая на всех прочих претендентов. Фактически в это

время особь *В* заняла место прежних опекунов (*Б* и сменивших ее *Г* и *Д*).

Птицы, относимые нами к категории претендентов, в периоды, когда они не проявляют интереса к птенцам, могут вступать во взаимные демонстрации дергания головы кверху или кашляния (в компании как друг с другом, так и с опекунами). Взаимодействия претендентов с птенцами, к которым им удается приблизиться, носят обычно мирный или нейтральный характер. Вместе с тем было зарегистрировано семь нападений пришлых птиц на птенцов в яслях.

О *причинах иррациональности псевдородительского поведения у чайки хохотуньи*. Тот факт, что поведение взрослых чаек в описанной ситуации полностью иррационально и инадаптивно, представляется нам совершенно очевидным. Как уже было упомянуто в разделе 3.2.2, причина этого состоит в том, что к концу сезона размножения, в силу весьма высокой гибели кладок и птенцов, в колонии присутствует множество особей, утративших потомство Об их численности в изученной нами колонии можно судить по данным табл. 3.

Таблица 3

Результаты учетов гнезд и птенцов на о-ве Смеха (6.V — 2.VI.1978)

Объекты учетов	6.V	8-9.V	14. V	21.V	2. VI
Гнезда с кладками	424	338	200	33	0
Пустые гнезда	22	0	0	0	0
Полноценные яйца	1190	899	369	57	0
Расклеванные яйца	20	11	4	0	0
Птенцы	0	22	235	185	99
Общая сумма яиц и птенцов*	1210 (100)	932 (77)	608 (50)	242 (20)	99(8)

* В скобках — в процентах к начальному числу яиц

Стоит подчеркнуть, что описанная ситуация ни в какой мере не является уникальной. По данным Н. Н. Андрусенко (личное сооб-

щение), успех размножения у хохотуний составляет 8 % (от числа отложенных яиц) при среднем количестве выжившего потомства 0.2 птенца на размножающуюся пару. В 1976 и 1977 гг. успех размножения хохотуний па о-ве Смеха не превышал 25—29 %, а средний выход птенцов на пару равнялся 0.8. Минимальный успех в 1978 г., когда были получены изложенные здесь материалы, может быть связан с катастрофически поздней и холодной весной. Так или иначе, не менее 200 пар утратили гнезда и выводки к началу наших наблюдений за поведением птиц в яслях.

Приложение 2
Использование орудий и коллективная охота у обыкновенных шимпанзе *Pan troglodytes*

С тех пор как около полувека назад Джейн ван Лавик-Гудолл (1974: 97 и др.) впервые увидела, как обыкновенные шимпанзе выуживают из отверстия в термитнике его обитателей с помощью тонкого прутика, зоологи обнаружили у этих обезьян еще около 40 вариантов целенаправленного использования всевозможных предметов.

Больше половины из них, точнее 22 последовательности действий, включены в процесс добывания пищи. Сюда относятся всевозможные способы извлечения добычи из гнезд социальных насекомых — термитов, муравьев и пчел, а также добывание костного мозга из костей животных, павших жертвами шимпанзе. Другая, еще более впечатляющая категория действий — это раскалывание орехов тяжелыми предметами. Кроме того, шимпанзе пользуются в гигиенических целях листьями растений, используя их в качестве салфеток для очистки тела от загрязнения, например, калом или мочой. При этом оказалось, что самцы делают это значительно чаще, чем самки. Известно также, что шимпанзе могут использовать камни и палки в качестве оружия, но эта сторона их поведения остается пока что почти не изученной.

Традиции в использовании орудий

Те или иные способы регулярного использования орудий ученые зафиксировали во всех 34 хорошо изученных популяциях обыкновенного шимпанзе по всей области распространения вида. Однако, насколько известно сегодня, не все эти формы поведения присутствуют в каждой данной популяции. Например, разбивание орехов удалось наблюдать только в 5 популяциях, приуроченных лишь к одному региону. Это крайне западная часть Экваториальной Африки

(Гвинея, Либерия, Берег Слоновой Кости и Гана), где распространен один из трех подвидов шимпанзе — *Pan troglodytes verus* (Kortland, Holzhaus 1987).

Кроме того, оказалось, что в разных популяциях шимпанзе используют для достижения одних и тех же целей неодинаковые способы. Так, ужение термитов зоологи наблюдали в 10 разных популяциях, относящихся ко всем трем подвидам обыкновенного шимпанзе. Но лишь в отношении особей, населяющих Лес Ндоки в Конго, с полной достоверностью доказано, что они используют при охоте на этих насекомых не один инструмент, а два в определенной последовательности (Suzuki et al. 1995).

Охота на насекомых

Стенку термитника обезьяна протыкает крепкой палочкой, которую она предварительно отламывает с ветвей деревца местной породы томандерсия (семейство Акантовые), которое отличается весьма твердой, хотя и ломкой, древесиной. А само ужение осуществляется тонким гибким побегом какого-либо из 4 видов деревьев семейства Марантовых. При этом обезьяна разжевывает тот конец побега, который будет погружен в гнездо термитов, придавая ему сходство с кистью. Понятно, что при этом снасть становится гораздо более уловистой.

В Лесу Ндоки шимпанзе приспособились к добыванию одного вида термитов (*Macrotermes muelleri*), живущих под землей. Жертвами обезьян становятся главным образом крупные термиты-солдаты длиной почти в 2 см. Они в считанные минуты сбегаются по тревоге из нижних помещений своего жилища к тому месту, где в стенке гнезда внезапно появляется отверстие, проделанное инструментом шимпанзе. Интересно, что гориллы, живущие в тех же лесах бок о бок с шимпанзе, поедают термитов другого вида (*Cubitermes heghi*). Гориллы не пользуются при этом орудиями, а разламывают стенки термитников руками.

Как сучки для протыкания стенки термитника, так и сами «удочки» выглядят на редкость стандартизованными (рис. 1), поскольку и материалы, из которых они изготовлены, и способы их обработки обезьянами отработаны на протяжении жизни многих поколений этих обитателей леса. Все это позволяет говорить о куль-

турных традициях, различных в разных популяциях обыкновенного шимпанзе.

Надо сказать, что из всех видов животных, которые применяют предметы для добывания пищи, только обыкновенные шимпанзе способны в естественных условиях целенаправленно использовать набор инструментов, которые к тому же зачастую подготавливаются для работы заранее. Процитирую наблюдение приматолога Вильяма МакГру за 11-летней самкой шимпанзе, которая вознамерилась полакомиться пчелами и медом. «Сначала она сделала углубление в наружном слое стенки гнезда при помощи твердого сучка, крепко держа его в сжатом кулаке. Потом взяла прутик с заостренным концом и углубила им отверстие, по мере надобности то сжимая инструмент сильнее, то ослабляя силу сжатия. Вслед за этим обезьяна проткнула стенку гнезда насквозь, использовав для этого тонкую острую палочку типа шипа, которую она удерживала то рукой, то зубами. И наконец, грабительница стала доставать мед с помощью длинного прутика, который она держала примерно так, как мы с вами держим карандаш» (McGrew 1993).

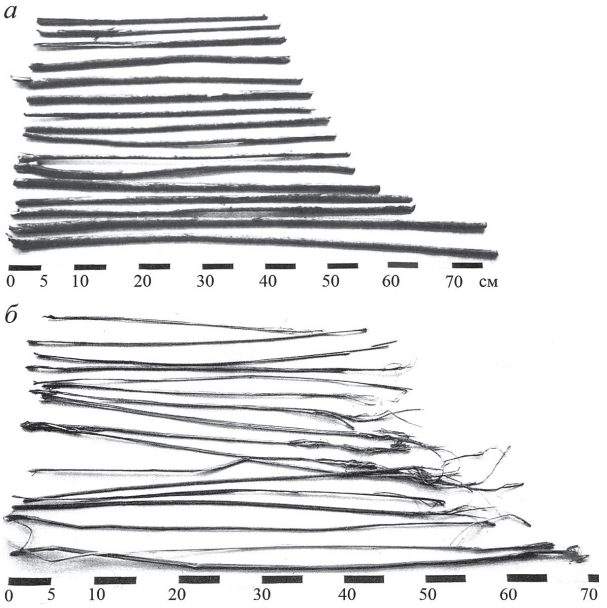


Рис. 1. Инструменты для ужения термитов, используемые шимпанзе в Лесу Ндоки (Конго). *а* — пробойники, *б* — «удочки». Из: Suzuki et al. 1995.

Раскалывание орехов

Еще один замечательный пример традиций в использовании орудий — это навык разбивания орехов тяжелыми предметами. Я уже сказал, что такое поведение практикуется только в популяциях западной Экваториальной Африки, но и здесь оно не вполне одинаково в разных местностях. Так, в Гвинее шимпанзе используют для разбивания орехов не только каменные «молотки», но и каменные «наковальни».

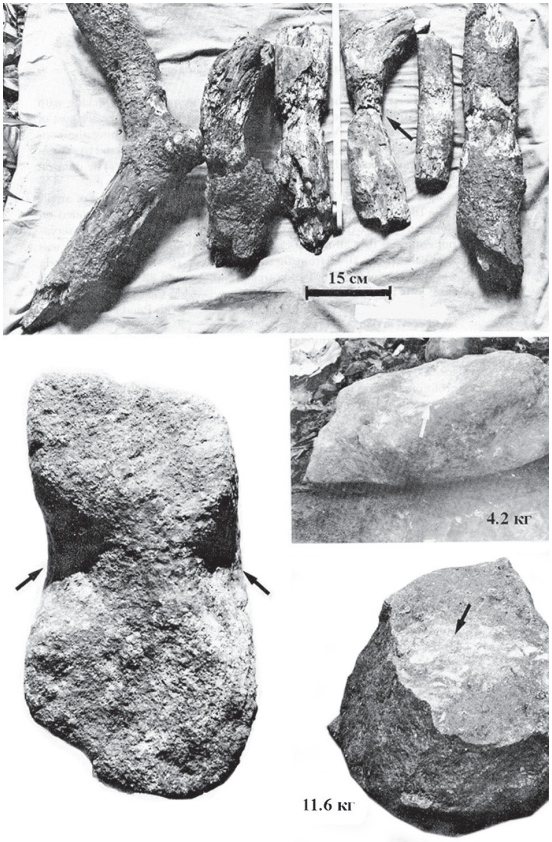


Рис. 2. Деревянные и каменные «молотки», используемые шимпанзе в национальном парке Таи (Берег Слоновой Кости). Первые используются при вскрытии орехов *Coula edulis*, вторыми обезьяны раскалывают плоды *Panda oleosa*. Стрелками показаны места, где на молотке образуются углубления от многократных ударов по орехам. Из: Boesch, Boesch 1983.

В Либерии и в лесах Берега Слоновой Кости шимпанзе используют в качестве молотков не только камни (как в Гвинее), но и тяжелые дубины. Готовя такое орудие к работе, обезьяна отламывает его от длинной валежины двумя различными способами. Она или с силой бьет валежиной по стволу дерева, тем самым ломая и укорачивая ее, либо наступает на нее и дергает длинный конец кверху, добиваясь того же результата.

Приматологи попытались выяснить, насколько рационально шимпанзе используют орудия в зависимости от сиюминутной задачи, которая стоит перед индивидом в той или иной конкретной ситуации (Boesch, Boesch 1983). Дело в том, что плоды разных пород деревьев требуют неодинаковых способов оперирования с ними. Так, орехи пальмы *Coula edulis* (семейство Olacaceа) шимпанзе добывают в то время, пока они еще не опали на землю. Забираясь на дерево, обезьяна берет молоток с собой, удерживая его в руке и лишь в исключительных случаях — в зубах. Поскольку скорлупа этих орехов сравнительно непрочная, их удается разбивать, уложив на толстой ветви в углубление ее коры.

Но этот прием неприменим к орехам дерева *Panda oleosa*, дерева из другого семейства Pandaceae, скорлупа которых необычайно тверда. Поэтому удар здесь должен быть втрое-вчетверо сильнее того, что требуется для раскалывания орехов Coula. Соответственно, разбить такой твердый орех удается лишь в том случае, если положить его на каменную наковальню и ударить достаточно тяжелым камнем. Понятно, что сделать это возможно лишь на земле, так что обезьяны дожидаются того времени, когда орехи *Panda* опадают с деревьев.

