

Етологія	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	79 - 157
----------	--------	----	----------	------	----------

ЭВОЛЮЦИЯ СИСТЕМ СИГНАЛИЗАЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ: ФАКТОРЫ, ФОРМЫ И ТЕНДЕНЦИИ

В.С. Фридман

The evolution of vertebrates signalization systems: factors, forms and basic tendencies. - V.S. Friedmann. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - We investigated features of vertebrates signalization systems evolution. There are two groups of such features for different levels of communicative system progress – motivational signals and referential signals. Demonstrations for motivational signals (releasers) play a role of motivation level and following animal behavior indicators. Demonstrations for referential signals have an external referent and reflect alternative categories of problem situations, which are generated in interaction. These categories are «names» of different situations and programs to solve them. Motivational signals force something to react as it necessary for next process stage. Referential signals let something to choose its reaction freely. They are arbitrary signs in its structure and function. Ritualisation is an evolutionary process, which turn the individual expressions, provoke with arousal in situation «conflict the interests», in species-specific signals; their meaning promote the solution all this situations or support more effective actions in solution this conflict in own interests. Contrary opinion classical ethologists it is showed that ritualization process consists in two distinct stages. The first stage is the ritualization in true sense – the transformation individuals expressions, intention movements, and other «demonstration precursor» in complete system of species-specific ritualized demonstrations used in threat, combat, courtship, danger warning and other contexts. The demonstrations are organized in rows and placed along the specific motivational gradients so the different demonstrations this row convey the different level of aggression, alarm, fear, risk, sexuality and other motivational conditions which connect with interactional situations. So appear some systems of motivational signals. The demonstration at this stage in their communicative function are similar with pantomime, not signs – there are signals of motivation lever and intentions the animals, their forms is not steady and vary connectly with dynamic of motivation conditions a.o. The second stage of ritualization process we can name «signification» because during this on the base of former demonstration row develop the sign system, every demonstration develop into sign, support the information change in interaction this context, old motivational signals develop in referential signals with keeping homologues in signal forms but increasing the stereotypy and differentiation between signals. During the second stage of ritualization faintly differentiated forms of former motivational signals in ancestor species this clade evolved into discrete forms of referential signals in derived species, which are well-differentiate and contrasts with one to another as the logical oppositions. As this process will complete, all demonstrations next stage get true signs, are independent from motivation underground and mark different essential situations, which can appear in interaction the animal with their outer world. On this stage different elements in row of referential signals «name» the different essential elements of animals' outside in this specific communication process such as counteracting demonstrations of other animal in the threat, combat, territory defence, courtship etc., or different classes of raptors, or different kinds of food. The referential signals as signs of essential communicative situations in animal's outward are comparable with sign systems in men communication for example the gestures in sign languages. They inform all interaction's participants about some possibilities in solution the conflict of interests and/or motivation conflict through change the behavior model which will be effective against this opponent but not manipulate its behaviour. In contrary the motivational signals are specific stimulus which manipulate the opponent's and reduce to react so as in needed on the next stage of behavioral process. Further we investigate the question: what is the role of demonstrations in social interaction of birds before developing their signal functions, on the first stage of ritualization process? We prove that this period the courtship or agonistic demonstrations were used as a specific barrier prevented immediate rapprochement the participants. Due to ritualized demonstration change they remain from directed aggressive or sexual actions one to each other. The demonstration freeze the rapprochement on the period required from doing the signal and releaser effects of demonstration forms and participants «remove» the motivation conflict create during partner's act on next stage of process. Without solution the motivational conflict in the «dance» of ritualized demonstration change both participants will be scared and copulation or other interaction result will fail. For example, in successfully agonistic interaction threat demonstration must inhibit the direct attacking and escaping from participants so that the will be similar the increasing rate of restrain effect by further winner demonstrations and the decreasing rate of resistance possibility by further loser. The role of demonstrations as barrier lightening the motivational conflict in all participant in animal communication is similar of role the ritualized dances in sum men cultures, as was described by Konrad Lorenz still 1950's. [Russian].

Key words: ethology, animal communication, signal, ritualization, demonstration, display.

Address: V.S. Friedmann, Laboratory of ecology and nature conservation, biological faculty, Moscow university, Leninskiye gory, 1/12, 119992 Moscow, Russia; e-mail: wolf17@list.ru.



С точки зрения натуралиста, социальная коммуникация у животных – это, прежде всего, обмен воздействиями. Взаимосвязь стимула и реакции выступает здесь настолько явно и четко, что в каждом отдельном взаимодействии наличие информационного обмена между особями, а тем более специализированной знаковой системы, обслуживающей этот обмен, кажется избыточным допущением, «лишней сущностью». Однако более тщательный анализ показывает, что это совершенно необходимо. Обоснованию данного тезиса и посвящена статья.

В каждом отдельном случае наблюдения актов демонстрации и ответов партнера непонятно, что нового информация, передаваемая знаком, может добавить к эффекту ключевых раздражителей, обеспечивающих достижение биологически осмысленного результата взаимодействия.

Так, Е.Н. Панов (2006) описывает систему коммуникации желтобрюхого сурка (*Marmota flaviventris*). Показав, что она включает в себя 8 разных звуков, притом, что акустическая коммуникация составляет наиболее существенную часть социальных взаимодействий у вида, Е.Н. Панов замечает: «Если внимательно присмотреться к приведенной выше табличке и к описанию прочих способов сигнализации у сурков – с помощью запаха и демонстративных поз, то легко заметить, что суркам и не так уже много нужно “сказать” друг другу. Каждое животное должно позаботиться о своем “самоутверждении” в колонии, чтобы занять в ней лучшее место, например одну или несколько нор в самом центре поселения, где условия жизни и возможность успешного размножения оптимальны. Весной, в пору начала размножения, каждая особь должна найти себе брачного партнера, известить о своем присутствии и о готовности к спариванию, обезопасить себя от вмешательства других животных в эти интимные стороны жизни. Самки должны вырастить потомство и по возможности уберечь своих отпрысков от

многочисленных врагов – койотов и хищных птиц. Кроме того, безопасность колонии – дело всех ее членов. Именно поэтому у сурков звуковые сигналы предупреждения об опасности столь многочисленны. Будучи животными общественными, сурки вынуждены постоянно вступать в контакт друг с другом. Если бы столкновения интересов всех обитателей колонии вели к постоянным дракам, это неизбежно должно было бы отразиться на состоянии здоровья всех ее членов и сообществу грозило бы постепенное вымирание. Поэтому открытому проявлению агрессивности противопоставляются ритуализованные формы угрозы, также служащие составной частью их “языка”».

Это противопоставление ритуализованных форм угрозы (ухаживания, поиска партнера) прямым действиям агрессии (спаривания, поиска партнера и т.п.) обычно описывается в системе оппозиций «тонкие и специфические» воздействия демонстраций vs «грубые и неспецифические» эффекты прямого действия в отношении партнера. Или как противопоставление демонстраций и демонстрируемых ими морфоструктур (выростов, удлинненных хвостов, цветowych пятен и т.п. эксцессивных структур) то есть «турнирного оружия», используемого ритуальным образом в борьбе за существование, прямым действиям животного в отношении противника – «оружию настоящему». Мы доказываем недостаточность данного подхода для объяснения происхождения специализированных сигналов, их прогрессивной эволюции в ряду позвоночных и даже «просто» функционирования сигналов в коммуникативном процессе. Альтернативность ритуализованных и неритуализованных проявлений одной и той же активности (ухаживания, угрозы, предупреждения об опасности, поиска партнера и пр.), необходимо рассматривать как противопоставление информирования и манипуляции, сигнала и стимула.

Тем более что альтернативность тех



и других постоянно «подчеркивается» в коммуникативном процессе, в виде «подчеркивания границ» при переходе от одних демонстраций к другим и в выделении демонстраций на фоне континуума недемонстративных поведенческих элементов (обзор эмпирических данных на эту тему см. Фридман, 2007, 2008). При таком противопоставлении с одной стороны будут демонстрации, образующие видоспецифический репертуар, с другой – прямые действия, связанные с соответствующим побуждением, и экспрессивные реакции, связанные с общим возбуждением животного. Первые характеризуются специфическим инвариантом формы, однотипно воспроизводимым в разных актах демонстрации разных особей, в разных видовых группировках и т.п., вторые носят характер пантомимы, зависящей от индивидуальности особи и уникальных обстоятельств взаимодействия.

Статья обосновывает эволюционную необходимость разделения поведенческого репертуара видов на первые и вторые, и придания первым сигнальной функции, тогда как вторые, кроме непосредственного достижения цели, могут осуществлять лишь неспецифическую стимуляцию партнера. С этим разделением связано возникновение систем специфических сигналов позвоночных. Кроме того, обсуждаются факторы и закономерности эволюции сигнальных систем, зафиксированные в ряде работ (Guilford, Dowkins, 1991; Tanaka, 1996; Maynard Smith, Harper, 2003; Searcy, Nowicki, 2005; Wright, 2006).

Доказывается, что:

1) они следуют из той же необходимости, что обусловила появление специфических сигналов-посредников во взаимодействиях индивидов, между действием одного и контрдействием другого партнера и

2) сигналы-посредники производят информационный обмен, позволяющий обоим скорректировать эти действия в соответствии с вероятным будущим развитием процесса в целом и поведения каждого из

участников, то есть производить «опережающее отражение» происходящего.

Вообще этологи сильно дискутируют о степени специфичности стимулов, обмен которыми обеспечивает адекватное разрешение взаимодействия. Часть исследователей считает демонстрации знаковыми стимулами, жестко связанными с определенной ситуацией извне демонстратора и мотивацией внутри него. Другие придерживаются мнения о неспецифичности как действия демонстраций, так и их мотивационной подосновы. Демонстрации выступают сигналами уровня общего возбуждения животного, их эффект неспецифически возбуждает последнее и «толкает» продолжать взаимодействие дальше, сильнее демонстрировать и т.п. Таблица показывает разнообразие существующих концепций коммуникации. Каждая из них определяется специфическими представлениями о том, как действует сигнал, «что передается» (каково информационное содержание сообщений) и «как кодируется» значение сигнала в тех или иных характеристиках формы последнего (внешнего образа материальных носителей сигнала – демонстраций, в процессе предъявления которых «очерчивается» сигнал, как огонек сигареты в темноте «чертит» фигуры).

В анализе функции и эволюции сигнальных систем нам существенно противопоставление информации и воздействия, как разных режимов употребления демонстрации, вместо обычного противопоставления специфических и неспецифических стимулов (это всего лишь различные оттенки воздействия). Тем более что этологи всегда стремились узнать, «что значит» данный конкретный сигнал, а не только, каким образом он побуждает партнера к определенной реакции, ведь адекватный ответ на сигнал дают также третьи особи, «зрители», не вовлеченные во взаимодействие. Они не испытывают ни эффекта непосредственной стимуляции, ни «давления» мотивационных изменений, связанных с собственным демонстрированием, и тем не менее кор-



Разнообразие существующих концепций коммуникации
The diversity of modern communication concepts

	0	1	2	3
I	<i>А, Б</i>	<i>Б, В</i> деритуализация <i>deritualization</i>		
II			<i>В, Г1</i> сигналы-стимулы <i>motivational signals</i>	
III				<i>Г2</i> сигналы-символы <i>referential signals</i>

Обозначения. *Строки* – степень выделенности специфических элементов (демонстраций) из общей канвы поведения, предполагаемая данной концепцией.

I. Развертывающееся поведение представляет собой идеальный континуум. Обособленные элементы – «демонстрации», могут быть выделены из него предельно условно, как набор «характерных кадров», иллюстрирующих разные этапы развертывания процесса.

II. Специфические элементы (демонстрации) выделяются на фоне недемонстративного поведения по «устойчивому впечатлению» наблюдателя (в позиции которого находятся все социальные партнеры животного), благодаря существенно большей стереотипности и шаблонности телодвижений, составляющих демонстрацию, по сравнению с движениями несигнальных элементов «фона». Разница в стереотипности исполнения демонстраций и не-демонстраций чисто количественная, поэтому в принципе мыслимы плавные переходы между ними, затрудняющие выделение, но предполагается, что демонстративное поведение конструируется так, чтобы промежуточные и переходные варианты встречались редко по сравнению с «типичными».

III. Демонстрации территориального или брачного ряда – дискретные структуры, строго дифференцированные друг от друга и от «фона» в виде несигнальных и недемонстративных элементов поведения. Значащие единицы поведения – демонстрации обладают «двойным членением», то есть образуются из незначащих единиц – элементарных движений. Набор последних у каждого вида задан некоей системой оппозиций, общей для всех демонстраций ряда, в соответствии с которыми моделируются элементарные экспрессии движений крыла, клюва, корпуса, шеи и других частей тела. Разные демонстрации образуются как устойчивая комбинация элементарных движений, исполняющихся строго скоррелированно во времени (хотя до объединения в демонстрацию они были моторно независимыми, и происходили из разных сфер повседневной активности каждое). Поэтому формы разных демонстраций ряда противопоставлены друг другу как альтернативные образы (с обязательным «подчеркиванием альтернативности» при всяком увеличении шума в канале связи), а не связаны плавными переходами как в II.

Столбцы – представления этологов о значениях сигналов («что передается?»).

0. Сигналы – признаки общего уровня возбуждения животного, т.е. неспецифические средства коммуникации.

1. Сигналы – признаки мощности поведения индивида: физической силы, уровня агрессивности, способности удерживать ресурсы и др. собственных характеристик особи, влияющих на конкурентную мощность.

2. Сигналы состояния или намерений животного: выражают уровень специфической мотивации в связи с ситуацией и через ритуализованную форму выражения последней специфическим образом воздействуют на партнера, побуждая к выдаче реакции, соответствующей стимулу (сигнал как индивидуальная пантомима).

3. Сигналы возможностей разрешения «конфликта интересов», связанного с данной ситуацией, через выбор действий, эффективных в отношении именно данного партнера и зависящих от его предшествующей демонстрации (-ий), сигнал как общий знак.

Существующие концепции коммуникации (их классификацию см. Фридман, в печати).

А. Вероятностно-статистическая концепция Е.Н. Панова (1978, 1989): специфические результаты коммуникации достигаются неспецифическими средствами.



Б. Социобиологические концепции коммуникации, включая концепцию «войны нервов» (*war of nerves*). Сигналы здесь – средства манипуляции, но никак не информирования партнера. Степень специфичности сигнальных средств и степень выделенности демонстраций из остального поведения гибко меняется в зависимости от уровня возбуждения животного, степени внешнего беспокойства, конкретных обстоятельств взаимодействия и других факторов, влияющих на соотношение платы/выигрыша для индивида, но не связана с собственно сигналом (Maynard Smith, Price, 1973; Maynard Smith, Parker, 1976; Caryl, 1979; Enquist, 1985; Enquist, Leimar, 1987; Enquist et al., 1998).

В. Релизерная концепция коммуникации классических этологов, использует диалоговую модель «ключа и замка» (Lorenz, 1975, 1989; Tinbergen 1975).

Г. Знаковая концепция коммуникации (Evans, 1997, 2002; Evans, Evans, 2007; Фридман, 2008, в печати). Коммуникативные сигналы позвоночных эволюционируют в направлении от стимула к знаку, с соответствующим увеличением выделенности от I к II, а затем от II к III, каждый сигнал обладает двойным действием на партнера: информирует его о возможностях разрешения проблемной ситуации (или о состоянии и намерениях особи в связи с ситуацией), и одновременно манипулирует его поведением, «понуждая» к выдаче определенной реакции как знаковый (или специфический) стимул.

По мере увеличения выделенности и дискретности формы сигнала от стадии I до стадии II они представляют собой сигналы состояния и намерений животного в связи с ситуацией, в которую оно втянуто поведением партнера или взаимодействием с внешним объектом и которую вынуждено разрешить выбором следующей демонстрации (*motivational signals*, Evans, 1997; Blumstein, 2002, **Г1**). При дальнейшем продолжении процесса дифференциации сигнальных средств друг от друга и от «фона» развитие форм демонстраций до стадии III делает их сигналом дифференцированных ситуаций взаимодействия и сигналом возможностей разрешения проблемы («конфликта интересов»), связанных именно с данной ситуацией (*referential signals*, **Г2**).

Прочие объяснения см. текст.

Designations. *Rows* – a degree of distinguishing the specified behavior patterns (ritualized demonstration) by developed behavioural process, which postulate in different concepts (increase from I to III). *Columns* – ideas about signal meaning in different concepts (signal specify increase from 0 to 3). Other designations see text.

ректируют собственные модели поведения по сигналам участников взаимодействия, разворачивающегося на их глазах, столь же эффективно, как непосредственные участники процесса, а иногда и более того.

Так, территориальные самцы краснокрылого трупяла (*Agelaius phoeniceus*) постоянно отслеживают ход и результат территориальных конфликтов, в которые вступают соседи. Конфигурации пограничных линий изменяются достаточно редко, длинные периоды стабильности чередуются с каскадом быстрых перераспределений территорий. Последние охватывают все сообщество как цепная реакция именно потому, что птицы следят друг за другом, и вторгаются преимущественно на участок соседей, только что проигравших конфликт, но усиленно обороняют границы от соседей, только что победивших противника. Затем по итогам наблюдения за соседями

структура визуальных и акустических демонстраций птиц-наблюдателей, корректируется так, чтобы они имели максимальный успех и при обороне границ, и в своих попытках территориальных захватов корректируется по результатам (Beletski, Oriance, 1987).

В периоды стабильности частота побед в серии конфликтов у всех резидентных особей статистически устойчива и четко коррелирует с другими показателями ранга, например, со степенью развития красных эпюлет самца или средним числом самок в гареме на его территории (Eckert, Weatherhead, 1987a, 1987b, 1987c). Следовательно, победы одних или поражения других птиц существенны как «вторичные сигналы» для «зрителей» на соседних участках.

Непрерывное слежение компетентных участников коммуникации за всеми *процессами и результатами* общения соседей,



точность «прогнозирования» территориальных реакций последних и точность корректировки собственных демонстраций для максимально мощного противостояния «вероятной угрозе вторжения» лучше отражает *специфическую территориальную мотивацию* животного, чем характер индивидуального участия в конфликтах и экспрессия соответствующего поведения. Резко повышенное внимание к «чужим» взаимодействиям и строгая направленность внимания на сигнальные элементы заставляет считать это внимание *коммуникативным*, а поведение, реализованное после «подглядывания» – следствием специфического эффекта сигналов.

Действительно, опыты с подстановкой чучел самцов на участки краснокрылых трупиалов показали, что соседи много чаще (и успешней) вторгаются на участки особей, проявивших недостаточную агрессивность при атаке чучела или совсем не реагирующих на данный сигнал. Если сосед-наблюдатель лишь недавно занял территорию рядом с особью, подвергнутой эксперименту, то вторжения на ее участок следовали сразу же после тестирования, если «наблюдатель» занял соседнюю территорию уже давно, изменение границ происходило только на следующий день (Freeman, 1987).

Далее, самки воловьих птиц (*Molothrus ater*) оценивают доминантный статус самца, наблюдая его взаимодействия с другими самцами (Yokel, Rothstein, 1991). Территориальные самцы певчих птиц оценивают «качество» друг друга, наблюдая устойчивость выдачи сигнальных последовательностей и успешность использования сигналов в ситуациях территориальной агрессии и привлечения самки. Активность животного в его индивидуальном пространстве постоянно воспроизводит обе ситуации, что обеспечивает стагистическую устойчивость «оценок качества», точность сравнительных оценок «качества» индивида его соседями, с соответствующей перестройкой стратегии

поведения всех особей, связанных «подглядыванием» друг за другом (Freeman, 1987; Rothstein, Fleischer, 1987; McGregor et al., 2000). Под «качеством» понимается эффективность охраны территории «в обе стороны» – успех защиты индивидуального пространства при вторжении захватчиков, успешность территориальных захватов владельца в случае расширения охраняемого пространства (*resource holding potential*, Eckert, Weatherhead, 1987a, 1987b), плюс привлекательность территории для самок. Необходимость «оценок качества» соседей, выполненных на основе «подглядывания» за их демонстрациями в конфликтах, для выбора собственной тактики поведения, показана для большинства территориальных позвоночных (McGregor, Peak, 2000).

Другие исследования воловьих птиц показали, что именно «оценки» самок определяют становление индивидуального напева у данного самца. Влияние самца-учителя на развитие песни певчих птиц хорошо известно и активно изучается, но влияние коммуникативных взаимодействий с самкой у данных видов оказывается не меньшим, если не большим. Взаимодействия молодых самцов с самцом-учителем (в целом сводимые к территориальности и агрессивному доминированию взрослых и/или лучше поющих особей над молодыми или поющими хуже) обеспечивают кристаллизацию в песне последних видоспецифических «образцов». Реакция самок, наоборот, разнообразит и модифицирует «образцы», создавая индивидуальный напев или набор напевов, присущий именно данной особи, но с сохранением видоспецифических паттернов структуры, позволяющих распознать песню как принадлежащую данному виду.

Например, у восточной воловьей птицы (*M. a. ater*) демонстрации самки формируют репертуар самца, обеспечивая включение в него вариантов песни, привлекательных для данной конкретной самки, и увеличивая вероятность исключения остальных. В опытах использовали молодых самцов,



отловленных в возрасте около 50 дней, и взрослых самок ($n = 8$ пар). Песенное поведение самцов стимулируется почти любым сильным звуком или объектом (скажем, самкой канарейки). 94% песен не вызвали ответной реакции самок, но иногда те начинали демонстрационные взмахи крыльев. В ответ самцы часто прерывали пение и наблюдали за действиями самки, гораздо реже видимой реакции не было. Через год от 5 экспериментальных из этих 8 записали пять серий песен, каждая из которых включала 8 песен «перед взмахами крыльев», одной – одновременно со взмахами и 7 – после. При проигрывании песен самкам, готовым к яйцекладке, обнаружено, что максимальную реакцию подставления вызывают «одновременные» песни, минимальную – «последующие». До демонстраций самки самцы обычно не повторяли песню несколько раз подряд, после – повторяли от 2 до 6 раз (West, King, 1988).

Изучение локальных диалектов песни буроголовой воловьей птицы показало, что сигнализация, соответствующая диалекту, прямо пропорциональна привлекательности самца для самок и успешности спаривания. На востоке Сьерра-Невады выделено 3 диалекта свистов, издаваемых самцом в полете: в центре каждой диалектной зоны частота самцов со смешанной песней 0–6%, в зонах контактов двух диалектов – 38% и 54%. Диалекты отличаются по структурным, а не фонетическим характеристикам. Не обнаружено межгодовой изменчивости диалектов, диалектный состав популяций *M. a. ater* стабилен на обширных территориях (Rothstein, Fleischer, 1987).

Формирование песенных диалектов восточной воловьей птицы под управлением самочьих демонстраций получило прямое подтверждение в эксперименте. Всего в популяции фиксируется 12 типов песен, из которых только 6 с высокой вероятностью вызывают реакцию подставления самки (классический ключевой стимул, «понуждающий» к определенной реакции). В возрасте 30–50 дней восемь молодых

самцов помещали в паре с взрослой самкой той же популяции, и проигрывали им смесь 12 типов песен. Затем фиксировали их собственный песенный репертуар в возрасте 150 и 300 дней (King, West, 1989).

В возрасте 150 дней вокализация самцов еще не дифференцировалась на типы песен. В 300 дней 6 «привлекательных» диалектов составляли только 20% вокализации, 6 «непривлекательных» – 26%, 54% было представлено оригинальными типами песни (уже не стимул, а сигнал для межсамцовой коммуникации). Иные результаты дал аналогичный опыт с пятью самцами воловьей птицы, которым те же песни проигрывали в присутствии самки канарейки. Здесь вокализация самцов дифференцировалась уже в возрасте 150 дней при явном доминировании «привлекательных» типов песни (49%). «Непривлекательные» составили 22%, неклассифицируемые вокализации – 26%. В возрасте 300 дней «привлекательные» типы песни составили 81%, «непривлекательные» – 16%. Оригинальные типы песни отсутствуют вовсе (King, West, 1989).

Следовательно, без коммуникативного взаимодействия с конспецифичной самкой вокализация самца насыщается релизерами, вызывающими «автоматические» реакции партнерши, но в ней так и не формируются *сигналы*, демонстрация которых позволяет самке *той же популяции* произвести «*оптимальный выбор*» определенного самца по критериям, существенным для всех самок – таким, как принадлежность к местному диалекту, поведенческая стратегия, качество территории и пр.

В этом естественно видеть формообразующее влияние сигнальной информации, циркулирующей по коммуникативной сети группировки, на развитие оригинальной сигнализации у всех социально-компетентных членов группировки, самцов и самок. Оригинальной в том смысле, что сигнальная продукция особи в разных ситуациях отражает «качество поведения» особи в данной ситуации, а сигнальная продукция «в среднем», за период устойчивого



существования в данном сообществе отражает качество особи «вообще».

Для территориальных особей большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*) нами показано, что не только резиденты, но и вселенцы эффективно оценивают «качество» других индивидов как вероятных противников. Они постоянно отслеживают последовательность побед и поражений соседних особей в территориальных конфликтах друг с другом и с прибывающими вселенцами (Фридман, 1995, 1996). На основании того, какие именно территориальные демонстрации вызвали победы или поражения животного, с каким последствием, они затем точно выбирают оптимальную стратегию поведения в следующем конфликте с особью-объектом «подглядывания» еще *до получения непосредственного опыта* территориальных взаимодействий с ним (Фридман, 1995, 1998, 1999). Другой пример – луговые собачки (*Synotus gunnisoni*) оценивают степень опасности, наблюдая за скоростью бегства в укрытие или интенсивностью вокализации особей, находящихся ближе к потенциальной опасности или дальше от нее (Slobodchikoff et al., 1991).

Стимул вызывает адекватное поведение партнера уже своим непосредственным эффектом, что исключает возможности иного поведенческого выбора: животное может лишь «сопротивляться» действию стимула, но не выбрать наиболее приемлемый ответ. Информация, передаваемая сигналами, сохраняет свободу выбора особью всех альтернативных возможностей развития поведенческого процесса, дальше уже выбор действий на основании сигнальной информации направляет развитие процесса в сторону исхода, наиболее благоприятного для животного. Соответственно, при использовании сигналов, проигрывающие особи могут «отыграть» ситуацию в любом акте обмена демонстрациями, до момента завершения процесса включительно, перенаправив развитие процесса в сторону более благоприятного для них исхода, за счет большей эффективности ответа на сигнал

в следующий момент стычки. При использовании стимулов подобное невозможно – их действием состояние животного уже изменено (специфический эффект воздействия стимула заключается в оставлении специфического «следа» в виде изменений уровня мотивации или поведения индивида, достаточно устойчивых и необратимых), и сперва должно восстановиться прежнее состояние (Фридман, 2008, в печати).

Рабочая гипотеза

В исследовании функции и эволюции сигналов классические этологи и социобиологи равно концентрировались на эффектах воздействия их материальных носителей – демонстраций – на поведение партнера и/или на последующее поведение самой особи. То есть самой постановкой вопроса они самоограничились исследованием стимулов и закрыли возможность исследования собственно сигналов, информирующих реципиента без «принуждения» к определенной реакции (Evans, Marler, 1995; Evans, 2002). Это существенный минус, ведь такие сигналы встречаются не реже, чем стимулы, и подавляющее большинство специфических сигнальных средств демонстраций характеризуется наличием обоих эффектов, дифференцированное проявление которых зависит от временного режима коммуникации или других внутренних характеристик процесса.

Поэтому мы вместо эффектов сигналов сосредоточились на актах выбора поведения, сделанных на основании сигнальной информации или под «давлением» стимула, и на способности выбранных элементов поведения, чаще всего демонстраций, перенацеливать развитие процесса в сторону исхода, предпочтительного для животного. Эта способность характеризует качество совершенного выбора, а точность и адекватность действий, которыми совершается выбор, характеризует качество эффектов воздействия сигналов, на основании которых это произошло.



Выбор проявляется в смене текущей демонстрации на следующую (также удерживаемую с нужной стереотипностью до следующего акта смены), характер которой продолжает прежнее направление смен демонстраций или прерывает его. Информирование сигналами делает этот выбор свободным, позволяет обоим участникам процесса в широком диапазоне корректировать модели поведения, сложившиеся на прошлых этапах. Здесь следующим может быть выбран любой элемент поведения из списка «допустимых ответов на сигнал во взаимодействиях данного типа» – любая демонстрация территориального ряда в территориальном конфликте, демонстрация ухаживания при образовании пары и т.д., или соответствующие им прямые реакции нападения, бегства, побуждения к спариванию и пр. Далее, животное может корректировать программы поведения сильно позже самого акта восприятия сигнала, а акт корректировки не обязательно связан с моментом демонстрации сигнала другой особью (Wolfgram, Todt, 1982; Sinnoff, 1987; Freeman-Gallani, Rotstein, 1999; Schwagmeyer, Mock, 2003; Endler et al., 2005).

