

## МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ОПИСАНИЯ КОММУНИКАТИВНЫХ СИГНАЛОВ У ПТИЦ: ПОПЫТКА РЕШЕНИЯ

В.С. Фридман

**Methodological problems related to describing of communicative signals in birds: an approach of decision. - W.S. Friedmann. - Berkut. 5 (2). 1996.** - There are two possible ways for describing of birds demonstrations: an apportionment the single signals during the division of time series consisted by demonstrations (TSD) "up-down" on the elements with declined hierarchical level or apportionment the least behavioural elements (elementary motor pattern, EMP) and describing all the signals as consisted from these elements. Their using is discussed. The method, fulfilled the second way of analysis and compiling the species ethogram, is supported and proposed. This method consists from 2 stages. At first all the demonstrations were dismembered from TSD on the EMP. All the more compounded signals are apportioned with help an analysis of correlations between the joint registration all EMP pairs. For each part by EMP the association Pearson's test calculated after that all EMP are tied with correlations together. During breaking the weak connection between the EMP, we receive the single complexes from some EMP — a postures. After several iterations we receive the ethogram, which is steady to the new data. It shows, that the good apportioned demonstrations are discrete and stereotypic, which are the important cause for they releasers effectiveness. The analysis, fulfilled on the second stage, consists from the verification some hypotheses about signal effectiveness in social interactions these demonstrations, which are apportioned as probable communicative signals. We found and described some independent factors influenced on the probability of the signal's appearance in social interactions between members with help of the factor analysis. Then we established, that the each signal's use by woodpeckers in social communication connected only with the signals coordinate on the scale by only one factor. Each factor of some number apportioned factors we interpreted as one social motivation, which is an necessity to deciding some question of social communication. Then we investigated, how effective each signal in the motivation allow the decision the communicative questions by woodpecker. For each signal two indexes of it's effectiveness are calculated: 1) the probability by which this signal determined the result of one social combat (for example, the escape of territorial intruder); 2) the probability by which this signals determined the result of time series by social interactions (for example, the including a part of neighbour territory). The regression curves between these probabilities and the signals point on the motivation scale are parallel.

**Key words:** behaviour, method, description, ritualized demonstration, signal effectiveness, motivation.

Проблемы поиска методологии описания демонстративного поведения птиц встают сразу же, как только результаты сравнительно-этологических исследований кто-либо пытается использовать для целей систематики либо филогенетики. Обе эти дисциплины в качестве средства систематизации разнообразия, представления его в виде неких описывающих правил и построения на основе этих правил естественной системы либо филогенетического сценария соответственно (Песенко, 1989, 1991; Любарский, 1991а, 1991б, 1993а) используют метод гомологий (Любарский, 1993а, 1993б). Под гомологиями понимаются как правила отыскания среди всех мыслимых сходств объектов тех, которые интересны для нас, для построения естественной системы либо филогенетического сценария (Раутиан, 1988; Любарский, 1993а), так и отысканные при их помощи существенные для нас и пригодные для наших интерпретаций сходства (Любарский, 1991б).

Для того, чтобы методика поиска таких сходств с каждой проанализированной их парой приближала нас к истине, а не удаляла от нее — в этом суть гипотетико-дедуктивного метода (Любарский, 1993б) — мы должны, исходя из нашей задачи, задать критерии гомологии таким образом, чтобы в анализ включались лишь те сходства, рассмотрение которых по крайней мере не понижает прогнозность главного результата нашей работы — соответственно естественной системы либо филогенетического сценария (Любарский, 1991б, 1993а, 1993б). Эти критерии были выработаны (Meissner,

1976). При этом оказалось, что приложимость этих критериев для проверки того, гомологичны или нет конкретные рассматриваемые сходства, очень сильно зависит от позиции наблюдателя при производстве сравнительного исследования — сырья для подобного анализа (Раутиан, 1988). Например, визуальные сигналы выюровых птиц при ухаживании гомологичны при рассмотрении целых ансамблей задействованных при ухаживании сигналов, но перестают быть таковыми при сравнении отдельных сигналов (Tinbergen, 1950). Более того, оказывается, что, чем с большего числа точек зрения описано поведение, тем надежнее суждения о гомологии, вынесенные для любого уровня описания (Atz, 1970; Meissner, 1976).

Все это выдвигает на первый план проблему описания демонстративного поведения — без ее решения выявление устойчивых гомологий по сравнительно-этологическим данным в целях их систематического или филогенетического использования невозможно. Как справедливо отметил Е.Н. Панов (1978), именно в отсутствии методологии описания поведения птиц с той точки зрения, которая совпадает со взглядом на демонстрации самих птиц, которая позволяет проникнуть в их Umwelt (окружающую среду), и заключается причина неудачи исследовательской программы классических этологов. В результате теоретические разработки проблемы гомологизации демонстраций предшествовали методологическим разработкам алгоритма описания сигналов (Atz, 1970; Meissner, 1976), а не следо-



вали за ними — и в конце концов повисли в воздухе, придя к такому положению, когда несравнимы не только описания поведения различных авторов, но и разные описания одного и того же автора (Панов, 1978).

Как следствие этого, при нарастании числа описаний репертуаров конкретных видов теоретики могут в зависимости от своего желания выбирать наиболее удобный для их теоретизирования способ описания поведения (см. Logenz, 1989). Естественно, это делает результаты работы этолога неповторимыми и тем самым выводит этологию за пределы науки (Поппер, 1983; Любарский, 1993а, 1993б). Е.Н. Пановым (1983а, 1993б, 1984) справедливо указывается, что вывод сравнительной этологии из затянувшегося концептуального кризиса может произойти лишь при разработке такой методики описания поведения, которая по сопоставимости данных, полученных с ее помощью, могла бы сравниться со сравнительной анатомией (см. также Logenz, 1935, 1937, 1939; Любарский, 1991а; Беклемишев, 1994). Кроме того, поскольку все предыдущие теоретико-этологические конструкты были построены на иных методиках описания демонстраций, отсутствие преемственности подходов между новой и старой методиками описания поведения моментально обесценит все предыдущие этапы этологической мысли и отбросит этологию к “нулевому состоянию”.

Следовательно, при разработке методологических вопросов описания поведения главное — это соответствие какой-либо традиции, противоречить которой можно, лишь развивая, но не отрицая ее (Беклемишев, 1994). Это требует рассмотрения различных сравнительно-этологических традиций в свете их точек зрения на процедуру описания сигналов. Далее мы постараемся сформулировать собственную точку зрения, пригодную, на наш взгляд, к получению соответствующих Umwelt’у птицы и, что самое главное, устойчивых к введению новых данных этограмм (Фридман, 1993а, 1993б, 1993в).

Процедура описания и сравнения объектов есть центральная часть любой естественной науки, и методология сравнительного метода оказывает очень сильное действие на содержание последующих гипотез о природе объектов (Павлинов, 1992, 1995; Любарский, 1993а). Суть этой процедуры заключается в создании правильного представления (формальной модели) внутренней структуры (строения) изучаемого феномена таким образом, чтобы информация о строении объекта, пригодная для управления им, без существенных искажений переносилась из реального объекта в его формальную модель (Панов, 1983а; Павлинов, 1992). Более того, поскольку в реальности проявление природы объекта всегда искажено стохастическими свойствами той материи, на которой проявляется эта природа (Фома Аквинский, цит. по: Любарский, 1991а), то задачей

исследования является отделение в ходе описания “чистой природы” данного объекта от загрязняющих ее флуктуаций реализации (Бэкон, цит. по: Любарский, 1991а).