Найдя такой орех, шимпанзе нередко бывает вынужден пройти несколько десятков метров к ближайшей наковальне. Задача осложняется тем обстоятельством, что деревья *Panda* растут изолированно на больших расстояниях друг от друга. Поэтому тяжелые молотки обезьянам приходится переносить на расстояния до 100, а иногда и до 500 м.

Удалось установить, что ударные камни весом 3—9 кг шимпанзе приносили под деревья *Panda* в 73 случаях, а под деревья Coula только в 12. Камни весом свыше 9 кг обезьяны транспортировали к деревьям, дающим твердые орехи, 22 раза. А под деревьями *Coula* столь тяжелые молотки не были найдены ни разу.

Надо сказать, что в дождевых лесах Берега Слоновой Кости разыскать хороший камень не так уж легко. Швейцарские этологи собрали здесь представительную коллекцию — более чем 7,5 тысяч орудий. Из них 97 % оказались деревянными дубинами. Среди каменных молотков 197 (2.5 %) были обломками хрупкой породы латерит, и только 40 — всего лишь 0.5 % — «качественными» гранитными молотками.

Деревянные ударные инструменты имели длину 20—80 см при диаметре 4—10 см. Их вес составлял от 2 до 4 кг. Масса каменных молотков варьировала от 1 до 24 кг (рис. 2). Поскольку хорошие камни находятся здесь в явном дефиците, шимпанзе бесспорно дорожат такими орудиями. На это указывают следующие факты.

Когда группа взрослых шимпанзе бродит по лесу в поисках опавших орехов, каждый старается держать свое орудие при себе, чтобы оно не было утеряно или похищено. «Молотки» используются многократно, и животное хорошо помнит до пяти разных мест, в которых орудия были оставлены в предыдущие разы. Всему этому юный шимпанзе научается от матери на протяжении первых 8 лет своей жизни.

Обучение молодняка взрослыми обезьянами

Уже упоминавшийся В. МакГру пришел к выводу, что этот процесс обучения молодняка включает в себя три категории действий со стороны матери (McGrew 1993). Это, во-первых, стимуляция правильных поступков детеныша. Самка может стимулировать их, оставляя либо молоток, либо найденный ею орех на «наковальне» или рядом с ней.

Во-вторых, речь идет о помощи отпрыску, которую МакГру называет облегчением. Эта помощь выражается в том, что самка нередко снабжает детеныша молотком оптимальной формы и достаточного веса (таким считается орудие, при помощи которого можно расколоть скорлупу очень твердого ореха менее чем 10 ударами). Другая форма содействия ученику состоит в том, что мать отдает ему часть орехов, найденных ей самой. В одном из эпизодов, свидетелем которых был МакГру, 43 из 47 орехов, расколотых юным самцом шимпанзе, он получил от матери.

Эта вторая форма содействия отпрыску дополняет первую (стимуляцию) по мере того, как детеныш растет и набирается собствен-

ного жизненного опыта. Только стимуляцию приходится наблюдать в парах самка—детеныш, пока он еще не достиг годовалого возраста. Но много чаще матери стимулируют трех- и четырехлетних детенышей. Прямую же помощь самки постоянно оказывают своим более старшим отпрыскам, находящимся в возрасте от 4 до 8 лет.

Только дважды МакГру посчастливилось наблюдать такие взаимодействия между детенышем и матерью, которые можно было истолковать как попытки взрослого животного на собственном примере научить партнера правильным действиям. Одному из учеников было 4 года, второму 6 лет. А учить было чему, поскольку юнцам приходилось иметь дело с орехами дерева *Panda oleosa*, которые, как мы помним, обладают необычайно прочной скорлупой. К тому же такой орех заключает в себе три или четыре ядра, разделенных твердыми перегородками. Поэтому удар следует рассчитать таким образом, чтобы эти перегородки не оказывали дополнительного сопротивления. А для этого следует класть орех в наковальню совершенно определенным образом.

Вот как натуралист описывает сцену, свидетелем которой он оказался. Все началось с того, что «...дочь самки Ричи по имени Нина попыталась разбить орех самостоятельно. При этом она использовала тот единственный камень, который ей удалось найти неподалеку. По своей форме камень не выглядел слишком подходящим для поставленной задачи. В попытках добиться желаемого, Нина 14 раз меняла позу и около 40 раз — положение камня в своей руке. Кроме того, она изменяла положение ореха и даже пыталась попробовать свои силы на другом орехе. Все это продолжалось 8 минут — до тех пор, пока на месте действия появилась Ричи.

Нина сразу же отдала камень ей. Самка-мать уселась напротив дочери и начала очень медленно и демонстративно поворачивать камень в своей руке в положение, оптимальное для точного удара. Специально следует подчеркнуть, что это простое действие заняло целую минуту. Вслед за этим Ричи разбила 10 орехов подряд, скормив дочери 6 целых ядер и по кусочку от остальных четырех.

Покончив с этим важным делом, Ричи удалилась, а Нина возобновила свои упражнения. За 15 минут она разбила 4 ореха. Каждый раз, когда обезьяна испытывала очередные трудности, она меняла позу (18 раз) и поворачивала орех, но ни разу не изменила положения камня в своей руке. “Молоток” все время удерживался ею

именно так, как его до этого держала Ричи. Иногда Нина, находясь в затруднении, начинала скулить, призывая мать. Но та не вернулась даже тогда, когда Нина буквально впала в отчаяние после того, как ей по истечении трех минут так и не удалось разбить пятый орех».

Завершая этот раздел, нельзя не сказать о том, что из всех человекообразных обезьян только обыкновенный шимпанзе регулярно употребляет орудия в своей обыденной жизни на свободе. Отдельные случаи использования предметов для тех или иных целей наблюдали у орангутанов и гиббонов. Способность к подобным действиям у бонобо и (в меньшей степени) у горилл проявляется в неволе, но в естественных условиях их обитания никому не приходилось видеть, чтобы представители этих двух видов применяли орудия.

Владение правой и левой руками

Среди всех высших приматов только люди и шимпанзе способны одновременно пользоваться двумя руками таким образом, что каждая выполняет собственную задачу. Например, когда шимпанзе опускает удочку в гнездо муравьев, он удерживает ее в вертикальном положении одной рукой (иногда — пальцами ноги), в то время как пальцы другой руки скользят вверх и вниз по прутику, хватая насекомых, быстро бегущих по нему вверх.

Надо сказать, что у людей центры, ответственные за построение «синтаксиса» многих целесообразных моторных акций находятся в левом, речевом полушарии мозга. В эволюции человека это связывают с явлением латерализации, то есть дифференциации функций правого и левого полушарий.

Результатом, как полагают, оказывается праворукость большинства из нас. Наблюдения, пока к сожалению весьма скудные, показывают, что у шимпанзе нет столь явного предпочтения к использованию правой руки, какое мы видим у людей. Из 14 особей одной популяции, действия которых оценивали с этой точки зрения, только 5 неизменно пользовались правой рукой, а четыре других — только левой. Остальные 5 шимпанзе от случая к случаю и с равным успехом использовали то правую, то левую руку (McGrew et al. 1999).

Коллективная охота и дележ добычи

Помимо совместного патрулирования границ территории самцами, обыкновенным шимпанзе свойственны коллективные действия иного рода, требующие от их участников определенной согласованности действий. Такого рода акцией оказывается коллективная охота шимпанзе на обезьян, известных под названием черно-красная гвереца (*Colobus badius*). Они живут группами смешанного состава (самцы и самки), перемещаются с места на место в верхнем ярусе леса и зачастую питаются плодами тех же самых деревьев, что и шимпанзе (например, фикуса *Ficus vallischoudae*). Масса взрослой гверецы составляет от 3 до 4.5 кг, вес юной обезьянки обычно не превышает 1 кг.

Именно молодые гверецы чаще всего становятся добычей шимпанзе. В заповеднике Гомбе-Стрим в период между 1982 и 1992 гг. зоологи наблюдали 529 эпизодов охоты шимпанзе на гверец. В 273 случаях охота оказалась удачной в том смысле, что была поймана по крайней мере одна гвереца. А всего за время наблюдений местные шимпанзе поймали и съели 435 этих обезьян (Stanford et al. 1994).

Зоологи попытались выяснить, почему в одних случаях шимпанзе вообще не обращают внимания на гверец, находящихся в их поле зрения, а в других ситуациях принимают решение начать охоту. Оказалось, что одна из причин, вызывающих готовность к нападению, — это присутствие в группе гверец самок с детенышами. Наблюдали, как инициатор охоты, находясь еще на земле, выискивает подходящую точку для наблюдений за происходящим в кронах.

Такой шимпанзе дожидается момента, когда дерево над ним покинули все взрослые гверецы, оставив там замешкавшуюся самку с ее отпрыском. Только тогда охотник бросается наверх и начинает бешеную погоню по ветвям деревьев за избранной им особью гверецы. Тут-то к нему и присоединяются другие охотники. Их помощь оказывается весьма кстати, поскольку самцы-гверецы стараются коллективными усилиями противостоять врагам. Но, несмотря на это противодействие, погоня нередко заканчивается успехом нападающих: загнанной жертве не удается рассчитать очередного головокружительного прыжка, и она падает на землю, где ее хватает один из членов охотничьей группировки, дежуривший все это время на земле.

Анализ многочисленных материалов, полученных зоологами при наблюдениях за охотничьим поведением шимпанзе, дал несколько интереснейших результатов. В частности, удалось установить, что готовность шимпанзе начать охоту обусловлена численностью и составом той группировки, на глаза которой попалась стая гверец. Если такая группировка включает в себя только самцов, вероятность того, что охота будет предпринята, тем выше, чем многочисленнее группа. Если же в группе помимо самцов присутствуют самки в течке, вероятность активных охотничьих действий пропорциональна числу таких самок.

Удачная охотничья вылазка обычно заканчивается церемонией дележа добычи между всеми, кто принимал участие в охоте, присутствовал при происходящем либо находился неподалеку. По наблюдению Г. Телеки (Teleki 1973) в парке Гомбе-Стрим, шимпанзе, которому удалось поймать детеныша павиана или небольшую антилопу, громким уханьем извещает о своей удаче всех собратьев в округе. Эти ликующие возгласы слышны на расстоянии свыше полутора километров, и в ответ все шимпанзе, ушей которых может достичь сигнал удачной охоты, начинают сходиться к месту лесной драмы. Сюда в некоторых случаях стекается до 16 обезьян — самцов и самок всех возрастов независимо от их ранга на иерархической лестнице.

Затем происходит обстоятельный дележ добычи, занимающий иногда до 9 часов. Никто из прибывших на зов добытчика не покидает места дележа, не получив своей порции мяса. Впрочем, съестное распределяется между присутствующими далеко не равномерно. Дело в том, что матерый самец, если он оказался в роли удачливого охотника, первым делом предлагает наиболее лакомые куски самкам, находящимся в состоянии половой готовности (о стадии полового цикла, в которой в данный момент пребывает самка, самец судит по степени набухания так называемой «половой кожи» в ее ано-генитальной области).

Именно такой избирательностью самцов при дележе добычи зоологи объясняют тот факт, что самцы чаще охотятся в присутствии самок в течке. Если удача в охоте сопутствовала α-самцу, он может оказаться совершенно чужд деспотическому эгоизму. В таком случае герой дня щедро оделяет кусками лакомой пищи прочих взрослых самцов и самок, которые в свою очередь отдают часть своей доли присутствующим здесь друзьям и детенышам. Но такие хоро-

шие манеры совершенно не обязательно присущи любому лидеру. Так, один из доминирующих самцов в Гомбе-Стрим систематически (в 33 % случаев) отбирал добычу у других шимпанзе, оказавшихся наиболее удачливыми охотниками.

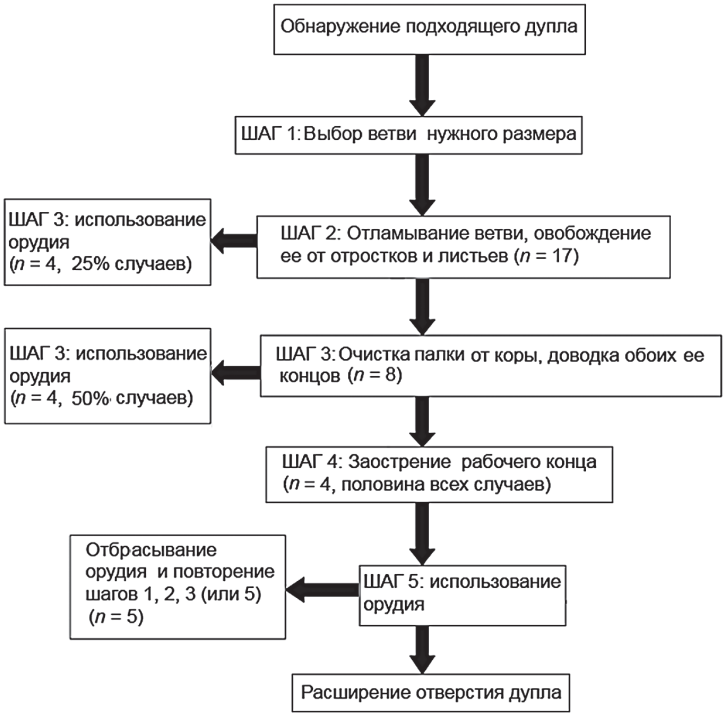


Рис. 3. Последовательность действий шимпанзе при изготовлении и использовании охотничьих копий. Из: Pruetz, Bertolani 2007.