Воздействие стимулов, даже знаковых стимулов – релизеров, есть манипуляция поведением реципиента (а через механизм стимуляции подобного подобным – и поведением самого демонстратора, с той же силой, но в противоположную сторону): избираемая реакция должна точно соответствовать стимулу, выбор демонстраций жестко ограничен одним адекватным ответом, который следует произвести почти сразу после демонстрации оппонента. Иначе сигнал не подействует специфически, но лишь дестабилизирует уже реализующиеся модели поведения участников коммуникации (Гомелюк, 1979; Карасева, Готфрид, 1983; Baker et al., 1991; Hurd, 1997, 2004; Hurd, Enquist, 2001).

Теоретический анализ коммуникации с вышеописанных позиций ведет к следующим заключениям общего характера:

- о необходимости появления «сквозно-

го» информационного обмена в социальной системе, основанной на взаимодействиях вышеописанного характера (на коммуникативной сети, *communicative network*, к которой «подключаются» резидентные члены сообщества, McGregor et al., 2000; McGregor, Peak, 2000);

- о необходимости появления специализированных знаковых систем, обслуживающих этот информационный обмен «всех со всеми» и обеспечивающих дальное действие сигналов и событий в соответствующей системе отношений между индивидами;

- что необходимые специализированные знаковые системы выделяются из экспрессивных реакций (движений намерения, смещенных действий и т.п. преддемонстраций), выражающих эмоции участников в связи с ситуацией. Поскольку разные уровни общего возбуждения и разная интенсивность двигательной активности отражает предпочтительность разных стратегий поведения в разрешении соответствующей проблемной ситуации¹ (стратегии ранжированы по градиенту «максимальная уступательность претен-

¹ Проблемность ситуации связана с конфликтом, который характеризует всякое социальное взаимодействие. Во внешнем мире (умельте) особей-участников он проявляется в форме «конфликта интересов», связанных с конкуренцией индивидов за соответствующий социальный ресурс, во внутреннем мире – в конфликте мотиваций, вызванном тем, что приближение партнера и его демонстрации, адресованные животному, вызывают у того два (три, четыре) несовместимых побуждения одновременно. Скажем, приближение самки и ее ответ на ухаживательные демонстрации самца одновременно вызывает стремление приблизиться к самке для спаривания, бежать от нее и напасть на нее. Поэтому конфликт в равной мере присутствует и в агонистическом взаимодействии, и в процессе ухаживания: здесь конфликт интересов связан с выбором наиболее подходящего партнера именно для данной особи. Этот процесс конкурентного выбора получил наименование «война полов», поскольку в нем тоже есть выигравшие и проигравшие (Wiley, 2000, 2006).



зиям чужой особи – максимальная наступательность в собственных претензиях»), эти телодвижения также оказываются признаками вероятного использования разных стратегий. Эти признаки ожидаемой мощности конкурентного поведения индивида в процессе ритуализации превращаются в знаки возможностей разрешения данных «конфликтов интересов», «предусмотренных» той системой отношений (видовой социальной организацией), которая поддерживается активностью данных особей и всех их возможных социальных партнеров. Но это уже тема отдельной работы.

Популяция как система и задачи коммуникации

Биологический смысл всех перечисленных «нововведений», усложняющих структуру популяционной системы (ведь к обмену воздействиями добавляется еще информационный обмен), совершенствующих организацию взаимодействий индивидов в системе, ее внутреннюю саморегуляцию, состоит в следующем.

Во-первых, популяция как система строится на иерархии локальных группировок разной плотности и степени постоянства, связанных между собою в территориальную сеть, единство популяции поддерживается потоками нерезидентных особей. Последние направлены из тех группировок, которые нерезиденты покинули, или из которых были вытеснены, к поселениям, в которых они пытаются закрепиться. В таком случае появление специализированных знаковых систем, обслуживающих информационный обмен на расстояния, превышающие ближнее окружение особей, резко снижает «цену» отбора.

Особь, не выдерживающие интенсивной конкуренции в плотных группировках, не элиминируются, но в ответ на сигнал о высокой интенсивности социальной конкуренции заблаговременно уклоняются от взаимодействий на этой «арене» и перемещаются в менее плотные или менее

постоянные группировки. Там интенсивность социальной конкуренции ниже, и для приобретения территории, партнера или размножения требуется меньшая конкурентная мощность, так что данные особи будут иметь в них существенно лучшие перспективы.

Главное, что при «оттеснении» менее конкурентных особей в поселения меньшей плотности их модель территориальной или брачной коммуникации с высокой вероятностью оказывается именно в той среде, в которой будет наиболее эффективна. То же можно сказать и о «высоко конкурентных» особях, успешно занимающих территории/конкурирующих за партнера в плотных группировках – теми же силами территориальной и /или брачной коммуникации они закономерно оказываются в той социальной среде, к которой стратегия поведения у них приспособлена изначально и успешно «укореняются» там (см. Lewis, 1982; Beletski, Oriance, 1987; Jakobsson, 1987; Rådesater et al., 1987; Picman, 1987; Щипанов, 2000; Dingemanse et al., 2002, 2003; McDonald, 2003; Щипанов, Купцов, 2004; Postma, van Noordwijk, 2005; Garant et al., 2005).

Следующий факт служит красивым доказательством связности всех территориальных элементов популяционной системы вида и «проточности» группировок, между которыми перемешаются особи, исходя из успешности коммуникации при попытках закрепления. Видовая песня певчих птиц существует в разнообразии вариантов, географических (диалекты) и индивидуальных (типы песни): поскольку песня выучивается, разнообразие вариантов песни в каждой конкретной группировке отражает ее историю, степень изолированности по отношению к другим группировкам и пр.

При этом у самых разных видов периферийные изоляты характеризуются большим, а не меньшим разнообразием типов песни, по сравнению с центральными популяциями, как норвежский изолят садовой овсянки (*Emberiza hortolana*) (Osiejuk et al., 2003). Очевидно, что это связано



с существованием устойчивых потоков особей между популяциями, связывающих отдельные подразделения системы в единое целое, одновременно реагирующее на изменения среды, иначе бы в условиях изоляции и отсутствии направленного подтока переселенцев, разнообразие напевов в краевых изолятах быстро сократилось бы до минимума.

Кроме того, разнообразие напевов садовой овсянки в аналогичном шведском изоляте совпадает с таковым в независимо сформированном норвежском (Osiejuk et al., 2003). Самопроизвольное возникновение таких сходств невозможно по статистическим причинам, остается предположить направленную регуляцию переселений нерезидентных особей между группировками.

Благодаря дальнедействию информационного обмена, производимого специфической системой сигнализации, все особи в популяции оказываются в выгоде. Участвуя в социальных взаимодействиях с конспецификами, «перебрасываясь» естественными последствиями коммуникации из одной группировки в другую или, наоборот, закрепляясь в них, расширяя территории, приобретая подходящих партнеров, индивиды с любой стратегией поведения направлены «транспортируются» именно туда, где социальная среда будет благоприятна для реализации именно их стратегии.

Главным эволюционным следствием направленных переселений особей между группировками оказывается то, что дисперсия становится средством внутривидовой дифференциации, а не гомогенизации, как считали ранее. Причем дифференциации, адекватной степени экстремальности среды и поведенческим потенциям особей, формирующих дифференцирующиеся группировки, между которыми устанавливается устойчивый переток (Goltsman, 2005). От этого «выигрывает» популяционная система вида в целом: повышается ее устойчивость к средовой нестабильности (включая изменения соци-

альной среды, связанные с перенаселением, «волнами жизни» и перераспределением особей внутри ареала). «Россыпь» группировок, распределенных по «островам» мозаики местообитаний, связывается направленными потоками нерезидентов в единое целое, гибко реагирующее перераспределением индивидов на локальные изменения среды, с постоянной сортировкой особей с разными поведенческими потенциями между поселениями с разной плотностью социальной среды.

Всякое местное улучшение или ухудшение условий существования здесь быстро компенсируется «силами всей популяции», что благоприятно сказывается на устойчивости пространственно-этологической структуры вида в условиях непрерывных напряжений «внутри» и возмущений «извне» системы. Так, уничтожение городских поселений серых крыс (*Rattus norvegicus*) и домовых мышей (*Mus musculus*) в ходе дератизации вызывает быструю компенсаторную реакцию популяционной системы в целом (а не только тех особей, что остались в живых). В дератизируемых помещениях относительное обилие домовой мыши не только не снижается, но в 1,4 раза выше, чем в контроле. При этом из-за воздействия яда на организм в дератизируемых помещениях доля беременных самок снижается в 1,1 раза, доля резорбирующихся эмбрионов растет до 32,5% с 12,8% в контроле, что означает снижение общей плодовитости резидентов в 1,4 раза.

Восстановление численности после дератизации идет за счет активного подтока нерезидентов, заново «складывающихся» прежнюю структуру микропоселений *M. musculus*, но при несколько большем уровне численности. В отличие от обычной замены «вакансий» выбывших особей мигрантами в устойчивых группировках, при восстановлении полностью или частично уничтоженных поселений в миграции активно участвуют беременные самки, за счет чего сокращается до минимума интервал между восстановлением и началом функциониро-



вания группировки как «узла» в системе группировок местной популяции. Быстрое вселение новых зверьков на «освобожденную» территорию и ускоренное размножение мигрантов контрастирует со сниженной плодовитостью сохранившихся резидентов. Восстановление уничтоженных группировок домовых мышей и крыс при нерегулярных обработках происходит почти без задержки, чего не бывает при «обычном» обмене нерезидентными особями между стабильными группировками внутри популяции (Щипанов, 2000, 2003).

Восстановленный уровень численности превышает исходный на некоторый процент, примерно пропорциональный скорости восстановления численности и скорости размножения на новой территории (видоспецифические параметры, определяемые соотношением «контролирующих» и «восстанавливающих» субъединиц в популяционной системе данного вида, Щипанов, 2000, 2003). Быстрое восстановление городских популяций серых крыс, домовых мышей, сизых голубей (*Columba livia*), многих «диких» видов-синурбанистов после прямого уничтожения или разрушения местообитаний сопровождается перестройкой популяционной структуры с изменением спектра биотопов на менее уязвимые к испытанному воздействию.

Таким образом, популяционная система вида восстанавливает численность отдельных группировок на своей территории *даже не «с превышением», а «точно»* (с учетом возрастающей устойчивости популяции и увеличенной емкости местообитаний).

Пример точности внутривидовой регуляции показывают исследования полиморфных группировок сизого голубя в г. Томске А.С. Ксенца с соавторами (1987). При элиминации в зимнее время 75–80% особей численность и плотность колонии уже через год восстанавливается до оптимальных величин.

При изъятии всех птиц скорость восстановления прямо пропорциональна расстоянию до источников массового корма, в

целом оно занимает 2–4 года. Важно подчеркнуть, что восстановленные колонии не отличаются от прежних по соотношению «собираателей», «летунов» и «помоечников» – трех альтернативных стратегий, определяющих разнокачественность особей в городских популяциях сизаря, хотя имеют иную численность и образованы иммигрантами, без преемственности с группировкой-предшественником. Половой и возрастной состав вселенцев в «сокращенную» колонию также не отличался от исходного (Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1987; Ксенц, 1990).

Отсюда можно определить критерии, по которым выделяется популяция как отдельная система, обособленная от других таких же эколого-территориальных систем. Во-первых, если картирование с прослеживанием перемещений меченых особей выявляет сеть из *N* местных поселений вида, объединенных потоками нерезидентов (направляемых и регулируемых процессом коммуникации в группировках и образующимся в поселениях сигнальным полем), в замкнутое целое. Во-вторых, если данная сеть обособлена от других аналогичных сетей даже в отсутствие физических барьеров расселения, резких ландшафтных границ и т.п. средовых преград, что видно по направленности потоков нерезидентов, претендующих на «вакансии» в постоянных поселениях. Аналогичные сети группировок, представляющие соседние популяции, также связаны потоками переселенцев в другую целостность; территориальная и брачная коммуникация в группировках оказывается «рулем и мотором» – движущим, направляющим и распределяющим эти потоки (Щипанов, 2003; Щипанов, Купцов, 2004).

Коммуникация связана с двумя сторонами социальной жизни группировки. Во-первых, с конкуренцией между резидентами за территорию и/или партнера, что достигается через выигрыш взаимодействий и увеличение собственного социального статуса или (у территориальных видов) че-



рез улучшение позиции в системе – занять территорию ближе к центру группировки, или расширить ее в этом направлении и пр. Во-вторых, пытаясь закрепиться в данной группировке, занять территорию или образовать пару, активные вселенцы «давят» на резидентов, чем «испытывают» их поведение на эффективность; «не прошедшие испытания» резиденты заменяются вселенцами на соответствующих «позициях» в системе, а сами теряют территорию или партнера и оказываются в потоках нерезидентов, распределяемых в менее плотные группировки. Благодаря такой «проточности» группировок, постоянному «давлению» активных вселенцев возникает отбор на максимальное соответствие стратегии особи занимаемой «позиции» в структуре системы в целом, который дополняет конкуренцию за социальный статус внутри группировок и оптимизирует пространственно-этологическую структуру всей популяции.

То есть благодаря «дальнодействию», связанному с коммуникацией, и общевидовым системам сигналов, обслуживающим информационный обмен в популяционной системе в целом (а не только между конкретными участниками взаимодействия, как это делает индивидуальная пантомима), популяция *не платит большую цену* за устранение массы «неуспешных» особей. Благодаря устойчивому информационному обмену и специализированным знаковым системам, обеспечивающим эту устойчивость, в популяции происходит прямо обратное – *сортировка индивидов по потенциям* развития присущих им моделей поведения в специфической социальной среде. В результате нее индивид, наиболее предрасположенный к развитию определенной поведенческой стратегии, с максимальной вероятностью оказывается в среде, наиболее подходящей для ее успешного осуществления.

Иными словами, дальное действие сигналов и событий в системе, осуществляемое через информационный обмен, обеспечи-

вает то, что «должные особи оказываются в должное время и в должном месте» внутри популяции. То есть основная масса особей закономерным образом оказывается именно в тех группировках, экологические условия и социальная среда которых наиболее благоприятны именно для них. За счет этого увеличивается дифференцированность разных типов поселений внутри популяции, соответствующих разным уровням экстремальности экологической и разным плотностям социальной среды, и одновременно связанность разнородных поселений в единое целое, как это было показано выше.

Необходимость дального действия сигналов и событий в системе связана с тем, что животное может контролировать лишь свое окружение, но его «перспективы» улучшения социального статуса и возможности максимизации приспособленности определяются столкновением особей далеко за пределами зоны персонального контроля. Животные должны учитывать эти события при принятии решений о выборе модели поведения и корректировке существующей модели, при переключении между возможностями стратегиями и т.п., а для этого надо быть информированными о них. Кроме того, невозможность прямого влияния на значимые события за пределами зоны индивидуальной активности особи можно компенсировать *опосредованным влиянием* через коммуникативную сеть, по которой информация о взаимодействиях животного с соседями быстро распространяется по сообществу и влияет на поведение индивидов, прямые взаимодействия с которыми никак невозможны.

Становится острой необходимостью в системе информационного обмена, распространяющей такую «позиционную информацию» в пределах всего сообщества и даже всей популяции. В процессе эволюции она удовлетворяется через выделение системы сигналов, обслуживающих этот обмен. Сигналы должны быть общими у всех потенциальных участников взаимодействий



данного типа, то есть максимально видоспецифическими и минимально связанными с индивидуальностью животного, его собственными особенностями внутреннего состояния и пр., и максимально – с типологическими особенностями тех ситуаций взаимодействия, которые участникам «по сигналам» придется различать.

Необходимость сигналов для дальнего действия в системе

На первый взгляд покажется, что это не так: если действия партнера воспринимаются непосредственно, специфические сигналы совсем не нужны – смысл действия также непосредственно учитывается в ответной реакции, и опосредующие демонстрации с сигнальным значением лишние. Так человек уклоняется от удара, и нет нужды «специально обозначать» замехом угрозу, чтобы мы поняли, что нам угрожает. Экспрессивные гримасы (т.е. «демонстрации») у участников конфликта появляются лишь тогда, когда происходящим противостоянием оба уже сильно раздражены, и поэтому ни о чем сигнализировать не могут, просто показывают раздражение (таково, например, представление о сигнальных функциях демонстраций Е.Н. Панова, 1978). Это суждение кажется правдоподобным, но при более подробном рассмотрении взаимодействий животных в сообществе совершенно неверно.

Дело в том, что на самом деле выбор ответа на реакцию партнера всегда *трихотомичен, а не дихотомичен*. Кроме двух вариантов – сменить поведение, выбрав следующую демонстрацию в ответ на демонстрацию партнера, или прежнюю демонстрацию удерживать дальше, всегда возможен *уход от взаимодействия* и перемещение в другую часть группировки для взаимодействия с другими особями. Обрыв начавшегося обмена сигналами и инициация нового взаимодействия в другой части участка часто выгодней продолжения прежнего и т.д. (Непомнящих, 2003, 2004).

«Степень» ухода животного от взаимодействия с социальными партнерами может варьировать от слабой до средней и сильной. В первом случае индивид «временно выключается» из обмена демонстрациями, как бы «пропускает ход» и после демонстрации партнера на время вообще прекращает демонстрировать. «Пауза» заполняется перемещениями, смещенной активностью, просто бездействием, пребыванием в обыденной позе и т.д., затем прерванный обмен демонстрациями возобновляется.

Во втором начатое взаимодействие срывается полностью, особь перемещается в совершенно другую часть участка, на период перемещения и обследования данной территории также «выключаясь» из взаимодействий со всеми соседями. В третьем животное совсем оставляет территорию и перемещается в соседнюю группировку либо пополняет «подвижный резерв» популяции, вливаясь в потоки нерезидентов, связывающие отдельные поселения. См. тщательные исследования бродячих особей у черноголовых гайчек (*Parus atricapillus*) и пухляков (*P. montanus*): в течение всей зимы они перемещаются между территориальными группами, построенными на системе иерархии, и способны заполнять вакансии, возникшие в группах при выбытии части птиц (Ekman, 1989). Такой же «резерв» присутствует у всех территориальных видов позвоночных, подвижность соответствующих особей представляет собой как бы оборотную сторону территориальности резидентов, также как их периодические дальние выходы за пределы собственного участка и рейды по участкам соседей не в контексте попыток территориальных захватов (Иваницкий, 1998).

Смена поведения или продолжение прежней активности – это *положительные реакции* на сигнал, уход от взаимодействия всех трех степеней – *отрицательные реакции*. Положительные – поскольку продолжают начатое общение и увеличивают «включенность» индивида в коммуникативную сеть группировки, отрицательные



– поскольку уменьшают его. Важно подчеркнуть, что отрицательная реакция на сигнал должна быть не менее адекватной, эффективной и точной, чем *положительная*. Даже больше: ведь всякое решение, «выключающее» животное из сообщества полностью или временно, уменьшает ожидаемый выигрыш, и увеличивает риск возможной потери социального статуса, риск перемещения, риск, связанный с неинформированностью и неопределенностью будущего данной особи и т.п.

Поэтому в поведении партнеров животного (а, следовательно, и в его собственном поведении, ввиду положительной обратной связи первого со вторым, см. ниже), между телодвижениями, связанными с целями самой особи во взаимодействии, должны быть «вкраплены» специфические сигналы, информирующие о тех ситуациях конфликта, которые последовательно создаются и разрешаются особями по ходу процесса, как позиции в шахматной игре или в домино, и которые (ситуации) участникам следует различать между собой, чтобы в нужный момент выбрать нужную реакцию, положительную или отрицательную. Прямые действия несигнального характера тут не годятся, их «сигнальность» позволяет выбрать лишь положительную реакцию, но не отрицательную: удар и неритуализованная угроза подсказывают, как заслониться, или как выразить ответную угрозу, но не подсказывают, насколько силен противник и можешь ли ты его победить вообще, стоит ли дальше связываться и пр. Поэтому прямые действия или экспрессивные реакции животных должны ритуализоваться и превращаться в сигналы конфликтных состояний индивидов в связи с ситуацией, а затем и в сигналы самих ситуаций, чтобы решить задачу максимизации приспособленности индивида в популяционной системе (и одновременно максимизации устойчивости воспроизводства специфической структуры системы).

Опять же, для определения подходящего момента «выключения» особи из коммуни-

кативной сети (или нужной степени «выключения») животное должно сравнивать собственную ситуацию, развивающуюся в данном взаимодействии, с возможностями, наличествующими в однотипных взаимодействиях в других частях территории, с другими соседями или в другой группировке. А для этого надо иметь информацию об однотипных ситуациях в месте предполагаемого перемещения особи (т.е. о ходе и результатах прошлых взаимодействий там, предопределяющих возможные ситуации), причем приходящую к индивиду в форме тех же сигналов, которые он продуцирует в собственных взаимодействиях с ближайшими соседями. Тогда события, случившиеся вне зоны прямого наблюдения особи, будут сопоставимы с событиями, вызванными социальной активностью данного животного, как бы выраженными в одной и той же валюте. Продолжая эту продуктивную аналогию, конкурентные усилия особей во взаимодействиях, успешные и неуспешные, представляются как бы «товаром», который животное пытается всучить партнерам по коммуникации.

Ритуализированные демонстрации, отражающие качественно разные стадии реализации конкурентного усилия индивида здесь своего рода деньги, показывающие «цену товара». Способность а) предъявлять «нужные» демонстрации в «нужных» ситуациях процесса, б) стереотипно удерживать их вопреки сопротивлению оппонента, в) по мере изменения ситуации своевременно менять их на следующие более эффективные демонстрации изоморфна способности выложить нужную сумму в нужный момент «торга», чтобы удачная сделка была совершена (Фридман, 2008, в печати).

Необходимость развития системы сигналов, обеспечивающих сопоставимость существенных событий в разных частях группировки, случившихся с самой особью и с другими индивидами, непохожими на него, определяется еще двумя факторами. Во-первых, сколько-нибудь удаленные части территории группировки недоступны



непосредственному наблюдению животного, да и за своим окружением невозможно наблюдать непрерывно. Как бы ни было мотивировано животное к отслеживанию ситуации на соседних участках, оно должно с определенной периодичностью переключаться на кормодобывание, отдых, взаимодействовать с социальным партнером. Да и при реализации сколько-нибудь специализированных форм поведения – демонстраций или специализированных кормовых методов – способность отслеживать события в своем окружении снижается резко, почти до нуля (Резанов, 2000).

Так, у соснового чижа (*Spinus tristis*) на кормушке обработка более крупных семян подсолнечника в среднем требует больше времени, чем более мелких семян чертополоха (1,45 и 0,12 сек соответственно). Чем больше времени занимает обработка каждого отдельного семени, тем менее бдительны птицы в течение периода кормления соответствующими семенами (в среднем 6,5 и 38 оглядываний/мин). При кормлении на соплодиях сложноцветных в природе различия еще существенней (Рорр, 1988).

Во-вторых, с учетом трихотомической схемы оказывается, что сигнальная информация реализуется в поведении в кардинально иных обстоятельствах места и времени, чем те, в которых был подан сигнал, и произошли события, вызвавшие сигнализацию. Всегда или почти всегда есть принципиальное несходство предыдущей ситуации взаимодействия, о которой сигнализируют, с последующей ситуацией реализации сигнала в выборе поведения, которое, как правило, настолько велико, что не устраняется даже непрерывным отслеживанием изменений ситуации самой особью. Поэтому «идеальные» коммуникативные сигналы животных также должны передавать информацию идеального характера, чтобы отмеченный разрыв преемственности между ситуациями минимально влиял на точность сигнализации и эффективность поведения, выбранного на основании сигналов.

Даже внутри одного процесса взаимодействия за период от момента сигнализации до выбора ответной демонстрации партнера обстоятельства существенно изменяются, в первую очередь потому, что соответствующая демонстрация партнера не только сигнализирует, но действует, изменяя уровень мотивации и уровень общего возбуждения реципиента и, в случае успеха воздействия – самого демонстратора. Это существенно изменяет контекст общения, и чтобы сигналы, которыми обмениваются животные, оставались общепонятными на всем протяжении процесса, контекстуальные изменения, связанные с релизерными эффектами демонстраций, должны минимально влиять на «значение» демонстраций при восприятии их как сигналов. Соответственно, при передаче сигналов изменения уровня мотивации и других параметров состояния особи, связанные с прошлым воздействием стимуляции от партнера и/или самостимулирующим эффектом собственных демонстраций, должны минимально искажать формы следующих демонстраций животного и не должны дестабилизировать их, снижая стереотипность исполнения. То же самое относится и к эффектам внешних воздействий, когда, скажем, риск нападения хищника влияет на уровень внешнего беспокойства.

Устойчивость форм демонстраций к риску и к внешнему беспокойству – индикатор сигнальной ценности образов, воспроизводимых данными демонстрациями

Действительно, анализ сигнальных систем позвоночных показывает существенную устойчивость формы сигналов к искажающим/дестабилизирующим воздействиям мотивационных изменений внутри животного и/или степени беспокойства извне. Эффект во всех случаях выражен тем лучше, чем выше сигнальная эффективность демонстрации (если сравнивать разные демонстрации ухаживания,



угрозы, предупреждения об опасности и пр., различающиеся эффективностью, или гомологичные демонстрации близких видов, различающиеся стереотипностью исполнения, см. Dane et al., 1959; Schleidt, 1982; Schleidt, Crowley, 1980).

Так, успех спариваний самцов тетерева (*Lyrurus tetrix*) четко коррелирует с центральным положением территории на току, суммарный успех спариваний за жизнь – со скоростью постепенного перемещения охраняемого пространства с периферии в центр за несколько сезонов, в которые петух посещает именно этот ток. Поведенческий признак, лучше всего коррелирующий с успехом спаривания самца – частота присутствия на току на протяжении всего года, а также частота демонстрации «лиры» (выгнутых украшающих перьев хвоста) непосредственно во время токования (Rintamäki et al., 2001).

Развитость «лиры» самцов увеличивается с возрастом, украшающие перья хвоста становятся длиннее и более изогнутыми. Именно они, в сочетании с экстравагантными демонстрациями на своих ключевых участках определяют повышенный риск гибели от хищника в момент пребывания на току. Например, под гнездом беркута (*Aquila chrysaetos*) в Калининской области в поедях преобладали остатки глухаря (*Tetrao urogallus*) и тетерева. У того и другого вида риск погибнуть в когтях беркута повышен именно у самцов в период пребывания на току (в 1,5–3 раза).

Риск гибели самца тетерева почти вдвое больше, чем самца глухаря – остатки первых составляют 80%, вторых – только 60% поедей своего вида (Авданин, Карху, 1998). Как известно, система токов у тетерева развита значительно сильнее и более специализирована, чем у глухаря. Глухарям свойственен т.н. «разреженный ток», где самцы конкурируют непосредственно за самок, а не за возможность улучшить позицию собственной территории на току (Hjorth, 1970; Лысенко, 1987).

Далее, у бурого анолиса (*Anolis sagrei*)

описаны три угрожающие демонстрации – кивки головой (*head-bob display*), отжимания на лапах (*push-up*) и раздувание боков (*dewlap*) (перечисление в порядке падения сигнальной эффективности и одновременно заметности демонстраций, их энергетической цены и т.п.). При моделировании ситуации нападения хищника значительно сокращается частота использования «отжиманий» и «раздуваний боков», но не более эффективных «кивков» (Simon, 2007).

Большая устойчивость более эффективных демонстраций к риску хищничества, внешнему беспокойству и другим дестабилизирующим факторам также зафиксирована в социальной коммуникации рыб.

У южноамериканской цихлиды *Nannacara anomala* исследовали влияние риска гибели от хищника на агонистическую коммуникацию (демонстрация – вычурный, «неестественный» комплекс действий, поэтому хищнику легче схватить демонстратора, чем животное в обыденной позе). Обмен демонстрациями начинается с реакций низкой интенсивности (например, ритуализированные удары хвостом), затем особи постепенно переходят ко все более интенсивным и «экстравагантным» реакциям, таким как толчки рылом и «борьба ртов». Сцепившись широко раскрытыми ртами, рыбы толкают друг друга рылом, как борцы сумо, пытаясь выкинуть противника за круг, очерченный движениями их тел (Hurd, 1997; Brick, 1998).

При переходе от низкоинтенсивных реакций к реакциям высокой интенсивности обе цихлиды с определенной скоростью «перебирают» демонстрации агонистического ряда. Реакции высокой интенсивности более ритуализованы и исполняются с большей стереотипностью. Они эффективней как стимулы – их предъявление вызовет реакции подчинения и бегства партнера с большей вероятностью, чем под воздействием низкоинтенсивных демонстраций, но и более рискованны, так как вероятность спровоцировать прямую агрессию партнера в ответ на демонстрацию также возрас-



тает. Также выше и риск стать жертвой хищника при их исполнении (Hurd, 1997; Brick, 1998).