В результате выведенная нами формальная модель структуры явления должна позволять предсказывать его лучше, чем любое перечисление и усреднение фактических данных (Чайковский, 1990). Именно игнорирование того, что формальная модель пригодна только тогда, когда моделируемая ею часть природы богаче обнаруживаемой при непосредственном наблюдении, привело в кладистической филогенетике к построению филогенетического сценария на основе кладограммы как гипотезы о кладистической истории, в то время как только даваемая в филогенетическом сценарии модель условий и факторов эволюции группы позволяет нам сделать выбор между несколькими кладограммами (Песенко, 1989, 1991; Павлинов, 1992). Далее этот тезис вполне закономерно распространяется не только на кладограмму, но и на систему, построенную на ее основе (Павлинов, 1995). В противном случае нам приходится пользоваться для этого принципом экономии, который, как правило, не проходит фальсификационный тест (Любарский, 1993б).

Этот критерий правильности описания как формальной модели явления хорошо понимался основателем этологии К. Лоренцом. В своей работе “Агрессия” (Лоренц, 1994) он приводит такой замечательный пример подобного эффекта. Если экспериментально подсчитать время существования пары серых гусей (*Anser anser*) без смены партнеров, то полученное распределение предскажет нам судьбу наугад взятой пары с меньшей точностью, чем формальное правило — “пара существует до невозможности одному из партнеров исполнять свою роль”. Из этого правила следуют несколько критериев, по которым следует отбирать различные варианты методологии описания поведения на предмет их адекватности, то есть способности отвечать на следующие вопросы. 1) Как обнаружить те “границы” между элементарными сигналами, которые мы должны выделить из потока поведения? 2) Как проверить правильность (т. е. значимость для птиц) выделенного сигнала и что делать в случае обнаружения ошибки выделения? 3) Как определить, закончили ли мы выделение всех сигналов или должны продолжать эту процедуру?

Во-первых, это критерий непротиворечивости с традицией, то есть новая методология описания поведения должна как-то интерпретировать полученные предшественниками описания, но не напрочь их исключать из своего рассмотрения как неадекватные. Противоречия между предшествующими методологиями должны разрешаться не “за” или “против” одной из них, но путем создания некоторой синтетической точки зрения, в которой все



они получают свое отражение, как частные приложения некоторого более общего взгляда (Hinde, 1981; Caryl, 1979, 1981; Панов, 1983б, 1984; Раутман, 1988; Лоренц, 1994).

Во-вторых, это критерий сопоставимости создаваемых разными авторами при помощи данной методологии описаний. Такая сопоставимость должна осуществляться даже при игнорировании теоретических взглядов авторов описания — новый исследователь должен быть способен, ничего не зная о теоретико-этологических взглядах данного автора, воспроизвести данное описание (Панов, 1983а; Любарский, 1991а, 1991б). Кроме того, эта методология должна быть способна воспроизводить описания поведения, отвлекаясь от личности их авторов и указывая на способы согласования различных описаний в случае возникновения противоречия между ними. Иными словами, если авторы А и Б представили расходящиеся описания поведения, то какие исследования надо предпринять, чтобы эти противоречия снялись описанным в предыдущем абзаце способом (Tinbergen, 1942, 1950; Atz, 1970; Любарский, 1993а, 1993б)?

В третьих, это критерий устойчивости полученных описаний к новым данным. Иными словами, методология производства описаний должна допускать совершенствование их устойчивости таким образом, что накопление новых данных с каждым этапом этого совершенствования приводит ко все более несущественным для описания в целом нововведениям. В то же время эта методология должна быть открытой для новых данных, то есть способной находить им место в своих построениях, исключая их игнорирование (Панов, 1984; Любарский, 1991а, 1993б). Любопытно, что эти критерии фактически соответствуют разработанным А.А. Любищевым (1968) критериям допущения эволюционных теорий на рассмотрение их адекватности. В этом сказывается отмеченная еще К. Лоренцем (Lorenz, 1937, 1939) уникальность методологии описания в сравнительной морфологии как единственной удовлетворительно разработанной методологии биологического описания (Любарский, 1991б, Беклемишев, 1994). Естественно, что в этом случае методология описания и интерпретации сравнительных данных, принятая в морфологии, окажется первым кандидатом на проверку адекватности своего приложения к описанию демонстративного поведения.

Исторически так это и произошло. Конрад Лоренц (сравнительный анатом по образованию!) в своей первой теоретической работе “Компаньон в мире птиц” (Lorenz, 1935) создал представление о ритуализированной демонстрации, по функции являющейся релизерным сигналом. По форме эти обнаруженные им демонстрации были устойчивы не менее, чем морфоструктуры, выделяемые сравнительными анатомами. Именно Лоренцом в после-

дующих работах (Lorenz, 1937, 1939) были указаны критерии устойчивости формы ритуализированных демонстраций — это стереотипность, позволяющая выделять сигнал как отдельный, несмотря на постоянное наличие мелких отклонений от “идеализированной” формы, и опознавать его как тот же самый при последующих выделениях; демонстративность, позволяющая провести четкую границу между выделяемыми из потока поведения дискретными сигналами, обладающими релизерностью функционирования и направленными на обслуживание социального общения компаньонов, и континуальным повседневым поведением, направленным на обслуживание физиологических потребностей организма; экстравагантность как мера резкости границы между сигнальным и несигнальным поведением, отражающая важность данного сигнала для обслуживания потребностей социальной жизни вида.

Устойчивость формы любой морфоструктуры есть проявление борьбы частей в целом организме, исход которой определяется потребностями целого (Шмальгаузен, 1982), в меру которых растет как автономность морфогенеза частей (особенно тех, на которые делается адаптивная ставка), так и регулирующая роль целого, позволяющая осуществлять целостные свойства организма частично несмотря, а частично благодаря автономизации и специализации частей — это требует все более эффективных способностей целого регулировать развитие все более автономных частей (Раутман, 1988). На уровне строения организма это выражается в росте силы корреляций между частями, росте устойчивости достигнутых корреляций и появлении новых корреляций — все филогенетическое преобразование морфологии может быть описано как чередование стабилизации (упрочения старых корреляций и закрепления новых) и дестабилизации (разрушения старых корреляций) (Шмальгаузен, 1982; Раутман, 1988) — максимально безопасный в смысле вымирания способ эволюционирования.