Охота на млекопитающих с использованием копий

Начиная с 2001 года по инициативе исследователей из Университета штата Айова осуществляется проект по комплексному изучению биологии шимпанзе в юго-восточном Сенегале (урочище Фонголи). Эта локальная популяция относится к подвиду *Pan troglodytes verus*. Под наблюдением находится коммуна, включающая в себя 35 особей (20 самцов и 15 самок). Возраст 11 самцов составляет более 13 лет, три отнесены к категории подростков (9—13 лет),

четыре считаются полувзрослыми (5—9 лет) и два не достигли 4-летнего возраста (детеныши). Средняя численность временных бродячих групп — 15.4 особей.

Участок обитания группировки оценивается в 63 км^2. Местообитания этой коммуны резко отличаются от лесных угодий, занимаемых всеми прочими изученными популяциями шимпанзе. Это саванна с участками степной растительности и древесно-кустарниковых зарослей. Галерейные леса занимают всего лишь около 2 % территории. Климат жаркий, и в силу открытости ландшафта обезьяны, как полагают (согласно косвенным данным), в периоды максимальных температур проводят время в пещерах.

Одна из особенностей этих местообитаний состоит в отсутствии обезьян гверец (*Piliocolobus* sp.), которые в других местах обитания шимпанзе служат для них главным источником мясной пищи. Оказалось, что здесь объектом охоты шимпанзе служат лемуры — сенегальские галаго (*Galago senegalensis*). В силу высокой подвижности этих существ поймать кого-нибудь из них живьем крайне мало вероятно. Поэтому шимпанзе приспособились добывать галаго в периоды их инактивности, которые зверьки проводят в полостях толстых древесных ветвей, вход в которые ведет через дупла (**Pruetz**, **Bertolani** 2007).

Один из эпизодов охоты шимпанзе на галаго удалось пронаблюдать от начала до конца. Самка-подросток обломила конец полой ветки диаметром немногим более 10 см, несколько раз подпрыгнув на ней. Затем она с силой погрузила заостренную палку в образовавшееся дупло, после чего рукой достала оттуда неподвижного галаго. Такого рода заключительные операции наблюдали еще дважды.

Изготовление и использование охотничьих орудий зафиксировали в 22 случаях у 10 особей: среди самок — у одной взрослой, трех подростков и одной полувзрослой; сред самцов — у одного взрослого, двух подростков и одного детеныша. Из 26 орудий, которые были использованы ими, 12 удалось коллектировать и проанализировать.

Диаметр дупел, из которых шимпанзе извлекали галаго, составляет в среднем 11 см (9—12 см, $n = 7$). Отверстие достаточно велико, чтобы обезьяна могла просунуть в него руку до плеча. Это значит, как подчеркивают авторы статьи, что палка не служит просто «удлинению» руки. Всякий раз шимпанзе погружала орудие в отверстие сильным ударом. Таким образом, оно используется для обездвижи-

вания жертвы — наподобие копья, а не для извлечения добычи из полости. Обезьяна может по несколько раз бить им в отверстие, а после извлечения орудия обнюхивает или облизывает его конец[1].

Весь процесс подготовки к охоте, изготовления орудия и его использования включает в себя несколько этапов, организованных иерархически (рис. 3). В трех случаях особи сначала исследовали по несколько дупел в одном и том же дереве. В семи случаях обезьяна изготавливала копье из свежих веток того, дерева, на котором затем охотилась. Но по крайней мере две особи имели при себе орудия, еще не достигнув места охоты. В четырех случаях охотник использовал более одного копья при работе у того же самого дупла. Одна полувзрослая самка, процесс охоты которой наблюдали с начала до конца, прежде чем добиться успеха, изготовила пять орудий.

Средняя длина копья составляет 63 см (40—120 cm). Толщина «ручки» варьирует от 3.5—19 мм (в среднем 10.0 mm, n = 12), диаметр заостренного конца — от 1 до 5 мм (3.2 мм). В четырех случаях наблюдали, как обезьяна заостряет конец, обкусывая его зубами (рис. 4).

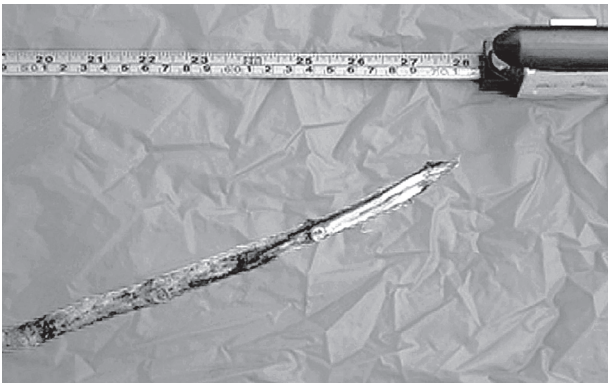


Рис. 4. Заостренный конец охотничьего копья. Из: Pruetz, Bertolani 2007.

Помимо того случая, когда успешность охоты удалось проследить воочию, наблюдали в разное время поедание галаго еще двумя разными взрослыми особями шимпанзе — самцом и самкой. В отличие о того, что в других популяциях происходит после поимки гверецы, здесь удачливый охотник не делится добычей с другими чле-

[1] На конце одного из обследованных копий обнаружили шерсть галаго.

нами группы, пребывающими рядом с ним, даже если среди них есть высокоранговые взрослые самцы. Впрочем, взрослая самка отдала, по-видимому, часть пойманного ею галаго своей дочери-детенышу.

Исходя из количественного соотношения особей разных полов во временных бродячих группах сенегальских шимпанзе, было показано, что самки и полувзрослые особи прибегают к описанным способам добывания галаго достоверно чаще, чем самцы[2]. По словам авторов, в то время, когда идет процесс охоты, происходящее могут наблюдать многочисленные полувзрослые шимпанзе, которые несколько раз присутствовали в месте действия.

Авторы этого исследования подчеркивают возможность того, что использование ранними гоминидами орудий, изготовляемых из материалов, не подверженных фоссилизации, могло иметь место много ранее, чем они перешли к каменной индустрии.

Об уровне развития орудийной деятельности шимпанзе

При сопоставлении орудийных технологий шимпанзе с материальной культурой аборигенов Тасмании, находящейся на уровне каменного века, выяснилось следующее. У тасманийцев из 18 типов орудий 14 относятся к категории артефактов, а у шимпанзе 18 из 20 (Boesch 1993). С формальной точки зрения, преимущество на стороне шимпанзе: 90 % артефактов против 78 % у аборигенов. Однако тасманийцы способны изготовлять составные орудия. Например, копья, где наконечник тем или иным способом присоединяется к древку. Ничего подобного не в состоянии выполнить шимпанзе. Это и есть тот качественный скачок, который в сфере орудийной деятельности отделяет человека от мира животных.

[2] В противоположность тому, что имеет место в тех популяциях шимпанзе, где на гверец охотятся только или преимущественно самцы (см. выше).

ЛИТЕРАТУРА

Ажеж 2008 — *Ажеж К.* Человек говорящий. Вклад лингвистики в гуманитарные науки. М.: URSS, 2008. С. 304.

Вебер 1936 — *Вебер М.* Приматы. Анатомия, систематика и палеонтология лемуров, долгопятов и обезьян. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. С. 366.

Веркор 1989 — Веркор Д. Люди или животные? Лумина. 1989. С. 543.

Веннер, Уэлс 2011 — *Венер А., Уэллс П.* Анатомия научного противостояния. Есть ли «язык» у пчел? М.: Языки славянских культур. С. 487.

Войно-Ясенецкий 1974 — *Войно-Ясенецкий А. В.* Первичные ритмы возбуждения в онтогенезе. Л., 1974. С. 147.

Выготский 2003 — *Выготский Л. С.* История развития высших психических функций // Психология развития человека. М.: Смысл (ЭКСМО). С. 208—547.

Грабовский 1990 — *Грабовский В. И.* Пространственная организация брачного поселения певчего кузнечика *Tettigonia cantans* (Orthoptera, Tettigoniidae) // Зоол. журн. 1990. 69(5). С. 26—39.

Дэвис 1990 — *Дэвис Дж. С.* Статистический анализ данных в геологии: В 2 кн. М.: Недра, 1990. С. 319, 425.

Жантиев 1979 — *Жантиев Р. Д.* Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1981. С. 256.

Звегинцев 1968 — *Звегинцев В. А.* Теоретическая и прикладная лингвистика. М., 1968. С. 335.

Зыкова, Панов 1983 — *Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н.* Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуньи *Larus argentatus cachinnans* // Зоол. журн. 1983. 62(1). С. 1533—1540.

Зыкова, Панов 1986 — *Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н.* Заметки о поведении степной агамы *Agama sanguinolenta.* I. Общие черты биологии, пространственной структуры и социальное поведение // Зоол. журн. 1986. 65(1). С. 99—109.

Корбут 1982 — *Корбут В. В.* Вокализация и звуковое общение в раннем постнатальном развитии воробьиных // Зоол. журн. 1982. 61(2). С. 265—277.

Кременцов 2010 — *Кременцов Н. Л.* Человек и животное: к истории поведенческих сопоставлений. Этология и зоопсихология 2. С. 20. http://www.etholpsy.ru/

Крюков 1978 — *Крюков А. П.* Демонстративное поведение индийского жулана *Lanius vittatus* Valenc. (Laniidae, Aves) и его взаимоотношения с близкими видами // Вопросы экологии. Вид, популяция, сообщество. Новосибирск: НГУ, 1978. С. 3—17.

Кун 1962/1977 — *Кун Т.* Структура научных революций. М.: Прогресс, 1977. С. 146. (1-е изд. 1962).

Лавик-Гудолл 1974 — *Лавик-Гудолл Дж. ван*. В тени человека. М.: Мир, 1974. С. 264.

Линдсей, Норман 1974 — *Линдсей П., Норман Д.* Переработка информации у человека / Ред. А. Р. Лурия. М.: Мир. С. 555.

Локк 1690 — *Локк. Дж*. Опыт о человеческом разуме. М.: Типо-лит. т-ва И. Н. Кушнерёва и К^0, 1898. С. 735. (1-е изд. 1690).

Лурия 1979 — *Лурия А. Р*. Язык и сознание / Под ред. Е. Д. Хомской. М.: Изд. МГУ, 1979. С. 320.

Майр 1968 — *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. С. 597.

Мейен 1975 — *Мейен С. В*. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. М: ВИНИТИ, 1975. С. 66—117

Мераускас 1987 — *Мераускас П. П.* Звуковые системы сигнализации чайковых птиц: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1987. С. 22.

Милль 1914 — *Милль Дж. С.* Система логики силлогистической и индуктивной. Изложение принципов доказательства в связи с методами научного исследования. М.: Издание Г. А. Лемана. С. 880.

Мэйнард 1976 — *Мэйнард Дж. С.* Модели в экологии. М.: Мир. С. 184.

Миллер и др. 1962 — *Миллер Дж., Галантер У., Прибрам К.* Планы и структура поведения. М.: Прогресс, 1962. С. 238.

Непомнящих и др. 1995 — *Непомнящих В. А., Гремячих В. А., Подгорный К. А.* Цикличность и оптимизация поведения животных // Успехи соврем. биол. 1995. 115(4). С. 432—438.

Никитин 1970 — *Никитин Е. П.* 1970. Объяснение — функция науки. М: Наука, 1970. С. 278.

Никольский 1984 — *Никольский А. А*. Изменчивость звуковых реакций млекопитающих. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1984. 12. С. 151—215.

Панов 1978/2009 — *Панов Е. Н.* Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 2009. С. 304. (1-е изд. 1978).