В качестве меры рискованности демонстрации использовали минимальную дистанцию, с которой предъявление модели хищника вызовет бегство демонстратора. Оказалось, что у обоих противников прогрессивно снижается дистанция бегства от хищника по ходу коммуникации: она максимальна в начале процесса, когда доминируют демонстрации низкой интенсивности, и падает в последующие периоды, «заполняемые» все более интенсивными демонстрациями. Специальное изучение двух «полярных» демонстраций, «борьбы ртов» и ритуализированных ударов хвостом также показывает, что при предъявлении первой, наиболее интенсивной, дистанция бегства от хищника много ниже, чем при предъявлении наименее интенсивной второй.

Сам процесс удержания демонстраций, исследованный О. Brick (1998) и Р. Hurd (1997), не представляет собой непрерывного действия. Время от времени он прерывается периодами возврата к повседневной активности, или к низкоинтенсивным реакциям. Предъявление модели хищника рыбкам, уже вступившим в обмен демонстрациями, вызывает реверсию процесса к демонстрациям низкой интенсивности и даже к проявлениям неритуализованной агрессии. В присутствии модели хищника даже самые интенсивные демонстрации из комплекса «толчки ртом» в среднем длятся много короче, чем аналогичные демонстрации в условиях отсутствия беспокойства.

Более интенсивные демонстрации обладают и *большой устойчивостью к реверсиям* под воздействием потенциальной опасности, раз уж рыба выбрала определенную демонстрацию и исполняет ее. До начала исполнения «толчков ртом» вероятность реверсий к открытой агрессии в ответ на модель хищника в 4–5 раз выше, чем если демонстрация уже началась.

Следовательно, биологический смысл

демонстраций как комплексов фиксированных действий животного состоит не в самом совершении телодвижений, обладающих некой степенью выразительности и стереотипности, ради, скажем, удовлетворения побуждений животного за счет определенного рода воздействия на партнера (как считали классические этологи). Телодвижения, образующие демонстрацию, необходимы для закономерной реализации специфических «значащих структур» и специфических образов, репрезентирующих эти структуры партнеру в «нужные» моменты процесса, связанные с закономерным появлением и сменой дифференцированных проблемных ситуаций по ходу взаимодействия. Биологический смысл демонстрирования состоит в «очерчивании» формы сигналов на том уровне точности¹, который необходим для устойчивой дифференциации N сигналов соответствующего контекста друг от друга и от «фона» несигнальных реакций всеми потенциальными участниками подобных взаимодействий, при том уровне «шума», которым обычно сопровождается процесс.

Точное распознавание и эффективное разрешение таких ситуаций необходимо для устойчивого и направленного развертывания взаимодействия к некому биологически осмысленному результату (исходу взаимодействия = продукту коммуникации). Дифференцированные сигналы, «поданные» определенным набором «общих» демонстраций-посредников, позволяют выигрывать взаимодействие именно тем особям, которые демонстрируют большую коммуникативную компетент-

¹ Достигаемой стереотипностью и шаблонностью исполнения «нужных» комплексов фиксированных действий в «нужных» ситуациях процесса и переходом от одного КФД к другому не непосредственно и постепенно, а скачком через «точку 0» – состояние обыденной позы, из которого принимают следующую демонстрацию (Finley et al., 1983).



ность, большую эффективность действий на основании сигнальной информации и, следовательно, в процессе общения идут на наибольший риск ради получения последней.

Это и зафиксировано в опытах с демонстрациями *N. anomala*. Адекватная реакция обоих партнеров на «значачие структуры» процесса, воспроизводимые в обмене демонстрациями между особями, удерживает течение взаимодействия как целого в рамках некой «типической» временной и ритмической организации процесса. Для реципиента сигналов это так же справедливо, как для самого демонстратора. Но тогда демонстрации, благодаря которым «значачие структуры» устойчиво воспроизводятся в «ключевые моменты» процесса, будут ничем иным, как знаками знаковой системы, поддерживающей информационный обмен в специфических контекстах общения вроде поиска партнера, ухаживания за партнером в образовавшейся паре, угрозы, предупреждения об опасности и пр.

Если индивиды рискуют при исполнении демонстраций и не отказываются от начатого исполнения, несмотря на риск, то риск компенсируется получением ценной информации, и ничем иным компенсирован быть не может. Информация, передаваемая демонстрациями, необходима для выбора/корректировки модели поведения здесь и сейчас ... или сильно потом, когда соответствующая проблемная ситуация наступит в соответствии с ходом процесса. Она заставляет демонстрировать, несмотря на риск, и степень «несмотря» пропорциональна сигнальной эффективности демонстрации (Enquist et al., 1985; Hansen, 1986; Kikkawa, 1987; Popp, 1987a, 1987b, 1987c; Waas, 1991; Фридман, 1993, 1994; Wilson, 1994).

Более того, «считывание» информации с демонстраций партнера, исполненных в соответствии с названными «правилами игры», то есть стереотипно и «появившихся вовремя», в определенный момент разрывания общей последовательности,

будет происходить так же «автоматически», как «автоматически» прирастает риск при переходе к более эффективным демонстрациям.

Поэтому формы демонстраций должны *минимально* зависеть от обстоятельств контекста, связанных с изменением мотивации внутри или стимуляции извне, и маркировать только качественные различия в ситуациях взаимодействия, в намерениях особей и т.п., в общем, именно то, о чем «надлежит сообщить» по ходу процесса. Особенно формы демонстраций в их максимальном развитии – когда *сигнал*, информирующий о ситуации, максимально отличается от *экспрессии*, выражающей неспецифическое возбуждение по поводу ситуации, и от прямого действия, разрешающего данную ситуацию непосредственно. Или, точнее, в меру обладания сигнальной функцией (и по мере совершенствования сигнальной функции в эволюционном процессе) зависимость форм демонстраций от контекста должна быстро ослабевать, дифференцированность форм разных демонстраций данного контекста общения – быстро усиливаться, также специфическая связь формы демонстрации с ситуацией, «маркируемой» образованием данной формы на время, необходимое для действительности сигнала.

Этим коммуникативный процесс на уровне популяции с ее специфической структурой сети группировок изоморфен онтогенезу (сопоставление коммуникации с онтогенезом предложено К. Лоренцем (1998), и это более чем продуктивная идея, см. Фридман, 2008). Сам процесс информационного обмена в популяционной системе, основанной на конкуренции «эгоистических индивидов» и структурированной асимметричными отношениями по результатам их оказывается изоморфен рынку (капиталистической экономике).

Рынок, как экономическая система, обеспечивает «сквозной» информационный обмен между участниками рынка (массой конкурирующих покупателей и продавцов).



С помощью системы цен, котировок акций, валютных курсов он информирует каждого субъекта экономики о «цене» и «стоимости» его собственных конкурентных усилий, также как коммуникация в популяционной системе «направляет» индивидов в среду обитания, соответствующую их стратегии поведения, чем содействует специализации в ней.

Вообще, популяция как система построена на отношениях конкуренции между «эгоистическими индивидами» за возможность эксплуатировать больше ресурсов (или существующие ресурсы эксплуатировать с большей устойчивостью). Этим она изоморфна рыночной экономике, построенной на аналогичной конкуренции между «экономическими индивидами». Последние мыслятся такими же, как «эгоистические индивиды» социобиологической теории: первые всю энергию вкладывают в максимизацию прибыльности своего бизнеса, а вторые – в максимизацию итоговой приспособленности. При выборе поведения в проблемной ситуации те и другие оценивают отношение платы и выигрыша для всех потенциально возможных вариантов, и выбирают решение, наилучшее по данным критериям (Eрsmark et al., 2000; Maynard Smith, Harper, 2003).

Индивиды в популяционной системе конкурируют за такой ресурс, как социальные партнеры определенного «качества», которые привлекаются и удерживаются в зоне досягаемости для индивида на время, необходимое для успешной эксплуатации. Например, за самок для воспроизводства собственных генов в потомках (для чего необходимы затраты на ухаживание, прокормление их и птенцов, строительство гнезда и т.п.). Другой пример эксплуатации социальных ресурсов – удержание в зоне досягаемости подчиненных особей, ранее побежденных во взаимодействиях агрессивного доминирования, чтобы следующими взаимодействиями с ними подтверждать собственный доминантный статус и способность контролировать си-

туацию (Searcy, Yasukawa, 1983; Searcy, Nowicki, 2005).

Поэтому в популяционной системе следует ожидать появления коммуникативной сети, обеспечивающей взаимодействие «всех со всеми» в информационном плане, чем преодолеваются «разрывы» в мозаике местообитаний, а сеть поселений остается устойчивой вопреки нестабильности среды, циклическому чередованию благоприятных и неблагоприятных сезонов и т.п. «возмущениям» (Curry, Grant, 1991). То есть популяция – это динамическая система, устойчивость которой – своего рода серфинг на волне средовых изменений и «давления» внутренних напряжений, созданных перераспределением особей между группировками (Goltsman, 2005). Тогда здесь закономерно появляются специализированные системы сигнализации, обслуживающие информационный обмен, с последующим эволюционным совершенствованием сигналов и механизмов коммуникации – тем большим, чем более они задействованы в воспроизводстве популяционной структуры в череде поколений.

Это происходит с необходимостью по тем же причинам, по каким в системе обмена ценностями неизбежно появляются деньги – товар, выполняющий роль всеобщего эквивалента, и естественное функционирование экономической системы, игры обмена совершенствуют сигнально-информационную функцию денег, развивают их от денежных суррогатов, талонов и бонов по направлению к «настоящим деньгам». Естественно, все эти процессы системной трансформации идут в эволюционных масштабах времени.

Соответственно на этом пути увеличивается способность благодаря финансовой системе «измерять» количество и качество производительных усилий разных членов общества, соотносить их друг с другом и показывать «цену» каждого. Верно и обратное: всякое административное уменьшение свободы купли-продажи товаров ведет к искажению рыночных механизмов це-



нообразования и поэтому «портит» деньги, превращает их в денежные суррогаты, делает рыночные оценки цены или стоимости товаров неточными и неадекватными.

Также всякая дезинтеграция популяционной системы, неустойчивость и прерывистость потоков нерезидентов, объединяющих отдельные группировки в системное целое (или ухудшение условий обитания, снижение ресурсобеспеченности индивидов) ведет к обратному превращению знаков используемой ими системы сигнализации в «просто стимулы». Это сопровождается частичной или полной деритуализацией материальных носителей сигналов (демонстраций), степень которой пропорциональна степени экстремальности условий существования, как показано в опытах К.Н. Благосклонова (1988, 1991). При ухудшении снабжения кормом ритуальное кормление самцом самки (обычное у синиц и других мелких воробьиных птиц), превращается в настоящую доставку пищи. Степень превращенности социального ритуала в действия, непосредственно полезные особям, прямо пропорционально трудности доставки корма.

Отсюда лучшими кандидатами на роль сигналов ситуаций, о которых следует информировать «весь круг» индивидов, включенных в коммуникативную сеть, будут самые специализированные элементы поведения из используемых в социальном общении – демонстрации и ритуалы. Ситуации, о которых следует сигнализировать, связаны с системообразующими типами «конфликтов интересов», определяющими основные варианты столкновений индивидов в сообществе и основные способы разрешения конфликта. Они же, как правило, исполняются наиболее стереотипно и наиболее выделены на фоне других элементов, не являющихся демонстрациями (Dane et al., 1959; Schleidt, Crowley, 1980; Finley et al., 1983; Peters, Evans, 2007).

В силу этого разные демонстрации, последовательно сменяющие друг друга в поведенческой цепи, четко дифференциро-

ваны друг от друга на уровне формы, часто даже с «подчеркиванием границ» между ними демонстрациями при увеличении «шума» в канале связи. Подробный анализ показывает, что дискретность форм последовательных демонстраций сохраняется даже в случае, когда на уровне последовательных телодвижений животного виден переход от одного комплекса фиксированных действий к другому, так что процесс демонстрирования в рамках коммуникации – это «слайд-шоу», а не «фильм» (Schleidt et al., 1984; Фридман, в печати).

То есть демонстрации обладают инвариантностью формы, необходимой для кодирования сигнальных значений и успешного распознавания дискретной последовательности сообщений в том континууме экспрессивных телодвижений и/или звуков, каким поведение животного во взаимодействии предстает перед наивным наблюдателем. Поэтому именно демонстрации естественно считать теми структурами поведения, которые в эволюционном процессе выделяются из исходного континуума двигательных реакций индивида для того, чтобы специализироваться в отношении сигнальной функции.

В том же самом процессе соответствующие структуры поведения «обретают форму» и дискретизируются друг от друга благодаря увеличению стереотипности исполнения и скачкообразности перехода между демонстрациями. В результате последовательно воспроизводимые формы сигналов противопоставляются друг другу так же, как в логике одна оппозиция противопоставляется другой, хотя сами движения, воспроизводящие данные демонстрации, естественным образом связаны переходами, ведь одну на другую не сменишь мгновенно. Так реализуется дискретность форм и дифференцированность образов демонстраций, благодаря которой реципиент различает две разные «порции» информации и два разных специализированных воздействия стимула, переданных этими формами/образами, оценивает вре-



мя исполнения каждой демонстрации, фиксирует момент перехода между ними и пр. (Ракитов, 1971; Evans, Marler, 1995; Blumstein, 2002).

Наличие переходов между отдельными элементами сигнального ряда отнюдь не препятствует выделению отдельных демонстраций как дискретных и специфических единиц процесса коммуникации, так же как наличие почти идеального континуума мотивационных состояний, выраженных определенным рядом демонстраций, не только не препятствует, но и требует дискретности элементов последнего, если во взаимодействиях те функционируют как сигналы. Так, у озерных чаек (*Larus ridibundus*) имеется диагональная поза угрозы и «распластывание», между которыми существуют все возможные переходы. Киносъемка агонистических взаимодействий показала, что в большинстве агонистических ситуаций нападения и бегства, во-первых, сами позы встречаются чаще, чем переходные движения, во-вторых, обе позы и переходы между ними – намного чаще, чем незавершенные попытки демонстрации поз №1 и №2. Главное, что даже при наличии переходов существуют два уровня реагирования оппонента, соответствующие первой и второй позе (Tinbergen, 1959, 1975).

Вообще, «подчеркивание» границ между отдельными сигналами, резкость переходов между последовательными демонстрациями встречается столь же часто, как и постепенный континуальный переход. Но, в отличие от последнего, оно усиливается, а не ослабевает с ростом напряженности взаимодействия (Фридман, в печати).

Дело в том, что при сильном эмоциональном возбуждении отправителя композиционный строй сигнала нарушается, иногда искажается даже акустическая структура самого сигнала (что в равной мере относится к визуальным и к акустическим демонстрациям). При этом случаи нарушения структуры звуковой последовательности с появлением высоко изменчивых и неустойчивых конструкций (конгломератов

активности по Е.Н. Панову, 1978) нельзя путать с гетеротипической последовательностью звуковых сигналов.

Пример нарушения структуры сигнала при сильном эмоциональном возбуждении – так называемые сигналы с приращением: например, вилохвостые чайки (*Xema sabini*) в преддверии вылупления птенцов к крику посадки присоединяли высокоизменчивый фрагмент позывки при кормлении птенца (Никольский, 1990). Последний хорошо иллюстрирует особенности внешнего выражения неспецифического возбуждения в виде экспрессивной реакции, не обладающей достаточно устойчивой формой – «достаточно» для того, чтобы быть однозначно распознаваемой потенциальным партнером по коммуникации (позывки, адресуемые уже вылупившимся птенцам, такой формой вполне обладают).

Иного толкования требуют звуковые реакции, в которых (при том же уровне возбуждения демонстратора) состыкованы без переходов и сращивания элементы двух разных акустических демонстраций («разных» по структуре и обычному контексту использования сигнала). Чайка, издающая крик предостережения об опасности наблюдателя «кха-кха-кха», в момент атаки крачки мгновенно меняет его на другой крик, уже соответствующий конфликтам внутри группы. Образуется так называемая «посылка-монстр», которая сочетает физические формы первого и второго сигнала, с характерной структурой каждого из них и без каких-либо переходов между ними. Такие сигналы постоянно отмечались в смешанной колонии из озерных чаек и речных крачек (*Sterna hirundo*) (Никольский, 1982, 1990).

В этих случаях (а их большинство) рост возбуждения не только не разрушает специфической структуры сигнала, но, напротив, лучше «подчеркивает» ее, четче дифференцирует данный сигнал от предшествующего и последующего (Фридман, в печати). Такое невозможно объяснить вне концепции ритуализованных демонстраций



и специализированных сигналов; смена сигналов точно соответствует изменениям ситуации во внешнем мире животного и явно не зависит от роста или падения возбуждения в «мире внутреннем». Вообще, всякий рост напряженности взаимодействия и возбуждения участников в общем случае усиливает дискретизацию сигнальных (и вообще специфических) элементов в составе секвенции, а не ослабляет ее. Это работает в пользу знаковой концепции коммуникации, но против релизерной и неспецифической концепций (табл.).

Об «обязательной дискретности» сигналов, имеющих значение, в отличие от стимулов, характеризующихся только действием, хорошо написал К. Леви-Строс (2001: с. 89): *«Как и музыкальные гаммы, фонологические структуры представляют собой как бы вторжение культуры в природу, искусственное средство, налагающее логические правила расчленения на звуковой континуум».*

Вообще, всякая знаковая система (язык) в процессе функционирования производит специфическое разложение континуума объектов внешнего мира, когда пытается собственными средствами передать сообщение о существенных (с точки зрения воспринимающего субъекта) элементах реальности (Ракитов, 1971). Подобное разложение существенно и при использовании стимулов в процессе коммуникации, используется несколько стимулов, каждый со своим специфическим эффектом, и стимуляция производится через специфические формы демонстраций, связанных с соответствующим мотивационно-типологическим градиентом.

Эта точка зрения исследуется в статье как рабочая гипотеза, включая ответ на вопрос – чем были демонстрации до того, как стать сигналами? Какова их функция в момент, когда:

а) демонстрации уже ритуализированы настолько, что сами животные (и наблюдатели) выделяют их из обычной поведенческой канвы как некие отдельности и

связывают со специфическими ситуациями взаимодействия (которые участникам процесса необходимо разрешить выбором «лучшей» модели поведения в проблемной ситуации, связанной с соответствующим «конфликтом интересов»), но

б) они еще не исполняются настолько стереотипно, чтобы обладать специфическим инвариантом формы сигнала, устойчиво распознаваемым в разных ситуациях, при разном уровне шума в канале связи и т.п.?

Необходимость выделения «языка» – специализированных знаковых систем, обслуживающих взаимодействия индивидов внутри популяции

Обращаясь к наиболее общим вопросам теории информации и теории систем¹, видим дополнительные аргументы в пользу появления информационного обмена, помимо обмена воздействиями и над ним, и системы знаков-посредников – специализированного «языка», обслуживающего подобный обмен.

Особи в популяции находятся в непрерывном взаимодействии. Без направленного воздействия друг на друга их существование также же немислимо, как без взаимодействия с внешней средой. Направленное воздействие эффективно, если возможен прогноз существенных изменений поведения противника на каждом следующем шаге процесса; сигналы как раз позволяют производить подобный прогноз, причем обоим противникам сразу, притом, что выигрывает взаимодействие лучше использующий сигнальную информацию для корректировки собственных программ поведения (Кастлер, 1960).

По мере уточнения и совершенствования сигнального «прогноза» в последующих актах коммуникации, взаимная прогнозируемость поведения участников

¹ Особенно стохастических систем, к которым относятся популяции и сообщества.



процесса¹ устойчиво растет. Одновременно растет и готовность обоих ориентироваться на сигналы как предикторы возможных направлений развития процесса и исходов взаимодействий, достижимых при данном поведении особей (а не только как на источники специфической стимуляции, производимой «материальным носителем» сигналов – акустическими, визуальными и т.п. демонстрациями). Первое усиливает второе и наоборот, эта положительная обратная связь «направляет» развитие взаимодействия по определенной траектории к биологически осмысленному результату – образованию пары, успешному спариванию партнеров, эффективному изгнанию захватчика с территории и пр. (рис. 1).

Следовательно, коммуникация – всякая связь между переменными, осуществляемая специфическими средствами или нет, сознательно или бессознательно, ведущая к взаимному уменьшению неопределенности между участниками и обоюдному росту предсказуемости поведения в «зоне ближайшего развития» процесса взаимодействия. В самом общем плане коммуникация – это предсказуемое взаимодействие, в пределе – воздействие, целенаправленно регулируемое и контролируемое самими участниками, когда мощность внутренних систем управления и контроля превосходит мощность внешних воздействий (Кастлер, 1968).

Все признаки, подходящие для такого рода прогнозов, можно называть **сигна-**

лами. По способу действия на оппонента сигналы подразделяются на стимулы и знаки (сигналы в собственном смысле, информирующие, но не «принуждающие» реципиента). Коммуникация начинается, когда для определения существенных ситуаций взаимодействия животные направленно ориентируются по этим признакам (по их появлению и смене в потоке действий участников) и направленно продуцируют эти признаки в собственном поведении, как только оказываются «втянуты» в соответствующую ситуацию собственным поведением или поведением оппонента. То есть когда животные направленно используют некий набор элементов поведения, общий для всех потенциальных участников взаимодействий этого типа (скажем, определенный ряд демонстраций), с одной стороны, для «объявления» подобных «прогнозов», где разные демонстрации отражают попадание индивида в одну из N специфических ситуаций процесса. С другой – для реализации «объявленных прогнозов» в поведении, когда выбор следующей демонстрации в ответ на сигналы партнера корректирует ту цепочку сигналов, которая развивалась особью прежде (Фридман, 2008).

Эту предсказуемость, а особенно – рост предсказуемости по ходу взаимодействия вопреки проявляющемуся и также растущему антагонизму участников с их «интересами» Г. Кастлер (1960) рассматривал как главное доказательство существования информационного обмена в системе, воспроизводимой взаимодействиями такого рода. Рост предсказуемости носит взаимный характер, ведь участникам коммуникации равно выгодно «честно» информировать о ситуации или получать аналогичную информацию от другой особи, ведь прием и передача информации в равной мере повышают предсказуемость поведения отправителя и передатчика сигналов (Кастлер, 1960; Фридман, 2008).

Более того, рост предсказуемости поведения, выгодный обоим участникам, в случае «честной» коммуникации устойчив

¹ Точнее, должна расти в случае, когда коммуникация эффективна, и соответствующий процесс направленно развертывается по своей траектории, равно предсказуемой для участников и для «зрителей». Для этого взаимодействие должно развиваться в некоем оптимальном режиме; однако особи из-за излишнего возбуждения, внешнего беспокойства или предпочтения прямых действий в отношении партнера ритуализированным выражениям тех же побуждений в демонстрациях зачастую срывают процесс и делают его неэффективным. Подробнее см. ниже.



к воздействию разнообразных «помех», внешних и внутренних, и к стремлению участников все время противодействовать демонстрациям друг друга. Все это, вместе взятое, естественно, препятствует прогнозированию, но «прогностическое» воздействие сигналов преодолевает этот эффект и не допускает «накопления ошибок». Отсюда неизбежное выделение общих сигналов в структуре поведения участников, отделение сигналов от действий и экспрессивных телодвижений животного, и прогрессивное развитие сигнальности выделившихся поведенческих элементов.

Исследовательская программа Г. Кастлера (1960, 1968) направлена на изучение информационного обмена в живых системах, и разграничение ситуаций, когда он действительно происходит, от ситуаций «отсутствия коммуникации», когда животные ограничиваются обменом воздействиями, без сигналов и информирования. Поэтому она требует среди многообразия поведенческих реакций особей, специфических для взаимодействий с устойчивым ростом предсказуемости поведения участников, выделить те, что являются материальным носителем сигналов – специализированных посредников в обмене информацией между особями, отделить их от остальных элементов поведения по структурным характеристикам.

То есть коммуникация определяется через направленное развитие взаимодействия по определенной траектории от инициации до терминации – достижения биологически осмысленного исхода процесса, где важны предсказуемость, эффективное управление развитием процесса в целом и/или поведением менее успешного партнера. По ходу процесса участники конкурируют за то, чтобы оказаться в положении управляющего, а не управляемого, собственными сменами демонстраций определять смены демонстраций партнера, не испытывая ответного воздействия (рис. 1).

Сигналы определяются как специфические управляющие воздействия процесса,

определенный набор которых животные используют в решении следующих задач:

а) развития процесса в сторону исхода, приемлемого для данной особи и

б) пресечения иных возможностей развития процесса (в сторону исходов, выгодных для партнера).

Взаимодействия определенного типа постоянно воспроизводятся в сообществах животных, поскольку необходимы для поддержания их специфической социальной структуры, воспроизводящей социальную организацию вида в конкретных условиях данной группировки (Попов, Чабовский, 2005; Попов, 2006). Каждое отдельное взаимодействие создает (или усиливает) устойчивую дифференциацию поведенческих ролей между выигравшей и проигравшей особью, поведение которых оказывается взаимно-комплементарным, что обеспечивает прочную социальную связь. Уже существующая дифференциация поведенческих ролей (и социальных статусов, возможностей контролировать ситуацию, связанных с этим статусом и пр., Жуков, 1997) побуждает взаимодействовать снова и снова, причем в равной мере выигравших и проигравших особей. Первые пытаются «улучшить свой результат», обеспечить себе еще большее превосходство над вторыми. Проигравшие взаимодействуют, чтобы удержаться в сообществе, не быть вытесненными вселенцами, претендующими на их территории или партнеров, чтобы скорректировать исходы прошлых взаимодействий инициацией новых (Popp, 1987c; Senar, 1990; Baker et al., 1991; Wilson, 1994).

Отсюда следует неумещающаяся необходимость коммуникации для решения взаимодействий животных в сообществе. Они воспроизводят снова и снова определенный набор проблемных ситуаций, связанных со специфическими типами «конфликтов интересов» между индивидами (заданных специфической социальной организацией каждого такого сообщества), а конфликт разрешается через

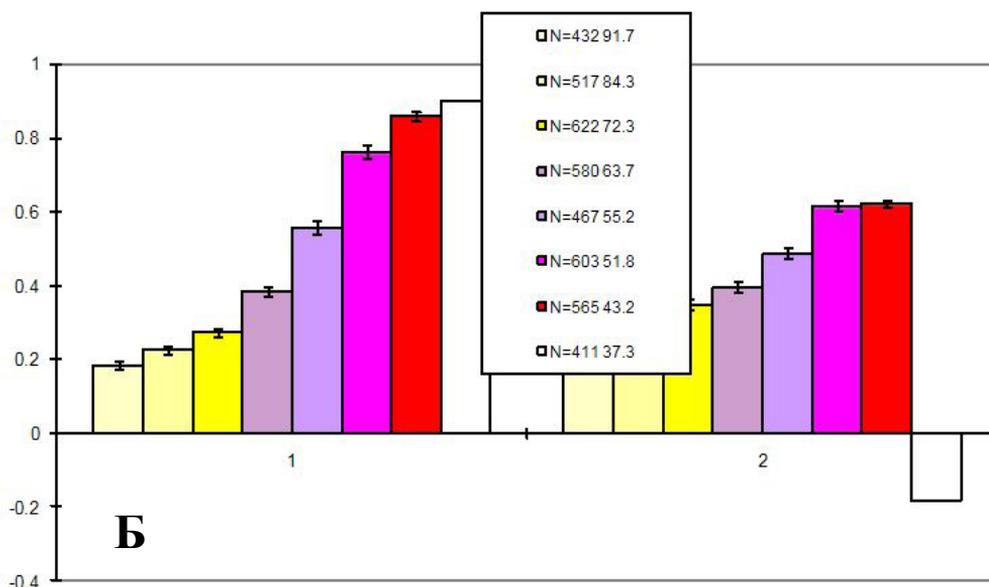
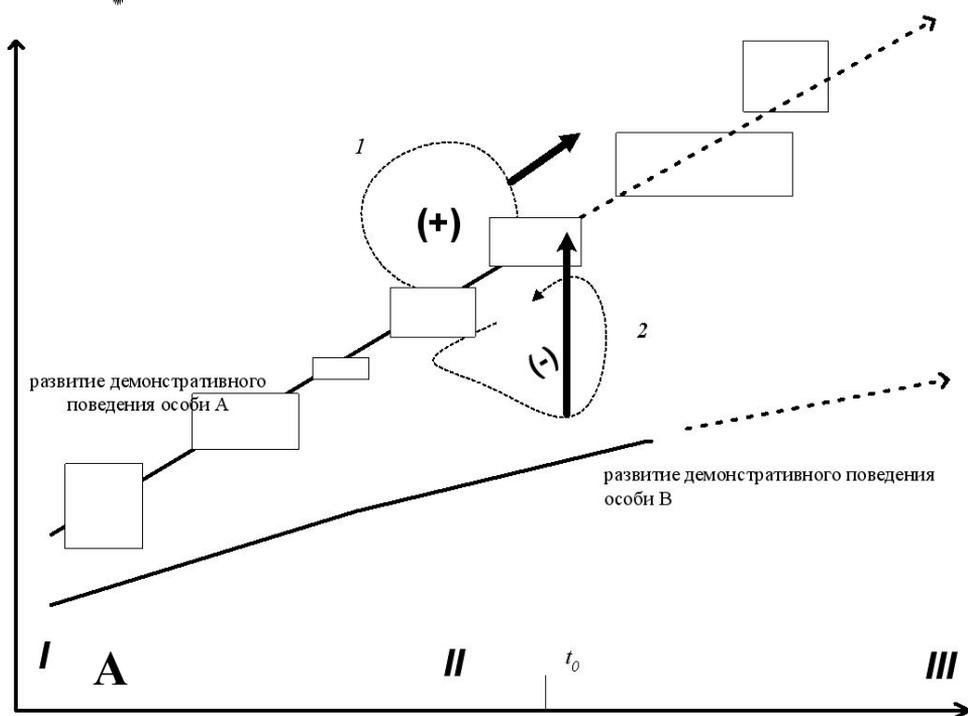


Рис. 1. Направленное развитие взаимодействия от инициации (исходный «конфликт интересов», I) до терминации (установление социальной асимметрии, дифференциация поведенческих ролей, III) через организованный обмен демонстрациями (собственно взаимодействие, II).