Из этого прямо следует необходимость системного рассмотрения каждого отдельного релизерного сигнала. Целостные потребности этой системы определяются успешностью его функционирования в системе-социум и могут быть выражены любой мерой позитивного воздействия этого сигнала на выявление исхода взаимодействий в данном контексте (Lorenz, 1989; Фридман, 1993а, 1993в, математическое моделирование см. Enquist, 1985). Это позволяет представить функциональную нагрузку данного сигнала, а, значит, и адаптивную ставку, сделанную на данный сигнал естественным отбором, при помощи гистограммы вероятностной точности передачи релизерными сигналами различных смыслов. Это сделать тем более просто, что по определению релизерного сигнала (Lorenz, 1935) суммарная информация, передаваемая сигналом,



есть аддитивная сумма информации, передаваемой в каждом отдельном наборе компаньонов — мотивации с характерным для нее набором социальных ролей и тем более, что такое свойство релизерных сигналов продемонстрировано в эксперименте (Moynihan, 1955, 1958, 1962, 1970; Tinbergen, 1959; Blurton-Jones, 1962, 1968; Simpson, 1968; Paton, 1986; Veen, 1987). В отличие от человеческой речи, здесь отсутствует воздействие других смыслов сигнала на тот смысл, который передается в актуальном сообщении, и партнер по взаимодействию самой спецификой действия релизерного сигнала отказывается от возможности вспомнить любой иной его смысл — на этом построена гидравлическая модель мотивации (Tinbergen, 1959; Lorenz, 1989).

В этом случае, приняв подтвержденную экспериментально концепцию релизерного сигнала, мы в состоянии рассматривать социальную функцию сигнала как нечто неизменное за время составления описания поведения (Lorenz, 1935, 1939, 1941), то есть принять основной постулат сравнительной морфологии. Он гласит: “динамика изменения функциональных параметров морфоструктур несет в себе гораздо меньше пригодной информации для эволюционных и систематических трактовок, чем динамика их формы” (Раутиан, 1988).

Этот постулат позволяет, с одной стороны, проводить описание формы сигналов до и независимо от исследования как функции целых сигналов, так и подфункций их частей. С другой стороны, он позволяет сперва описать форму ритуализированных демонстраций, а уже затем гипотетизировать о функциональной нагрузке выделенных частей сигналов и целых сигналов. С третьей стороны, он запрещает априорные утверждения о функциональной нагрузке сигналов, построения априорной иерархии функций сигналов, и уже затем описание демонстративного поведения так, чтобы специально выделять те части, которым сперва придумана функция (Панов, 1978, 1983а, б).

Именно путем первоначального построения иерархии морфоструктур и последующего подыскания функции для каждого структурного подразделения каждого иерархического уровня развивалась и достигла успехов сравнительная морфология (Воробьева, 1990; Беклемишев, 1994). Именно этим методом были проведены описания репертуаров, которые вошли в золотой фонд сравнительной этологии и могут быть использованы и ныне: утиных (Lorenz, 1941), чаек (Moynihan, 1955, 1958, 1962; Tinbergen, 1959) и многих других групп. Наоборот, когда задача описания формы демонстраций рассматривалась как вторичная и вытекающая из функциональных, установленных образом социальной жизни, требований к сигналам, не удавалось ни обнаружить устойчивых различий видов по выделенным сигналам (Short, 1971; Winkler, Short, 1978), ни надежно установить социальную функ-

цию выделенных сигналов (Панов, 1978). Именно так родились представления о континуальности сигнального репертуара и предельной вырожденности смысла тех сигналов, которые все-таки нам удалось выделить (Панов, 1978, 1983а).

Из вышесказанного следует, что первой задачей описания репертуара сигналов должно являться описание строения их формы, взятой безотносительно к функциональной нагрузке того, что мы выделяем из потока поведения, наблюдаемого во время регистрации. При этом системное рассмотрение формы сигнала требует как выделения целостного сигнала, так и выделения входящих в него частей (элементарных движений по Stokes, 1962а, 1962б). При этом, в соответствии с точкой зрения И.И. Шмальгаузена (1982), основным системным параметром, оценивающим устойчивость объединения элементарных движений в ритуализированную демонстрацию (что означает выделимость ее из потока поведения), будут являться сила и устойчивость корреляций частей сложного сигнала друг с другом по совместному появлению. Ее оценивают для каждой пары частей сигнала парные коэффициенты ассоциации  $r_A$  (Лакин, 1989); целостные свойства сложного сигнала — сила составляющих его корреляций и разнообразие входящих в него частей может быть оценено как множественный коэффициент корреляции  $R_i$  (Лакин, 1989) и мера разнообразия  $H = -\sum (r_{Ai} \log_2 r_{Ai})$ . Эти показатели позволяют снять остроту спора между сторонниками дискретной и континуальной коммуникации (Moynihan, 1970; Панов, 1978), представив этограмму в виде набора демонстраций, каждая из которых имеет варьирующее от 0 до 1 значение  $R_i$  — оно является мерой ее дискретности.

Из этого следует, что такое описание поведения не может не быть иерархическим, точно также, как иерархично сравнительно-морфологическое описание (Tinbergen, 1942, 1950; Любарский, 1993а). Однако каким путем нам выстроить эту иерархию? Здесь возможны два варианта решения. Первый из них поддерживался Нико Тинбергенем (Tinbergen, 1942, 1950) и заключался в том, что мы должны в потоке поведения найти естественные границы между сигналами различных иерархических уровней и в соответствии с этими “надрезами” поведенческого континуума выделить сигналы. Этим сразу же достигается и соответствие выделенных сигналов природе, и независимость выделения сигнала от априорного толкования его функции — но только в том случае, если окажется, что подобные “надрезы” существуют в природе и независимы от функционирования сигналов в ходе социальных взаимодействий.

Первая же попытка применить эту методику для описания репертуаров вьюрковых птиц (Hinde, 1955, 1956) и чаек (*Larus ridibundus*, Moynihan, 1955, 1958) показала, что оба этих условия не



выполняются. Во-первых, обнаружилось давно известное лингвистам явление, когда успешно употребляемый в социальных взаимодействиях сигнал начинает становиться все более вариабельным и все менее дискретным без потери своей коммуникативной функции — в этологии это получило название эмансипации сигнала. Во-вторых, оказалось, что наличие естественных границ между демонстрациями очень сильно зависит от успешности взаимодействия и взаимной конгруэнтности мотивационных состояний птиц — при безуспешности взаимодействий эти границы становятся все более размытыми. В-третьих, чем успешнее использование демонстрации при социальных контактах, тем менее явственны границы между ее частями низшего иерархического уровня. В-четвертых, чем выше уровень иерархии элементов поведения, тем с большим трудом мы выделяем соответствующие “надрезы” без знания о сопутствующей взаимодействию обстановке — ориентации птиц друг относительно друга, расстояния до значимых частей участка, этапа годового цикла и пр. — в результате выделенные элементы все менее инвариантны и все более зависимы от контекста функционирования. В-пятых, без учета функционального аспекта употребления сигнала в данном взаимодействии не удастся разделить поток поведения на сигналы без остатка.

Этот результат был интерпретирован этологами двояко. С одной стороны, отсюда как бы следует, что если природные “надрезы” потока поведения зависят от функционирования сигналов, то необходимо сперва изучить его — это проявилось в рождении теорий конфликта мотиваций (Moynihan, 1955, 1958; Tinbergen, 1959; Veen, 1987), типичной интенсивности (Morris, 1956, 1957, 1958) и эмансипации (Groothuis, 1989a, 1989b). Эти теории были созданы *ad hoc* для улучшения результатов одномерного описания ритуализированных демонстраций с целью создать не обнаруживающуюся в эксперименте дискретность и иерархичность формы сигналов.