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

Панов [1983б] 2009 — *Панов Е. Н.* Поведение животных и этологическая структура популяции. М.: Наука, 2009. С. 423. (1-е изд. 1983).

Панов 1989 — *Панов Е. Н.* Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1989. С. 512.

Панов 1999 — *Панов Е. Н.* Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М.: КМК, 1999. С. 342.

Панов 2005а/2010— *Панов Е. Н.* Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и в мире людей. М.: URSS, 2010. С. 502, 504. (1-е изд. 2005).

Панов 2005б — *Панов Е. Н.* Судьбы сравнительной этологии // Зоол. журн. 2005. 84 (1). С. 104—123.

Панов 2008а — *Панов Е. Н.* Сорокопуты мировой фауны. Экология, поведение, эволюция. М.: КМК, 2008. С. 712.

Панов 2008б — *Панов Е. Н.* Орудийная деятельность и коммуникация шимпанзе в природе // Разумное поведение и язык. Коммуникативные системы животных и язык человека. Происхождение языка. М.: Языки славянских культур, 2008. С. 231—260.

Панов 2010 — *Панов Е. Н.* Есть ли альтруизм у бактерий? Этология и зоопсихология 2(2). С. 11. http://www.etholpsy.ru/

Панов 2011 — *Панов Е. Н.* «Когнитивная революция» в изучении поведения животных: отказ от правила Ллойда Моргана // Этология и зоопсихология. 2011. 4(2). С. 18. http://www.etholpsy.ru/

Панов 2012 — *Панов Е. Н.* Избранные труды. Этология, эволюционная биология. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2012. С. 693.

Панов и др. 1978 — *Панов Е. Н., Костина Г. Н., Галиченко М. В.* Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos* // Зоол. журн. 1978. 57(4). С. 569—581.

Панов и др. 1990 — *Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., Грабовский В. И.* Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*. 1. Пространственная структура поселений и поведенческие аспекты гнездовой биологии // Зоол. журн. 1990. 69(12). С. 92—105.

Панов и др. 1991 — *Панов Е. Н., Грабовский В. И., Зыкова Л. Ю.* Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*.

2. Сигнальное поведение и коммуникация в период гнездования // Зоол. журн. 1991. 70(1). С. 76—90.

Панов и др. 2004 — *Панов Е. Н., Целлариус А. Ю., Непомнящих В. А.* Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*: Reptilia, Agamidae): сигнальные функции и эндогенные ритмы // Зоол. журн. 2004. 83(8). С. 971—982.

Панов и др. 2006 — *Панов Е. Н., Непомнящих В. А., Рубцов А. С.* Организация песни у лесного конька, *Anthus trivialis* (Aves: Motacillidae) // Зоол. журн. 2006. 85(1). С. 84—100.

Панов и др. 2010 — *Панов Е. Н., Опаев А. С., Павлова Е. Ю.* Социальная организация репродуктивных поселений и брачное поведение у стрекоз красоток Calopterigidae (Insecta: Odonata) // Этология и зоопсихология [науч. электрон. журнал]. 2010. № 2. С. 31.

Панов, Зыкова 1981 — *Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю.* Поведение хохотуньи (*Larus argentatus cachinnans*) на поздних стадиях репродуктивного цикла // Зоол. журн. 1981. 60(11). С. 1658—1669.

Панов, Зыкова 1986 — *Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю.* Заметки поведения степной агамы *Agama sanguinolenta*. 2. Повседневное и коммуникативное поведение // Зоол. журн. 1986. 55(2). С. 235—246.

Панов, Зыкова 1993 — *Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю.* Социальная организация и демография кавказской агамы *Stellio caucasius* // Зоол. журн. 1993. 72(1). С. 74—93.

Панов, Зыкова 1996 — *Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю.* Разделение ресурсов и нарушение этологической изоляции в смешанной популяции кавказской и хорасанской агам (*Laudakia caucasia*, *L. erythrogastra*; Sauria: Agamidae) // Успехи соврем. биол. 1996. 116(1). С. 104—120.

Панов, Зыкова 2003 — *Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю.* Горные агамы Евразии. М.: Лазурь, 2003. С. 304.

Панов, Иваницкий 1975 — *Панов Е. Н., Иваницкий В. В.* Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finschii* и каменки плешанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак // Зоол. журн. 1975. 54(9). С. 1357—1370.

Панов, Павлова 2009 — *Панов Е. Н., Павлова Е. Ю.* Жизнь стрекоз глазами орнитолога // Природа. 2009. 11. С. 28—37.

Панов и др. 2010 — *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. 2010. 89(8). С. 1—29.

Пинкер 2009 — *Пинкер С.* Язык как инстинкт / Пер. с англ. Общ. ред. В. Д. Мазо. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. С. 456. (Изд. 2-е, испр.)

Полетаев 1958 — *Полетаев И. А.* Сигнал. М.: Советское радио, 1958. С. 399.

Полынова 1982 — *Полынова Г. В.* Демонстрационное поведение ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* // Зоол. журн. 1982. 61(5). С. 734—741.

Расницын 1987 — *Расницын А. П.* Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) / Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46—64.

Резникова 2008 — *Резникова Ж. И.* Современные подходы к изучению языкового поведения животных // Разумное поведение и язык. Вып. 1. Коммуникативные системы человека и животных. Происхождение языка / Сост. А. Д. Кошелев, Т. В. Черниговская. М.: Языки славянских культур, 2008. С. 293—336.

Ридли 2010 — *Ридли М.* Геном. М.: Эксмо, 2010. С. 432.

Роговин 1989 — *Роговин К. А.* Коммуникативное поведение песчаной круглоголовки (*Phrynocephalus interscapu-laris*) // Зоол. журн. 1989. 68(7). С. 97—109.

Семенов 1997 — *Семенов Д. В.* Пестрая круглоголовка, *Phrynocephalus versicolor.* Strauch, 1876. С. 71—123 // *Ананьева Н. Б. и др.* (ред.). Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: КМК Лтд, 1997.

Сепир 1934 — *Сепир Э.* Язык. М.: Соцэкгиз. С. 243.

Соссюр [1916] 2011 — *Соссюр Ф., де.* ***Курс общей лингвистики.*** М.: Либроком, 2011. С. 256. (1-е изд. 1916).

Северцов 1939 — *Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 610.

Тинберген 1970 — *Тинберген Н.* Осы, птицы, люди. М.: МИР, 1970. С. 333.

Тинберген 1974 — *Тинберген Н.* Мир серебристой чайки. М.: Мир, 1974. С. 243.

Томаселло 2011 — *Томаселло М.* Истоки человеческого общения. М.: Языки славянских культур, 2011. С. 328.

Урманцев 1973 — *Урманцев Ю. А.* Изомерия в живой природе. IV. Исследование свойств биологических изомеров (на примере венчиков льна) // Ботан. журн. 1973. 58. С. 769—783.

Ухтомский 1926 — *Ухтомский А. А.* О состоянии возбуждения в доминанте // Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы / Ред. В. М. Бехтерев. М.; Л., 1926. С. 48—58.

Фитч 2012 — *Фитч В. Т.* Эволюция языка. М.: Языки славянских культур, 2012.

Фосси 1990 — *Фосси Д.* Гориллы в тумане. М.: Прогресс, 1990. С. 288.

Фридман, Бурлак 2008 — *Фридман В. С., Бурлак С. А.* Обезьяны «говорящие» или только «думающие»? // Этология.Ру: http://ethology.ru/library/?id=263. 2008.

Хайнд 1963 — *Хайнд Р.* Энергетические модели мотивации // Моделирование в биологии. М.: ИЛ, 1963. С. 273—298.

Хайнд 1975 — *Хайнд Р.* Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 1975. С. 855.

Харвей 1974 — *Харвей Д.* Научное объяснение в географии. М.: Прогресс, 1974. С. 502.

Шаллер 1968 — *Шаллер Дж.* Год под знаком гориллы. М.: Мысль, 1968. С. 246.

Ярошевский 1985 — *Ярошевский М. Г.* История психологии. М.: Мысль, 1985. С. 575.

Abs 1978 — *Abs M.* Lautproduction der Haustaube // Verh. Dtsch. 71. Jahrsversamml. Konstcmz 1978. Stutgart; N. Y., 1978. S. 151.

Adams, Caldwell 1990 — *Adams E. S., Caldwell R. L.* Deceptive communication in asymmetric fights of the stomatopod crustacean *Gonodactylus bredini* // Anim. Behav. 1990. 39. P. 706—716.

Aich et al. 1990 — *Aich H., Moos-Heilen R., Zimmermann E.* Vocalizations of adult gelada baboons (*Theropithecus gelada*): acoustic structure and behavioural context // Folia Primatol. Basel, 1990. 55(3—4). P. 109—132.

Ainley 1975 — *Ainley D. G.* Displays of Adeliae penguins: a reinterpretation // The Biology of Penguins. London; Basingstoke, 1975. P. 503—534.

Akesson, Raveling 1982 — *Akesson T. R., Raveling D. G.* Behaviors associated with seasonal reproduction and longterm monogamy in Canada geese // Condor. 1982. 84. P. 188—196.

Albone et al. 1977 — *Albone E. S., Gosden P. E., Ware G. C.* Bacteria as a source of chemical signals in mammals // Chemical signals in vertebrates. N. Y.; London, 1977. P. 35—44.

Ananjeva et al. 1991 — *Ananjeva N. B., Dilmukhamedov M. E., Matveyeva T. N.* The topography and numerical distribution of the skin recep-

tors of some lizards // Abstr. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp. Budapest, 1991. 9.

Ananjeva et al. 2000 — *Ananjeva N. B., Iohansen L. K, Duisebaeva T. N.* Skin receptors of *Laudakia* (Agamidae, Sauria) with some comments about scalation of Asian rock agamids // Russian J. Herpetol. 2000. **7**(1). P. 51—60.

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

Ankerl, Pereboom 1974 — *Ankerl G., Pereboom D.* Scientific methods in ethology (letter) // Science. 1974. 185. P. 814—815.

Approaches to the Evolution of Language 1998 — Approaches to the Evolution of Language / J. Hurford, M. Studdert-Kennedy, Ch. Knight (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press, 1998.

Arnold, Zuberbühler 2006a — *Arnold K., Zuberbühler K.* The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys, *Cercopithecus nictitans martini* // Anim. Behav. 2006. 72. P. 643—653.

Arnold, Zuberbühler 2006b — *Arnold K., Zuberbühler K.* Language evolution: Semantic combinations in primate calls // Nature. 2006. 441. P. 303.

Bates 1979 — *Bates E*. In the beginning, before the word: Review of «Origins of language and speech» by S. Harnad, H. Steklis, T. Lancaster // Contemporary Psychology. 1979. 24(3). P. 169—171.

Bauers, de Waal 1991 — *Bauers K.A., Waal Frans B. M. de*. «Coo» vocalizations in stumptailed macaques: a controlled functional analysis // Behaviour. 1991. 119(1—2). P. 143—160.

Beer 1975 — *Beer C. G*. Multiple function and gull displays // Function and evolution of behaviour. Oxford: Clarendon Press, 1975. P. 16—64.

Bell 1980 — *Bell D. J.* Social olfaction in lagomorphs // Olfactions mammals. Proc. Symp. London, 24—25, Nov. 1978. London; N. Y., 1980. P. 141—164.

Bells 1987 — *Bells B. L*. Evolutionary perspectives in the push-up repertoire of the Anolis lizard of the *carolincnsis* group // J. J. van Gelder, H. Strijbosch, P. J. M. Berger (Eds.). Proc 4th Ord Gen. Meet. Soc Europ. Herpetol. Facult. Sci. Nijmegen. 1987. P. 71—74.

Bergman 2010 — *Bergman T. J.* Experimental evidence for limited vocal recognition in a wild primate: implications for the social complexity hypothesis // Proc Biol Sci. 2010. 277(1696). P. 3045—3053.

Bergmann, Helb 1982 — *Bergmann H.-H., Helb H.-W*. Stimmen der Vögel Europas. München: BLV Verlagsgesellschaft mbH, 1982. S. 416.

Berridge 1990 — *Berridge K. C.* Comparative fine structure of action: rules of form and sequence in the grooming patterns of six rodent species // Behaviour. 1990. 113(1—2). P. 21—56.

Berry 1974 — *Berry K*. The ecology and social behavior of chuckwalla, Sauromalus obesus obcsus // Baird Univ. Calif. Publ. Zool. 1974. 101. P. 1—60.