Fig. 1. Directional developing of communicative process, from the initial point in «conflict of interests» between birds (I) to establishing the steady social asymmetry and differentiation



the behavioural roles (III). II – smooth-running change of ritualized demonstrations between participants, which immediately promote this process.

А. Общая схема.

Обозначения. Ось абсцисс – время взаимодействия от инициации до терминации, настоящее время (момент выбора поведения) – t_0 , до этого – прошлое, далее – будущее (зона ближайшего развития процесса). Ось ординат – эффективность демонстраций, избранных для противодействия противнику в соответствующий период процесса (сигнальная эффективность и эффективность воздействия на оппонента, см. ниже).

Линии графика – развитие поведения обеих особей в ходе взаимодействия, связанное с попытками достичь превосходства одной особи над другой, прямоугольники – последовательные демонстрации, стереотипно удерживаемые в соответствующие периоды. Сплошные линии – траектории развития поведения участников, уже реализованные в прошлом, точки – потенциально возможные траектории в будущем, t_0 – момент выбора поведения для следующего этапа процесса, на основании сигнальной информации, с ее частичным использованием или без него, под действием одних несигнальных факторов (рис. 2).

Положительные обратные связи в системе (сигнал – ответ – следующий сигнал) «двигают» взаимодействие вперед, по траектории, предсказуемой для обеих особей (1), отрицательные обратные связи (стимул – реакция, демонстрация – мотивация – следующая демонстрация) не позволяют особям «сойти» с общей траектории, возвращают на нее после отдельных «сбоев», связанных со слишком сильным «давлением» стимуляции партнера извне или собственной мотивации изнутри (2).

А. Common scheme.

Designations. X-axis: time, Y-axis: signal effectiveness (average level of effectiveness of all behavioral elements, especially demonstrations, which were used against opponent in this period). Lines A–B – trajectories of behavioural changes in both opponents. 1 – positive feedback between using last behavioural elements and changing optimal behavior for next stage of process (which could make with due regarding the signal information, partially or completely, or without signals, on the ground of non-signal factors only), 2 – negative feedback, which return participants' behavior to common developing trajectory after departures, caused with pressure of opponent's releaser or pressure own endogenic factors, for example motivation level).

Б. Пример направленных траекторий рис. 1А. Динамика развертывания обмена демонстрациями в территориальных конфликтах больших пестрых дятлов (Лосиный остров, 24 особи, сентябрь 1985 – февраль 1986 гг., Фридман, 1999, 2006).

Обозначения. Ось абсцисс – время взаимодействия (использовали относительную оценку времени, в % до окончания процесса, с 1-го по 9-й децили), ордината – средняя эффективность демонстраций, адресованных оппоненту, рассчитана по периодам, соответствующим децилям. 1 – динамика поведения будущего победителя, 2 – динамика поведения проигравшей особи.

Примечание. Представлен сценарий «наращивания ставки» ритуализированной агрессии, когда оба противника конкурируют за победу в конфликте и, соответственно, за захват соответствующей части индивидуального пространства одного из них (или за возможность его удержания). Считали, что победа вызвана той демонстрацией победителя (= сигнал победы), который удерживается и после прекращения сопротивления побежденного, переставшего отвечать клевками, выпадами и отскоками на демонстрации и прямую агрессию победителя и принявшего позу подчинения (демонстрация распластывания, Фридман, 1999, 2006). Эта реакция побежденного значима для победителя, поскольку после этого его клевки сразу же становятся ритуализованными и он останавливает клюв при ударе, не пытаясь, как раньше, реально поранить оппонента. Сигналом поражения считали те демонстрации побежденной особи, что изданы перед прекращением сопротивления и принятием позы № 8.

B. An example to fig. 1A – the directional trajectories of behavioural development during ritualized demonstration changes in territorial conflicts by Great-Spotted Woodpecker.

Designations. X – axis – time of conflict (% of time, pass from the beginning of the conflict), Y-axis: signal effectiveness. 1 – behavioural changed in future winner (effectiveness of influence on the opponent quickly increase), 2 – behavioural changed in future loser (effectiveness increase slowly).



организованные процессы обмена сигналами – коммуникацию.

С точки зрения внешнего наблюдателя, коммуникация происходит «всякий раз, когда активность одного животного направленно влияет на активность другого и наоборот» (Alexander, 1960: 38). Специфический результат социальной коммуникации проявляется в создании устойчивой *асимметрии поведения* (а позднее и статуса) особей, бывших исходно «равных» и «равноправными» до начала процесса. *Вообще говоря, обратное неверно*. В отсутствие коммуникации сколь угодно резкая неравноценность партнеров по силе, возрасту, массе, уровню агрессии, обеспеченности участка ресурсами и иным характеристикам, влияющим на способность бороться, не воплощаются в столь же резкую и устойчивую асимметрию отношений и в поведенческую асимметрию между ними, данных особей, сколь бы долго и ожесточенно ни взаимодействовали животные.

То есть коммуникация эффективна, если создает специфическую дифференциацию ролей, социальную связь и социальную зависимость между индивидами и поддерживает устойчивость всего созданного в течении периода, большего, чем средний временной интервал между двумя последовательными взаимодействиями в данном сообществе.

О коммуникации говорят, если в соответствующих взаимодействиях выделяется *система сигналов-посредников* и их материальных носителей – демонстраций, набор которых отделен от остальных поведенческих элементов поведенческого репертуара и специализирован к передаче управляющих воздействий. Все прочие (несигнальные) элементы образуют «фон», по контрасту с которым выделяются сигналы – специфические элементы поведения, используемые индивидами как управляющие воздействия на поведение партнера и на развитие всего процесса. Набор таких элементов должен быть общим для всех

особей – потенциальных участников взаимодействий этого типа, иначе невозможны взаимное управление и направленное развитие процесса. Поэтому он практически всегда является видоспецифическим.

Как писал Л.Д. Троицкий (1990): «*Борющиеся армии всегда более или менее симметричны, и, если б в их методах борьбы не было ничего общего, они не могли бы наносить друг другу ударов*». То, что обе особи-участника взаимодействия, непрерывно противодействующие друг другу по ходу процесса, используют один и тот же набор видовых сигналов для управления поведением партнера и «перенаправления» развития процесса в собственных (взаимно-противоположных) интересах как раз обеспечивает ту зеркальную симметрию поведения сторон в борьбе, которая делает успешное развитие взаимодействия возможным.

Поэтому все конкурентные взаимодействия между конспецификами имеют тенденцию превращаться в коммуникацию, в том смысле, что в них развивается система сигналов-посредников, обеспечивающих рост взаимной предсказуемости поведения участников и большую эффективность разрешения «конфликтов интересов» в ходе взаимодействия через дифференциацию поведенческих ролей и установление «нужной» степени социальной асимметрии. В свою очередь, рост предсказуемости поведения участников за счет сигналов-посредников увеличивает предсказуемость развития взаимодействия в целом, в последовательном течении процесса появляется и укрепляется определенная организация, которой подчиняются все обмены сигнальными элементами между участниками. Возникает положительная обратная связь, обеспечивающая прогрессивное развитие сигнальных систем в сторону увеличения «сигнальности» поведенческих элементов, выделившихся как посредники между конкурентными усилиями индивидов, регулярно «сталкивающихся» во взаимодействиях данного типа (буде таковые системы уже



раз выделились в определенный момент эволюции группы).

Эволюционная необходимость их выделения проистекает не только из получения выигрыша от роста предсказуемости поведения всех участников, но также от уменьшения платы в виде гибели, запредельного стресса, физического и психического травмирования особей, если они взаимодействуют напрямую, без сигналов-посредников, как бы боксируют без перчаток. Второй компонент важнее первого, пока «яркий» и «выразительный» комплекс телодвижений, ставший признаком и маркером специфической проблемной ситуации, разрешающейся через специфический выбор поведения в следующем моменте процесса – еще не вполне превратился в сигнал, и остается движением и действием (см. ниже).

Во всех вышеперечисленных случаях передавать информацию другому животному так же выгодно, как и получать ее от партнера (Кастлер, 1960). Поведение животного, оптимизирующего собственное поведение на основании сигнальной информации от Другого, делается более предсказуемым ровно в той же степени, что и поведение этого Другого (= вероятного противника или партнера в данном сообществе), «честно» сигнализирующего всем остальным о собственном поведении в данной проблемной ситуации. То есть ориентация на сигналы при разворачивании поведения и продуцирование «нужных» сигналов в «нужных» ситуациях взаимодействия взаимно усиливают и поддерживают друг друга у обоих особей-потенциальных участников коммуникации.

Рост предсказуемости собственного поведения при «честной» сигнализации и рост предсказуемости поведения других членов сообщества, адекватно реагирующих на данные сигналы, происходят одновременно, за счет использования общего набора сигналов с «общепонятными» значениями. Последние связаны с «типовыми» проблемными ситуациями взаимодействия,

которые всем животным приходится решать, или с «типовыми» состояниями животного, втянутого в эти ситуации. Но не с чисто индивидуальными характеристиками – индивидуальным соотношением платы и выигрыша от выбора данного конкретного действия/демонстрации в ответ на действие/демонстрацию противника, уровнем общего возбуждения, «степенью эмоциональности» в реагировании на проблемные ситуации и пр.

Такое взаимное увеличение предсказуемости поведения во взаимодействии одинаково выгодно для непосредственных участников взаимодействия. Почти в той же степени они выгодны для всего круга потенциальных участников взаимодействий этого типа, прежде всего членов сообщества, связанных отношениями, основанными на этих взаимодействиях, и «активных вселенцев», пытающихся закрепиться в данном сообществе, для чего надо выигрывать эти взаимодействия «на уровне» резидентных особей. После первых случаев эффективного использования предсказуемости для выбора действий в проблемной ситуации «опора на предсказуемость», созданную интерпретацией некоторых форм поведения как сигналов, а не действий или воздействий, делается совершенно необходимым обоим, так что быстро оказывается – без обмена сигналами и сообщениями не обойтись (Кастлер, 1968).

Общая выгода увеличения предсказуемости заставляет из всего набора телодвижений животного выделить некоторые элементы, движения и их комплексы, в качестве специфических сигнальных средств, обмен которыми в процессе взаимодействия обеспечивает эту предсказуемость. Как только соответствующие элементы будут выделены (то есть дифференцированы друг от друга и от «фона», пусть вначале неполно), запускается положительная обратная связь, при которой всякое увеличение «сигнальности» таких элементов увеличивает эффективность использования их в качестве общих знаков ситуаций, а не



индивидуальных движений, выражающих состояние и стремление к цели, и наоборот. Это резко увеличивает предсказуемость поведения всех участников такого рода взаимодействий и, в свою очередь, создает потребности в еще большей «сигнальности» демонстраций, еще большей дифференцированности демонстраций от «просто движений», экспрессивных реакций и т.п. элементов моторики индивида. Здесь, естественно, речь идет об эволюционных масштабах времени (Фридман, 2008).

«Раскручиваясь» благодаря перечисленным положительным обратным связям, все эти тенденции ведут к совершенствованию сигнальной функции сигнальных элементов, постепенно отделяющихся от прямых действий, с одной стороны, экспрессивных реакций с другой. Будущие сигналы возникают как экспрессии, телодвижения или звуки – признаки состояния индивида в связи с конфликтом, обособляющиеся между действием одного и контрдействием другого участника. В силу перечисленных выше причин следует ожидать их быстрой трансформации в знаковые стимулы, специфика воздействия которых связана со спецификой ситуации столкновения индивидов, так что сигнал (*motivational signals*, Evans, 1997) отражает состояние животного в связи с тем конфликтом, в который оно втянуто активностью партнера и/или внешними обстоятельствами.

Дальнейшие эволюционные изменения превращают знаковые стимулы в знаки ситуаций, характеризующие специфику тех «конфликтов интересов» внутри системы, которые проявляются в данном столкновении данных особей – ее элементов (*referential signals*, Evans, 2002; Фридман, 2007, 2008). Естественно, другая сторона того же процесса – еще большее структурное «оформление» специфического сигнала: его образ, демонстрируемый партнерам, делается все более инвариантным. Постепенно «идеальные образцы» формы сигналов видового репертуара делаются устойчивей (и в этом смысле реальной,

Любишев, 1971) конкретных актов воспроизведения этих форм в демонстрациях индивидов, так что первые корректируют вторые в процессе продуцирования и/или восприятия сигналов, а не наоборот, дедуцируются из вторых путем «обобщения и усреднения» конкретных образов конкретных демонстраций.

Этот комплекс положительных обратных связей, «увеличивающих сигнальность» демонстраций, и одновременно превращающих стимул в знак, зафиксирован в самых разных исследованиях (обзор см. Фридман, 2008); судя по всему, он обеспечивает прогрессивную эволюцию сигнальных систем. Далее в статье рассматривается необходимость появления сигналов-посредников между действием животного и контрдействием его партнера, их обособление в виде специфических элементов – демонстраций, где сигнальное значение кодируется структурными характеристиками формы, а не эффектом воздействия («следом» произведенной стимуляции), реконструируются основные тенденции увеличения сигнальности в эволюционном процессе от пантомимы к знакам и символам (Фридман, в печати).

Необходимость демонстраций-посредников для уменьшения риска взаимодействия, протекающего из борьбы

Здесь нужны терминологические уточнения. Прямое действие агрессии, спаривания, обороны, бегства и т.п. пытается разрешить проблемную ситуацию напрямую, удовлетворить побуждения животного непосредственно здесь и сейчас, для чего противодействие другой особи (пытающейся удовлетворить те же побуждения в то же время и в той же точке пространства за счет социального ресурса, общего для обоих) преодолевается силой. Экспрессивные реакции выражают неспецифическое возбуждение животного в связи с соответствующей проблемной ситуацией:



в отличие от прямых действий, связанных со специфическими побуждениями, требующими специфического удовлетворения, эти вызваны общим увеличением тревожности и стресса в ситуации «столкновения индивидуальных амбиций» (Blumstein et al., 2006; Blumstein, 2007).

В отличие от прямых действий, направленных на достижение цели и поэтому минимально демонстративных, эти по броскости, заметности, неестественности телодвижений (по всему, что входит в обычные представления о «демонстративности») не отличаются от ритуализированных демонстраций. И даже, пожалуй, превосходят их, однако не имеют специфической формы, которую можно было бы зафиксировать в описании или в устойчивом впечатлении наблюдателя (в роли которого оказываются партнеры животного), а затем отличить от других реакций по некому дифференциальному диагнозу, описывающему формы той и другой.

Ситуации взаимодействия для животного конфликтны уже в силу того, что вызваны «столкновением интересов» противников, каждому из которых нужно найти модель поведения, позволяющую их разрешить максимум с выигрышем взаимодействия, минимум – с сохранением и укреплением существующей социальной связи. Неуспешность взаимодействия в целом ведет к риску ослабления существующих социальных связей вплоть до исключения особи из сообщества, тогда как проигрыш взаимодействия позволяет сохраняться в нем в подчиненном статусе. Отсюда вторая задача коммуникации – обеспечить устойчивое развитие процесса взаимодействия к биологически осмысленному результату, минимизировав риск срыва или завершения процесса ничем.

Прямые действия и экспрессивные действия разрешают этот «конфликт интересов» или выражают его вовне непосредственно в моменты возникновения. Ритуализированные демонстрации выражают его:

а) опосредованно – содержание ситуации «кодируется» в специфических характеристиках структуры сигнала, почему формы демонстраций, «очерчивающих» эти структуры в стереотипизированных телодвижениях, как огоньком сигареты чертятся буквы в темноте;

б) отсроченно – удовлетворение побуждений откладывается до завершения взаимодействия, достижения осмысленного биологического результата процесса (изгнание захватчика, образование пары, покрытие самки, разделение «равных» особей на доминантов и подчиненных и пр.). Демонстрации в отличие от действий не удовлетворяют побуждения немедленно и не разрешают соответствующий «конфликт интересов» напрямую, но предоставляют информацию о том, как следует скорректировать модель поведения, чтобы соответствующую проблемную ситуацию разрешить (для чего специфические формы сигналов стереотипно воспроизводятся в телодвижениях животного), выигрыш же достается участнику, лучше воспользовавшемуся информацией.

Кроме увеличения предсказуемости поведения, необходимость «обособления» сигналов-посредников, их «помещения» между действием и контрдействием участников процесса следует из проблемы уменьшения риска, созданного эффектом «стимуляции подобного подобным» (обоснование эффекта см. Гольцман, 1983; Крученкова, 2002). Если интегрально рассмотреть поведение животных в конфликте, то употребление более опасных (и вообще сильнее мотивированных) действий в отношении партнера толкает последнего на еще более опасные ответные действия и т.д. Соответствующая эскалация зафиксирована для элементов ритуализированной угрозы, ухаживания, и т.п., то есть для демонстраций, и для открытых действий агрессии, сексуальных действий в отношении партнера и пр., соответствующих демонстрациям по мотивационному состоянию исполнителя.

Анализ взаимодействий открытой



агрессии, драк и погонь у разных видов позвоночных показывает, что такая же *позитивная связь эффективности и риска* обнаруживается у неритуализированных проявлений открытой агрессии, ухаживания, страха и т.п. прямых действий. Они оказываются столь же рискованны, как демонстрации¹, для которых позитивная связь эффективности и риска показана уже давно (обзор см. Фридман, 2009).

Но в отличие от демонстраций угрозы, прямые агрессивные действия, хоть и вызваны той же самой мотивацией, неспособны передать информацию, необходимую особям для препятствования экспоненциальному росту рискованности собственного поведения, чтобы «выигрыш» от взаимодействия превосходил «плату». Многочисленные наблюдения показывают, что без актов информационного обмена, сопровождающих обмен воздействиями, соотношение «платы» и «выигрыша» будет проигрышно даже у победителя в схватке. Так, анализ видеозаписей 5 драк бурчеллиевых зебр (*Equus burchelli*) и 4 онагров (*E. hemionis*) показывает, что в отсутствие ритуализации любые действия особей по дальнейшему развитию конфликта обязательно ведут к открытой борьбе в экстремальных формах. Схема поведения при открытой агрессии у обоих видов лошадиных вполне идентична. Соперники располагаются друг к другу ближе, чем на длину тела, и 77% времени проводят, «прыгая» с оскаленными зубами, пытаясь укусить или избежать укуса самим (к этому вели 2608 действий из 3017 всех отмеченных поведенческих актов, 322 действия были собственно попытками укусов и 78 – реализованными укусами).

К успешному укусу (без ответного укуса противника) приводят маневры, направленные на потерю противником равновесия. Особи, потерявшие равновесие, за 68 с

получили 21 укус, не потерявшие – 66 укусов за 1680 с. К сходному результату вели также постоянные и настойчивые попытки противника, и быстрота обратного перехода от защиты к нападению. Именно последнее чаще всего связано с потерей равновесия и внезапным укусом врага (Bekger, 1981).

Поэтому во всех неритуализированных стычках увеличение интенсивности и настойчивости атак обязательно ведет даже у самых сильных и ловких особей к увеличению уязвимости для ответных действий обороняющегося противника, даже если тот уступает во всех отношениях. Более того, все поведенческие акты, увеличивающие вероятность успешного нанесения укуса, также увеличивают уязвимость атакующего и поэтому связаны с повышенным риском.

В драках побеждают именно те животные, которые наилучшим образом сопрягают действия нападения и действия защиты, и, несмотря на растущее возбуждение от сопротивления противника, могут своевременно и точно переключаться с одного на другое сообразно изменениям ситуации (Bekger, 1981). Но только немногие особи по своей физической и нервной конституции способны к столь точному переключению поведения в проблемной ситуации без ритуализированных сигналов-посредников (как показывают наблюдения, не более 1/4–1/2). То же самое обнаружено и в исследовании борьбы между щенками койотов (Bekoff et al., 1981).

Как только появляются эти сигналы-посредники, они резко уменьшают риск ответного укуса, даже если оба партнера производят эскалацию ритуализированной агрессии. В брачном поведении кроме увеличения риска агрессии в ответ на сближение с ухаживательными демонстрациями также существует риск ухода партнера от взаимодействия (в том числе в самый критический момент копуляции), который также уменьшается с использованием демонстраций.

Увеличение риска, «не снятого» демонстрациями, ответственно за неуспех пода-

¹ Экспрессии в отличие от тех и других не рискованны, но и безрезультатны – только возбуждают животное и противника, не разрешая конфликта и не удовлетворяя побуждений индивида.



вляющего большинства сближений самца и самки с целью копуляции (последняя не состоится или срывается сближение в целом), несмотря на высокий уровень сексуальной мотивации. Задача предшествующих демонстраций ухаживания – побудить самку принять «позу подставления» именно при приближении демонстрирующего самца (пока у того не перевесил страх перед самкой), и затем произвести соответствующие согласованные движения партнеров с минимальным риском агрессии или ухода самки во время самого спаривания. Далее «автоматизм» действий самца и самки при четкой координации каждого действия с ожидаемой реакцией партнера исправляет «сбои» и позволяет быстро завершить консумматорный акт. Высокая синхронизация действий партнера при копуляции наиболее важна в предсвокупительном поведении низших позвоночных и/или птиц (Хайнд, 1975; Halliday, 1975; Гомелюк, 1979).

Точность и согласованность действий партнеров при копуляции особенно существенна для птиц с их отсутствием наружных половых органов (кроме гусеобразных, страусов и некоторых других групп). Например, из 102 парящих приближений самца зеленушки (*Chloris chloris*) только 25 окончились успешным спариванием. В 7 случаях самка даже перешла к агрессии, уже дав самцу спуститься на спину. Адекватно реагируя на брачный сигнал, партнеры настолько синхронизируют свои двигательные реакции, что спустя некоторый период их попытки копуляции оказываются успешными даже без предварительного обмена демонстрациями, а действия самца и самки при копуляции оказываются быстрыми, согласованными и точными, при том, что сначала они неточны, с множеством «сбоев» (Хайнд, 1975).

Столь высокой синхронизации действий партнера невозможно достичь без продолжительного процесса эффективной брачной коммуникации, одним повышением уровня сексуального возбуждения обоих (а тем более только самца).

Так, в силу несоординированности копулятивных действий самца и самки мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), в период наибольшей вероятности оплодотворения внутри пары были успешными примерно 25% копуляций, тогда как вне пары с участием того же самца – только 1–5%. То же свойственно другим моногамным видам воробьиных, где внебрачные копуляции и бигамия самцов являются нормой. Это сравнение корректнее всего отражает увеличение эффективности поведенческих процессов, достигаемых за счет брачной коммуникации в процессе образования пары, так как проведено при «равных условиях». В исследованных группировках мухоловок уровень сексуальной мотивации самцов в парных и внебрачных копуляциях оказывается сопоставимым, риск сопротивления самки действиям самца во вторых существенно ниже, и тем не менее они существенно менее успешны (Ross, 1994).

Следовательно, рецептивность самок в обоих случаях одинакова, также как готовность «собственной» и «чужой» самки к копуляциям с данным самцом. Неуспех копуляции с «чужой» самкой можно приписать лишь отсутствию координирующего воздействия предшествующих актов брачной коммуникации, из-за чего согласованность копулятивных действий партнеров будет недостаточна.

Другой пример – у серых крыс взаимная координация телодвижений партнеров перед спариванием обеспечивается специфической ультразвуковой вокализацией. В эксперименте проверяли влияние «выключения» ультразвукового «щебета» на сексуальное поведение самок и самцов. В опытах регистрировали различные поведенческие реакции самок и самцов, разными способами нарушая акустическую коммуникацию между партнерами во время ссаживаний (White, Barfield, 1987):

- самок, лишенных голоса оперативным путем, подсаживали к интактным самцам;
- интактных самок подсаживали к глухим самцам;



– отсутствие голоса у самок компенсировали магнитофонной трансляцией «щебета»

При всей важности обонятельного и осязательного канала связи у крыс «выключение» ультразвуковых сигналов приводит к существенному замедлению копуляции, резкому росту частоты исследовательских действий самца и самки, магнитофонная трансляция частично восстанавливала положение (White, Barfield, 1987). То что раньше легко достигалось «автоматической» реакцией на сигналы, обоим партнерам приходится делать «вручную», что неизбежно сказывается на результате.

Далее, специальные исследования показывают, что специфические элементы с сигнальной функцией, те же демонстрации, не так уж необходимы для обеспечения предсказуемости развития событий при низком уровне или отсутствии «помех» – вполне достаточно наблюдения за ситуацией самой особи в обычном или слегка усиленном режиме. Как только интенсивность «помех» доходит до уровня, делающего собственное наблюдение за ситуацией невозможным или дающего заведомо искаженные (запозывающие) результаты, выделение специфических элементов с сигнальной функцией становится безусловной необходимостью.

Сигналы используются в преодолении средовой нестабильности

Специальные эксперименты показывают, что ориентация на сигналы резко усиливается при увеличении «шума», нестабильности среды, в которой животному приходится ориентироваться при осуществлении некой деятельности – поиске корма, партнера, ухаживании за партнером, привлеченным на данную территорию, при изгнании захватчика и т.д. С возрастанием «шума» растет и способность особей выделять сигнальные элементы в структуре поведения партнера и ориентироваться по им, используя их именно как сигналы и иг-

норируя другие эффекты соответствующих элементов. То же относится и к сигнальным свойствам компонентов внешней среды, скажем к неким характеристикам структуры растительности в том биотопе, что обследуется животными при кормлении.

Так, скворцов (*Sturnus vulgaris*) учили искать корм под кругами разного цвета в предсказуемой и непредсказуемой среде. Предсказуемость среды определялась точностью соответствия между определенным цветом кружков и наличием/отсутствием мучных червей под ними. Кружки разного цвета постоянно перемещали друг относительно друга, так что птицы могли ориентироваться либо на цвет кружков, либо (второй вариант) на поведение других особей (*informing demonstrators*), успешное кормление которых оказывается сигналом, под какими кружками следует искать корм. Оказалось, что:

1) акты кормодобывания других особей (специфические действия, связанные с извлечением и схватыванием добычи) обладают сигнальностью лишь в нестабильной среде, когда нельзя ориентироваться на цвет кружка и

2) (что особенно важно) скворцы, в нестабильной среде ориентирующиеся на поведение других кормящихся скворцов как сигнал, добывают больше червей в единицу времени, чем кормящиеся «без сигнальной поддержки» в стабильной среде (Rafacz, Templeton, 2003).

Далее, на разных видах показана, что сигнальная ценность «обычных» телодвижений животного, также как экспрессивных реакций, связанных с общим возбуждением, возрастает с увеличением стереотипности исполнения действий и их выделенности из всего остального, несигнального поведения, а также по мере их дифференцированности между собой, если таких действий несколько. То есть «сигнальность» увеличивается прямо пропорционально приближению телодвижения или действия животного к «идеалу» видовой демонстрации, как ее понимали класси-



ческие этологи, хотя многие несомненные демонстрации сильно отклоняются от этого «идеала» в силу того же самого «за шумляющего» эффекта противодействия партнера, собственного возбуждения и т.п. (Schleidt, 1974, 1982; Golani, 1976; Moran et al., 1981; Golani, Moran, 1983).

Это верно даже для полностью неспецифических «сигналов». Так, индукция пищевой активности в террариумной группе кавказских гадюк (*Vipera kaznakovi*), отказывающихся брать корм, достигается подсадкой змеи, хорошо берущей корм. При первых проявлениях пищевой реакции «новой змеи» (поднятая голова, учащенное мелькание языка), прежде неактивные особи начали проявлять признаки пищевого поведения. Когда подсаженная змея начала поиск укушенной жертвы, все змеи в террариуме стали проявлять беспокойство и активно двигаться, когда охотившаяся змея заглаывала добычу, некоторые соседи делали явные попытки ее перехватить, а затем сами начинали охотиться и питаться. Такая стимуляция пищевой активности характерна для ямкоголовых и гадюковых змей, особенно для подвижных змей сем. *Colubridae*, а среди них более всего батрахофагам, которым свойственны резкие броски на добычу.