Однако практическое применение этих гипотез к наблюдаемому демонстративному поведению (Kruijt, 1964; Nelson, 1965; Miller, Hall, 1968), равно как и математическое моделирование поведения на основе этих гипотез (Hazlett, Estabrook, 1974a, 1974b; Rubinstein, Hazlett, 1974) показало, что функциональное толкование поведения очень сильно зависит от выделения сигналов. Более того, показано, что различные способы выделения сигналов могут влиять не только на механизмы коммуникации данным сигналом, но и на важнейшую его характеристику — релизерный смысл, который всеми классическими этологами признавался инвариантным (Paton, 1986). До логического конца эту точку зрения довел Е.Н. Панов (1978, 1983а), считающий, что, поскольку членение потока поведе-

ния на релизеры не обнаруживается методами классической этологии, а смысл выделяемых сигналов релятивен, то сигнализация у птиц континуальна, а контексто-специфическое значение резко убывает при переходе от высших иерархических уровней членения поведения к нижним.

Однако что нам мешает избрать второй способ построения соответствующей природе иерархии ритуализированных демонстраций? Этот способ заключается в логическом анализе иерархии тех элементов поведения, которые мы ожидаем обнаружить у птиц. Сперва чисто логически конструируются элементарные “кирпичики” поведения, и задаются условия их объединения в элементы высших иерархических уровней так, чтобы сигнал  $i$ -го уровня разлагался на сигналы  $i-1$ -го уровня без остатка. Далее мы пробуем описать поведение птиц как последовательность выделенных нами элементарных “кирпичиков”; элементы поведения всех более высоких уровней конструируются апостериорно, при обработке протоколов наблюдений. Если же в ходе наблюдений мы увидим, что какой-либо из выделенных элементов не соответствует критериям выделения его как отдельного, то мы его разделяем либо сливаем с другими элементами различными способами, но так, чтобы точность выделения в целом увеличивалась. Если же окажется, что это невозможно, то мы пересматриваем выделение большей совокупности сигналов и так далее до пересмотра всей системы выделенных “кирпичиков” поведения при ее неадекватности в целом. Таким образом, предлагаемая схема выделения сигналов включает в себя этап их логического конструирования и этап проверки реальности выделенных конструкций, то есть осуществляет гипотетико-дедуктивный метод (Песенко, 1991; Любарский, 1993б).

Впервые о возможности подобного рода концептуальной схемы описания поведения заговорил Марлер (Marler, 1961), хотя подобного рода неопубликованные построения были у советского этолога В.А. Вагнера (И. Седлецкий, личное сообщение). Примечательно, что к необходимости подобного же логического анализа иерархического строения ритуализированных демонстраций пришел и Е.Н. Панов (1978), хотя и с совершенно иных теоретических позиций. Заклучив о континуальности сигнального репертуара вида и предельной вырожденности социальной функции сигнала на низших уровнях их иерархии, мы неизбежно приходим к выводу о значимости именно формальной логики при построении иерархии форм сигналов как единственно надежном ориентире, позволяющем экономно описать континуум поведения (Панов, 1978). Поскольку Е.Н. Панов (1978) считал, что социальная функция у сигналов низших иерархических уровней просто отсутствует, то естественно, что его классификация морфологична в луч-



шем смысле этого слова, представляя собой логически подразделенное описание поведения безотносительно к его функции.

Тогда естественно, что именно принятая Е.Н. Пановым (1978) схема описания и членения потока поведения может явиться основой для построения системы описания набора ритуализированных демонстраций вида — этограммы. Каждое подразделение потока поведения нами рассматривается как гипотеза о реальных сигналах, следствия которой могут быть фальсифицированы экспериментом (сходный подход в филогенетике при описании структуры кладистических отношений видов таксона см. Песенко, 1991; Павлинов, 1992). В результате построение такой гипотезы практически никак не зависит от априорных теоретических представлений исследователя, ограничивающих рассмотрение разнообразия сигналов в полном объеме — эти ограничения появляются лишь в зависимости от того, какие следствия из нашей классификации сигналов фальсифицированы экспериментом, а какие нет (Поппер, 1983; Песенко, 1991).

Это позволяет нам дополнить изложенные выше требования к гипотезе о членении потока поведения.

1) Критерием выбора между различными описаниями подразделения потока поведения на сигналы должна стать устойчивость выделенных сигналов любого иерархического уровня. Для сложных сигналов иерархического уровня выше первого это должна быть устойчивость корреляций по совместному появлению между их элементами. Именно такой подход позволил выделить устойчивые группы элементарных движений в репертуаре синиц, количественно оценить эту устойчивость и затем подобрать каждой выделенной группе элементарных движений функцию (Stokes, 1962a, 1962b).

2) Критерием для проверки устойчивости должно быть отсутствие различий между описаниями, сделанными для различных особей, различных поселений и в различное время. Количественной мерой этого критерия служит индекс гетерогенности (Ratton, Cayl, 1986). Сигнал должен включаться в этограмму лишь в том случае, если этот индекс не достоверен.

3) Этограмма должна быть завершенной и конечной. Мерой того, что отношение числа выделенных сигналов к предельно возможному их числу при данной схеме членения потока поведения приближается к единице, служит достоверность выхода на плато кривой роста числа выделенных сигналов от числа наблюдений. Если же на этом плато встречаются выбросы, то мы должны продолжать анализ для их ликвидации.

С целью выполнения этих требований и была разработана наша методика описания демонстративного поведения и членения потока поведения

(Фридман, 1992, 1993а, 1994). За основу было взято предложенное Е.Н. Пановым (1978) определение ЭДА, из которых затем строили все элементы поведения более высоких иерархических уровней. Так была получена этограмма, состоящая из конечного числа элементов поведения, могущих быть сигналами. Следовательно, первая часть нашей гипотезы о реальном разделении потока поведения формулируется так “Сигнальный репертуар данного вида состоит из  $N$  сигналов с соответствующими значениями  $R_i$  и  $H$ ”.

Вкратце это можно описать так. Сперва все сложные действия птицы описывали как сумму ЭДА. Показано, что у всех ЭДА отношение длительностей удержания и смены  $>3-4$ . В итоге поток поведения “развалился” на дискретные элементарные движения. В качестве более сложных демонстраций выделяли комбинацию  $i$  одновременных ЭДА — позы. Их выделяли при корреляционном анализе вероятностей совместного появления  $i$  ЭДА. Для каждой пары ЭДА вычисляли достоверность и устойчивость этой вероятности, выраженной в виде коэффициента ассоциации ( $r_A$ ); полученную плеяду разрывали на части — позы, обрывая слабые связи по скачку связности. Значение  $r_A$ , при которой рвали связь, подбирали так, чтобы максимизировать число выделенных поз, но не в ущерб их дискретности. Сходно выделяли системы поз.

В итоге получен перечень ритуализированных демонстраций — возможных сигналов. Для каждого элемента перечня вычислены такие характеристики, как сила связи ЭДА в позе ( $\Sigma(r_A^2)/i$ ) и сложность позы ( $-\Sigma_A \log_2 r_A$ ), а также ее стереотипность (нормированное отклонение балльных оценок отклонений исполнения демонстрации от наиболее частого исполнения), экстравагантность (отношение сложности демонстрации к максимально возможной сложности, равной  $\log_2(\Sigma_A)$ ) и дискретность (отношение силы связи элементов демонстрации к силе той связи, обрывом которой выделяется данный сигнал). Их оценка позволила предложить естественную шкалу континуума стереотипности и дискретности демонстраций.