Biben, Symmes 1991 — *Biben M., Symmes D*. Playback studies of affiliative vocalizing in captive squirrel monkeys: Familiarity as a cue to response // Behaviour. 1991. 117(1—2). P. 1—19.

Bickerton 1990 — *Bickerton D*. Language and species. Chicago: Chicago University Press, 1990.

Bickerton 1998 — *Bickerton D.* Catastrophic evolution: The case for a single step from protolanguage to full human language // Approaches to the Evolution of Language / J. R. Hurford, M. Studdert-Kennedy, C. Knight (Eds.). New York; NY: Cambridge University Press, 1998. P. 341—358.

Bluff et al. 2007 — *Bluff L. A., Weir A. A. S, Rutz C., Wimpenny J. H., Kacelnik A*. Tool-related cognition // New Caledonian Crows. Compar. Cognition Behav. Rev. 2007. 2. P. 1—25.

Boesch 1993 — *Boesch C*. Aspects of transmission of tool-use in wild chimpanzees // *K. R. Gibson, T. Ingoldeds.* Tools, language and cognition in human evolution. Cambridge Univ. Press, 1993. P. 171—183.

Boesch, Boesch 1983 — *Boesch C., Boesch H.* Optimization of nut-cracking with natural hammer by wild chimpanzees // Behaviour. 1983. 83(3—4). P. 265—286.

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

Boinski et al. 1994 — *Boinski S., Moraes E., Kleiman D. G., Dietz J. M., Baker A. J.* Intra-group vocal behaviour in wild golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*: honest communication of individual activity // Behaviour. 1994. 130(1—2). P. 53—76.

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

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

Bradbury 1981 — *Bradbury J. W*. The evolution of leks // Natural selection and social behavior / R. D. Alexander, D. W. Twinkle (Eds.). New York: Chiron Press, 1981. P. 138—169.

Brady 1981 — *Brady Ch. A*. The vocal repetroire of the bush dog (*Speothos venaticus*), crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) // Anim. Behav. 1981. 29. P. 649—669.

Bremond 1968 — *Bremond J.* Recherches sur la semantique et les elements vecteurs d'infor-mation dans les signaux acoustiques du rouge-gorge (*Erithacus rubecula L.*) // Terre et vie. 1968. 114(2). P. 109—220.

Breuer et al. 2005 — *Breuer T., Ndoundou-Hockemba M., Fishlock V.* First observation of tool use in wild gorillas // PLoS Biol. 2005. 3(11).

Burghardt 1977 — *Burghardt G. M.* Learning processes in reptiles // Biology of the Reptilia 7, *Ecology and Behaviour* // C. Gans, E. H. Pough (Eds.). London: Academic Press, 1977. P. 555—681.

Burling 1993 — *Burling R*. Primate calls, human language, and nonverbal communication // Current Anthropology. 1993. 34(1). P. 25—53.

Byrne, Bates 2006 — *Byrne R. W., Bates L. A*. Why are animals cognitive? // Current Biology. 2006. 16. R. 445—447.

Cannings 2003 — *Cannings S. G*. Status of River Jewelwing (*Calopteryx aequabilis* Say) // British Columbia. Wildlife Bulletin B-110. 2003. P. 1—10.

Carpenter 1967 — *Carpenter C. C.* Aggression and social structure in iguanid lizards // Lizard ecology. Symposium. Univ. of Missouri Press. Columbia (Missouri), 1967. P. 87—105.

Carrier 2007 — *Carrier D. R.* The short legs of great apes: evidence for aggressive behavior in australopiths // Evolution. 2007. 61(3). P. 596—605.

Christiansen (eds.) 2003 — *Christiansen M. H., Kirby S.* (eds). Language evolution. Oxford Univ. Press, 2003.

Clark 1983 — *Clark C. W.* Acoustic communication and behavior of the southern right whale // Communication and Behavior of Whales / R. Payne (Ed.). Boulder (Colorado): Westview Press, 1983. P. 163—198.

Clark 1991 — *Clark A*. The socioecology of wild chimpanzee vocal behaviour in the Kibale Forest, Uganda. PhD thesis, University of Michigan. 1991.

Clarke et al. 2006 — *Clarke E., Reichard U. H., Zuberbühler K*. The syntax and meaning of wild gibbon songs // PLoS ONE 1(1). 2006. e73. doi:10.1371/journal.pone.0000073

Colmenares 1990 — *Colmenares F.* Greeting behaviour in male baboons, I: Communication, reciprocity and symmetry // Behaviour. 1990. 113 (1—2). P. 81—116.

Conover, Hunt 1984a — *Conover M. R., Hunt G. L. Jr.* Female-female pairing and sex ratios in gulls: an historical perspective // Wilson Bull. 1984. 96(4). P. 619—625.

Conover, Hunt 1984b — *Conover M. R., Hunt G. L. Jr.* Experimental evidence that female-female pairs in gulls result from a shortage of breeding males // Condor. 1984. 86. P. 472—476.

Contreras-Garduco et al. 2009 — *Contreras-Garduco J., Córdoba-Aguilar A., Lanz-Mendoza H., Cordero-Rivera A.* Territorial behaviour and immunity are mediated by juvenile hormone: the physiological basis of honest signalling? // Functional Ecology. 2009. 23. P. 157—163.

Corbet 1999 — *Corbet P. S.* Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata. Colchester (United Kingdom): Harley Books, 1999.

Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera 2005 — *Córdoba-Aguilar A., Cordero-Rivera A*. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives // Neotrop. Entomol. 2005. 34(6). P. 861—879.

Cowles 1956 — *Cowles R. B*. Notes on the natural history of South African agamid lizards // Herpetologica. 1956. 12. P. 297—302.

Cowlishaw 1992 — *Cowlishaw G*. Song function in gibbons // Behaviour. 1992. 121 (1—2). P. 131—152.

Craig 1912a — *Craig W.* Observation on cloves learned drink // J. Anim. Behav. 1912. 2(4). P. 273—279.

Craig 1912b — *Craig W.* Behaviour of the young bird out the egg // J. Anim. Behav. 1912. 2(4). P. 296—298.

Craig 1913 — *Craig W.* The stimulation and inhibition of ovulation in birds and mammals // J. Anim. Behav. 1913. 3(3). P. 215—222.

Craig 1912 — *Craig W.* Male doves reared in isolation // J. Anim. Behav. 1914. 4(2). P. 121—133.

Craig 1918 — *Craig W.* Appetites and aversions as constituent of instinct // Biol. Bull. 1918. 34(2). P. 91—107.

Cramp, Simmons 1983 — *Cramp S., Simmons K. E. L*. The birds of Western Palearctic 3. Oxford Univ. Press, 1983. P. 913.

Crockford, Boesch 2005 — *Crockford C., Boesch C.* Call combinations in wild chimpanzees // Behaviour. 2005. 142. P. 397—421.

Dawkins 1969 — Dawkins R. Bees are easily distracted // Science. 1969. 165. P. 751.

Dawkins, Krebs 1978 — *Dawkins R., Krebs J. R*. Animal signals: Information or manipulation? // Behavioural Ecology / J. R. Krebs, N. B. Davies (Eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1978. P. 282—309.

Dennett 1983 — *Dennett D. C*. Intentional systems in cognitive ethology: The 'Panglossian paradigm' defended // Behavioral and Brain Sciences. 1983. 6. P. 343—390.

de Waal 1988 — *de Waal F. B. M*. The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*), compared to that of chimpanzees // Behaviour. 1988. 106(3—4). P. 183—251.

de Waal 1996 — *de Waal F. B. M*. Good natured. The origin of right and wrong in humans and other animals. Cambridge; London, 1996.

de Waal 1998 — *de Waal F. B. M*. Chimpanzee politics. Power and sex among apes. Baltimore; London, 1998.

Diamond 1986 — *Diamond J.* Animal art: Variation in bower decorating style among male bowerbirds *Amblyornis inornatus* // Proc. Nat. Acad. Sci. of the United States of America. 1986. 83(9). P. 3042—3046.

Dingle 1972 — *Dingle H.* Aggressive behavior in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication // Behavior of marine animals. Vol. 1. New York, 1972. P. 126—156.

Doucet et al. 2007 — *Doucet S. M., Mennill D. J., Hill G. E.* The evolution of signal design in manakin plumage ornaments. Amer // Naturalist. 2007. 169. S. 62—80.

Düttmann, Groothius 1996 — Düttmann H., Groothius T. Evolutionary origin, proximate causal organization and signal value of the whistle-shake-display of male shelduks (*Tadorna tadorna*) // Behaviour. 1996. 133(7—8). P. 597—618.

Dwyer 1974 — *Dwyer T. J.* Social behavior of breeding godwalls in north Dacota // Auk. 1974. 91. P. 375—386.

Eberhard 1996 — *Eberhard W. G*. Female control: Sexual selection by cryptic female choice. Princeton Univ. Press, 1996. P. 501.

Ellis et al. 1998 — *Ellis D. H., Scott R. S., Archibald G. W., Kepler C. B*. A sociogram for the cranes of the world // Behavioural Processes. 1998. 43. P. 125—151.

Emery 2004 — *Emery N. J.* Are corvids «feathered apes»? Cognitive evolution in crows, jays, rooks and jackdaws // Comparative analysis of minds / S. Watanabe (Ed.). Tokyo: Keio Univ. Press, 2004. P. 181—213.

Emery, Clayton 2001 — *Emery N. J., Clayton N. S.* Effects of experience and social context on prospective caching strategies in scrub jays // Nature. 2001. 414. P. 443—446.

Emery, Clayton 2004 — *Emery N. J., Clayton N. S*. The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes // Science. 2004. 306. P. 1903—1907.

Estes 1991 — *Estes R. D*. The Behavior guide to African mammals. University of Californis Press., 1991.

Font, Carazo 2010 — *Font E., Carazo P*. Animals in translation: why there is meaning (but probably no message) in animal communication? // Anim. Behav. 2010. 80. e1—e6.

Fossey 1972 — *Fossey D.* Vocalizations of the mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*) // Anim. Behav. 1972. 20. P. 36—53.

Fossey 1983 — *Fossey D.* Gorillas in the mist. Boston (MA): Houghton Mifflin,1983.

Fossey, Harcourt 1977 — *Fossey D., Harcourt A. H*. Feeding ecology of free-ranging mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) // Primate ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys, and apes / T. H. Clutton-Brock (Ed.). London: Academic Press, 1977. P. 415—447.

Fentress 1972 — *Fentress J. C*. Development and patterning of movement sequences in inbred mice // J. A. Kiger (Ed.). Biology of behavior. Oregon State Univ. Press, 1972. P. 83—132.

Feyerabend 1975 — *Feyerabend P. K.* Against Method: Outline of an Anarchistic Theory of Knowledge. London: New Left Books, 1975.

Fitch 2010 — *Fitch W. T.* The evolution of language. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 610.

Frith, Frith 2004 — *Frith C. B., Frith D. W.* The Bowerbirds: Ptilonorhynchidae. Oxford: Oxford University Press, 2004.

Furuichi 1992 — *Furuichi T.* Dominance relations among wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba, Zaire. Paper presented at the 14th Congress of the International Primatological Society. Strasbourg, 1992.

Furuichi, Ihobe 1994 — *Furuichi T., Ihobe H*. Variation in male relationships in bonobos and chimpanzees // Behaviour. 1994. 130(3—4). P. 211—228.

Fusani, Schlinger 2012 — *Fusani L., Schlinger B. A.* Proximate and ultimate causes of male courtship behavior in golden-collared manakins // J. Ornithol. 2012.

Gardner, Gardner 1969 — *Gardner R. A., Gardner B. T.* Teaching sign language to a chimpanzee // Science. 1969. 165. P. 664—672.

Genty et al. 2009 — *Genty E., Breuer T., Hobaiter C., Byrne R. W*. Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*): repertoire, intentionality and possible origins // Anim. Cogn. 2009. 12. P. 527—546.

Gill, Wolf 1975 — *Gill F. B., Wolf L. L.* Economics of feeding terriloriality in thr Golden-winged Sunbird // Ecology. 1975. 56. P. 333—345.

Gilliard 1959a — *Gilliard E. T.* The courtship behavior of Sanford's Bowerbird (*Archboldia stanfordi*) // Amer. Mus. Novitates 1935. 1959. P. 1—18.

Gilliard 1959b — *Gilliard E. T.* Notes on the courtship behavior of the Blue-backed Manakin (*Chiroxiphia pareola*) // Amer. Mus. Novitates 1942. 1959. P. 1—19.