При передаче даже столь неспецифических сигналов наиболее существенны особенности динамической формы стимулирующих движений. Стимуляция возможна среди особей одного вида и между разными видами, имеющими однотипные движения и специфические особенности локомоции в момент охоты. Например, красноспинный полоз (*Elaphe rufodorsalis*) не реагирует на бросок и удушение лягушки зеленым питоном (*Chondropython viridis*), но его пищевое поведение может быть стимулировано охотой другого вида полозов или ужей *Natrix*. У полозов и ужей первые стадии охоты принципиально сходны, и лишь затем красноспинный полоз добычу душит и заглаживает, тогда как уж глотает живьем (Ананьева, Орлов, 1983).

Тем более это верно в случае специфических паттернов поведения, используемых именно в социальных взаимодействиях между индивидами, вроде демонстраций ухаживания и угрозы. Так, исследование критериев, по которым самка выбирает демонстрирующего самца, показывает, что в отсутствие помех нет прямой связи между изменением характеристик самцового образа, и выбором самки. Однако связь сразу появляется, стоит только в систему ввести помехи (Björklund, 2002).

Во всех случаях социальной коммуникации противодействие партнера оказывается мощным «генератором нестабильности» среды, в которой происходит выбор поведения. Рост нестабильности, неопределенности выбора «ожидаемых реакций» партнера и возможных направлений развития процесса заставляет индивидов цепляться за малейшие возможности использования сигнальных свойств в телодвижениях (звуках, запахах и т.п.) противодействующего оппонента для прогноза всех этих существеннейших параметров. Выгода от использования последних для разрешения взаимодействий определяет целенаправленное увеличение «сигнальности» в эволюционном процессе, к еще большему выделению данных элементов из остального поведения и большей дифференциации друг от друга.

Тем более что степень противодействия партнера прямо пропорциональна «давлению» на него самой особи. В соответствии с правилом стимуляции подобного подобным, последнее вызывает рост специфического возбуждения, поддерживающего эскалацию ритуализированной угрозы, ухаживания и других демонстративных форм противодействия оппоненту. Если прямые действия противника препятствуют непрерывному отслеживанию событий, так как непосредственная реакция на текущие попытки укусов (спаривания, агрессивные выпады и пр.) подавляет возможность прогнозирования следующих укусов, то его демонстрации-релизеры подавляют «фик-



сированное» осуществление действий, что делает их мало прогнозируемыми для партнера. Таким образом, взаимная неопределенность поведения обоих в неритуализированном взаимодействии ухаживания или угрозы быстро растет, требуя введения сигналов-посредников, чтобы восстановить предсказуемость.

С другой стороны, «зашумляющее» действие сопротивления партнера и/или возбуждения самой особи, по ходу взаимодействия устойчиво растет, что заставляет прибегать к элементам со все большей сигнальностью (в том числе определяет направленный переход от менее эффективных демонстраций территориального или брачного ряда к более эффективным, несмотря на сопряженное увеличение риска, см. выше). И действительно, подобные элементы всегда появляются в тех филогенетических ветвях, где в них «нуждаются» (Lorenz, 1989; Serpell, 1989; Blumstein, 2007; Фридман, в печати).

Сигналы-посредники обеспечивают строгую сопряженность сигнала и действия, о котором сигнализирует демонстрация. Благодаря последней особи оценивают серьезность намерений оппонента настолько точно, что победитель и побежденный могут построить стратегии поведения в конфликте так, чтобы минимизировать риск проявлений открытой агрессии. Например, из 541 агрессивных стычек белоголовых орланов (*Haliaeetus leucocephalus*), кормящихся на трупах лососей и защищающих корм друг от друга, лишь в 10 случаях наблюдали соприкосновение когтей с телом оппонента (Hansen, 1986, ср. с данными I. Bekker по дракам зебр и онагров).

Отсюда прямо следует, что агонистические демонстрации несут информацию о возможных действиях партнера и допустимых ответных действиях животного в отношении *данного противника*, чем снижают вероятность драки и травмы (и этот вывод делается в исследовании J. Popp, 1987a, 1987b).

То же верно в отношении всех осталь-

ных видов прямого действия и соответствующих им ритуализированных форм поведения – демонстраций: актов силового удержания самки для спаривания, с одной стороны, и брачных демонстраций, с другой, движений бегства в укрытие vs демонстраций предупреждения об опасности и пр. Эскалация ухаживания или агрессии во взаимодействиях продолжается до тех пор, пока не возникнет риск поражения, вплоть до угрозы жизни, запредельного стресса и т.п., что «выводит из строя» одного из участников, но выводит неизбежно, так что совершенствование сигнальной системы должно этот риск уменьшать насколько возможно.

Важно подчеркнуть, что только сами демонстрации снижают риск ранения при использовании ритуализированной агрессии или брачных демонстраций по сравнению с прямыми действиями агрессивного или брачного характера. Напротив, использование «турнирного оружия» в составе демонстраций никак не страхует от ранений, вопреки традиционному мнению этологов на этот счет. Другой вариант уменьшения риска – при использовании ритуализированных демонстраций ранения от смежных с ними действий силовой борьбы концентрируются на других частях тела по сравнению с ситуациями, когда демонстрации не используются – спина и загривок вместо морды и шеи (Mos et al., 1989), и поэтому менее опасны и менее болезненны для животного.

Например, ранения, нанесенные рогами, более чем обычны у самцов всех североамериканских видов оленей. Исследовали 72 дубленные и лишённые волосяного покрова шкуры разных видов: 7 самцов и одной самки лося (*Alces alces*), 15 самцов вапити (*Cervus elaphus canadensis*), 20 самцов и 5 самок белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*) и 9 самцов чернохвостого оленя (*O. hemionus*). В большинстве случаев возраст обладателей шкур был известен и колебался в пределах 6 месяцев – 10,5 лет. На всех шкурах найдены раз-



нообразные повреждения – следы шрамов от ранений, нанесенных сучьями, пулями и рогами во время брачных турниров, причем последние часто доминировали (Geist, 1986).

Шрамы от рогов противников найдены у 83% из 55 самцов оленей в возрасте более 1,5 лет. Шрамов вообще не найдено только у 7 годовалых самцов белохвостых оленей и у 1 из 4 годовалых самцов вапити. Следы ранений рогами обнаружены и у самок: они не были найдены только у одной самки лося. Большинство шрамов было расположено на бедрах и шее (75%), остальные на груди и передних конечностях, в том числе и у самок, так что они прямо связаны с турнирами. Число шрамов на теле животного варьировало от 0 до 225 у самцов, от 0 до 18 у самок, длина 20% шрамов превышала 10 см, самый длинный шрам у самца вапити составлял 42 см (Geist, 1986).

Оценки травмирования, приведенные V. Geist (1986), были занижены ввиду отсутствия участков шкуры с головы. Соответственно, больше нельзя утверждать, что турнирные бои самцов – это безвредный ритуал, тем более что стратегия отказа от боев заведомо слабейшего самца встречается редко (Bartos et al., 1987). Единственное объяснение этому – в отличие от демонстраций, обладающих сигнальной функцией, турнирное оружие вроде рогов, выростов и т.п. – такой же способ воздействия на оппонента, как удар и укусы, только более «точный» и точный, поэтому оно не сдерживает агрессивную мотивацию, не переплавляет ее в ритуал.

Следовательно, сигналы передают информацию о «нерискованных» траекториях развития поведения участников конфликта, с учетом «предписанных системой» возможностей развития данного «конфликта интересов» вообще и жесткости сопротивления конкретного противника в частности. Материальные носители сигналов – акустические, визуальные, запаховые и т.п. демонстрации, воспроизводимые индивидами в соответствующих ситуациях

процесса, – переносят эту информацию в ходе коммуникативного акта. Последний включает демонстрацию животного, ответную демонстрацию оппонента и выбор следующей демонстрации, которая, с одной стороны, преемственно следует модели поведения, уже реализованной в прошлых актах, с другой – корректирует модель с учетом демонстрации партнера (рис. 2).

Соответственно, системы ритуализованных сигналов-посредников специально развиваются для «обслуживания» соответствующих взаимодействий, для осуществления бесперебойного приема-передачи специфических «порций» информации в специфических проблемных ситуациях конфликта, которые индивиды вынуждены разрешать через выбор следующих демонстраций, продолжающих прежний процесс и еще на один этап приближающих его к «наиболее выгодному» исходу.

Каждый сигнал агонистического, территориального, или брачного ряда передает информацию об *оптимальной (или необходимой) пропорции действий нападения и защиты*, в которой противоположные элементы должны одновременно присутствовать в следующем поведенческом акте животного, чтобы можно было воздействовать на противника с наибольшей силой и одновременно минимизировать риск для себя. Необходимость определенного сочетания противоположных действий нападения и бегства для устойчивого перевеса над противником в следующем моменте процесса по смыслу соответствует необходимости бойцу в рукопашном бою одновременно действовать щитом и мечом (когда уже не действует копьё – аналог релизерного эффекта демонстраций).

Ритуализированные демонстрации угрозы, подчинения, ухаживания как бы символизируют то «оптимальное сочетание» противоположных действий в активности следующего шага процесса, которое позволяет его участникам «устойчиво двигаться вперед», при том, что один получает все больший перевес над другим

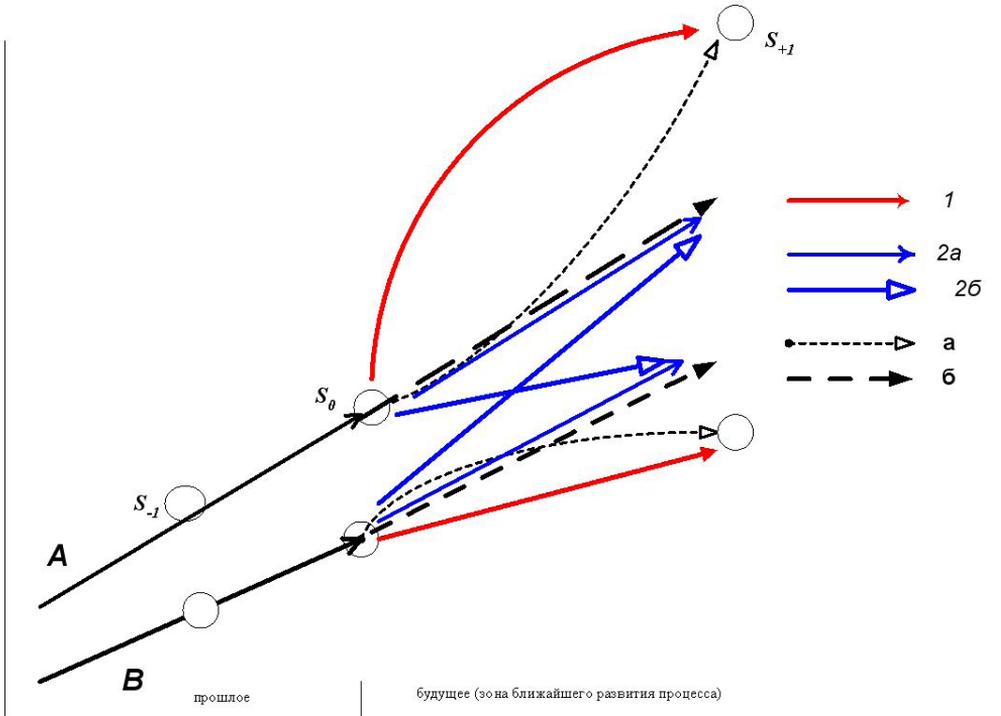


Рис. 2. Структура «элементарного акта» коммуникации в процессе взаимодействия: сигнал → ответ → следующий сигнал, скорректированный по сигнальной информации от партнера (S_{-1} , S_0 , S_{+1}).

Обозначения. Сплошные линии – развитие демонстративного поведения участников, уже реализованное в прошлом, t_0 – момент выбора поведения для следующего этапа взаимодействия, пунктир – возможные траектории развития поведения участников в зоне ближайшего развития процесса, в зависимости от учета (а) и неучета (б) сигнальной информации. Разрыв между а и б – приращение эффективности, связанное с выделением в поведенческой системе специализированных элементов с сигнальной функцией – демонстраций. Красные стрелки (1) – выбор действий на основании сигнальной информации, синие – выбор действий на основании несигнальных факторов: «давления» собственной мотивации изнутри (2а), побуждающее разворачивать более эффективные демонстрации или стимуляция от партнера извне, подавляющая это разворачивание (2б). Видно, что выбор действий на основе сигнальной информации обеспечивает большее приращение эффективности демонстрирования по сравнению с партнером, чем собственные усилия особи по «давлению» на него. Прочие обозначения см. рис. 1. I. Разрыв между противниками продолжает увеличиваться, шансы проигрывающей особи победить только уменьшаются. II. Проигрывающая особь успешно сокращает разрыв и может стать победителем за счет большей эффективности использования сигнальной информации, хотя явно уступает в «мощности воздействия» на оппонента.

Fig. 2. The «elementary communication act» in structure of interaction process (signal → response → next signal, correcting on the base of information received opponents' behavior (S_{-1} , S_0 , S_{+1})).

Designations. Lines A–B – trajectories of behavioural changes in both opponents. The solid lines – past time of interaction, the dotted lines – the future, in which is possible to change the different trajectories of development the own behavior. a – the trajectories, connected with choosing next demonstrations on the base of signals' information (+ red arrows, 1), б – the trajectories, connected with choosing next demonstrations through fore of owns motivation level (2a) or under pressure of stimulation from opponent (2б). I. The gap in behavior development between participants will increase further, the losing animal is quite out of the running. II. The losing animal reduce this gap successfully at the expense of effective using of signal information (more effectively as their opponent). In this case their chances to win increase despite lesser «power of influence» upon the opponent. Other designations see Fig. 1.



и в конце концов выигрывает. Тогда коммуникация определяется как направленный обмен демонстрациями (специфическими элементами поведения, предположительно выполняющими сигнальную функцию), организованный в соответствии с определенной схемой или планом и опосредующий собственно обмен действиями и контрдействиями между участниками. Неспецифические элементы поведения (прямые действия плюс экспрессивные реакции) рассматриваются как противоположные специфическим и специализированным элементам – демонстрациям: они не «оформлены», направлены на непосредственное удовлетворение побуждений животного, а не на сигнализирование о ситуации или о состоянии демонстратора. Наконец, в своем наиболее развитом виде демонстрации всегда отделены от прямых действий и экспрессивных реакций тонкой, но четко проводимой гранью, специально «подчеркиваемой» участниками процесса, как бы ни были неспецифические элементы сходны с демонстрацией внешне (Карасева, Готфрид, 1983; Peters, Evans, 2003a, 2003b; Фридман, в печати).

Как и в вышеприведенном примере, разные демонстрации ряда сопряжены с разными действиями в отношении партнера, что позволяет прогнозировать изменение риска по «неопасным» элементам ритуализированного поведения, а не по прямым действиям, существенно более рискованным для реципиента.

Ряд опытов с подстановкой чучел и/или зеркал к птицам, готовым защищать территорию или ухаживать за партнером, показывает, что направленное развитие взаимодействия по рисунку 1 и его успешное завершение требуют поддержания некой «нужной пропорции» между ритуализированной и открытой агрессией, между ритуализированным ухаживанием и прямыми попытками спаривания и пр. Это оптимальное соотношение ритуализированных форм поведения и неритуализированных вариантов той же активности

направленно меняется по мере эскалации ритуализированного ухаживания или угрозы, в процессе перебора партнерами демонстраций агонистического или брачного ряда от менее эффективных ко все более эффективным. Внешне это проявляется в том, что преобладание ритуализированных демонстраций над неритуализированными формами той же активности устойчиво растет по некой предсказуемой траектории, задающей направление развития процесса. Подстановка чучела, неспособного прогнозировать поведение партнера и отвечать на его демонстрации в соответствии с «общим прогнозом» траектории развития процесса (рис. 1), вызывает неустрашимый сбой демонстрирования самой особи, что, в конце концов, делает взаимодействие с чучелом полностью безуспешным¹.

Так, речным крачкам (*Sterna hirundo*) в период насиживания подставляли чучела в разных положениях, имитирующих разные демонстративные позы из числа используемых в территориальных конфликтах – от наиболее агрессивных до выражающих подчинение. Подстановка чучела с низким положением головы вызывает не агрессивные проявления, а страх. После подстановки хозяин территории был встревожен, о чем свидетельствует долгое зависание над гнездом, и сразу взлетел после первой посадки. С каждой следующей посадкой время пребывания на гнезде увеличива-

¹ Безуспешным, конечно, с точки зрения внешнего наблюдателя; подобное завершение наблюдается также в «естественных» взаимодействиях между особями, и тогда оно также говорит о полной безрезультатности процесса. Птицы или разлетаются, теряя друг к другу интерес (нулевой исход взаимодействия), или бросаются друг на друга и ожесточенно клюют до полного изнеможения (отрицательный исход). См. описание исходов «дуэлей кивания» между самцами тетеревов на току (Лысенко, 1987) или исходов конфликтов между большими пестрыми дятлами, охраняющими одиночные территории в осенне-зимний период (Фридман, 1995, 1998).



лось, и на 61-й минуте тревожная реакция на чучело исчезла совсем.

Если чучело с низким положением головы вызывает тревогу и страх приближения, то чучело в «позе зависания» вызывает нападение при установке прямо на гнездо и тревогу – при установке на высоте 30 см над гнездом. Такой конфликт между страхом и агрессией разрешается неритуализованной атакой на чучело. Интенсивность клевков увеличивается с каждой следующей посадкой на гнездо. На 50-й минуте хозяин территории прочно занимал гнездо и, находясь в нем, непрерывно клевал «противника». По истечении 68 мин. агрессия по отношению к чучелу резко ослабевает, чтобы снова повториться на 105-й минуте и совсем закончиться к 180-й (Стойловский, Стоянов, 1983).

Следовательно, «демонстрируемые» чучелом позы есть сигнал, вызывающий специфический двигательный ответ владельца территории, соответствующий его ответу на тот же сигнал в «нормальных» столкновениях с конспецификами. Важно подчеркнуть, что при подстановке чучела фиксировали двигательный, но не демонстративный ответ на сигнал. Для последнего у речных крачек требуются адекватные демонстрации «антагониста», который должен не только демонстрировать, но и отвечать на демонстрации, то есть быть вовлеченным в обмен сигналами.

Подобная реакция хорошо моделируется подстановкой зеркала к гнезду владельца территории: в этом случае птица продлевает всю последовательность поз, отвечающих увеличению уровня агрессивной мотивации. Происходит строгое чередование поз, каждая из которых сопровождается определенной порцией клевков и нападений; дойдя до высшей точки, этот перебор заканчивается дракой. Агрессивные «столкновения» с зеркалом идут до полного изнеможения птицы: крачка ложится рядом со своим отражением, широко раскинув крылья. В начале эксперимента тревожные крики звучат очень громко, в

конце затихают и переходят в хрипенье (Стойловский, Стоянов, 1983).

Характерно, что в отличие от обмена демонстрациями в территориальных конфликтах, аналогичные элементы ритуализованной (и неритуализованной агрессии), адресованные чучелам, никогда не сопрягались друг с другом с той же точностью, что в реальном взаимодействии, и были предельно рассогласованы между собой. У одних птиц и в одной части экспериментов абсолютно преобладали первые, у других и в другой части опытов – вторые, тогда как в «настоящих» конфликтах за территорию соотношение ритуализированной и неритуализированной агрессии определяется характером демонстраций, адресованных оппоненту на соответствующем временном интервале, а не индивидуальностью животного или обстоятельствами данного конкретного случая.

То есть опыты с чучелом и зеркалом показывают важность поддержания некой оптимальной пропорции между демонстрацией и действием на всем протяжении процесса, при неспособности индивидов поддерживать ее самостоятельно, *без обратной связи в виде ответных демонстраций* партнера. Самые действенные релизеры эффективны только тогда, когда специфический эффект ключевых раздражителей согласуется с информацией, переданной через специфические характеристики форм демонстраций животного, и неэффективны, если действие стимула «расходится» с содержанием сигнала, поданного той же демонстрацией, через которую производится стимуляция. Неудача «коммуникации» с чучелом и успех – с отражением в зеркале определяется именно рассогласованием между ритуализованным и неритуализованным компонентами сообщения.

Так, изучение «обманных» сигналов статуса больших синиц (*Parus major*) в Швеции (как известно, это ширина черной полосы на брюхе птицы, Järvi, Bakken, 1984) показало, что релизерное воздействие самой полосы – лишь одна из состав-



ляющих образа сигнала, причем не самая значимая. Благодаря экспериментальному изменению ширины полосы сигналы статуса оказывались «обманными»: широкая черная полоса искусственно создавалась у подчиненных птиц, не способных эффективно угрожать оппоненту и, наоборот, полосу искусственно заужали у доминантов, угрожающих самыми эффективными демонстрациями.

90 зимующих синиц были пойманы и распределены в четыре группы по ширине брюшной полосы (две с широкой и две с узкой полосой). Анализировали уровень активности и успех участия в агрессивных стычках низкоранговых особей с узкой полосой, подвергнутых следующим манипуляциям: 1) узкая полоса подчиненной особи перекрашена в широкую, 2) подчиненная особь получает инъекцию тестостерона, и уровень агрессивности увеличивается без каких-либо изменений окраски, 3) подчиненной особи инъецировали тестостерон, и окраской расширяли брюшную полосу, 4) птиц оставляли интактными.

Затем во всех четырех группах фиксировали поведенческие изменения во время стычек с теми же подчиненными и с доминантными особями. В трех группах из четырех агонистическое поведение не изменилось, включая группу инъецированных птиц без изменений брюшной полосы. Только в группе № 3 (инъецированные, с искусственно расширенной полосой) агонистические взаимодействия достоверно чаще переходят в драку. Частота агрессии подчиненных птиц при этом не меняется, хотя их увеличенная полоса вызывает дополнительные атаки со стороны доминантов (Järvi et al., 1987). Аналогичные атаки на подчиненных птиц с искусственно увеличенным черным галстуком – сигналом статуса – предпринимают самцы домовых воробьев (*Passer domesticus*). Настоящие доминанты «терпят» агрессию, реагируют на нее увеличением стереотипности демонстрирования, большей точностью и устойчивостью переходов от менее эффективных

демонстраций к более эффективным, даже в ответ на немногочисленные демонстрации оппонента, теряющиеся в открытой агрессии, почему и выигрывают конфликт. Подчиненные особи с увеличенным «галстуком» отвечают такой же открытой агрессией, демонстрирование у них практически исчезает, после чего они проигрывают конфликт (Møller, 1987, 1988).

Это доказывает необходимость обратной связи именно от демонстраций партнера (не от поведения вообще) для успешного развития взаимодействия в целом. Просто реакций на стимулы здесь недостаточно: выбор ответной демонстрации после демонстрации партнера должен продолжить прежнюю траекторию развития взаимодействия, как она сложилась в прошлых актах обмена сигналами у обоих.

Ведь взаимодействие в целом завершается успешно только тогда, когда демонстрации особей «не сходят» с траектории рисунка 1, какой бы остроты и накала не достигла борьба противостоящих индивидов. Для этого обе особи должны «уметь» прогнозировать траекторию развития процесса в будущее на основании информации прошлых сигналов. Во-вторых, опыты с подстановкой зеркала (или чучела в угрожающей позе) показывают, что взаимодействие «движется» к биологически осмысленному результату именно управляющими воздействиями птиц друг на друга, а не изменением мотивации обоих в ходе взаимного возбуждения, «саморазогревания» и т.п. эндогенных процессов.

Опыты с чучелами показывают, что не-сигнальные факторы развития взаимодействия – «давление» изменений мотивации внутри и «давление» стимуляции извне – сами по себе ведут только к дезорганизации общения. Чтобы они направленно «вели» взаимодействие по предсказуемой траектории к биологически осмысленному результату, эффекты обоих «давлений» в каждом отдельном акте взаимодействия должны корректироваться сигнальным эффектом демонстраций. Противоположные



им несигнальные эффекты демонстраций выражаются в «принуждении» к выбору определенных ответов (обычно двигательных, неритуализованных, но иногда и демонстраций) в ответ на соответствующее «давление» стимула.

Так, исследованный нами репертуар агонистических реакций большого пестрого дятла (Фридман, 1993, 1995, 1998, 2006) по контексту появления распадается на демонстрации угрозы, позы подчинения и амбивалентные сигналы. В ходе исследования был уточнен состав репертуара территориальных демонстраций этого вида, выделено восемь дискретных элементов – демонстраций, обладающих специфическим эффектом воздействия на партнера. Кроме того, выделено шесть «эмоциональных» сигналов, выражающих высокий уровень общего возбуждения (как правило, связанный с длительной безуспешностью взаимодействия), и показывающих специфического воздействия на оппонента. Первые передают противнику информацию о возможных действиях по отношению к оппоненту, эффективных программах поведения, позволяющих разрешить «конфликт интересов» положительным исходом. Вторые – неспецифические «выключатели» процесса общения: появляются при устойчивом неуспехе обмена сигналами и ведут к неэффективности сигналов первой группы.

Было показано, что сигнальная система *D. major* в контексте охраны территории носит смешанный характер: одно и то же предъявление сигнала в функциональном отношении является одновременно предъявлением сигнала, т.е. информированием, и воздействием на оппонента знаковым стимулом (вызывающим направленные и специфические изменения в поведении противника, которые канализуют последующий выбор сигналов). Каждый из 8 территориальных сигналов *D. major* при коммуникации в территориальных конфликтах может функционировать а) как знак, передающий информацию о возможностях

решения конфликта, или же б) как стимул – знаковый (релизер), специфический или неспецифический (Фридман, 1998, 1999, 2006). Выбор режима функционирования территориальных демонстраций в конкретном взаимодействии, как знаков, или как стимулов, не определяется самой особью, а устанавливается «автоматически» как функция параметров «социальной плотности» в сообществе животных, куда входят также и участники данного взаимодействия (Фридман, 1995, 1998). По-видимому, такого рода «двойственность» сигнальных систем (демонстрация – одновременно сигнал и стимул) является универсальной для других видов птиц, вероятно также и для всех позвоночных (подтверждения см. Peters, Evans, 2003b, 2007; Ord, Evans, 2003; Evans, Evans, 2007).

Соответственно, сигнальный эффект демонстраций, который был обоснован выше, есть корректировка прежней модели поведения на основании сигнальной информации. Последняя, отличаясь адекватностью и точностью выбора, приводит поведение «следующего шага» процесса в максимальное соответствие с наиболее вероятным следующим выбором поведения партнера. Эта корректировка происходит естественным образом при помощи тех же демонстраций. Последние в таком случае получают «двойное действие»: они обладают одновременно и релизерным эффектом воздействия на партнера (отражающим мотивационное состояние особей в связи с ситуацией) и «сигнальным значением» (отражающим специфику самой ситуации и приемлемые системой способы ее разрешения через определенные выборы следующих демонстраций).

Поэтому при коммуникации постоянно проигрывают особи, которые в ответ на демонстрации партнера предпочитают не «увеличивать ставку», не переходить к более эффективным сигналам, опережая в таком переходе противника, или *не демонстрировать, а действовать*. Особенно те, что отвечают нападением или отступлени-



ем на *демонстрации угрозы*, вместо демонстраций того же рода (обычно следующих по эффективности в сигнальном ряду). Или которые в ответ на брачные демонстрации пытаются непосредственно сблизиться с самкой, силой удержать ее и копулировать вместо обмена брачными сигналами, который и создает возможность более тесного сближения и телесного контакта партнеров (Diamond, 1981; Иваницкий, 1982; Kikkawa, 1987; Neat, Huntingford, 1997; Neat, 1998; Neat et al., 1998).

Эта реакция прямым *действием* в ответ на *сигнал* лишь на первый взгляд кажется естественной и оправданной. Запуск реакции легко объясним на основе действующей причины – побуждения, вызванного «давлением» соответствующих демонстраций партнера, в том числе и сигнальным. В таком случае действие выглядит непосредственной реакцией на возможности, «объявленные» сигналом. Однако это лишь потенциальные возможности совершения соответствующих действий, они еще только будут созданы в процессе организованного обмена демонстрациями. Сам факт успешной агрессии в отношении захватчика (он изгнан и не возвращается), эффективного удержания самки и спаривания с ней – всегда результат предшествующей эффективной коммуникации.