На втором этапе формулирования нашей гипотезы мы должны каждому из выделенных сигналов поставить в соответствие количественную и качественную меру его способности к двоякого рода манипуляции поведением (Dawkins, Krebs, 1978). С одной стороны, мы должны измерить и охарактеризовать способность данного сигнала влиять на поведение других птиц в различных ситуациях общения — именно этот аспект действия сигнала акцентируется в обычной трактовке понятия релизера (Lorenz, 1935, 1939; Лоренц, 1994). С другой стороны, мы должны измерить и охарактеризовать способность птицы видоизменять свое поведение с учетом полученного от другой птицы сигнала и учитывать переданную им информацию — именно



этот аспект учитывается в функциональной трактовке релизера как выразителя определенной мотивации (Tinbergen, 1950). Тогда единство этих двух способностей сигнала передавать своей формой некоторую значимую информацию может быть определено как коммуникативный смысл сигнала (Фридман, 1993в).

В том случае, если мы вслед за Конрадом Лоренцом (Lorenz, 1937) рассматриваем коммуникативный сигнал как средство поддержания и изменения состояния животного в социальной системе, отдельного от физиологического состояния (Lorenz, 1935; Фридман, 1993в; Гольцман и др., 1994; Лоренц, 1994), то коммуникативный смысл сигнала становится тождественным его социальной функции.

Тогда, если социальная система рассматривается как целостность, устойчивость и структура которой создаются определенными (правильными) исходами социальных взаимодействий (Панов, 1983а; Фридман, 1993в; Гольцман и др., 1994), то мы в состоянии так охарактеризовать социальную функцию сигналов. Прежде всего, должно наблюдаться соответствие или хотя бы отсутствие противоречий между влиянием сигнала на исход единичного взаимодействия и на исход меняющей социальную структуру серии взаимодействий. К примеру, эффективность сигнала в завершении охраны внегнездовой территории бегством противника должна хорошо коррелировать с эффективностью прекращения им после серии конфликтов попыток вторжений. При этом на природу как самой эффективности действия сигнала, так и на природу влияющих на эту эффективность факторов не должно накладываться никаких априорных ограничений (Enquist, 1985; Bond, 1989).

Но для количественной оценки эффективности сигналов сперва необходимо произвести качественную оценку передаваемой ими информации — не случайно слово “смысл” применительно к речи указывает в первую очередь на то, для чего может быть использована полученная информация (Симкин, 1980). Это невозможно без выявления контекста коммуникации: если рассматривать коммуникацию как диалог (в общем случае — полилог), то последний невозможен без предмета диалога, а именно той части социальной системы, целостность и устойчивость которой “обсуждается” и либо поддерживается, либо ослабляется в ходе взаимодействия. Тогда понятие социального контекста будет соответствовать духу и букве понятия Кумпан’а (набора компаньонов для социального общения, задающего возможные взаимодействия между ними см.: Lorenz, 1935).

В результате качественную оценку передаваемой сигналом информации можно произвести, если каждому сигналу поставить в соответствие конкретную особенность социального контекста, в кото-

рой он действует. При этом, поскольку при составлении социальной системы из одиночных птиц они сперва обмениваются информацией о собственном состоянии и лишь потом это состояние корректируется их социальными отношениями (Попов, 1986; Гольцман и др., 1994), то качественная оценка влияния социального контекста на сигнал должна быть произведена в 2 этапа.

На первом этапе социальный контекст рассматривается как фактор, вызывающий появление сигнала у еще не начавшей взаимодействовать птицы, но уже готовой “вести диалог” в данном контексте. На втором этапе рассматривается, каким образом птицы видоизменяют поведение друг друга, стремясь закончить общение позитивным для поддержания данного социального контекста результатом. При этом, поскольку сигнализация о состоянии *in vivo* предшествует социализации и изменению социального статуса, то этапы должны следовать друг за другом именно в приведенном порядке.

Таким образом, первый этап заключается в выявлении воздействия особенностей контекста на вероятность появления данных сигналов при общении особей. При этом естественно, что все многообразие воздействий тех особенностей контекста, которые мы можем измерить, и многообразие влияющих на появление данной группы сигналов контекстов удобнее всего свернуть переходом от многомерного пространства контекстов и их признаков, априорно как-то скоррелированных друг с другом, к пространству нескоррелированных ортогональных факторов — промежуточных переменных, оказывающих влияние на дисперсию вероятности появления сигналов и объясняющие ее своими значениями (Blurton-Jones, 1968; Simpson, 1968).

Эта задача в соответствии с методологией факторного анализа решается именно им (Лакин, 1989). В результате проведения такого анализа все сигналы будут разбиты на  $N$  групп, каждая из которых появляется в зависимости от уникального сочетания координат  $N$  факторов. Этот анализ уже был использован для выделения контекстов появления брачных сигналов горчака (Wierkema, 1961; Лоренц, 1994). При этом выделенные ортогональные факторы, вызывающие поведение сигналов, в силу соответствия определению мотивации (Лоренц, 1994) и являются этими мотивациями, в то время как измеряемые нами признаки контекста — индикаторами мотивации. Точность индикации может быть оценена при помощи того же факторного анализа, в котором оценивается измеренный в  $R^2$  (доле объясненной дисперсии) вклад индикатора мотивации в мотивацию. Сразу заметим, что этот метод не запрещает любую корреляцию индикаторов мотивации друг с другом; отсеивание же неинформативных индикаторов и добавление информативных можно производить, пользуясь стремлением к рос-



ту доли объясненной факторами дисперсии вероятности появления сигналов как критерием выбора индикатора.

Основной проблемой трактовки результатов факторного анализа является вопрос трактовки биологического смысла (= качественных особенностей социального контекста) выделенных факторов-мотиваций (Лакин, 1989). При этом необходимо пройти между Сциллой априорного функционального истолкования выделенных факторов, основанного лишь на том, какие индикаторы дают наибольший вклад в данный фактор (Wierkema, 1961), и Харибдой полного отказа от познания существа выделенных факторов и ограничения себя лишь описанием составляющих данный фактор индикаторов. Последний подход в этологии ознаменовался отказом от выявления мотивации, которую выражает сигнал, и перехода к взвешенному описанию ситуаций, в которых он встречается (Панов, 1978; Winkler, Short, 1978).

Попробуем решить эту задачу, основываясь на определении мотивации как внутренней переменной, побуждающей животное к поведению, определенному его социальным статусом или социальной ролью (Lorenz, 1937; Лоренц, 1994). Из единственности такой переменной следует, что она является тем внутренним фактором, который и только который оказывает влияние на появление сигналов в зависимости от собственной силы (Лоренц, 1994). Из невозможности прямого измерения силы этого фактора следует, что мы по полученным в факторном анализе результатам должны заменять силу самой мотивации силой измеримых в природе индикаторов мотивации. Причем в качестве действующего фактора эти индикаторы должны быть взяты в той комбинации, которая слагает данную мотивацию, а их значения взвешены по соответствующим  $R^2$ .