Gilliard 1962 — *Gilliard E. T.* 1962. On the breeding behavior of the Cock-of-the-Rock (Aves, *Rupicola rupicola*) // Bull. Amer. Mus. Nat. Yist. 124(2). P. 35—68.

Gilliard 1969 — *Gilliard E. T.* Birds of paradise and bowerbirds. New York: Natural History Press; Garden City, 1969.

Golani 1976 — *Golani I.* Homeostatic motor processes in mammalian interaction: A choreography of display // Perspectives in Ethology. Vol. 2 / P. P. G. Bateson, P. H. Klopfer (Eds.). New York: Plenum Press, 1976. P. 69—134

Goodall 1986 — *Goodall J.* The chimpanzees of Gombe — patterns of behaviour. Cambridge (MA): The Belknap Press of Harvard University Press, 1986.

Goodman et al. 1990 — *Goodman M., Tagle D. A., Fitch D. H., Bailey W., Czelusniak J., Koop B. F., Benson P., Slightom J. L.* Primate evolution at the DNA level and a classification of hominoids // J. Molec. Evol. 1990. 30(3). P. 260—266.

Gould 1978 — *Gould S. J.* Sociobiology: The art of story telling // New Scientist. 1978. 80. P. 530—533.

Gould, Levontin 1979 — *Gould S. J., Levontin R. C.* The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of adaptationist programme // Proc. Roy. Soc. Lond. ser. biol. 1979. 205. P. 581—598.

Grabovsky 1993 — *Grabovsky V. I.* Spatil distribution and spacing behavior of males in a Russian corncrake (*Crex crex*) population // Gibier Faune Sauvage. 1993. 10. P. 259—279.

Grafen 1990 — *Grafen A.* Biological signals as handicaps // J. theor. Biol. 1990. 144. P. 517—546.

Graff 1989 — *Graff C.* Firing activity of the weakly-electric fish *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Teleostei): Logarithmic repartition of inter-pulse intervals, and sequential inequality testing // Behaviour. 1989. 109(3—4). P. 258—284.

Green, Marler 1979 — *Green S., Marler P.* The analysis of animal communication // Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 3. New York; London, 1979. P. 73—158.

Greenfild, Savage-Rumbaugh 1991 — *Greenfield P. M., Savage-Rumbaugh E. S.* Imitation, grammatical development, and the invention of protogrammar by an ape // Biological and behavioral determinants of language development / N. Krasnegor, D. M. Rumbaugh, M. Studdert-Kennedy, R. L. Schiefelbusch (Eds.). NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Inc. Hillsdale, 1991. P. 235—258

Griffin 1976 — Griffin D. R. The question of animal awareness: Evolutionary continuity of mental experience. Rockefeller University Press, 1976.

Griffin 1984 — *Griffin D. R.* Animal thinking. Cambridge: Harvard University Press, 1984.

Griffin, Marler 1974 — *Griffin D. R., Marler P.* Reply to Ankerl and Pereboom (letter) // Science. 1974. 185. P. 814.

Gruber et al. 2010 — *Gruber T., Clay Z., Zuberbühler K.* A comparison of bonobo and chimpanzee tool use: evidence for a female bias in the *Pan* lineage // Anim. Behav. 2010. 80(6). P. 1023—1033.

Halliday 1975 — *Halliday T. R.* An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt Triturus vulgaris (Amphibia, Salamandridae) // Anim. Behav. 1975. 23(2). P. 291—322.

Harcourt, Stewart 1989 — *Harcourt A., Stewart K. J.* Functions of alliances in contests within wild gorilla groups // Behaviour. 1989. 109(3—4). P. 176—190.

Harcourt, Stewart 1996 — *Harcourt A., Stewart K. J.* Function and meaning of wild gorilla «close» calls: 2. Correlations with rank and relatedness // Behaviour. 1996. 133(11—12). P. 827—845.

Harcourt et al. 1993 — *Harcourt A. H., Stewart K. J., Hauser M.* Functions of wild gorilla «close» calls. I. Repertoire, context and interspecific comparison // Behaviour. 1993. 124(1—2). P. 89—122.

Harper 1991 — *Harper D. G. C.* Communication // Behavioural Ecology / J. R. Krebs, N. B. Davies eds. Oxford: Blackwell, 1991. P. 374—397

Hazlett 1972 — *Hazlett B. A.* Ritualization in marine crustacean // Behavior of marine animals 1. N. Y.: Plenum Press, 1972. P. 97—125.

Hazlett, Estabrook 1974a — *Hazlett B. A., Estabrook G. F.* Examination of agonistic behavior by character analysis. I. The spider crab *Microphyres bicornutus* // Behaviour. 1974. 48. P. 131—144.

Hazlett, Estabrook 1974b — *Hazlett B. A., Estabrook G. F.* Examination of agonistic behavior by character analysis. II. Chermit crabs // Behaviour. 1974. 49(1—2). P. 88—110.

Hinde 1981 — *Hinde R. A.* Animal signals: Ethological and games-theory approaches are not incompatible // Anim. Behav. 1981. 29. P. 535—542.

Hockett 1963 — *Hockett C. F.* The problem of universals in language // *J. Greenberg* (Ed.). Universals of Language. Cambridge (Mass.): MIT Press, 1963. P. 1—29.

Human Language — Human Consciousness. Sympoze by Sue Savage-Rumbaugh. 2011. http://onthehuman.org/2011/01/human-language-human-consciousness/

Hunsaker 1962 — *Hunsaker D. H.* Ethological isolating mechanisms in Sceloporus torquatus group of lizards // Evolution. 1962. 16(1). P. 62—74.

Hunt, Hunt 1977 — *Hunt G. L. Jr., Hunt M. W.* Female-female Pairing in Western Gulls (*Larus occidentalis*) in Southern California // Science. 1977. 196(4297). P. 1466—1467.

Hunt et al. 1980 — *Hunt G. L. Jr., Wnngfield J. C., Newman A., Farner D. S.* Sex ratio of Western Gulls on Santa Barbara island, California // Auk. 1980. 97. P. 473—479.

Hunt, McLoon 1975 — *Hunt G. L., McLoon S. C.* Activity of gull chicks in relation lo feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality // Auk. 1975. 92(3). P. 523—527.

Hurford et al. (eds.) 1998 — *Hurford J., Studdert-Kennedy M., Knight Ch.* (eds.). Approaches to the evolution of language: social and cognitive bases. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.

Huxley 1923 — *Huxley J.* Courtship activities in red-throated diver (*Colymbus stellatus* Pontopp), together with a discussion on the evolution of courtship in birds // J. Linn. Soc. 1923. 35. P. 253—293.

Johnson 2004 — *Johnson J.* Flashing your bling: male *Calopteryx maculata* displays, territoriality and body morphology. 2004. http://en.scientificcommons.org/22614808.

Johnston 1977 — *Jonston R. E.* Sex pheromones in golden hamsters // Chemical signals in vertebrates. New York-Lnd, 1977. P. 225—249

Jordan 1977 — *Jordan C.* Das Verhalten Zoolebender Zwergschimpansen. Unpubl. Thesis. Frankfurt (AM): Goethe University, 1977.

Jouventin 1975 — *Jouventin P.* Mortality parameters in Emperor penguins Aptenodytes forsteri // B. Stonehouse (Ed.). The biology of penguins. Macmillan Press, 1975. P. 435—446.

Jürgens 1979 — *Jürgens U.* Vocalization as an emotional indicator. A neuroethological study in the squirrel monkey // Behaviour. 1979. 69. P. 88—117.

Jurmain 1997 — *Jurmain R.* Skeletal evidence of trauma in African apes with special reference to the Gombe chimpanzees // Primates. 1997. 38. P. 1—14.

Kano 1982 — *Kano T.* The use of leafy twigs for rain cover by the pygmy chimpanzees of Wamba // Primates. 1982. 23(3). P. 453—457.

Kästle 1966 — Kästle W. Beobachtungen an ceylonesischen Taubagamen (*Cophotis ceylonica*) // Salamandra. 1966. 2. P. 78—87.

Kitchen, Bromley 1974 — *Kitchen D. W., Bromley P. T.* Agonistic behavior of territorial pronghorn buck // IUCN Publs New ser. / V. Geist, F. Walther (Eds.). 1974. 21/1. P. 365—381.

Klingholz, Meynhardt 1979 — *Klingholz F., Meynhardt H.* Lautinventare der Saugetiere — diskret oder kontinuierlich? // Z. Tierpsychol. 1979. 50. S. 250—264.

Konishi 1966 — *Konishi M.* The attributes of instinct // Behaviour. 1966. 27. P. 316—328.

Kortland, Holzhaus 1987 — *Kortland A., Holzhaus E.* New data on the use of stone tools by chimpanzees in Guinea and Liberia // Primates. 1987. 28(4). P. 473—496.

Kortmulder, Feuth-de-Bruijn 1993 — *Kortmulder K., Feuth-de-Bruijn E.* On some generative orders of behaviour // Acta Biotheoretica. 1993. 41(4). P. 329—344.

Kraemer 1979 —*Kraemer H. Ch.* A study of reliability and its hierarchical structure in observed chimpanzee behavior // Primates. 1979. 20. P. 553—561.

Krajewski 1990 — *Krajewski C.* Relative rates of single_copy DNA evolution in cranes // Mol. Biol. Evol. 1990. 7. P. 65—73.

Krajewski, Fetzner 1994 — *Krajewski C., Fetzner J. W.* Phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae) based on cytochrome_b DNA sequences // Auk. 1994. 111. P. 351—365.

Kramer 1972 — *Kramer S.* Conflict and concordance in the development of animal societies // Man for humanity. Springfield (Ill.), 1972. P. 5—68.

Krebs, Dawkins 1984 — *Krebs J. R., Dawkins R.* Animal signals: Mind reading and manipulation // J. R. Krebs, N. B. Davies (Eds.). Behavioural Ecology. Sunderland (MA): Sinauer Associates, 1984. P. 380—402.

Kummer et al. 1990 — *Kummer H., Dasser V., Hoyningen-Huene P*. Exploring primate social cognition: Some critical remarks // Behaviour. 1990. 112(1—2). P. 84—98.

Kusmierski et al. 1997 — *Kusmierski R., Borgia G., Uy A., Crozier R. H.* Labile evolution of display traits in bowerbirds indicates reduced effects of phylogenetic constraint. Proc. R. Soc. Lond. 1997. B (1) 264. P. 307—313.

Language Evolution 2003 — Language evolution / M. H. Christiansen, S. Kirby (Eds.). New York: Oxford University Press, 2003.

Leger et al. 1980 — *Leger D. W., Owing D. H., Gelfand D. L*. Single-note vocalizations of‘ California ground squirrel: graded signals and situation specificity of predator and socially evoked calls // Z. Tierpsychol. 1980. 52. P. 227—246.

Lemon, Chatfield 1971 — *Lemon R. E., Chatfield C*. Organization of songs in cardinals // Anim. Behaviour. 1971. 19(1). P. 1—17.

Leroy 1979 — *Leroy Y.* Oue peuton dire de la communication animale. A propos d’ua ouvrage collectif dirige par Th. Sebeok: How animals communicate // J. Psychol. norm et pathol. 1979. 76. P. 85—91.

Lorenz 1935 — *Lorenz K.* Der Kumpan in der Umvelt des Vögels // J. Ornithol. 1935. 83. P. 137—213, 289—413.

Lorenz 1941 — *Lorenz K.* Vergleichende Bewegunsstudien an Anatinen. J. Ornithol. Suppl. 1941. 89. P. 194—294.

Lorenz 1951 — *Lorenz K*. Comparative studies on the behaviour of the Anatinae // Avic. Mag. 1951—1953. 57. P. 157—182; 58. P. 8—17, 61—72, 86—94, 172—184; 59. P. 24—34, 80—91.

Lyn et al. 2008 — *Lyn H., Franks B. Savage-Rumbaugh E. S.* Precursors of morality in the use of symbols, «good» and «bad» in two bonobos (*Pan paniscus*) and a chimpanzee (*Pan troglodytes*) // Language and Communication. 2008. 28. P. 213—224.

Macedonia, Evans 1993 — *Macedonia J. M., Evans C. S*. Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals // Ethology. 1993. 93. P. 177—197.

MacKinnon 1974 — *MacKinnon J.* The behaviour and ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus*) // Anim. Behav. 1974. 22. P. 3—74.