Закономерности выделения коммуникативной системы во взаимодействиях

На основании вышесказанного можно очертить разные аспекты эволюционной необходимости, по которой появление специализированных сигналов-посредников во взаимодействиях индивидов оказывается глубоко закономерно, также как следующая за ним эволюция систем сигнализации видов от дифференцированных форм стимуляции партнера к специализированному «языку», знаки которого переносят информацию идеального характера. То есть условием эффективности коммуникации

является точное соответствие «между поведением и идеей»¹, между демонстрацией и действием партнера, прогнозируемым на основании демонстрации, с предсказуемым изменением соответствия по ходу процесса, по мере предсказуемого же перехода к следующим демонстрациям ряда. Дифференцированные демонстрации угрозы, ухаживания, предупреждения об опасности и т.п., связанные с одним из мотивационных градиентов каждая, образуют как бы «сигнальную прослойку» между дифференцированными действиями партнеров «против» друг друга. Благодаря этому прямые действия партнеров в отношении друг друга, агрессивные, сексуальные или иные, делаются узнаваемыми, типизируемыми и предсказуемыми по «сопровождающим» их демонстрациям, они как бы «одеваются в боксерские перчатки» и становятся менее рискованными по сравнению с ситуацией, когда в однотипных взаимодействиях опосредующих демонстраций нет.

Последняя ситуация («отсутствие коммуникации») встречается достаточно часто. Далеко не все типы взаимодействий между индивидами опосредованы организованным обменом демонстрациями, часто действия и контрдействия животных в отношении друг друга проявляются напрямую, а не опосредуются демонстрациями, или направленный обмен демонстрациями по вышеописанной схеме не происходит, срывается.

¹ «Согласие между поведением и идеей» – это определение ритуального танца и смысла той коммуникации, которая осуществляется через обмен взаимно скоординированными ритуальными позами и телодвижениями партнеров (Зигфрид, 1995). Изоморфизм коммуникации в человеческом танце и коммуникации через обмен специфическими комплексами телодвижений (сочетаниями звуков, следовых меток и пр.) в специфических ситуациях общения животных друг с другом или взаимодействия с внешним объектом (нахождение корма, приближение хищника) утверждал еще К. Лоренц (Lorenz, 1952).



«Взаимодействия без коммуникации» эффективны в том смысле, что приводят к успешному спариванию половых партнеров, агрессивному доминированию сильной особи над слабой, к удалению захватчиков с участка и т.п. значимым исходам взаимодействия совершенно также, как в случае коммуникации. Но участие в них для животного – просто самоубийство: обмен действиями в отношении друг друга без «смягчающего эффекта» сигналов-посредников (точнее сказать, просто демонстраций, чтобы не утверждать «сигнальность» таких элементов заранее), ведет к опасным ранениям и/или к развитию запредельного стресса, несовместимого с жизнью.

Таковы, например, взаимодействия у мелких австралийских сумчатых рода *Antechinus* (сумчатые мыши). Это мелкие плотоядные с интенсивным энергообменом, для которых типично сезонное, очень резкое повышение агрессивности, никак не опосредованной ритуализированными демонстрациями, со столь же резкой и быстро развивающейся патологической стресс-реакцией. Для изученных представителей рода характерны синхронно протекающие циклы жизнедеятельности. Самки приносят потомство австралийской весной, в конце сентября. Детеныши становятся самостоятельными в январе следующего года, но остаются с матерью до мая. Затем молодые расселяются, и зимой, в августе, начинается следующий репродуктивный цикл (Bradley et al., 1980; McDonald et al., 1981, 1986).

Поведение самцов совершенно неритуализированно – ни агрессивное, ни сексуальное, и физиологический механизм стресса активируется сразу одновременно с сезонной активацией гонад. Тестостерон стимулирует агрессивность самцов; проникая на участки самок, они вступают в жесткие схватки друг с другом. Ухаживание за самками также отсутствует полностью (в смысле, нет обмена демонстрациями или иными ритуализированными реакциями,

опосредующими взаимное сближение партнеров, только непосредственные попытки спаривания). У *A. swainsoni* спаривание включает элементы агрессии со стороны самца и может продолжаться до шести часов.

Высокий уровень тестостерона подавляет синтез транскортина в печени. Высокая агрессивность (о чем говорят многочисленные ранения) выступает в качестве стресс-стимула. В сочетании с низкой связывающей емкостью крови она ведет к резкому росту концентрации в крови самцов свободного кортизола (Bradley et al., 1980; McDonald et al., 1981, 1986).

В течение двух-трех недель репродуктивного сезона *все самцы погибают*, не достигнув годовалого возраста. У погибших фиксируются типичные физиологические проявления дистресса: десятикратное увеличение концентрации свободных глюкокортикоидов в плазме крови, подавление клеточного и гуморального иммунитета. Вследствие этого обильны геморрагические пятна на стенках кишечника, язвы двенадцатиперстной кишки, некрозы печени бактериальной природы, паразитарные инфекции, приводящие к гибели самцов в течение короткого времени. Самки живут существенно дольше, и после месяца беременности рожают детенышей.

Если самцов отловить вне сезона размножения и держать в изоляции друг от друга, они, как и самки, живут около двух лет. Гибель агрессивных самцов *Antechinus* снижает внутривидовую конкуренцию, увеличивает выживаемость молодняка и одновременно специализирует молодых к высокой агрессивности и воспроизводству «короткой» жизненной стратегии (Bradley et al., 1980; McDonald et al., 1981, 1986).

Аналогичное отсутствие коммуникации зафиксировано во взаимодействиях сибирского бурундука (*Eutamias sibiricus*). В отличие от других (американских) видов бурундуков демонстрации угрозы здесь никогда не предшествуют нападению, которое следует без предупреждения и само по



себе служит сигналом для атакуемой особи. Единственное предупреждение, которое владелец территории посылает «чужаку», это то, что он замирает на несколько секунд перед броском, давая возможность нарушителю отбежать на некоторое расстояние (из акцентирования этого замирания и ритуализации акцентирующих движений развиваются демонстрации угрозы американских видов). И то, «предупреждение» действует только летом: осенью, при расселении молодняка, взрослые зверьки нападают молниеносно и наносят «чужаку» серьезные травмы укусом в затылок, вплоть до смертельных (Смирин, 1976, цит. по Громов, 2008).

Такие формы социального поведения, как скучивание и взаимные чистки (аллогрумминг) у азиатского бурундука практически не встречаются, особенно во взаимодействиях взрослых. Скучивание отличается только у самок с детенышами и у молодых до распада выводков. При скучивании молодые зверьки не подлезают под партнера и не укладываются на него сверху, а лишь касаются боками, когда сидят рядом. В игровом поведении молодых в первые дни после выхода из гнезда отмечаются борьба и преследование, затем почти единственной формой взаимодействия становится имитация спаривания; с началом расселения молодняка в репертуаре молодых остается только агрессия (Смирин, 1976, цит. по Громов, 2008).

Сходным образом организованы взаимодействия самца и самки тритона *Tylotriton andersoni*. У этого вида нет полового диморфизма, отсутствует сколько-нибудь видимая реакция самца на движения самки, он не демонстрирует перед ней, а ее просто «берет» (Utsunomiya, Matsui, 2002).

Насильственные копуляции речных уток – пример взаимодействий некоммуникативного характера, которые тем не менее входят обязательной составной частью в социальную жизнь соответствующих видов. Между самкой и самцом в паре происходят нормальные копуляции, которым

предшествует обычный обмен видоспецифическими демонстрациями ухаживания, опосредующими сближение партнеров, который и позволяет им на определенном этапе развития отношений координировано копулировать с частотой и эффективностью, достаточной для успешного оплодотворения. Помимо этого, самцы из пар и холостые самцы всегда совершают насильственные копуляции с самками соседних пар в присутствии их партнеров, которые не сопровождаются демонстрациями до и после события (Johsgard, 1965).

В вольерной группе из 8 пар чирков-свистунков (*Anas crecca*) насильственные копуляции всегда происходили с самками, уже готовыми к яйцекладке или приступившими к ней. Самое интересное – партнер самки, принуждаемой к копуляции, стремился держаться в непосредственной близости от нее и самца-преследователя, но никогда не нападал на последнего раньше, чем тот начнет садку (McKeeny, Stolen, 1982).

Причина неспособности дать отпор «насилынику» – именно в отсутствии специфических сигналов-посредников для разрешения «конфликта интересов» двух самцов – «насилыника» и партнера – именно в этом специфическом контексте поздних этапов ухаживания, когда оно завершается, и утки переходят к яйцекладке. Если бы самцы преследовали «чужих» самок с демонстрациями или выбирали находящихся на более раннем этапе ухаживания, несомненно, выработались бы ответные сигналы, позволяющие самцам конкурировать за внимание таких самок.

Здесь же неспособность дать отпор сохраняется, хотя насильственные копуляции явно причиняют ущерб воспроизводству группы. У 7 из 8 наблюдавшихся самок свистунка зафиксировано от 2 до 15 насильственных копуляций. 2 самки погибли от травм и стресса, только 3 отложили яйца, полностью не закончила кладку ни одна (McKeeny, Stolen, 1982).

Иными словами, вышеописанные взаимодействия **некоммуникативного**



характера результативны не менее, чем однотипные с ними процессы коммуникации, в смысле, направленные к тому же биологическому результату – спариванию с самкой, изгнанию противника с территории и пр. Отличие от коммуникации в том, что взаимодействия без обмена демонстрациями травматичны для всех участников, они создают запредельный стресс, чреватый психическим истощением и гибелью животного, а результаты неустойчивы и неспецифичны.

Поэтому коммуникация определяется как взаимодействие, вызванное конкуренцией за социальный ресурс, в котором индивиды используют некий общий набор демонстраций для «обозначения» дифференцированных ситуаций процесса и одновременно возможностей разрешения «конflikта интересов», породившего взаимодействие, в том числе данную ситуацию. Взаимодействие без коммуникации – просто смертоубийство: здесь биологически адекватный результат достигается ценой исключительно сильного травмирования самих особей, и коммуникация развивается, чтобы его прекратить.

Тогда понятна биологическая роль демонстраций – посредников, исходно снимающих этот стресс, и поэтому быстро оказывающихся признаком уровня стресса, а немного погодя (в эволюционных масштабах времени) – сигналом, маркирующим стрессирующую ситуацию конфликта. Разные типы сигналов при этом маркируют разные категории ситуаций, последовательно складывающиеся по ходу взаимодействия.

Это *первый аспект необходимости* появления специфических сигналов – посредников: снятие стресса, вызванного истощающим воздействием «конflikта интересов», который неразрешим прямым действием животных в отношении друг друга, без обмена демонстрациями, «снимающего» конфликт и «откладывающего» его разрешение на потом. Простой анализ показывает, что для разрешения таких кон-

flikтов необходима «прокладка» между прямыми действиями в виде сопровождающих их демонстраций. Просто потому, что без информации последних индивид не способен выбрать одно из альтернативных действий, связанных с противоположными побуждениями, формирующих данный конфликт. То есть не может действовать в данной ситуации вообще, как буриданов осел между двумя противоположными побуждениями внутри; демонстрации же сигнализируют, какое из них «предпочтеть» и «как выразить» вовне, благодаря чему соответствующий ступор снимается.

Элементарный анализ показывает: когда втянутость индивидов в проблемную ситуацию вовне вызывает мотивационный конфликт, то он *в принципе неразрешим* без введения системы сигналов-посредников, информирующих животное о возможности и эффективности выбора определенных моделей поведения, соответствующих ситуации. Такие сигналы *лишь образуются* комбинированием выразительных движений животного, определенное сочетание которых выражает определенные состояния и намерения в связи с конфликтом, подобно пантомиме. Но, функционируя как сигналы-посредники, информирующие «всех» заинтересованных особей о выборе специфических моделей поведения в специфических проблемных ситуациях взаимодействия, эти самые комплексы действий уже «относятся» не к тому индивиду, движениями которого нужные демонстрации воспроизводятся в нужные моменты процесса. Они «относятся» к виду в целом и к видоспецифической социальной организации, в которой обмен соответствующими структурами поведения поддерживает и обсуживает информационный обмен. Отдельные особи только «пользуются» сигнальной информацией, воспроизводя соответствующие формы сигналов в нужные моменты процесса, как бы берут видовые сигналы в лизинг.

Схема рассуждения заимствована у Р. Докинза (1993), но логика анализа прямо



противоположна. Я хочу показать необходимость появления групповых адаптаций (в частности, общих сигналов, «честно» ретранслирующих «позиционную информацию» всем участникам взаимодействия) в системе, основанной на свободной конкуренции «всех со всеми», для того чтобы поведение каждого участника – эгоистического индивида – было закономерным и предсказуемым для всех, в том числе для него самого.

В этих условиях «честно» передавать информацию так же выгодно, как и получать ее, ведь переданная информация делает поведение партнера более предсказуемым в той же степени, как полученная информация закономерным образом трансформирует поведение самого животного, а, значит, делает его более предсказуемым для партнеров. И не только для непосредственных участников взаимодействия, но для всех потенциальных участников (актуальных зрителей) коммуникации очевидны выгоды от возможности прогнозировать поведение партнеров, не утруждая себя дополнительным отслеживанием ситуации внутри сообщества, лишь на основании сигналов.

Действительно, сигнал угрозы, ухаживания, предупреждения об опасности, выраженный соответствующей демонстрацией, влияет существенно сильнее, чем прямое действие агрессивного/сексуального характера, или прямое наблюдение хищника, разворачивающегося для атаки, сильнее модифицирует поведение реципиента, с большим последствием и т.п. Большие синицы, услышавшие сигнал тревоги, возобновляют кормежку *позже*, чем увидевшие хищника непосредственно. В полевом эксперименте использовали пары синиц (ранее незнакомых друг с другом), одна из которых видела хищника, а другая реагировала на тревожные крики первой особи (Lind et al., 2005).

Дальше, представим себе животных – «эгоистических индивидов» – поставленных в условия острой конкуренции

за территорию или партнера ввиду необходимости максимизировать итоговую приспособленность. Морских львов на лежбище, тетеревов на току, трупиалов, распределяющих территории и пытающихся максимально расширить собственный участок, чтобы сконцентрировать на нем больше самок и т.п.

Рассуждая «от имени индивида» в первом лице, моя готовность ко включению в структуру группировки требует решения проблемы, какое место в составе группы именно мне необходимо занять, с какой именно особью вступить в конкуренцию, какой стратегии поведения здесь придерживаться, чтобы баланс платы и выигрыша свести с максимальным плюсом. И тут встает неразрешимое противоречие, связанное с невозможностью выбора из двух взаимно-несовместимых стратегий, которые на психологическом уровне «одинаково хорошо обоснованы» побуждениями, вызванными ситуацией.

С одной стороны, если потенциальный противник уверенно вторгся на мою территорию, сразу же начал ее рекламировать, если его участок в центре колонии или им собран максимальный гарем, то прямой смысл противодействовать ему по максимуму, чтобы оспорить монополизированный им «лучший» ресурс. Всем своим «победительным» поведением (вроде «комплекса главного самца» у песчанок *Rhombomys opimus* (Громов, 2008)) они показывают, что именно «их» стратегия поведения наиболее эффективна. Поэтому на первый взгляд, чтобы «мне» победить в конкуренции, «моя» собственная стратегия должна ее превзойти по «наступательности».

Поддавшись таким побуждениям «противостоять и взять верх», индивид должен выбрать самую агрессивную и конкурентную стратегию поведения из диапазона вообще возможных в данной ситуации. Последний градуируется по шкале «максимальное давление на противника, подчинение противника своим собственным амбициям ↔ максимальная



«уступчивость» амбициям противника, подчинение им собственного поведения». То есть появление «мощного» противника побуждает индивида осуществить максимальное давление на него и реализовывать наибольшую мощность поведения, какую только он способен развить.

С другой стороны, тот же чувственный опыт столкновения с «мощным противником» в тот же самый момент побуждает животное к действиям прямо противоположного рода: именно, уступить, подчиниться и сдаться. Если оппонент так уверенно действует и/или владеет столь ценным ресурсом (большой гарем, центральная территория и т.п.), он более чем способен защитить его от покушений, аналогичных моим собственным и уверенно побеждает противников, аналогичных мне (так могло бы рассуждать животное, если бы соответствующие побуждения у него отображались в мыслях).

Переключение внимания на эти причины требует противоположного вывода – «надо минимизировать риск неизбежного поражения и сразу занять подчиненное положение относительно поведения другой особи, чтобы не испытывать судьбу». Из чувственного опыта животного этот «вывод» следует с той же определенностью, что и противоположное «решение» активно оспаривать соответствующий вожаемый ресурс. Поэтому индивидам, попавшим в проблемную ситуацию вроде вышеописанной, действием только на основании своих собственных побуждений *никогда не удастся* разрешить данный конфликт. Поскольку побуждения противоположны и взаимно несовместимы, то наблюдение животного ведет к двойственным выводам.

Необходима информация извне, устраняющая эту двойственность и показывающая, какая именно пропорция «наступательной» и «уступательной» компонент должна быть смешана в стратегии конкретной особи, чтобы с наибольшей вероятностью взять верх в данном взаимодействии с данным противником, естественно, с учетом его

собственной стратегии. Эту информацию и передают сигналы, «очерченные» демонстрациями в соответствующих актах процесса взаимодействия.

Почему именно информация, а не воздействие стимула? Ведь последнее тоже сместит равновесие «конфликта мотиваций» в пользу доминирования одного из двух несовместимых побуждений и таким образом разрешит его. Потому, что мотивационный конфликт, описанный выше, обоюден и вызван столкновением стратегий поведения двух разных особей в конкуренции за общий социальный ресурс (повторив рассуждения, приведенные выше, легко видеть, что и противник «нашей» особи испытывает тот же самый конфликт).

Разрешить внешний «конфликт интересов» (а конфликт мотиваций служит просто внутренним отражением внешнего конфликта) можно единственным способом – через дифференциацию поведенческих ролей. Тогда в каком-то спектре мест, участков, территорий, и/или в некоем спектре ситуаций животное реализует поведение, соответствующее максимуму собственного давления с максимальными притязаниями на соответствующий ресурс, а в других местах, ситуациях, временных интервалах, противоположных первым – поведение, соответствующее максимальному подчинению притязаниям партнера. Оппонент в тех же случаях ведет себя противоположным образом, так что поведение оппонентов в прошлом конфликте *после него* делается взаимно-комплементарным = между ними возникает социальная связь, делающая активность обоих взаимозависимой, не хуже чем между Г и Ц в ДНК–РНК.

Прочная социальная связь обязательна, чтобы соответствующее разделение ролей было устойчивым, и обе особи в полной мере могли получать выгоды, связанные с подобной информацией в виде меньших затрат на взаимодействие и большей легкости достижения результата в каждой из ситуаций, где особи с дифференцированными ролями встречаются для взаимодействия.



Очевидно, набор типологически различных «ситуаций», в которых одно животное реализует амбициозное, а другое – «уступчивое» поведение, должен быть *общим для них обоих*. И, шире, для всего круга потенциальных конкурентов за соответствующий социальный ресурс – «лучшую» территорию, «подходящую» самку и пр. Общим должен быть (или стать) и набор градаций «давления» на соседа и реализация собственного поведения «в уступку» ему. А, значит, нужна информация следующего характера: где дифференциация активностей обоих будет оптимальной? В какой степени следует дифференцировать поведение исходно «равноправных» особей? В каком хронотопе реализует доминантную модель поведения, в каком – уступительную, и где то же самое делает его прежний партнер?

Более того, соответствующие градации ситуаций и градации моделей поведения, реализуемых в соответствующей ситуации, должны быть дискретны и типологически разделены. Ведь переход от одной градации к другой требует переключения особей на запуск противоположных аспектов стратегии, реализованных элементами поведения с противоположными свойствами, а не плавного перехода от одних элементов к другим, смежным с ними.

Отсюда очевидно, где именно «вставляются» знаки-посредники, специфические формы которых указывают на тип проблемной ситуации (и одновременно на программу поведения для следующих моментов взаимодействия, разрешающую эту ситуацию) – между действием одного и контрдействием другого животного «по поводу» общего «конфликта интересов». Для этого (в эволюционных масштабах времени) прямые действия нападения, бегства, сексуального характера как бы останавливаются и, остановленные, ритуализуются, превращаясь в вычурные демонстрации.

Данный филогенетический процесс повторяется в онтогенезе соответствующих видовых демонстраций. Так, у птенцов

озерных чаек все 3 основных агонистических демонстрации («кашлянье», «распластанная» и «наклонная» позы) развиваются непосредственно из движений страха и агрессии путем ритуализации отдельных действий, осуществляющих эти намерения индивида. Агрессивные действия появляются в возрасте около 1 недели, достигают пика около 2-х недель и становятся снова редкими в возрасте 6 недель (примерное время подъема на крыло). Основные проявления страха – затаивание и бегство; частота обоих действий медленно, но постоянно растет в период пребывания в гнезде.

Во внутригрупповых конфликтах молодые чайки защищаются от врага эффективней взрослых. Они затаиваются и вблизи врага неожиданно подпрыгивают, резко и сильно клюются, после чего отбегают назад. Это типичный, еще не ритуализованный конфликт стремлений к нападению и к бегству, которые одновременно присутствуют у животного. Если враг не уходит, но продолжает двигаться вблизи к затаившемуся птенцу, агрессия пересиливает, и часто неожиданно для него самого.

По мере превращения врага в *оппонента* и *социального компаньона* по агрессивным взаимодействиям в данной группе у чайчат происходит ритуализация прямых действий страха и агрессии. Молодые чайки после атаки пришельца вместо завершающего клевка все чаще и чаще *останавливаются*, сами действия нападения ингибируются все в большей степени, завершающий отскок просто исчезают. Отдельные движения становятся все более «гротескными» и «демонстративными», как будет демонстративным любое движение, если его резко остановить и удерживать «остановленным», не «смазывая» (без тремора, перерывов и пр.). То есть открытая (неритуализованная) агрессия сменяется ритуализованной, и из задержанных движений нападения развиваются агонистические демонстрации.

Первые пять недель они еще очень изменчивы по форме. Это именно экс-



прессивные реакции (выразительные движения), а не демонстрации определенных сигналов в определенных ситуациях, тем более что их появление в потоке действий птицы определяется именно внутренними факторами. Затем все 4 демонстрации становятся фиксированными по форме, их употребление определяется целиком социальными факторами, именно коммуникативным «значением» каждого сигнала в данной группе (Groothuis, 1989).

Итак, перманентное столкновение «эгоистических» индивидов требует конституирования в конкурентной системе некой типологии ситуаций, в которых возникают разные варианты конфликта интересов, и параллельно с ней – типологии программ поведения, способных конструктивно «снять» соответствующий конфликт. Последние ординированы по шкале «максимальное давление на противника» – «максимальная уступчивость его амбициям». Во-вторых, внешние «конфликты интересов» во внутреннем мире индивидов, втянутых в них или просто зрителей, конституируются в виде конфликта двух противоположных интенций реагирования на поведение компаньона (давление – уступка, при установлении отдельных градаций каждой из них).

Поэтому демонстрации до того, как стать сигналами, судя по всему, были специфическими орудиями манипуляции поведением партнера, использование которых позволяет обоим особям «снять» мотивационный конфликт, связанный с сближением и взаимодействием. Если конфликт не разрешается через ритуализированный обмен демонстрациями, взаимодействие будет сорвано. Так, ухаживание самца за самкой, предполагающее постепенное сближение партнеров, опосредованное обменом брачными демонстрациями, всегда срывается, если самец пытается сблизиться без демонстраций и тем более сразу спариться. Подобные «сбои» процесса чаще всего обнаруживаются у молодых животных или у прибывших в поселение слишком поздно,

не занявших территорию и играющих роль аутсайдеров (Хайнд, 1975).

Мотивационный конфликт, если он не разрешается быстро и необратимо, для животного создает исключительно сильный стресс, связанный с невозможностью выбора между «наступательной» и «уступательной» стратегиями поведения в конкуренции за ресурс, основываясь лишь на собственных впечатлениях от ситуации. Этого рода стрессы сильны настолько, что ведут к развитию «внутренней» угрозы жизни (Carere, 2003; Роговин, Мошкин, 2007). Другое негативное следствие мотивационного конфликта, не разрешенного или не «снятого» через обмен демонстрациями – быстрый рост риска травмирования до гарантированных серьезных ранений (см. выше). Все эти последствия не зависят от конкретного вида мотивационного конфликта и в равной мере развиваются в конфликтах типа «приближение-приближение», «приближение-избегание», «приближение-бегство» и пр.

Для развития стресса, риска травмирования и других проблем существенно, во-первых, что конфликтное состояние создано социальной активностью особей как таковой, их побуждением вступать в «столкновения» определенного типа, при неустранимой двойственности возможных реакций на противодействие партнера и невозможности выбора в условиях конфликта иначе как на основании сигнальной информации. Во-вторых, что конфликт «снимается» лишь использованием специальных средств – обменом ритуализованными демонстрациями определенного рода (ухаживание; угроза, предупреждение об опасности и пр.). Развиваясь в специфическом временном режиме, обмен демонстрациями быстро и необратимо разрешает данный конфликт, иначе у обоих особей возникает стресс (включая тех, на стороне которых явный перевес) и/или взаимодействие «срывается» в открытую агрессию или уход одного из партнеров.

Не случайно оба типа неблагоприятных



последствий затягивания мотивационного конфликта, связанного со сближением и взаимодействием (стресс, развивающийся во внутреннем мире животного, и растущая угроза травмирования во внешнем мире) наиболее выражены и особенно травматичны у видов с максимально ритуализованным социальным поведением. Это демонстрации ухаживания у фазанов-аргусов (*Argusianus argus*), «шалашаши» и привязанное к ним брачное поведение птиц-шалашников, демонстрации ухаживания и угрозы на току у манакинов рода *Chiroxiphia*, агонистические демонстрации «социальных» видов грызунов, таких как монгольская песчанка (*Meriones unguiculatus*) и полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti*).

Также перечисленные виды обладают наиболее сложными, дифференцированными и экстравагантными демонстрациями, если сравнивать с близкородственными видами с близким типом социальных систем. Каково бы ни было их функциональное «значение», по сравнению с гомологичными элементами поведения близких видов они стереотипней исполняются, обладают более определенной формой (инвариант которой воспроизводится существенно более точно) и лучше «выделены» из общей канвы повседневного поведения. Так, для демонстраций ритуализированной агрессии песчанок рода *Meriones* (и вообще грызунов) это показано в работах С.В. Попова (1986, 2005) и В.С. Громова (2005, 2008).

При анализе механизмов коммуникации оказалось, что тот и другой параметр связаны положительной обратной связью – без выделенности, четкости и однозначности образов сигналов на данном этапе взаимодействия птицы неспособны выдерживать устойчивое и направленное течение процесса на следующем этапе (Фридман, 2008, в печати). Взаимодействие «рассыпается», а секвенции поведения особей из ансамблей, подчиненных определенной структуре, прежде всего временной, превращаются в неструктурированный конгломерат (термины Е.Н. Панова, 1978).

Гипертрофия ритуализованных демонстраций у видов с наиболее сложными и многоступенчатыми процессами сближения партнеров строго коррелирует с тем, что именно у них негативные последствия мотивационного конфликта наиболее выражены, тяжелы и опасны для особи. И именно у этих видов обмен ритуализованными демонстрациями обладает наибольшей способностью снимать внутреннее напряжение и снижать риск травмирования, связанный с каждой попыткой сближения и взаимодействия соответствующих компаньонов. Например, комплекс агонистического поведения грызунов включает прямые действия так называемой жесткой агрессии (движения нападения и бегства, непосредственно нацеленные на партнера или от него), плюс элементы «мягкой» или альтернативной агрессии. Это угрожающие выпады и позы, защитные стойки, боксирование, агрессивный груминг (принудительные чистки победителем побежденной особи) и ряд других форм поведения (Громов, 2005).

Все перечисленные реакции можно рассматривать как ритуализованную форму проявления той же агрессивной мотивации, что и прямые действия нападения и бегства. Вообще, если ритуализованность поведения вида достаточно высока, всякое побуждение выражается вовне в двух дискретных формах – в виде прямого действия, удовлетворяющего побуждение немедленно, и в виде ритуализованных демонстраций. Последние удовлетворяют побуждение косвенно – через конкурентный обмен демонстрациями течение взаимодействия «направляется» в сторону исхода, более подходящего данной особи, чем ее партнеру (и конкуренту), так что мотивационный конфликт «снимается» в пользу данного животного, а не другого.

Так, боковая стойка угрозы у грызунов настолько ритуализованна, что трудно предположить, какая была ее первоначальная функция. Главной функцией ритуализованной агрессии у грызунов оказы-



вается снятие мотивационного конфликта, например, между ухаживанием и угрозой при сближении потенциальных партнеров. Ритуализованная агрессия самца подавляет агрессивную реакцию самки на вторжение незнакомого самца на ее территорию. Поскольку самки пассивнее самцов в поисках противоположного пола, но более склонны к агрессивной реакции на появление любых чужаков на их индивидуальном участке, самцам приходится преодолевать территориальную агрессию самок при контактах с ними в репродуктивный сезон (Громов, 2005).