Из вышесказанного видно, что нам приходится решать 2 задачи: 1) выявление воздействия группы факторов на отклик и измерение силы этого воздействия и 2) отсутствие прочих факторов, воздействующих на отклик. В соответствии с существом дисперсионного анализа (Лакин, 1989) такая задача решается именно им.

Заметим, что наши рассуждения никак не ограничены тем фактом, что в результате анализа получено взаимно-однозначное соответствие между мотивациями-факторами и их индикаторами типа расстояния от центра участка или времени от начала весеннего возбуждения, то есть демонстрацией релизерности сигналов по первой части определения релизера (Lorenz, 1935, 1937; Лоренц, 1994). Наоборот, мы готовы рассматривать в дисперсионном анализе (и его возможности это позволяют) любое совместное действие силы индикаторов, то есть наши рассуждения совершенно свободны от априорных предположений о природе мотивации.

Более того, как только мы охарактеризуем влияние мотивации на появление сигнала соответствующим  $R^2$  и покажем единственность этого влияния, а именно то, что  $(1-R^2)$  дисперсии появления сигнала обусловлено действием случайной дисперсии  $s_z^2$ , то мы сразу же снимем давно мучивший этологов вопрос о релизерности либо нерелизерности сигналов (Hinde, 1981; Caryl, 1979, 1981; Groothuis, 1989a, 1989b).

Тогда при помощи дисперсионного анализа мы решаем первую часть задачи — показываем, насколько вероятность появления сигналов связана со значениями индикатора либо индикаторов мотивации. В результате мы получаем график появления сигналов друг за другом в зависимости от силы мотивации — это позволяет определить место каждого сигнала на шкале силы мотивации. Доказательство единственности места сигнала на мотивационной шкале включает в себя доказательство единственности данной мотивации как силы, влияющей на появление сигнала, и доказательство достаточности данного набора индикаторов мотивации для ее точной оценки. Оно заключается в демонстрации отсутствия достоверного роста  $R^2$  как при увеличении числа рассмотренных индикаторов, так и при введении в дисперсионный анализ значений иных мотиваций.

Еще одним результатом проведенного нами анализа влияния мотивации на появление сигнала является возможность ранжирования всех выделенных мотиваций по степени релизерности их сигналов, то есть по величине объясненной с их помощью и измеренной  $R^2$  доле дисперсии вероятности появления сигналов. В итоге удастся получить естественную иерархию мотиваций по релизерности, показывающую значимость каждой отдельной мотивации для вида и соответствующую значимости для вида коммуникации в соответствующем контексте.

Расставив сигналы по мотивационной шкале, мы должны завершить качественную характеристику их смысла выяснением функции каждой из мотиваций, то есть мы должны понять, какую мотивацию выражает каждый индикатор. Для этого снова воспользуемся требованием соответствия между эффективностью сигнала в единичном взаимодействии и эффективностью сигнала в серии взаимодействий, меняющих социальную структуру. Набор возможных исходов тем и других может быть выявлен прямым наблюдением, нам нужно лишь рассчитать вероятности появления исходов  $a_1, a_2, a_3 \dots a_n$  вслед за появлением сигнала  $q$ .

Для этого все взаимодействия делились на две группы в соответствии с предложенной классификацией на краткие и длительные (Enquist, 1985; Фридман, 1993а). В ходе кратких взаимодействий птицы лишь обмениваются парой поз, что позволяет непосредственно вычислить эмпирическую вероят-





ность исхода взаимодействия и при помощи критерия  $\chi^2$  сопоставить ее с вероятностью случайного завершения взаимодействия или “войны нервов” по Кэрилу (Caryl, 1979, 1981). Пространство логически возможных исходов конструируется мысленно, пополняясь при наблюдениях.

В ходе длительных взаимодействий при обмене многими сигналами прямой подсчет вероятности исхода невозможен. Тогда мы использовали коэффициенты корреляции между временем экспозиции сигнала и исходом взаимодействия для случая соответствия между этим коэффициентом корреляции и  $R^2$  дисперсионного анализа по вероятности появления сигнала. Если же такое соответствие отсутствовало, то рассматривали экспозицию данного сигнала как фактор дисперсионного анализа, влияющий на исход взаимодействия, и выражали силу влияния данного сигнала через  $R^2$ . Таким образом удастся выявлять те сигналы, которые экспонируются короткое время, но оказывают сильное воздействие на конфликт.

Полученная цифра при ее инвариантности к особенностям социального контекста рассматривалась как количественная мера релизерной эффективности сигнала, но лишь в том случае, если удастся показать единственность набора вызываемых сигналом исходов. При этом, поскольку каждое из взаимодействий в социальной системе заканчивается либо положительно — подтверждением социального статуса, либо отрицательно — уничтожением старого социального статуса (Попов, 1986; Гольцман и др., 1994), то для каждого сигнала помимо вероятности стимуляции определенного исхода взаимодействия мы должны вычислить и вероятность завершения взаимодействия ничем. При этом мы не накладываем никаких ограничений на возможность сочетания как стимулирующей, так и ингибирующей эффективности в одном сигнале. Лишь после того, как было обнаружено, что одни сигналы оказывают только стимулирующее в конкретном контексте, а другие — только ингибирующее действие в любом контексте, родилось представление о релизерных и эмоциональных сигналах (Фридман, 1992а, 1993а, 1993в, 1994).

Оценив релизерную эффективность каждого сигнала количественно, мы оказываемся способными проконтролировать правильность выделения нами мотиваций. Если сигналы появляются на шкале мотивационной силы только в зависимости от этой силы, то тогда эффективности сигналов должны изменяться монотонно и линейно в зависимости от места сигнала на мотивационном градиенте (Лоренц, 1994). Степень монотонности и линейности изменения эффективностей сигналов можно оценить статистически, например, при помощи программы MESOSAUR. Как только эта программа выдаст положительный результат, мы заключаем, что мотивация выделена нами по индикаторам мотива-

ции правильно и эти индикаторы обеспечивают индигирование со 100 %-ной точностью.

Это позволяет сделать заключительный шаг анализа и перейти к качественному определению специфики социального контекста, в основе которого лежит данная мотивация. Мы выяснили, что сигналы появляются только в зависимости от мотивации и мотивация же определяет согласованность между результатом одного взаимодействия и результатом серии взаимодействий, в ходе которой меняется социальная структура поселения. Тогда кривые регрессии зависимости эффективности сигналов как в единичном взаимодействии (кривая А), так и в серии взаимодействий (кривая Б) от места сигнала на градиенте мотивации должны быть параллельны в случае соответствия между выбранным нами аспектом социальной системы с характерной социальной структурой и мотивацией действующих в этом аспекте сигналов! Например, если сигналы 1–8 *Dendrocopos major* являются сигналами мотивации охраны внегнездовой территории, то при рассмотрении того аспекта, в котором они встречаются чаще всего — зимних и осенних территориальных конфликтов — удастся обнаружить параллельность регрессий зависимости как вероятности бегства, так и вероятности удержания данной части участка от места сигнала на градиенте.