Machida, Arima 1989 — *Machida T., Arima T.* Analysis of display patterns in the social behavior of the lizard, *Japalura polygonata* // Behavior Biology and Ecology. Abstracts of papers presented at the 60th Annual Meeting of the Zoological Society of Japan. 1989.

Madison 1976 — *Madison D. M.* Chemical communication in amphibians and reptiles // Chemical Signals in Vertebrates / D. Muller-Schwaze, M. M. Mozel (Eds.). New York: Lnd Penum Press, 1976. P. 135—168.

Maestripieri 1996 — *Maestripieri D.* Gestural communication and its cognitive implications in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*) // Behaviour. 1996. 133(13—14). P. 997—1022.

Manley 1960 — *Manley G. H.* The agonistic behaviour of the Black-headed Gull. Unpublished doctoral thesis. Univ of Oxford, 1960.

Mairy 1979a — *Mairy F*. Le roucoulement de la tourterelle rieuse domestique *Streptopelia risoria* (*L.*). I. Variation morphologique sa structure acoustique // Bull. Soc. roy. sci. Liege, 1979. 48. P. 355—377.

Mairy 1979b — *Mairy F*. 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, 1979. 48. P. 378—390.

Marler 1970 — *Marler P*. A comparative approach to vocal development: Song learning in the white-crowned sparrow // J. Comp. Physiol. Psychol. 1970. 71. P. 1—25.

Marler 1976 — *Marler P*. Social organization communication and graded signals: the chimpanzee and the gorilla // Growing points in ethology. London; New York; Melbourne, 1976. P. 239—280.

Marler et al. 1992 — *Marler P., Evans C. S., Hauser M. D.* Animal signals: reference, motivation or both? // Nonverbal vocal communication: comparative and developmental approaches / H. Papousek, U. Jürgens, M. Papousek (Eds.). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1992. P. 66—86.

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

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

Maynard, Price 1973 — *Maynard Smith J., Price G. R.* The logic of animal conflict // Nature. 1973. 246 (5427). P. 15—18

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

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

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

McConnell, Snowdon 1986 — *McConnell P. B., Snowdon Ch. T.* Vocal interactions between unfamiliar groups of captive cotton-top tamarins // Behaviour. 1986. 97(3—4). P. 273—296.

McGrew 1993 — *McGrew W. C*. The intelligent use of tools: Twenty propositions // Tools, language and cognition in human evolution / K. R. Gibson, T. Ingold (Eds.). Cambr. Univ. Press, 1993. P. 151—170.

McGrew et al. 1999 — *McGrew W. C., Marchant L. F., Wrangham R. W., Klein H.* Manual laterality in anvil use: Wild chimpanzees cracking *Strychnos* fruits // Laterality. 1999. 4(1). P. 79—87.

McKinney 1975 — *McKinney F*. The evolution of duck display // Function and evolution of behaviour. Oxford: Clarendon Press, 1975. P. 331—357.

Masatomi 1983 — *Masatomi H.* Some observations on mating behaviourof several cranes in captivity // J. Ethol. 1983. 1. P. 62—69.

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

Miller 1979 — *Miller E. H.* An approach to the analysis of graded vocalizations in birds // Behav. and Neural Biol. 1979. 27. P. 25—38.

Miller 1988 — *Miller E. H.* Description of bird behavior for comparative purposes. Current Ornithology. 1988. 5. P. 347—394.

Millikan 1989 — *Millikan R. G*. Biosemantics // J. Phil. 1989. 81. P. 281—297.

Morgan 1903 — *Morgan C. L.* An introduction to comparative psychology. London: Walter Scott Publishing, 1903.

Moynihan 1955 — *Moynihan M.* Some aspects of reproductive behavior in the Black-headed Gull (*Larus r. ridibundus L.*) and related sprcies // Behaviour. Suppl. 4. P. 1—202.

Moynihan 1970 — *Moynihan M*. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of display // J. Theor. Biol. 1970. 29. P. 85—112.

Müller 1891 — *Müller F. M*. The Science of Language. Vol. I. 1891.

Munro, Bedart 1977 — *Munro J., Bedart J*. Creche formation in the common eider // Auk. 1977. 94(4). P. 759—771.

Murai, Backwell 2005 — *Murai M., Backwell P. R. Y*. More signalling for earlier mating: conspicuous male claw waving in the fiddler crab *Uca perplexa* // Anim. Behav. 2005. 70. P. 1093—1097.

Nelson *1964 — Nelson K*. The temporal pattern of courtship behaviour in the glaudulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae) // Behaviour. 1964. 24. P. 90—116.

Nishida, Hiraiwa-Hasegawa 1987 — *Nishida T., Hiraiwa-Hasegawa M.* Chimpanzees and bonobos: Cooperative relationships among males //

Primate Societies / B. Smuts (Ed.). University of Chicago Press: Chicago, 1987. P. 165—178.

Noble, Bradley 1933 — *Noble G. K., Bradley H. T*. The mating behavior of lizard its bearing on the theory of sexual selection // Ann. New York Acad. Sci. 1933. 35(2). P. 25—100.

Nowak et al. 2010 — *Nowak M. A., Tarnita C. E., Wilson E. O*. The evolution of eusociality // Nature. 2010. 466(26). P. 1057—1062.

Nuechterlein 1981 — *Nuechterlein G. L.* Variations and multiple functions of the advertising displays of western grebe // Behaviour. 1981. 76. P. 289—317.

Ohtani 2008 — *Ohtani T*. Recruitment efficiency of waggle dances performed by a worker honeybee and the influence on her dance by recruited foragers // Humans and Nature. 2008. 19. P. 71—88.

Owings et al. 1986 — *Owings D. H., Hennessy D. F., Leger D. W., Gladney A. B*. Different functions of «alarm» calling for different time scales: a preliminary report on ground squirrels // Behaviour. 1986. 99. P. 101—116.

Pajunen 1966 — *Pajunen V. I.* Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo L.* (Odonata: Calopterygidae) // Annls zool. fenn. 1966. 3. P. 201—214.

Palombit 1994 — *Palombit R*. Dynamic pair bonds in Hylobatids: implication regarding monogamous social systems // Behaviour. 1994. 128(1—2). P. 67—101.

Panov 2005 — *Panov E. N*. Wheatears of the Palrarctic. Ecology, behaviour, evolution. Sofia; Moscow: Pensoft, 2005. P. 439.

Panov et al. 2010 — *Panov E. N., Pavlova E. Yu., Nepomnyashchikh V. A*. Signal Behavior in Cranes (the Siberian *Sarcogeranus leucogeranus*, the White-naped *Grus vipio*, and the Red-crowned *Grus japonensis*) in the Context of the Ritualization Hypothesis // Biology Bulletin. 2010. 37(9). P. 914—939.

Panov 2011 — *Panov E. N.* The true Shrikes (Laniidae) of the world. Ecology, behaviour and evolution // Pensoft. Sofia; Moscow, 2011. P. 910.

Panov, Zykova 1995 — *Panov E. N., Zykova L. Yu.* Social organization and demography in the Rock Agama, *Stellio caucasius* // Asiatic Herpetol. Research. 1995. 6. P. 97—110.

Panov, Zykova 1997 — *Panov E. N., Zykova L. Yu.* Differentiation and interrelations of two representatives of *Laudakia stellio* complex (Reptilia Agamidae) in Israel // Russian J. Herpetol. 1997. 4(2). P. 102—114.

Panov, Zykova 1999 — *Panov E. N., Zykova L. Yu.* Social behavior and communication in rock agama *Laudakia caucasia* // Russian J. Herpetol. 1999. 6(3). P. 183—198.

Parsons 1937 — *Parsons T.* The Structure of Social Action. New York: Free Press, 1937.

Petitto, Seidenberg 1979 — *Petitto L. A., Seidenberg M. S.* On the evidence for linguistic abilities in signing apes // Brain and Language. 1979. 8. P. 162—183.

Pope 2000 — *Pope D. S.* Video playback experiments testing the function of clawwavng in the sand fiddler crab // Behaviour. 2000. 137. P. 1349—1360.

Popper 1957 — Popper K. R. Philosophy of science: A personal report // British Philosophy in the Mid-Century / C. Mace (Ed.). New York: Macmillan, 1957. P. 155—191.

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

Premack, Premack 1972 — *Premack A. J., Premack D.* Teaching language to an ape // Sci. Amer. 1972. 227(4). P. 92—99.

Pruetz, Bertolani 2007 — *Pruetz J. D., Bertolani P.* Savanna Chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, hunt with hunts // Current Biology. 2007. 17(5). P. 412—417.

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

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

Purton 1978 — *Purton A. C.* Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation // Anim. Behav. 1978. 26. P. 633—670.

Rappaport 1979 — *Rappaport R.* Ecology, meaning, and religion. Richmond: North Atlantic Books, 1979.

Reichard, Somer 1997 — *Reichard U., Somer V.* Group encounters in wild gibbons (*Hylobates lar*): agonism, affiliation and the concept of infanticide // Behaviour. 1997. 134(15—16). P. 1135—1174.

Reichard, Somme 1997 — Reichard U. Sommer V. 1997. Group encounters in wild gibbons (*Hylobates lar*): Agonism, affiliation, and the concept of infanticide // Behaviour. 1997. 134(15—16). P. 1135—1174.

Rendall et al. 2009 — *Rendall D., Owren M. J., Ryan M. J.* What do animal signals mean? // Anim. Behav. 2009. 78. P. 233—240.

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

Richman B. 1978 The synchronization of voices by gelada monkeys // Primates 19(3). P. 569—581.

Richman 1987 — Richman B. Rhythm and melody in Gelada vocal exchanges // Primates. 1987. 28(2). P. 199—223.

Richman 1993 — *Richman B.* On the evolution of speech: Singing as the middle term // Current Anthropology. 34(5). P. 721—722.

Rizzolatti et al. 1996 — Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., Fogassi L. Premotor cortex and the recognition of motor actions // Cognitive Brain Research. 1996. **3**. P. 131—141.

Rizzolatti, Arbib 1998 — *Rizzolatti G., Arbib M. A*. Language within our grasp // Trends in Neuroscience. 1998. 21. P. 188—194.

Robbins 1995 — *Robbins M. M*. A demographic analysis of male life history and social structure of mountain gorillas // Behaviour. 1995. 132(1—2). P. 21—47.

Rubenstein, Hazlett *1974 — Rubenstein D. I., Hazlett B. A*. Examination of agonistic behaviour of the crayfish Orconectes virilis by character analysis // Behaviour. 1974. 50(3—4). P. 193—216.

Ruibal 1967 — *Ruibal R*. Evolution and behaviour in west anoles // Lizard ecology. Symposium. Columbia (Missouri): Univ. of Missouri Press, 1967. P. 116—140.

Ryder, Somppi 1979 — Female-female pairing in Ring-billed Gulls // Auk. 1979. 96(1). P. 1—5.

Sakaluk 1987 — *Sakaluk S. K*. Reproductive behaviour of the decorated cricket, *Gryllodes supplicans* (Orthoptera: Gryllidae): Calling schedules, spatial distribution, and mating // Behaviour. 1987. 100(1—4). P. 202—225.

Savage-Rumbaugh 1984 — *Savagc-Rumbaugh E. S.* Verbal behavior at the procedural level in the chimpanzee // J. Experim. Analysis of Behavior. 1984. 41. P. 223—250.

Savage-Rumbaugh 1990 — *Savage-Rumbaugh E. S.* Language as a cause-effect communication system // Philos. Psychol. 1990. 3(1). P. 55—76.

Savage-Rumbaugh 2011 — *Savage-Rumbaugh E. S.* Human Language — Human Consciousness. http://onthehuman.org/2011/01/human-language-human-consciousness/

Savage-Rumbaugh, Rumbaugh 1993 — *Savage-Rumbaugh E. S., Rumbaugh D. M.* The emergence of language // Tools, language and cognition in human evolution. Cambr. Univ. Press, 1993. P. 86—108.

Savage-Rumbaugh et al. 1990 — *Savage-Rumbaugh S., Sevcik R. A., Brakke K. E., Rumbaugh D. M., Greenfield P. M.* Symbols: their communicative use, comprehension, and combination by bonobos // Advances in infancy research / C. Rovee-Collier, L. P. Lipsitt (Eds.). Ablex Publishing Co., 1990. 6. P. 221—278.

Savage-Rumbaugh et al. 2005 — *Savage-Rumbaugh S., Fields W. M., Segerdahl P., Rumbaugh D.* Culture Prefigures Cognition in *Pan*/*Homo* Bonobos // Theoria. 2005. 54. P. 311—328.