Успешным спариваниям всегда предшествуют демонстрации элементов ритуализованной агрессии самцом (боковые стойки угрозы, теснение, боксирование, выпады). «Снятие» конфликта между ухаживанием и угрозой демонстрациями ритуализованной агрессии особенно существенно у видов с семейно-групповым образом жизни (*Meriones unguiculatus* и *Lasiopodomys brandti*), где речь идет о контактах самцов с самками из разных, преимущественно соседних групп. Точно такую же роль элементы ритуализованной агрессии играют в снятии конфликта «нападение-бегство», возникающим в агрессивных взаимодействиях самцов *M. unguiculatus*, что проявляется в тех же демонстрациях боковой стойки (Громов, 2005).

У шалашников демонстрации настолько усложнены, что включают в себя не только действия, но и артефакты – создание «беседок» или «точков» определенной конструкции. В наиболее развитом варианте «беседки» самец постоянно достраивает и перестраивает «шалаш», который используется много (до 15) лет и усложняется с возрастом. Самец ежедневно обновляет прежние «украшения» (лепестки цветов, перья попугаев и т.п.), добавляет новые. Из 18 видов шалашников только три не строят «беседок»: так, самцы *Scenopoetes dentirostris* только расчищают токовые площадки, а затем украшают их перевернутыми листьями. Подобное поведение зафик-

сировано у райских птиц рода *Diphillodes* (Diamond, 1982).

У некоторых видов (например, *Archboldia papuens sanfordi*) «беседки» сконцентрированы на токах, что показывает гомологию демонстраций у «шалаша» с демонстрациями самцов райских птиц *Paradisaeidae* на токах. По всей видимости, строительство «шалашей» возникает путем ритуализации обычного гнездостроительного поведения, украшение же «беседок» происходит из брачных демонстраций самца, когда, демонстрируя, птица держит в клюве яркий цветок, плод или иные предметы (Diamond, 1987).

У подавляющего большинства видов «беседки» разных самцов находятся достаточно далеко друг от друга. Конкурентный характер взаимодействий самцов подтверждается тем, что во время посещений чужих участков, нечастых, но регулярных, самец пытается прежде всего разрушать чужие беседки и воровать «украшения». Это именно конкуренция за самку, только опосредованная «качеством», «архитектурной сложностью» беседки-объекта, также предъявляемого самцом в процессе ухаживания, как он предъявляет ей брачные демонстрации и в дополнение к ним.

Само по себе отношение самца к чужим «беседкам» довольно точно соответствует отношению к запаховым меткам «чужака» у разных видов млекопитающих и, в общем, является его гомологом. У видов с достаточно развитыми «беседками» (атласный шалашник (*Ptylonorhynchus violaceus*), шалашник МакГрегора (*Amblyothis macgregoriae*)) самки привлекаются именно беседкой, а не песней самца, выполняющей только территориальные функции (Pruett-Jones, Pruet-Jones, 1983).

У шалашников также зафиксирован самый сложный процесс выбора самками подходящих партнеров, с гипертрофированной свободой выбора на каждом этапе. Сперва самка осматривает разные шалашы в отсутствие самцов, затем посещает несколько заранее выбранных шалашей.



На этом этапе «избранные» самцы уже могут ухаживать за самкой, тогда как на предыдущем не должны даже показываться ей на глаза. Тут самец демонстрирует уже не саму постройку, но собственное оперение и украшение «шалаша». Затем самка уходит и строит гнездо. Построив, возвращается на площадку того самца, на котором остановила свой окончательный выбор, и спаривается с ним (Endler et al., 2005).

Я бы даже сказал, процесс выбора самкой самца настолько сложен и многоступенчат, что кажется усложненным и избыточным в той же степени, в какой таковы же постройки и демонстрации ее партнера. При столь сложном и продолжительном ухаживании шалашников, предполагающем частые сближения партнеров, копуляции между самцом и самкой очень редки. Для самки копуляция оказывается сильнейшим стрессом и может сопровождаться физической травмой, особенно в случае посещения площадок более молодых самцов с более простыми «беседками». Ухаживание более старых самцов с наиболее сложными постройками оказывается минимально травмирующим для самки в силу наибольшей опосредованности ритуалом, минимизации прямого контакта.

Тем не менее, в момент прилета самки самец максимально агрессивен, часто гонит самку прочь. Лишь последовательный обмен ритуализованными демонстрациями постепенно готовит самку к копуляции тем, что позволяет обоим партнерам достаточно долго находиться друг около друга на территории «шалаша». Но даже после этого у всех видов шалашников копуляции протекают так бурно и настолько травмируют самку, что та с трудом покидает площадку с «беседкой» в состоянии сильнейшего психоэмоционального стресса (Diamond, 1982).

Типичный пример «снятия» мотивационного конфликта в процессе обмена ритуализованными демонстрациями – конфликт между ухаживанием и угрозой в процессе образования пары. Последний

ясно виден в песенных ответах самок краснокрылых трупялов (*Agelaius phoeniceus*) на пение самцов, которые у трупялов прилетают первыми, делят между собой территории и привлекают на них от одной до семи самок. Самки чаще всего появляются на территориях самцов последовательно, одна за другой, и делят участки самцов на мелкие субтерритории, охраняемые от вторжения чужих самок, но практически не защищаемые от других самок того же гарема. Границы территории самца и субтерриторий самок в целом заданы конфигурацией песенных постов, с которых птица высматривает и атакует нарушителей.

Как самцы, так и самки имеют два типа песен: первый используется для поддержания контакта в паре, второй исполняется лишь в присутствии нарушителя. На заключительной стадии ухаживания (консолидация пары) области употребления первого и второго типов песни строго разделены; и второй тип используется против нарушительниц – самок. Но в начале сезона размножения самки часто поют второй тип песни сразу после песни партнера, в первые 2/3 секунды после начала песни самца или на половине ее исполнения. Следовательно, в процессе образования пары самец воспринимается то как потенциальный партнер, то как захватчик и объект территориальной агрессии, и продолжительный период оба восприятия существуют совместно и одновременно (Beletsky, Corral, 1983).

Последующий обмен демонстрациями в процессе ухаживания призван обеспечить победу первого восприятия над вторым и за счет этого – сближение птиц до такой степени, когда успешная копуляция из потенциальной возможности (следующей из сближения партнеров и устойчивого обмена демонстрациями между ними) станет закономерным, частым и успешным событием. Простого усиления сексуальных влечений партнеров здесь совершенно недостаточно. Успех копуляции и других форм прямого действия животного на своих компаньонов определяется не столько



уровнем мотивации, сколько точно и скордированностью действий обоих партнеров, возможностью быстро согласовать свои действия вновь, если вдруг произошел «сбой».

Другой пример – у большого аргуса описано 11 брачных демонстраций, начиная от специфических для самца (подготовка токовой площадки), и кончая многоступенчатым ухаживанием на ней за самкой. Самцы аргуса токуют в одиночку. Конфликт мотиваций приближения и бегства при первой встрече партнеров здесь настолько силен, что в момент прихода самки самец периодически покидает токовую площадку и вновь возвращается на нее. Самка всегда преследует самца при любой попытке сближения без сопровождающих демонстраций.

Вместе с тем, наблюдали только одно посещение самки самцом, которое завершилось копуляцией. Столь высокая эффективность ухаживания при исключительно сильном мотивационном конфликте обязана интенсивному демонстрированию самца не только непосредственно при сближении с самкой, но и в одиночку.

Все 11 брачных демонстраций самца развиваются путем ритуализации кормового и комфортного поведения, а также амбивалентных движений намерения в связи с конфликтом (Davison, 1982). То же самое верно не только для брачных, но и для агонистических демонстраций у самых разных видов птиц (Wingfield, 1994).

Резюмируя, снятие мотивационного конфликта во взаимодействиях ухаживания, угрозы, предупреждения об опасности и т.п. требует специфической «позиционной информации» о ситуациях конфликта, их развитии в данном процессе взаимодействия и пр., передаваемой специфическими «материальными носителями» информации в виде дифференцированных демонстраций ухаживания, угрозы, предупреждения об опасности и пр.

«Снятие» осуществляется выбором эффективных программ поведения на

основании сигнальной информации, которые позволяют достичь превосходства над противником быстрее и необратимей, чем программы поведения, избранные менее успешным оппонентом животного на основании *той же самой* (общей) информации, переданной одними и теми же (общими) сигналами. Тем самым внешний «конфликт интересов» разрешается последовательно и шаг за шагом. По мере разделения участников на активного и пассивного партнеров переносимость мотивационного конфликта облегчается для каждой из них, так как по ходу обмена демонстрациями поведенческие роли особей все больше дифференцируются в меру разрешения проблемной ситуации.

А сама специфика каждой из этих ролей обеспечивает все большее преобладание одного из несовместимых побуждений, причем обеспечивает как бы «само собой», без целенаправленных действий особей по изменению ситуации, только через стереотипное воспроизведение «нужных» форм демонстраций в «нужные» моменты процесса. Тем самым разрешается конфликт «наступательной» и «уступательной» стратегии, описанный в нашем мысленном эксперименте, и разрешается так, что поведение особи дифференцируется относительно поведения оппонента (дифференцирующегося в противоположном направлении), а то и другое оптимальным образом «вписывается» в структуру социального целого.

Ориентируясь только на развитие ситуации, без информации, переданной сигналом извне, животные не могут «решить», какое именно «пропорциональное соотношение» несовместимых побуждений атаки и бегства, спаривания и угрозы должно быть в результирующем действии. Поэтому акт поведения, разрешающий мотивационный конфликт, не может быть прямым действием, но лишь ритуализованной демонстрацией, то есть косвенным, опосредованным действием, которое не столько выражает конфликт побуждений, сколько обозначает,



указывает на него – и тем самым информирует партнеров. Именно в силу косвенности выражения того самого «соотношения сил» альтернативных побуждений животного, которое составляет суть всякого конфликта, в форме ритуализированных телодвижений с сигнальной функцией, демонстрации позволяют особи-демонстратору все-таки совместить оба *взаимно несовместимых* побуждения в одном и том же комплексе действий, причем именно в нужной пропорции.

Поэтому обмен ритуализированными демонстрациями в коммуникативном процессе – способ не столько выразить¹, сколько «снять» мотивационный конфликт, «указав» такой выбор следующей демонстрации, которая продолжит взаимодействие, направив его к одному из возможных исходов, и тем самым усилит превосходство одной особи над другой, буде она воспользуется соответствующей информацией. Далее, мотивационный конфликт создан самим поведением участников взаимодействия и углубляется в той мере, в какой оба используют прямое действие, не опосредованное ритуализированными демонстрациями. Поэтому организованный обмен демонстрациями – единственный способ уйти от разрушительных последствий мотивационных конфликтов и создать положительные.

Положительные последствия развития мотивационного конфликта состоят в трансформации специфической мотивационной «энергии» *внутри особей*, толкающей их к действиям по «снятию» конфликта, в «идеальные формы» социальной организации *между ними*, происходящей по ходу взаимодействия. Трансформации, во-первых, в устойчивую асимметрию социальных связей между выигравшими и проигравшими участниками коммуникации, во-вторых, в дифференцированность поведенческих ролей и готовность особей

поддерживать *тип* соответствующих отношений в сообществе в целом, и активно инициировать следующие взаимодействия «по тем же правилам» ради корректировки *собственных социальных связей в сторону* улучшения социального статуса.

В таком случае обмен ритуализированными демонстрациями в «снятии» мотивационного конфликта участвует дважды (одновременно у каждого из участников процесса).

Первый раз – когда демонстрация партнера выступает в качестве *сигнала извне*, информирующего о «необходимой пропорции» альтернативных побуждений в результирующем действии особи и о том, какая из демонстраций видовой репертуара, обладающая соответствующей мотивационной подосновой, будет эффективна именно против данного противника и в данном моменте взаимодействия. Обзор работ, где показаны «честная» передача информации о состоянии и эффективных действиях особи по отношению к противнику и, главное, ее адекватное использование индивидами, ведущее к выигрышу взаимодействия, был выполнен нами раньше (Фридман, 2008, в печати).

Второй раз – когда ответная демонстрация животного на сигнал – *продукт выбора поведения* на основании сигнальной информации, в следующие моменты процесса сама выступает таким результирующим действием, которое снимет мотивационный конфликт у животного и одновременно, являясь сигналом, продолжит коммуникацию дальше, на следующий этап. В условиях мотивационного конфликта, порожденного коммуникативной ситуацией, прямые действия животного не только неэффективны, но и просто вредны. Соответственно, ритуализированные демонстрации и/или эксцессивные структуры, отягчающие свободные действия животного, вначале выступают просто как способы:

1) создать препятствие прямым действиям партнеров в отношении друг друга, поставив между ними своего рода

¹ Для выражения мотивационного конфликта пригодно и прямое действие животного.



«устойчивую преграду», характер которой не менялся бы в зависимости от экспресс-изменений уровня возбуждения обоих (стереотипно исполняемые демонстрации именно таковы)

2) направить соответствующую «энергию побуждения» животного на выражение тех же действий в ритуализированной форме, что позволяет получить тот же результат в условной и отсроченной форме – при условии эффективного снятия мотивационного конфликта данными демонстрациями.

Фактически именно к этому сводятся представления Нико Тинбергена об эволюционном развитии сигнальной функции демонстраций как средств выражения и снятия мотивационных конфликтов в соответствующих взаимодействиях (Tinbergen, 1975; Lorenz, 1989).

Действительно, анализ брачных демонстраций 13 видов шалашников четко показывает, что основная функция шалаша как материальной структуры – это пространственное разграничение самца и самки, создание между ними препятствия с определенной степенью прочности. Последнее должно снизить риск форсированных и неритуализованных попыток спаривания, особенно травмирующих самку (Uy, Borgia, 2000).

Шалаш как определенной формы «перегородка», отделяющая активного самца от привлеченной его токованием самки – это воплощенный в материале брачный ритуал соответствующего вида, который имеет целью снятие мотивационного конфликта у обоих партнеров и именно в этом направлении совершенствуется отбором, а не просто продукт сексуальной активности только самца. На той стадии, когда для привлечения самки и успешного развития ее взаимоотношений с самцом имеет значение не просто конструкция определенной формы, но в первую очередь индивидуальные вариации этой формы у самцов разного возраста, опыта и «качества», шалаш превращается в знак «качества» брачных

усилий самца, обращенных к самке (Uy, Borgia, 2000).

Здесь ритуализация определенной активности взаимодействующих особей сменяется означиванием, а ритуал, имеющий целью эффективное удовлетворение определенной мотивации в условиях конфликта, превращается в знак того, какую именно из поведенческих программ, возможных в данной ситуации, следует запустить партнеру (-ше), взаимодействующей именно с данным самцом.

Шалашы разных видов эволюционируют как системы произвольных знаков, например, стословные списки языков, родственных между собой, а не так, как морфоструктуры – с высокой инерционностью и преемственностью в последовательных вариантах структуры. Поэтому в филогенетических рядах близких видов шалашников возможны резкие, неожиданные и радикальные изменения формы шалаша (родство видов определяли на основании дерева, построенного по сходству генов цитохрома *c*).

Аналогичный пример наблюдается с танцевальными сетками папуасов эйпо и ин, когда определенное *изделие* превращается в *знак* и получает символические функции, причем сперва в системе отношений сообщества папуасов ин, а уже потом – в идеях и представлениях каждого отдельного папуаса. Если бы было иначе, сетки с «символической функцией» выбраковывались бы как безусловно непригодные для танца (Эйбль-Эйбесфельдт, 1995). Представляется, что все «языки животных» – специализированные знаковые системы, обслуживающие информационный обмен в определенных типах взаимодействий между особями «внутри» видоспецифической социальной организации (о них Фридман, 2007, 2008) берет начало именно из этого источника.

Важно подчеркнуть: у атласного шалашника самцы без «шалашей» характеризуются меньшим уровнем тестостерона в плазме крови, чем самцы со сложными



постройками. Далее, уровень тестостерона коррелирует с «качеством» (стереотипностью и интенсивностью) исполнения основных демонстраций, которыми самец демонстрирует постройку самкам (Borgia, Wingfield, 1990). Обычно больший уровень тестостерона позитивно коррелирует с большей интенсивностью территориальной агрессии и брачной активности самца = с большей силой воздействия на обоих партнеров – самца, оспаривающего территорию у данного владельца, и на рецептивную самку в плане побуждения к спариванию (Wingfield, 1994).

Если агрессивное и брачное поведение вида слабо ритуализованы, больший уровень тестостерона обеспечивает больший риск для партнера, поскольку интенсивность использования ритуализированных демонстраций во взаимодействиях положительно коррелирует с использованием открытой агрессии или неритуализированных попыток спаривания. В частности, такой результат был получен для «несоциальных» видов песчанок рода *Meriones* (Попов, 2005)

Если степень ритуализации поведения высока, а соответствующие демонстрации сложны, разнообразны и хорошо «выделены» из канвы недемонстративной активности, больший уровень тестостерона должен обеспечивать меньший риск для партнеров животного. Здесь интенсивность использования ритуализированных демонстраций *отрицательно коррелирует* с использованием прямых действий, выражающих те же самые побуждения индивида, что естественным образом уменьшает риск травматических последствий. Это обнаружено у «социальных» видов песчанок, таких как *Meriones unguiculatus* (Попов, 2005).

Действительно, у агласного шалашника уровень тестостерона коррелирует с ритуализованностью и структурированностью брачной активности самца, с выделенностью сложных и разнообразных демонстраций вокруг постройки, соединенными в специфический ритуал. На первом этапе

многоступенчатого процесса выбора партнера самки привлекаются постройками самцов (поэтому возможно изменение уровня привлекательности самцов подкладыванием синих пластин или изъятием части «украшений»). На конечном этапе, непосредственно предшествующем копуляции, экспериментальные манипуляции с «украшениями» или с самой постройкой никак не влияли на «качество» самца, последнее зависело исключительно от стереотипности исполнения демонстраций, обращенных к самке, точности их соединения в видоспецифический ритуал и пр. (Coleman et al., 2004). На всей выборке самцов – и старых, и молодых, – использование брачных демонстраций отрицательно связано с использованием прямых действий, обращенных к самке. Поэтому воздействие самца оказывается и «менее травмирующим», и «более точным» (Patricelli et al., 2006).

Оба эффекта объяснимы только исходя из следующей гипотезы. Когда социальное поведение вида уже в достаточной степени ритуализованно, а демонстрации дифференцированы, «оформлены» и «выделены» на «фоне» континуума несигнальной активности, они *передают информацию*, позволяющую «снять» мотивационный конфликт, разрешить его в одной из приемлемых моделей поведения самки. Причем «качество исполнения» демонстраций самцом непосредственно влияет на «качество передачи» информации с помощью данных носителей – даже минимальная ритуализация поведения в социальных взаимодействиях запускает положительные обратные связи, действием которых демонстрации «отделяются» от фона из действий/экспрессивных реакций и дифференцируются между собой.

Поэтому, раз возникнув как посредники между действием и контрдействием участников, как своего рода препятствие для их непосредственного телесного контакта, для прямых действий в отношении друг друга, демонстрации рано или поздно достигают



уровня, при котором положительная зависимость между уровнем тестостерона и риском ухаживательных/агонистических взаимодействий сменяется отрицательной. Сходный результат получен и в исследованиях других видов птиц (у которых уровень тестостерона везде коррелирует с интенсивностью сексуальных реакций самца), когда выражение сексуальных реакций последнего (подогреваемых ростом уровня тестостерона) находит специфического посредника в виде ритуализованных демонстраций.

Следовательно, в процессе эволюционного развития демонстраций простая ритуализация брачной активности взаимодействующих особей сменяется *означиванием* брачными демонстрациями тех возможностей выбора партнеров оптимального качества, которые соответствующая система взаимоотношений полов (социосексуальная система, Плюснин, 1990) предоставляет активным самцам и самкам.

Если исходной была разделительная функция демонстраций, то они задерживали немедленное сближение партнеров на время, за которое обе особи успевали продемонстрировать знак, «очерченный» формой соответствующей демонстрации и сменить ее на следующую, соответствующую ожидаемой демонстрации партнера. То есть произвести выбор действий на основании сигнальной информации: так, у ткачика-вдовушки *Euplectes jakstoni* успешность спаривания самца с привлеченной самкой прямо пропорциональна длине его главного украшения – хвоста, а также частоте демонстративных прыжков на токовой площадке. Но привлекательность самих площадок (выраженная частотой их посещений самками) определяется продолжительностью пребывания самца и интенсивностью демонстраций, которые рекламируют токовые площадки для самок. В сезон размножения каждый взрослый самец сооружает коридор в форме кольца радиусом около 60 см. Оказавшийся в центре пучок травы он подравнивает, срезая

самые длинные стебли. Самец привлекает самок на площадку интенсивными прыжками в коридоре. По прибытию партнерши он садится так, чтобы самку от него отделял центральный пучок травы, производит предкопуляционные движения хвостом, и предпринимает попытку спариться (Andersson, 1989).

Следовательно, эффективность использования ключевого стимула (длинный хвост), влекущая за собой успех или неуспех попыток спаривания, определяется эффективностью поведения самца в предшествующей коммуникации, а не стимулирующим воздействием хвоста (хотя последний из-за своей гипертрофированности кажется очень мощным релизером). Задача ухаживания, предшествующего демонстрации хвоста, состоит в увеличении привязанности самок к данной площадке и подъеме привлекательности данного самца до уровня, позволяющего разрешить самочий конфликт мотиваций в пользу сексуальных реакций (подставление), а не, например, бегства прочь или агрессии по отношению к самцу, для ткачиков вполне обычной.

Следовательно, чтобы форма демонстрации успела подействовать как сигнал = могла «показать» обоим участникам «предусмотренной системой» набор возможностей развития процесса, позволяющих «привести» его к желательному для особи результату, демонстрация как специфическое телодвижение и/или стимуляция, должна физически разделить партнеров и сдержать прямые действия обоих на время, необходимое для распознавания, восприятия и отреагирования сигнала. То есть как бы «заморозить» партнеров или оппонентов на период приема-передачи «порций» информации, связанных с соответствующими сигналами.

По мере эволюционного развития демонстраций их сигнальная функция все сильнее превалирует над эффектом воздействия в виде «замораживания» демонстраций партнера и удерживания его от прямых



действий в отношении данного животного на время приема-передачи информации. Первая осуществляется специфическими формами демонстраций как объектами идеального мира, второй – вполне материальным воздействием моторных актов, стереотипное исполнение которых образует данную демонстрацию – комплексы фиксированных действий животного. У сигналов-символов, информирующих о ситуации, первая увеличивается в максимальной степени, а второй падает практически до нуля, у сигналов-стимулов обе функции демонстраций по степени развития сравнимы друг с другом (Фридман, 2008).

Иными словами, в ходе эволюции эффект опосредующих демонстраций расширяется. Помимо того, что они действуют как стимулы, специфически связанные с соответствующими побуждениями животного и их конфликтом, они обретают сигнальную функцию, при постоянном совершенствовании «сигнальности» и «знаковости» демонстраций в эволюционном процессе.

Следовательно, не может не возникнуть система дифференцированных демонстраций – посредников в согласованном выражении побуждений животного, находящихся в конфликте, причем посредников с сигнальной функцией, «обозначающих» разные степени развития конфликта и информирующих о них всех «заинтересованных» участников процесса. Действительно, у разных видов позвоночных показано, что информационный обмен, опосредованный демонстрациями, контролирует «честность» использования цветных пятен, хохлов, выростов и т.п. морфоструктур как сигналов статуса (соответствующие морфоструктуры предъявляются в составе демонстрации), и он же регулирует их воздействие как релизеров на партнера.

Так, в популяционных группировках краснокрылых трупиалов четко выделяются две категории самцов: владельцы территорий и «активные вселенцы», прибывшие в группировку для того, чтобы

закрепиться, заняв территорию «на стыке» существующих участков самцов. Если владельцев отловить, «активные вселенцы» немедленно занимают их участки, иногда через несколько минут после отлова.

У владельцев территорий показатель социального ранга – красные плечевые пятна («эполеты»). С ним коррелируют 1) площадь охраняемого пространства, которое самец может удержать вопреки непрерывным вторжениям соседей и попыткам захватов со стороны «активных вселенцев», 2) успешность территориальной охраны самца (вероятность победы в конфликте со «средним противником») и 3) число самок в гареме.

Если резидентов удалить, их территории занимают нерезидентные особи, которые часто инициируют конфликты, но большинству из них не удается приобрести территорию, вытеснив резидентов или закрепившись «в стыке» между существующими участками. Если размер «эполет» коррелирует с рангом по успешности территориальных конфликтов в выборке резидентов, естественно ожидать устойчивых средних различий по этому признаку между изъятymi владельцами и новыми поселенцами, но ничего подобного обнаружено не было. Далее, меньшей части нетерриториальных особей (особенно из числа «активных» вселенцев) удастся закрепиться в плотных поселениях трупиалов и даже вытеснить прежних владельцев, если они более эффективно охраняют данное пространство и способны победить резидента в «ядре». Естественно ожидать у первых в среднем больший размер «эполет», чем у вторых, однако и здесь различия обнаружены не были (также как по другим признакам, коррелирующим с социальным статусом – длине крыла, общим размерам и величине красного пятна, Eckert, Weatherhead, 1987c).

Следовательно, жесткая корреляция между степенью развития красного пятна и социальным рангом поддерживается не за счет «правильной реакции» захватчика/



вселенца на релизер-пятно, а за счет системы «социального контроля» на уровне всей группировки. Последняя удаляет из сообщества тех индивидов, у которых уровень коммуникативной компетентности не согласуется с развитием «значащей» морфоструктуры. Соответственно конечный успех определяется коммуникативной компетентностью самца в рамках системы территориальных взаимодействий всего сообщества самцов, распределяющих территории (и самок) между собой, а не «соотношением сил» (точней, способностей удерживать ресурсы) двух данных конкретных противников.

Поэтому в экспериментах с устранением самцов краснокрылого трупиала не отмечено корреляции между рангом владельца территории и рангом захватчика, занявшего его участок. Важно подчеркнуть, что из 41 освобожденной территории только 3 были поделены между двумя захватчиками, в остальных случаях захватчики заняли точно то же пространство, которое охранял прежний владелец (это говорит в пользу занятия «вакансий», предоставленной системой, а не расширению зоны охраны «собственными силами», насколько позволяет сопротивление партнеров). Качество территории оценивали числом загнездившихся здесь самок, подразумевая, что оно одно и то же для сменяющих друг друга владельцев (это не вполне верно, если они ориентированы на долговременный выигрыш и устойчивый рост ранга в данной группировке, куда возвращаются и в следующие годы, как тетерева на ток).

Ранг самца оценивали длиной крыла, размером красного плечевого пятна, интенсивностью прямой агрессии, визуальных и акустических демонстраций в отношении выставленного чучела; все три показателя коррелируют друг с другом и с конкурентоспособностью самцов в борьбе за территорию. Однако эта корреляция существует *лишь в устойчивой группировке* и немедленно ликвидируется при искусственном нарушении территориальной структуры,

при отлове значительной части самцов. Когда освободившиеся «вакансии» будут заняты вселенцами или выпущенные самцы отвоеуют собственные территории заново, соответствующая корреляция восстанавливается (Eckert, Weatherhead, 1987b).

Именно потому, что территориальная активность самцов регулируется и направляется той «разметкой» пространства группировки на участки разного качества, что была сформирована их предшествующими отношениями, конкурентоспособность самцов и качество занимаемых ими территорий, в конечном счете, не связаны друг с другом. Фактически на большом интервале времени все самцы вносят *равный вклад* в воспроизводство (конечно, если группировка многочисленна и благополучна).

Дополнительно проведенное исследование самок краснокрылого трупиала показывает, что размер «эполет» или яркость оперения – это именно сигнал о большей социальной компетентности их обладателя, а не внешнее проявление большей физической силы, готовности бороться и пр., которое птицы могут использовать в своих интересах (Muma, Weatherhead, 1991). Как у многих воробьиных, оперение самок краснокрылого трупиала повторяет основные элементы наряда самца, но у большинства самок они хуже выражены и более тусклые. Самые старые (или более крупные) самки по окраске сильнее всего приближаются к самцам: это особенно относится к яркости «эполет» и подбородка, так что степень полиморфности окраски самок существенно выше, чем у самцов.

В отсутствие территориальности содержащиеся в вольере самки краснокрылого трупиала выстраивают линейную иерархию, аналогичную возникающей при подстановке кормушек на территорию гарема самца. По сравнению с подчиненными, доминантные самки всегда тяжелей, и находятся в лучшей физической форме, но в этих искусственных группах степень развития «эполет» и яркость подбородка никак не коррелирует с социальным статусом, в



отличие от гнездовых поселений самцов. Когда в двух группах некоторым самкам экспериментально увеличили «эполеты», в двух других – яркость «подбородка», это не изменило социального статуса подопытных птиц (Muma, Weatherhead, 1991).