Если кривые А и Б параллельны, то биологический смысл мотивации, лежащей в основе соответствующих сигналов, соответствует специфике того аспекта социальной системы, в которой эти сигналы встречаются. Если же кривые А и Б не параллельны, то мы рассматриваем раз за разом разные аспекты социальной системы вида с характерным для них набором социальных ролей, пока не придем к тому аспекту, в котором параллельность кривых А и Б соблюдается. Поддержание социальных отношений в этом аспекте социальной системы и будет биологическим смыслом соответствующей мотивации.

Кроме того, на этом этапе мы в состоянии независимо проконтролировать правильность установленного нами ранга мотивации. Поскольку мерой ранга мотивации, мерой ее значимости служит сила мотивационного состояния  $A_i$ , необходимая для поддержания социальных отношений с эффективностью  $P_i$ , то ранжированная высота уравнения регрессии  $P_i$  в серии взаимодействий =  $f(P_i$  в одном взаимодействии) для всех сигналов данной мотивации есть ее ранг. В случае отсутствия корреляции определенных первым и вторым способом рангов мы получаем сигнал о том, что выборка взаимодействий, по которой определено  $P_i$ , явно недостаточна.

В результате функционального анализа части сигналов из выделенных на первом этапе удастся поставить в соответствие количественную и качественную меру их социальной функции — их мес-



то на мотивационном градиенте специфической мотивации определенного ранга и их эффективность в этом качестве. Тогда очевидно, что если наша этограмма есть гипотеза о реально выделяемых из потока поведения коммуникативных сигналах, то критерии ее фальсификации будут следующие.

Для каждого отдельного сигнала гипотеза о том, что он может быть выделен из контекста, опровергается сразу же, как мы установили, что в результате функционального анализа не удается выявить его коммуникативный смысл. В таком случае этот сигнал должен разделяться на части либо сливаться с прочими сигналами, причем необходимо рассмотреть все варианты его слияния и разделения.

Для целой этограммы критерием ее пригодности служит прогностичность выделенных сигналов для социального поведения птицы. Рассмотрим каждый выделенный сигнал как фактор, а время его экспозиции как градацию фактора. Тогда мы в состоянии в дисперсионном анализе проверить действие каждого из факторов либо их сочетаний на отклик — вероятность определенного исхода взаимодействий соответствующего социального контекста. Величина  $R^2$  означает пригодность всей этограммы для прогнозирования поведения птиц в соответствующем социальном контексте.

Если этот  $R^2$  близок к 1,000 и всем сигналам удается отыскать функцию, то этограмма оставляется без изменений. Если же это условие не выполняется, то рассматриваются новые этограммы, которые строятся так. Сигналы, у которых обнаружена функция и которые в дисперсионном анализе показали свою пригодность для прогнозирования поведения птиц, оставляются без изменений. Все прочие сигналы подразделяются на части либо сливаются внутри себя — вся совокупность  $N$  возможных вариантов подразделения либо слияния дает нам  $N$  этограмм. Каждая из них подвергается такому же фальсификационному тесту после прохождения обоих этапов формулирования гипотезы о реальном подразделении потока поведения.

Если в результате прохождения этого теста  $R^2$  пригодности новой этограммы для прогнозирования поведения птиц у новой этограммы будет выше, чем у старой, то старая этограмма отбрасывается и выбирается новая, и так до тех пор, пока  $R^2$  этограммы не станет близким к 1,000. Если же это не так, то старая этограмма остается в силе.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. (1994): Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd. 1-227.
- Гольцман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В. и др. (1994): Синдром социальности: сравнительное исследование поведения песчанок. - Ж. общ. биол. 55 (1): 49-69.
- Лакин Г.Ф. (1989): Биометрия. М.: Высшая школа. 1-211.
- Лоренц К. (1994): Агрессия. М.: Прогресс-Универс. 1-272.
- Любарский Г.Ю. (1991а): Изменение представлений о типологическом универсуме в западноевропейской науке. - Ж. общ. биол. 52 (3): 319-333.
- Любарский Г.Ю. (1991б): Объективация категории таксономического ранга. - Ж. общ. биол. 52 (5): 613-626.
- Любарский Г.Ю. (1992): Биостилистика и проблемы классификации жизненных форм. - Ж. общ. биол. 53 (5): 649-661.
- Любарский Г.Ю. (1993а): Метод общей типологии в биологических исследованиях. I. Сравнительный метод. - Ж. общ. биол. 54 (4): 408-427.
- Любарский Г.Ю. (1993б): Метод общей типологии в биологических исследованиях. II. Гипотетико-дедуктивный метод. - Ж. общ. биол. 54 (5): 515-534.
- Любищев А.А. (1968): Проблемы систематики. - Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. 1: 7-30.
- Павлинов И.Я. (1992): О формализованных моделях в филогенетике. - Филогенетика млекопитающих. Труды НИ ЗМ МГУ. 29: 223-246.
- Павлинов И.Я. (1995): Классификация как гипотеза: вхождение в проблему. - Ж. общ. биол. 56 (4): 411-424.
- Панов Е.Н. (1978): Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 1-303.
- Панов Е.Н. (1983а): Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. - Итоги науки и техники. Зоол. позв. М.: ВИНТИ. 12: 5-70.
- Панов Е.Н. (1983б): Эмпирический факт и его трактовка в этологии. - Теор. проблемы соврем. биологии. Пуццино: НЦБИ АН СССР. 104-118.
- Панов Е.Н. (1984): Роль этологии в изучении внутривидовой организации: формирование современных взглядов. - Системные принципы и этологические подходы к изучению популяций. Пуццино. 49-71.
- Песенко Ю.А. (1989): Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы. - Принципы и методы зоологической систематики. (Труды Зоол. ин-та АН СССР). Л.: Наука. 206: 8-119.
- Песенко Ю.А. (1991): Методологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции как научные гипотезы. - Труды Зоол. ин-та АН СССР. 234: 61-155.
- Попов С.В. (1986): Социальные взаимодействия и социальная структура — возможные связи характеристик поведения и популяционных структур. - Методы исследований в экологии и этологии. Пуццино. 121-140.
- Поппер К. (1983): Логика и рост научного знания. М.: Наука. 1-343.
- Раутиан А.С. (1988): Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. - Соврем. палеонтология. М.: Недра. 2: 76-118, 356-371.
- Симкин Г.Н. (1980): Основные приемы кодирования информации и "означивания" сигналов в акустических системах сигнализации у птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 15: 212-215.
- Фридман В.С. (1992): Онтогенез некоторых ритуализированных демонстраций большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*). - Ж. общ. биол. 53 (4): 587-597.
- Фридман В.С. (1993а): Коммуникация в агонистических взаимодействиях большого пестрого дятла. - Бюл. МОИП. Сер. биол. 98 (4): 34-45.
- Фридман В.С. (1993б): Механизмы коммуникации в парах, образованных различными видами дятлов: действие этологических препятствий к скрещиванию. - Ж. общ. биол. 54 (3): 294-310.
- Фридман В.С. (1993в): Об эволюционном соотношении релаксационной и нерелаксационной коммуникации у птиц. - Ж. общ. биол. 54 (5): 554-567.
- Фридман В.С. (1994): О территориальном и токовом поведении белоспинного дятла. - Бюл. МОИП. Сер. биол. 99 (4): 18-36.
- Чайковский Ю.В. (1990): Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 1-270.
- Шмальгаузен И.И. (1982): Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. - Избранные труды. М.: Наука. 1-382.