Sauey 1985 — *Sauey R. T*. The range, status, and winter ecology of the Siberian cranes (*Grus leucogeranus*). PhD thesis, Cornell University. 1985. P. 431.

Schaller 1963 — *Schaller G. B*. The mountain gorilla. Ecology and behaviour. Univ. Chicago Press, 1963. P. 431.

Schleidt 1973 — *Schleidt W. M*. Tonic communication: continual effects of discrete signals // J. Theor. Biol. 1973. 42. P. 359—386.

Schleidt 1974 — *Schleidt W. M*. How fixed is the fixed action pattern? // Z. Tierpsychol. 1974. 36. P. 184—211.

Schleidt 1982 — *Schleidt W. M*. Stereotyped feature variables are essential constituents of behavior patterns // Behaviour. 1982. 79. P. 230—238.

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

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

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

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

Searcy, Nowicki 2005 — *Searcy W. A., Nowicki S.* The evolution of animal communication: Reliability and deception in signaling systems. Princeton; NJ: Princeton University Press, 2005.

Selous 1901 — *Selous E*. Bird watching. London: J. M. Dent and Co, 1901.

Seyfarth et al. 1980 — *Seyfarth R. M., Cheney D. L., Marler P*. Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate // Anim. Behav. 1980. 28. P. 1070—1094.

Seyfarth, Cheney 2003 — *Seyfarth R. M., Cheney D. L.* Signalers and receivers in animal communication // Ann. Rev. Psychol. 2003. 54. P. 145—173.

Sherman 1985 — *Sherman P. W*. Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: Nepotism or self-preservation? // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1985. 17. P. 313—323.

Simon et al. 1981 — *Simon C. A., Gravelle K., Bissinger B. E., Eiss I., Ruibal R.* The role of chemoreception in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* // Anim. Behav. 1981. 29(1). P. 46—54.

Siva-Jothy 1999 — *Siva-Jothy M. T.* Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (*Zygoptera*) // Behaviour. 1999. 136(10/11). P. 1365—1377.

Skinner 1957 — *Skinner B. F*. Verbal Behavior. New York: Appleton, 1957. P. 478.

Slagsvold et al. 1994 — *Slagsvold T., Dale S., Saetre G.-P*. Dawn singing in the great tit (Parus major): mate attraction, mate guarding, or territorial defence? // Behaviour. 1994. 131(1—2). P. 115—138.

Slater 1973 — *Slater P. J. B*. Describing sequences of behavior // Perspectives in ethology // P. P. G. Bateson, P. H. Klopfer (Eds.). New York: Plenum Press, 1973. 1. P. 131—153.

Slater, Ollason 1972 — *Slater P. J. B., Ollason J. C*. The temporal pattern of behaviour in isolated male zebra finches: transition analysis // Behaviour. 1972. 42(3—4). P. 248—269.

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

Smith 1987 — *Smith E. O*. Deception and evolutionary biology // Cultural Anthropology. 1987. 2. P. 50—64.

Sousa, Casanova 2005/2006 — *Sousa C., Casanova C.* Are great apes aggressive? A cross-species comparison // Antropologia Portuguesa. 2005/2006. 22/23. P. 71—118.

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

Spurr 1975 — *Spurr E. B*. Communication in Adeliae penguin // The Biology of Penguins. London; -Basingstoke, 1975. P. 449—502.

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

Stanford 1998 — *Stanford C. B.* The social behavior of chimpanzees and bonobos. Current Anthropology. 1998. 39(4). P. 399—417.

Stanford et al. 1994 — *Stanford C. B., Wallis J., Mpongo E., Goodall J.* Hunting decision in wild chimpanzees // Behaviour. 1994. 131(1—2). P. 1—18.

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

Steinberg, Conant 1974 — *Steinberg J. B., Conant R. C.* An information analysis of inter-male behaviour of grasshoper *Chortophaga viridifasciata* // Anim. Behav. 1974. 22. P. 317—327.

Steele et al. 2008 — *Steele M. A., Halkin S. L., Smallwood P. D., McKenna T. J., Mitsopolous K., Beam M.* Cache protection strategies of a scatter-hoarding rodent: do tree squirrels engage in behavioural deception? // Anim. Behav. 2008. 75. P. 705—714.

Stewart, Harcourt 1994 — *Stewart K. J., Harcourt A. H.* Gorillas' vocalizations during rest periods: signals of impending departure? // Behaviour. 1994. 130(1—2). P. 29—40.

Sugiyama 1969 — *Sugiyama Y.* Social organization of chimpanzees in the Budongo forest, Uganda // Primates. 1969. 9. P. 225—258.

Suzuki et al. 1995 — *Suzuki S., Kuroda S., Nishihara T.* Tool-set for termite fishing by chimpanzees in the Ndoki Forest, Congo // Behaviour. 1995. 132(3—4). P. 219—235.

Svensson et al. 2006 — *Svensson E. I., Eroukhmanoff F., Friberg M.* Effects oo natural and sexual selection on adaptive population divergence and premating isolation in damsefly // Evolution. 2006. 60(6). P. 1242—1253.

Számadó 2011 — *Számadó S.* The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle // Anim. Behav. 2011. 81. P. 3—10.

Tavolga 1974 — *Tavolga W. N.* Application of the concept of levels of organization to study of animal communication // Nonverbal communication. New York; London, 1974. P. 51—76.

Teleki 1973 — *Teleki G.* The omnivorous chimpanzee // Scientific American. 1973. 228. P. 33—42.

The Evolutionary Emergence of Language: Social function and the origins of linguistic form / C. Knight, M. Studdert-Kennedy, J. R. Hurford (Eds). Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

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

Thorpe 1949 — *Thorpe W. H.* Orientation and methods of communication of the honey bee and its sensitivity to the polarization of the light // Nature. 1949. 164. P. 11—14.

Tinbergen 1952 — *Tinbergen N*. Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution // Quart. Rev. Biol. 1952. 27(1). P. 1—32.

Tinbergen 1953 — *Tinbergen N.* The Herring Gull's world. London: Collins, 1953.

Tinbergen 1959 — *Tinbergen N.* Comparative study of the behaviour of gulls (*Laridae*): a progress report. Behaviour. 1959. 15. P. 1—70.

Tinbergen 1963 — *Tinbergen N*. On aims and methods of ethology // Z. Tierpsychol. 1963. 20. P. 410—435.

Tinbergen 1963 — *Tinbergen N*. Some recent studies of the evolution of sexual behavior // Sex and Behavior / F. A. Beach (Ed.). New York: John Wiley, 1965. P. 1—33.

Torr, Shine 1994 — Torr G. A., Shine R. An ethogram for the small scincid lizard Lampropholis guichenoti // Amphibia-Reptilia. 1994. 15(1). P. 21—34.

Tynkkynen et al. 2008 — *Tynkkynen K., Grapputo A., Kotiaho J. S., Rantala M. J., Väänänen S,. Suhonen J*. Hybridization in Calopteryx damselflies: the role of males // Animal Behaviour. 2008. 75. P. 1431—1439.

van den Berken, Cools 1980 — *van den Berken J. H. L., Cools A. R*. Information-statistical analysis of factors determining ongoing behaviour and social interactions in Java monkeys (*Macaca fuscicularis*) // Anim Behav. 1980. 28. P. 189—200.

van Hooff 1973 — *van Hooff J. A. R. A. M*. A structural analysis of the social behviour of semi-captive group of chimpanzees / M. von Cranach, I. Vine (Eds) // Social Communication and Movement. London, 1973. P. 75—162.

van Hooff, van Schaik 1994 — *van Hooff J. A. R. A. M., van Schaik C. P*. Male bonds: Affiliative relationships among nonhuman primate males // Behaviour. 1994. 130(3—4). P. 309—337.

von Frisch 1939 — *von Frisch K*. 1939. The language of bees // Annual Report of the Smithsonian Institution for the Year Ended. June 30, 1938. P. 423—431. Publication 3491. Washington D. C.: U. S. Government Printing Office, 1939.

von Frisch 1947 — *von Frisch K.* The dances of the honey bee // Bull. Animal Behav. 1947. 5. P. 1—32.

von Frisch 1950 — *von Frisch K.* Bees: their vision, chemical senses and language. Ithaca (NY): Cornell University Press, 1950.

von Frisch 1967 — *von Frisch K.* Honeybees: Do they use direction and distance information provided by their dancers? // Science. 1967. 158 P. 1072—1076.

Waage 1978 — *Waage J. K.* Oviposition duration and egg deposition rates in *Calopteryx maculata* (P. de Beauvois) (Zygoptera: Calopterygidae) // Odonatologica. 1978. 7. P. 77—88.

Waga et al. 2006 — *Waga I. C., Dacier A. K., Pinha P. S., Tavares M. C. H.* Spontaneous tool use by wild Capuchin Monkeys (*Cebus libidinosus*) in the Cerrado // Folia Primatol. 2006. 77. P. 337—344.

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

Watts 1997 — *Watts D. P.* Agonistic interventions in wild mountain gorilla groups // Behaviour. 1997. 134(1—2). P. 23—58.

Wells et al. 2010 — *Wells P. H., Wenner A. M., Abramson C. I., Barthell J. E, Wells H.* Nectar odor and honey bee foraging // Uludag Bee Journal. 2010. 10. P. 35—40.

Wells, Wenner 1973 — *Wells P. K, Wenner A. M.* Do bees have a language? // Nature. 1973. 241. P. 171—174.

Wenner 1971 — *Wenner A. M.* The bee language controversy: An experience in science // Boulder (Colo): Educational Programs Improvement Corporation. 1971.

Wenner 1974 — *Wenner A. M.* Information transfer in honeybees: A population approach // Nonverbal communication 1: Advances in the study of communication and effect / L. Krames, P. Pliner, T. Alloway (Eds). New York: Plenum Press, 1974. P. 133—169

Wenner 2007 — *Wenner A. M.* The honey bee odor-search hypothesis // Bee Culture. 2007. 135. P. 25—26.

Wenner, Wells 1990 — *Wenner A. M, Wells P. H.* Anatomy of a controversy. The question of a «language» among eels. New York: Columbia Univ. Press, 1990. P. 399.

Wenner, Wells, Johnson 1969 — *Wenner A. M., Wells P. H., Johnson D. L.* Honeybee recruitment to food sources: Olfaction or language? // Science. 1969. 164. P. 84—86.

Wenner et al. 1967 — *Wenner A. M., Wells P. H., Rohlf F. J.* An analysis of the waggle dance and recruitment in honey bees // Physiol. Zool. 1967. 40. P. 317—344.

White 1998 — *White F. J. Pan paniscus* 1973 to 1996: Twenty-three years of field research // Evol. Anthropol. 1998. 5(1). P. 11—17.

Whorf 1940 — *Whorf B. L.* Science and linguistics // Technology Review. 1940. 42(6). P. 229—231

Wilson 1971 — *Wilson E. O.* The insect societies. Cambridge: Harvard University Press, 1971.

Wilson 1975 — *Wilson E. O.* Animal communication // Animal behavior. San Francisco, 1975. P. 264—272.

Wilson 1975 — *Wilson E. O*. Animal communication // Animal behavior. San Francisco, 1975. P. 264—272.

Wilson et al. 2001 — *Wilson M. L., Hauser M. D., Wrangham R. W*. Does participation in intergroup conflict depend on numerical assessment, range location, or rank for wild chimpanzees? // Animal Behaviour. 2001. 61(6). P. 1201—1916.

Wingfield et al. 1982 — *Wingfield J. C., Newman A. L., Hunt G. L. Jr., Farner D. S*. Endocrine aspects of female-femaie pairing in the Western gull (*Larus occidental wymani*) // Behaviour. 1982. 30(1). P. 9—22.

Wolfgramm, Heyne 1990 — *Wolfgramm J., Heyne A*. Tetradic encounters of wistar rats (*Rattus norvegicus*) after social deprivation: Individual behavioural features. Behaviour. 1990. 113(3—4). P. 205—222.

Uexküll 1909 — *Uexküll J. V.* Umwelt und Innerwelt der Tiere. Berlin, 1909.

Zahavi 1975 — *Zahavi A*. Mate selection: A selection for a handicap // Journal of Theoretical Biology. 1975. 53. P. 205—214.

Zahavi 1993 — *Zahavi A*. The fallacy of conventional signaling. Proceedings of the Royal Society of London. 1993. B 340. P. 227—230.

Zahavi, Zahavi 1997 — *Zahavi A., Zahavi A*. The handicap principle. New York: Oxford University Press, 1997.