- Atz J. (1970): The application of the idea of gomology to behaviour. - Development and evolution of behaviour. San-Francisco: Freeman and Co. 53-74.
- Blurton-Jones N. (1962): Experiments on the causation of the threat posture of Canada Goose. - Rep. Wildfowl Thrust. 46-52.
- Blurton-Jones N. (1968): Observations and experiments on causation of threat displays in the great tit (*Parus major*). - Anim. Behav. Monogr. 1 (2): 1-150.
- Bond A.E. (1989): Toward a resolution of the Paradox of aggressive displays. II. Behavioral efference and the communication of intention. - Ethology. 81: 235-249.
- Caryl P.G. (1979): Communication by agonistic displays: what can the game-theory contribute to ethology? - Behaviour. 68: 136-169.
- Caryl P. (1981): A reply to Hinde. - Anim. Beh. 1981. 29: 612-624.
- Dawkins R., Krebs J. (1978): Animal signals: information or manipulation? - Evolutionary Approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 282-309.
- Enquist M. (1985): Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. - Anim. Behav. 33: 1152-1161.
- Groothuis T. (1989a): On the ontogeny of display behaviour in Black-headed Gull. I. The gradual emergence of the adult forms. - Behaviour. 110 (1-2): 76-124.
- Groothuis T. (1989b): On the ontogeny of display behaviour in Black-headed Gull. II. Causal links between the development of aggression, fear and display behavior: emancipation reconsidered. - Behaviour. 110 (1-4): 161-204.
- Hazlett B., Estabrook G. (1974a): Examination of agonistic behaviour by character analysis. I. The spider crab *Microphyres bicornutus*. - Behaviour. 48: 131-144.
- Hazlett B., Estabrook G. (1974b): Examination of agonistic behaviour by character analysis. II. Hermit crabs. - Behaviour. 49: 88-110.
- Hinde R. (1955): A comparative study of the courtship of certain finches (*Fringillidae*). - Ibis. 97: 706-745.
- Hinde R. (1956): A comparative study of the courtship of certain finches (*Fringillidae*). - Ibis. 98: 1-23.
- Hinde R.A. (1981): Animal signals: ethological and games-theory approaches are not incompatible. - Anim. Behav. 29: 535-542.
- Kruijt J. (1964): Ontogeny of social behaviour in Burmese Red Junglefowl (*Gallus g. spadiceus*). - Behaviour. Suppl. 12: 1-174.
- Lorenz K. (1935): Der Kumpan in der Umwelten des Vogels. - J. Ornithol. 83: 137-213, 289-413.
- Lorenz K. (1937). Über die Bildung des Instinkt Begriffes. - Naturwiss. 25: 289-300, 307-318, 324-331.
- Lorenz K. (1939): Vergleichende Verhaltensforschung. - Verh. Dt. Zool. Ges. Zool. Anz. Suppl. 12: 69-102.
- Lorenz K. (1939): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. - J. Ornithol. Suppl. 89: 194-294.
- Lorenz K. (1989): Vergleichene Verhaltensstudien. Wien-New York: Springer Verlag. 1-315.
- Marler P. (1961): The logical analysis of animal communication. - J. theor. biol. 1: 295-317.
- Meissner E. (1976): Homologieforschung in Ethologie. Berlin. 1-212.
- Miller R., Hall D. (1968): A quantitative description and analysis of courtship and reproductive behaviour in the anabantoid fish *Trichogaster leeri* (Blecker). - Behaviour. 32: 83-149.
- Morris D. (1956): The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. - Behaviour. 9: 75-113.
- Morris D. (1957): The reproductive behaviour of the Bronze Mannikin (*Lonchura cucullata*). - Behaviour. 11: 16-201.
- Morris D. (1958): The reproductive behaviour of the Three-spined Stickleback. - Behaviour. Suppl. 6: 1-250.
- Moynihan M. (1955): Some aspects of reproductive behaviour in the Black-headed Gull (*Larus r. ridibundus*) and related species. - Behaviour. Suppl. 4: 1-125.
- Moynihan M. (1958): Notes on the behaviour of some North American Gulls. II. Non-aerial hostile behaviour of adults. III. Pairing behaviour. - Behaviour. 12-13: 95-182, 112-130.
- Moynihan M. (1962): Hostile and sexual behaviour patterns of south american and pacific *Laridae*. - Behaviour. Suppl. 8: 1-325.
- Moynihan M. (1970): Control, suppression, decay, disappearance and replacement of display. - J. Theor. Biol. 29 (1): 85-112.
- Nelson K. (1965): After-effects of courtship in the male three-spined stickleback. - J. vergl. Physiol. 50: 569-597.
- Paton D. (1986): Communication by agonistic displays. II. Perceived information and the definition of agonistic display. - Behaviour. 99: 157-175.
- Paton D., Caryl P. (1986): Communication by agonistic displays. I. Variation in information contest between samples. - Behaviour. 99: 213-239.
- Rubinstein D., Hazlett B. (1974): Examination of agonistic behaviour of the Crayfish *Orconectes virilis* by character analysis. - Behaviour. 50: 193-216.
- Short L.L. (1971): Systematics and behaviour of some North American woodpeckers, genus *Picoides*. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 145: 5-118.
- Simpson M.J. (1968): The display of the Siamese fighting fish, *Betta splendens*. - Anim. Behav. Monogr. 1 (1): 1-106.
- Stokes A.W. (1962a): Agonistic behaviour among blue tits at a winter feeding station. - Behaviour. 19: 118-138.
- Stokes A.W. (1962b): The comparative ethology of great, blue, marsh and coal tits at a winter feeding station. - Behaviour. 19: 208-218.
- Tinbergen N. (1942): An objectivistic study of the innate behaviour of animals. - Biblioth. Bioteor. 1: 39-98.
- Tinbergen N. (1950): The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. - Symp. Soc. Expl. Biol. 4: 305-312.
- Tinbergen N. (1959): Comparative study of the behaviour of gulls (*Laridae*): a progress report. - Behaviour. 15: 1-70.
- Veen J. (1987): Ambivalence in the structure of display vocalisations of gulls and terns: new evidence in favour of Tinbergen's conflict hypothesis? - Behaviour. 100 (1-4): 33-49.
- Wiepkema P. (1961): An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling. - Arch. neerl. Zool. 14: 103-199.
- Winkler H., Short L. (1978): A comparative analysis of acoustic signals in pied woodpeckers (*Aves, Picoides*). - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 160: 1-109.



Россия (Russia),  
103009, г. Москва.  
ул. Герцена, 6,  
Зоомузей МГУ.  
В.С. Фридман.

28-30 серпня 1997 р. у м. Болоньї (Італія) проходитиме перший з'їзд Європейської орнітологічної спілки.

**FIRST MEETING OF THE EUROPEAN  
ORNITHOLOGICAL UNION,  
BOLOGNA, 28-30 AUGUST 1997**

Адреса секретаріату:

*Instituto Nazionale per la Fauna Selvatica  
Via Ca' Fornacetta n. 9  
40064 Ozzano dell'Emilia (Bologna) — Italia*