Итак, размер «эполет» коррелирует со статусом только в территориальных конфликтах самцов, связанных с их целенаправленной активностью по охране пространства, патрулированию границ и т.п. ритуализированным проявлениям территориального поведения. Напротив, система агрессивного доминирования в вольерных группах самок складывается вследствие вынужденных столкновений одних и тех же птиц на жердочках и у кормушки, но рассыпается при первой возможности подчиненным птицам уйти от контакта с доминантом. Здесь тот же самый признак не является ни коррелятом, ни сигналом статуса, хотя мог бы вполне ими быть – не является в силу отсутствия направленного стремления особей взаимодействовать друг с другом, и, выигрывая взаимодействия, повышать свой ранг.

У самцов мы видим прямо обратное – победы и поражения в территориальных конфликтах повышают стремление к новым контактам друг с другом: победители это делают с целью продолжения территориальных захватов, побежденные – с целью пресечения нарушений территориальных границ еще на стадии подготовки вторжения и отпора захватчикам. В группировках территориальных самцов (в отличие от самок) нет другого способа улучшить социальный статус и перераспределить территорию в пользу данного индивида, кроме инициации им новых конфликтов и выигрыша в них. При этом увеличивается вероятность победы животного в конфликтах со «средним противником» в данном сообществе, которая и репрезентирует социальный ранг, а поведенческие изменения за счет последствия результатов коммуникации делают ранги явными для всех членов сообщества, позволяют тре-

тым особям, не взаимодействуя, оценивать изменения ранга особей, произошедшее в прошлых конфликтах (Popp, 1987с).

Поэтому самцы тяготеют к наиболее плотным группировкам, стремясь занять и удерживать там много меньшие территории, чем могли бы приобрести в разреженных поселениях, чтобы охранять их в первом случае существенно менее успешно, чем во втором. Для «средней» особи эти обстоятельства негативно влияют на ее потенциальный ранг, но перевешивают плюсы высокой интенсивности конкуренции за территории и более четкой / более устойчивой дифференциации ролей.

Следовательно, использование потенциальной «сигнальности» цветковых пятен, выростов и иных «рекламных структур» возможно лишь при *вовлечении демонстраций и эксцессивных структур* в сферу социальной коммуникации в рамках всего сообщества, для этого недостаточно устойчивой асимметрии в парных отношениях отдельных особей, когда сложившаяся совокупность последних не образует оформленной и самоподдерживающейся системы (сообщества). В данном случае территориальные отношения между самцами делают *коммуникацию обязательной*: победа одного и поражение другого требует обмена акустическими и визуальными демонстрациями. Морфологические корреляты ранга в данном случае сигнализируют лишь об атомарных, собственных характеристиках самца. Реляционные характеристики, относящиеся к «позиции» особи в сообществе (Плюснин, 1990), требуют «проверки и контроля» со стороны всех партнеров животного, что и происходит в процессе коммуникации.

То же самое относится ко всем остальным «сигналам статуса» (показателям «мощности поведения» индивидов), вроде рогов оленей, белых пятен на голове зонотрихий, черных брюшных полос у большой синицы и черных галстуков у домового воробья. Совершенно неверно рассматривать их, как только релизеры, «принуждающие»



оппонента подчиняться самцу с более широкой полосой, если его собственная полоса уже. Если бы это было верным, то экспериментальные манипуляции, ведущие к расхождению релизерного эффекта полосы со значением демонстраций, в ходе которых предъявляются эти сигналы статуса¹, обеспечивали бы эффективный обман. На деле использование «нечестных сигналов» ведет к нарушению нормального хода обмена демонстрациями и срыву взаимодействия в целом. Самые активные усилия «перекрашенных» птиц по продолжению процесса вдруг оказываются неэффективными. Обмен демонстрациями ритуализованной угрозы «срывается» в драку, ухаживательными – в неэффективные попытки «насиловать» копуляций (Møller, 1987, 1988).

Аналогичное «тестирование доминантности» описано в агрессивных взаимодействиях банкивских петухов (*Gallus gallus*). Самки этого вида отчетливо предпочитают петухов с большим гребнем, и в целом размер гребня коррелирует с социальным статусом самца, но не всегда. В случае примерно равного размера гребня или введения чужого самца с крупным гребнем в новую группу ранг определяется непосредственным агрессивным взаимодействием между самцами, подробно изученным J. Kruijt (1964). Победа во взаимодействии почти всегда достается самцу с большей устойчивостью исполнения демонстраций, несмотря на акты открытой агрессии со стороны противника, в том числе способностью не опускать гребень на бок во время драки, а держать его вертикально. Описаны случаи поражения особей, обладающих большим гребнем по сравнению с оппонентом, но не могущих устойчиво удерживать его в бою. Такие петухи (и вообще все проигравшие в подобных «тестовых» стычках) занимают

подчиненное положение и всегда опускают гребень в присутствии доминанта, так что самке со стороны он кажется меньшим, чем на самом деле (Parker, Ligon, 2002).

Действительной коммуникативной значимостью обладает *форма демонстрации*, в составе которой предъявляется морфоструктура – релизер. Если соответствующий инвариант формы сигнала воспроизводится устойчиво, то релизер эффективен и коммуникация успешна, но если из-за противодействия противника или возбуждения самой особи форма демонстрации искажена, релизерное действие неустойчиво и неспецифично на фоне падения эффективности коммуникации. Это показано, в частности, для демонстрации белых «эполет» самцами зябликов (*Fringilla coelebs*) (Jabłonski, Matyasiak, 2002), для демонстрации гребня самцами банкивских кур (Parker, Ligon, 2002), для демонстрации брачных украшений самцом дрофы (*Otis tarda*) (Morales et al., 2003).

Действительно, все релизеры – сигналы статуса (выразительные движения, «рекламные структуры» или цветные пятна), вызывают специфический эффект лишь в том случае, когда «объявленная» сила стимуляции «честно» соответствует сигнальной эффективности демонстраций, предъявляющих данную эксцессивную структуру. В этом случае более эффективным сигналам действительно соответствуют большее развитие эксцессивных структур, маркирующих социальный статус животного. Нарушение соответствия ведет к «нечестной» сигнализации; подобные индивиды исключаются из сообщества, как это описано выше.

Так, сами по себе более длинные, тяжелые и более ветвистые рога благородных оленей не гарантируют их носителю большую успешность в стычках и более высокий социальный ранг. Важно «умение владеть» этим турнирным оружием, причем в период, когда рога еще покрыты «бархатом» (*velvet period*) и всякое «неверное движение» при демонстрации

¹ У больших синиц это поза импонирующая и другие позы, когда «щит» брюшного оперения делается плоским и «предъявляется» оппоненту под углами 90° и 45° (Хайнд, 1975).



отзывается очень болезненно. Тогда рога употребляются для агрессивных взаимодействий у подкормки или в других местах, не связанных с разделом территорий и привлечением самок. «Умелое владение» рогами как турнирным оружием включает способность стереотипно демонстрировать рога противнику при встрече, а после начала столкновения – не менее стереотипное исполнение движений рогами в борьбе, когда оба противника ими сцепятся – примерно как борцы проводят те или иные приемы в зависимости от развития ситуации на ковре (Bartoš et al., 1987).

Также организованы демонстрации «вращения» у охраняющих гнездовую территорию лебедей-шипунцов (*Cygnus olor*). В период вождения птенцов самцы шипунцов часто вступают в пограничные конфликты с соседними самцами. На границе территории у них отмечаются демонстрации вращения: самцы, сидя на воде на расстоянии до полуметра друг от друга (иногда соприкасаясь клювами) одновременно вращаются на одном месте, причем оба поддерживают такой ритм вращения, при котором они никогда не окажутся клювом друг к другу.

«Повращавшись» несколько минут, самец демонстрирует позу угрозы: S-образно изгибает шею и поднимает кроющие крыла. Вращения и демонстрации угрозы чередуются с короткими остановками, в ходе которых самец контролирует перемещения и вращения противника. Останавливается обычно тот самец, который в данный момент обращен клювом к противнику. Постепенно у одной из птиц демонстрации угрозы и последующие остановки с контролем действий противника происходят все чаще, тогда как его визави все больше «вращается», не поворачиваясь к противнику клювом. В большинстве стычек первый становится победителем, второй – побежденным. Соответственно, во «вращениях» самцы демонстрируют друг другу ту самую изогнутую шею и «по-лебединому» распущенные крылья, которые так любят все

художники, развитость соответствующих структур обычно интерпретируется как сигналы статуса (Lind, 1984).

У тетеревов ту же роль выполняют «дуэли кивания» – ритуализованный компонент в территориальной агрессии самцов тетерева на току (Лысенко, 1987). Территориальный конфликт самцов иницируется двумя способами. Во время патрулирования петухи подходят друг к другу на границе или нарушитель летит навстречу владельцу демонстративным полетом. Затем самцы разворачиваются боком друг к другу и с бормотанием движутся в одном направлении, поддерживая небольшую дистанцию между собой.

Пока самец-нарушитель и владелец участка перемещаются друг относительно друга, их демонстрации образуют так называемую «параллельную дуэль». Собственно «дуэль кивания» начинается после остановки с переходом к более интенсивным демонстрациям на месте (Hjorth, 1970).

Пройдя несколько метров, петухи останавливаются, разворачиваются фронтально друг перед другом. Затем возможны два варианта. Во-первых, это срыв взаимодействия: совершив 2-3 демонстративных прыжка, самец вступит в драку. Во-вторых (чаще) птицы переходят к «дуэлям кивания» – упорядоченному обмену ритуализованными демонстрациями (ход и порядок которого позволяет четко зафиксировать исход взаимодействия и определить победителя с последствиями для дальнейшего поведения обеих птиц).

Несмотря на высокую интенсивность движений, последние остаются весьма стереотипными, а взаимодействия – ритуализованными на всем протяжении «дуэли кивания».

Противники так и не вступают в физический контакт, хотя головы разделяет лишь несколько см, корпус птицы слегка отвернут в сторону от противника, оси тел параллельны. С этой «стартовой позиции» птицы совершают резкие кивки, изгибая шею и наклоняя голову вниз. Обмен кив-



ками явно *соревнователен*, обе птицы убывают темп и экспрессию кивков, кивки следуют целыми сериями по 15–20, и при этом каждый петух старается следующую серию начать на мгновение раньше противника – чтобы устойчиво опережать его и в последующем (Hjorth, 1970).

Поэтому секвенции кивков сперва следуют почти синхронно, затем сопротивление одной из птиц ослабевает, и кивки обоих петухов чередуются друг с другом, причем четко выделяется ведущий и ведомый в этом процессе обмена демонстрациями. Перемены ролей самцов в таком «соревновании» бывают достаточно редко, лишь в 10–20% случаев, хотя это вполне возможное событие. С киванием сопряжены еще целый ряд сопровождающих экспрессивных реакций. Петухи часто переступают на месте, совершают синхронный поворот корпусом к противнику – но при полном сохранении параллельной ориентации тел (Krujt, Hogan, 1967; Krujt, de Vos, 1972).

Ритмика дуэлей кивания имеет два возможных исхода. Первый: если оба соперника выступают синхронно и не выявляется явный лидер в «кивании», они одновременно заканчивают взаимодействие и в вертикальной позе один мимо другого неторопливо двигаются на свои территории. Такие взаимодействия нельзя считать успешно завершенными в смысле безрезультатности контакта для установления асимметрии между партнерами. Потратив время на взаимодействие, они *так и не дифференцировали* поведение.

Второй вариант ведет к **положительному исходу** взаимодействия, который позволяет точно установить победителя и побежденного. Один из самцов прекращает кивки раньше другого, временами пытается восстановить их и снова останавливается, как будто демонстрации противника сбили его с некоторого устойчивого ритма.

Он пытается, но не может его найти. Этот (уже побежденный) самец встает перед победителем в вертикальной позе, иногда он поворачивается влево или вправо

вместе с поворотами победителя. В ответ на вертикальную позу самец-победитель переходит от кивания к выпадам в направлении красных бровей неподвижного самца, тот разворачивается боком и бежит на свою территорию. Победитель сперва бросается следом, но зайдя убежавшему противнику «в тыл» также принимает вертикальную позу и плавно следует обратно на участок (Лысенко, 1987).

Очевидно возрастание агрессивной мотивации самца на всем протяжении дуэлей кивания, как и то, что вплоть до завершения контакта их взаимная агрессия нигде не сбрасывает ритуализованной формы. Только ритуализованная форма выражения агрессии и любых иных побуждений (сексуальность, страх) позволяет внешнему наблюдателю четко зафиксировать результат конфликта и не только установить победителя, но и *точно указать на сигнал*, определивший именно данный исход (в нашем случае – тот «кивок», за которым оппонент замирает в вертикальной позе).

В «дуэлях кивания» самцы демонстрируют друг другу развитость «лиры» – признака, с которым в среднем по популяции (но только в среднем) коррелирует репродуктивный успех самца (Rintamäki et al., 2001). Но в каждом отдельном взаимодействии победа достается тому, кто стереотипней демонстрирует «лиру» вопреки противодействию партнера, и точнее меняет демонстрации сообразно изменению моментов этого взаимодействия, а не просто обладает более развитой «лирой».

Кстати, то же самое давно описано в брачных демонстрациях павлина (*Pavo cristatus*) (Arita et al., 1997; Фридман, 2008). Стереотипность демонстрирования самцом своего роскошного хвоста в погоне за самкой здесь настолько важнее развитости самого хвоста, что корреляций степени развития украшающих перьев самцов с их приспособленностью не обнаружено вообще в тщательных 15-летних исследованиях (Takahashi et al., 2008). Этот результат встретил резкое противодействие и критику



(Barras, 2008) ввиду распространенного непонимания того, что развитость турнирного оружия определяет статус не сама по себе, а через способность стереотипно демонстрировать «нужные» движения «оружием» в «нужные» моменты взаимодействия. И тем самым сигнализировать о тактике ведения борьбы, как доминошник сигнализирует о своей тактике выкладыванием кости.

Вернемся к тетеревам. Возможен еще один вариант срыва взаимодействия, когда взаимная агрессивность самцов не удерживается под ритуальной оболочкой уже в самом конце. Самцы, одновременно прекратившие «кивание», не двигаются, остаются в прежней позиции. После нескольких чуфыканий петухи клюют землю, затем обе птицы клюют в направлении бровей противника, дальше клевки сопровождаются прыжками, переходящими в драку (Лысенко, 1987).

В отличие от ритуализованных взаимодействий, в драках исход остается всегда неопределенным. Даже если один петух гонит противника с территории, перейдя через границу, он сразу же атакуется побежденной птицей. Следовательно, асимметрия в отношениях так и не установлена, и может быть установлена лишь средствами успешной коммуникации, – а для нее нужны максимальная ритуализация поведения и стереотипное демонстрирование «приемов» (они же сигналы) в ритуализованной борьбе – а не только высокая развитость самих орудий такой борьбы – рогов оленя, «лиры» у тетерева и пр.

Аналогичным образом самцы благородных оленей, сцепившись рогами, напрягают силы, чтобы одним из движений повергнуть противника на землю. При этом существенны как мощь и развитость рогов, сцепляющихся с рогами оппонента, общая физическая мощь животного, так и стереотипность исполнения движений рогами и шеей непосредственно во время ритуализованной борьбы. Каждое из движений одновременно является и непосредственно приемом борьбы, и сигналом

о тактике поведения индивида, избравшего данный прием в данной ситуации взаимодействия. Стереотипность исполнения движений рогами (фактически демонстраций) в ритуализованной борьбе даже важнее, чем развитость турнирного оружия сама по себе – самые длительные и напряженные стычки происходят между примерно равными самцами (Bartoš et al., 1987).

Если они изначально не равны, то более слабый может сдаться и уступить во время предварительной стадии демонстрации рогов друг другу, предварительно оценив их размер. А вот если стычка уже началась, тут стереотипность исполнения движений в ритуализованной борьбе приобретает ведущее значение – у оленей так же, как скажем и у волков (Morgan et al., 1981).

То есть можно предположить (как во всех вышеперечисленных случаях), что отношения между развитостью турнирного оружия и социальным рангом обратные. Не первое определяет второе, но все прямо наоборот – результаты агонистических взаимодействий (связанные со стереотипностью исполнения демонстраций и «умелым» использованием разных демонстраций в разные ситуации процесса) влияют на рост рогов или развитие других эксцессивных структур, и параметры полностью развитых рогов – следствие предшествующего социального ранга, а не наоборот.

Это предположение проверяли в исследованиях индивидуально помеченных самцов благородного оленя (*Cervus elaphus*) в Чехии в 1976–1983 гг. Каждого из 17 самцов прослеживали от рождения, взаимодействия анализировали у мест круглогодичной подкормки, для примеров использовали только сброшенные рога. Оказалось, что ранг самца в данном сезоне и параметры, характеризующие развитость рогов в том же сезоне, после сбрасывания, определяются результатами агонистических взаимодействий самцов в период, когда рога покрыты «бархатом». Более успешное использование рогов в то время, пока они еще рожки, не только



обеспечивает преобладание самца позже, в период гона, но и гарантирует ему лучшее развитие рогов. В следующем сезоне все начинается с «новой ступеньки» (Bartoš et al., 1987).

Видимо, пока рога еще покрыты «бархатом», всякое неточное (недостаточно стереотипное) использование рогов в стычке болезненно; тому, кто «хуже использует», легче подчиниться, чем уступить, тем самым «сорвав» взаимодействие и обеспечив повторение той же ситуации скоро и сразу (как в примере с неопределенным исходом стычек тетеревов).

Продолжая сравнение коммуникации животных с игрой в домино, а отреагирования инстинктивных сигналов – с «автоматическим» анализом шахматистами игровых позиций (Росс, 2006), можно сделать вывод, что у животных успешное использование «карт» предыдущего «хода» ведет к более благоприятному составу «карт», которые им сдадут в следующем «ходе» (сезоне). У них же нет промышленности и культуры, которая бы им делала фишки, карты, и другие знаки-посредники для игры, тратя на это природные ресурсы. Структуры для коммуникации приходится выращивать самим, и тратить собственные ресурсы на развитие рогов, брачных украшений цветковых пятен и пр. – отсюда и эта зависимость.

То есть параметры рогов – это признаки (индикаторы), а не сигналы социального статуса. Они действенны лишь тогда, когда плотность группы и природные условия позволяют индивидам осуществлять коммуникацию в необходимом режиме (которая в этом случае должна находиться в некоем оптимальном диапазоне, а вторые не быть слишком экстремальными).

При выполнении этих условий рога самцов-доминантов тяжелее, длиннее, с большим количеством отростков и более массивной перемышкой между третьим отростком и короной, более многочисленными и длинными отростками короны. Наилучший коррелят социального статуса быка в период роста рогов – это диаметр

розетки и короны, а также общая масса рогов, то есть не структурные, а суммативные характеристики (Bartoš et al., 1987).

Пример с оленями интересен тем, что здесь четко разделены моменты детерминации статуса в агрессивных взаимодействиях, влияющей на развитие турнирного оружия (*velvet period*), и момент использования готового оружия собственно в «турнире» (период гона). Поэтому возможно оценить роль процессов обмена демонстрациями в формировании той эксцессивной структуры, которая предъясняется демонстрациями, и не путать причину со следствием.

Другой вывод – без опосредования демонстрациями и «правил игры», по которым обмен демонстрациями ведет к выигрышу в одном случае и к проигрышу в другом, всякий сигнал статуса – просто признак, ни о чем не говорящий сам по себе. В коммуникации животных дела обстоят как в человеческой речи: *«Хорошо известно, что язык моделирует мир. Но одновременно он моделирует и самого пользователя этим языком, то есть самого говорящего. В этих условиях именно язык оказывается первичной феноменологической данностью»* (Успенский, 1996).

Так и здесь – видоспецифическая система сигнализации, проявленная в соответствующем наборе демонстраций, в каждый данный момент социальной жизни животного «создает себе» компетентного читателя сообщений, связанных с разными демонстрациями «турнирного оружия» и одновременно оказывает влияние на развитие морфоструктуры-«оружия» в следующий период.

Заключение

В силу вышеописанных закономерностей выделение видовых сигналов из общей массы поведения индивидов, взаимодействующих друг с другом в рамках популяционных систем, связанных друг с другом преимущественно эволюционного



процесса, конституирует определенные градации существенных (для системы) проблемных ситуаций и градации поведенческих программ, эффективно разрешающих проблемные ситуации (и в этом смысле адекватных набору ситуаций). Как все три компонента коммуникативной системы – сигнал, «обозначенные» им проблемные ситуации взаимодействия и программы поведения, запускающиеся в ответ на сигнал – выделяются из «фона» несигнальной активности индивидов, они ставятся во взаимно-однозначное соответствие друг с другом, а также с соответствующими уровнями «конфликта мотиваций» внутри животных-участников взаимодействия. Причем ставятся общеупотребительным способом, признанным и понятным как для резидентов, уже включенных в систему, так и для «активных вселенцев», старающихся включиться в нее.

Здесь неизбежно появление сигналов-посредников между типовой «проблемной ситуацией» в системе и «типичной» категорией конкурентных усилий, разрешающих соответствующую проблему, для того, чтобы информировать особей о тех и о других. Соответственно, некоторая определенная часть движений и действий животных, связанных соответствующими конкурентными отношениями, должна быть отдана в распоряжение социальной системе для обмена информацией системного характера, чтобы они могли осуществлять параметрическое управление в системе-социум. Для этого демонстрации, развивающиеся в направлении общих знаков системы, постепенно все больше и больше освобождаются (эмансипируются) от влияния мотивационной подосновы, так что специфические формы демонстраций делаются все менее и менее зависимыми от выражения мотивационного состояния животного в форме пантомимы. Индивидуализированное выражение состояния в таких демонстрациях вместе с динамикой состояния в связи с изменением ситуации в одном направлении производит стимуляцию партнера, в другом про-

исходит самостимуляция демонстратора, чем осуществляется силовое управление внутри конкретного взаимодействия (не охватывающего систему в целом).

Дальше процесс ритуализации уже «доводит» соответствующие движения и действия до максимальной эффективности функционирования в новой роли сигналов и тем самым превращает их в «демонстрации» (в понимании классических этологов). Однако при этом не прекращается их действие как специфических или неспецифических стимулов в тех довольно обычных случаях, когда коммуникативный режим выдержать не удастся и взаимодействие приобретает некоммуникативный характер (по крайней мере, не прекращается сразу).

Таким образом, знаки системы, передающие информацию о выборе действий в проблемной ситуации, берут начало из признаков (телодвижений и экспрессивных реакций индивида), специфически связанных с этой ситуацией и этим действием в силу самой природы вещей. Отсюда знаковые системы в социальной коммуникации животных развиваются на основе отличительных признаков и характерных черт тех самых действий и программ поведения, которые связаны с разрешением соответствующих ситуаций путем ритуализации, типизации и подчеркивания их наиболее отличительных черт.

Всякое прямое действие имеет потенцию превращения в демонстрацию, как только «с точки зрения индивидов» его связь с определенной ситуацией вовне и мотивацией внутри особи становится устойчивой и регулярной (законсообразной). Точно также всякая уже преобразованная демонстрация имеет потенцию к превращению в знак, если только взаимодействия в системе организованы так, что установлены взаимно-однозначные соответствия между проблемной ситуацией в социальной системе и стратегиями действия особей – ее элементов по разрешению соответствующей ситуации, где



эта демонстрация одновременно является и знаком, и действием.

По мысли В.Г. Черданцева (2006), естественный отбор вообще оперирует признаками, а не структурами. Удачный выбор признаков позволяет различать объекты независимо от структуры, и способность сигнализировать разными сигналами в разных ситуациях оказывается признаком конкурентоспособности особей, проявленной в рамках конкуренции за социальные ресурсы в системе, воспроизводство которой включает разрешение этих ситуаций. Паттерн наиболее существенных отношений между особями, образующий социальную организацию, должен контролироваться отбором с особенной жесткостью. Причем это стабилизирующий отбор, поддерживающий устойчивость воспроизводства «идеальных форм» социальной организации вида вопреки всему множеству «возмущений», созданных нестабильностью экологической среды, демографического состава, переменностью статуса и состояния особей и пр. Чтобы соответствующий отбор был действенным, нужны признаки, «указывающие» на возможности эффективного воспроизводства соответствующих отношений в системе.

А поскольку воспроизводство отношений в системе-социум осуществляется динамически, через их «оспаривание» в столкновении индивидуальных амбиций, создающем «конфликт интересов», проблемную ситуацию определенного типа, с воссозданием в последующем взаимодействии, то признаки, с которыми «работает» соответствующий отбор – это сигналы возможности разрешения конфликта одним из n «предусмотренных системой» исходов процесса. Последние в момент столкновения индивидов еще не реализованы и находятся только в потенции, возможность реализации этих возможностей (прошу прощения за тавтологию) индивиды не могут ощутить непосредственно и с трудом ощущают, отслеживая изменения ситуации, почему вынуждены ориентироваться пре-

имущественно на сигналы, «доверять» им более, чем непосредственным ощущениям от ситуации, мотивационным изменениям под воздействием ситуации и т.п. несигнальным воздействиям.

Поэтому сигналы животных, возникающие под действием отбора на оптимизацию системы, построенной на отношениях конкуренции за социальный ресурс, имеют значение «указателей» на реляционные характеристики индивидов, а не на собственные характеристики вроде силы, агрессивности и т.п. «показателей качества». Это характеристики большей или меньшей способности бороться за социальный ресурс, способность удерживать ресурс (*resource holding potential*), то есть вести борьбу за него на данном уровне успешности именно в данном конфликте и т.д. Соответственно, система сигналов этого рода оказывается в большей или меньшей степени символической и, главное, развивается в сторону все большей и большей символизации или не развивается вообще.

Когда демонстрация эффективно «снижает» мотивационный конфликт, информируя всех заинтересованных участников о «плате» и «выигрыше» выбора разных моделей поведения, когда последние представляют собой те же самые последовательности сигналов, она автоматически из действий, в ритуализованной форме выражающих намерения особи, превращается в знак системы. Эти знаки – те же самые «деньги» (*знаки стоимости конкурентных усилий* индивида), о которых шла речь в первой части.

Тем более что каждый мотивационный конфликт, в конечном счете, вызван именно противоречием между

а) стремлением контролировать ситуацию (в той степени, в какой это необходимо для устойчивой реализации собственной поведенческой стратегии особью вопреки «сопротивлению», созданному аналогичными усилиями сочленов сообщества) и **б)** необходимостью определить оптимальное количество усилий, которые



должно направить на контролирование ситуации, с учетом ожидаемой эффективности контроля (Жуков, 1997), тем более что все животные в сообществе постоянно вынуждены оптимизировать свой бюджет энергии и особенно времени.

Благодаря знаковой системе, обслуживающей информационный обмен, эффективное использование знаков в процессе коммуникации, позволяют каждой особи получить информацию, необходимую для оптимального выхода из противоречия, исходя из собственных обстоятельств и целей поведения особи. Естественный отбор, оценивающий именно фенотипы и жизненные стратегии особей в целом, ликвидирует не столько «лишние», сколько «непроизводительные» расходы. Он поддерживает увеличение «сигнальности» и «знаковости» демонстраций, но пресекает «нечестную» коммуникацию и ошибочный выбор действий на основании сигнальной информации, также как конкурентная среда рыночной экономики удаляет неэффективных производителей и расточительных потребителей товара.

Роль сигналов в создании такой сети информационного обмена внутри социума и значение сигнальной информации для разрешения «конфликтов интересов» между индивидами подробно изучена в сообществах краснокрылого трупяла (Searcy, Yasukawa, 1983). Самцы этого вида занимают, охраняют и рекламируют территории в густых прибрежных зарослях околородной растительности, у воды и над водой, куда затем поселяются самки.

Успех размножения самца пропорционален площади пространства, которое самец сумел занять и оборонить от постоянного «давления» соседей и нетерриториальных бродячих особей. Чем больше площадь охраняемого пространства, тем больше самок самец привлекает к себе на участок. Самки, живущие на данной территории, спариваются почти исключительно с данным самцом, а число гнезд и число вылетевших птенцов на всех участках связаны

положительной корреляцией. Кстати, это подтверждает избыточность запасов корма даже на участках наименьшей площади в самых перенаселенных частях группировки и, следовательно, конкуренцию самцов именно за социальный ресурс.

Поэтому успех размножения самца прямо пропорционален величине гарема и положительно зависит от размера самой территории. Все самцы интенсивно конкурируют за территории: во время пика социальной активности достаточно 15-минутного отсутствия владельца на участке, чтобы его занял другой самец или соседи разделили между собой, но «социальное притяжение» территориальных самцов друг к другу сильней рассредотачивающих эффектов территориальной конкуренции. Большинство самцов не могут занять территории из-за перенасыщенности «лучших» местообитаний, однако стремятся именно к этому. При наличии свободных территорий и вполне подходящих местообитаний самцы в первую очередь стремятся закрепиться в самых плотных участках, даже если это снизит их репродуктивный успех, так как занятый участок в центре группировки будет много меньше, чем на периферии. Несмотря на это, территории в «свободных» местообитаниях занимают лишь самцы, не сумевшие удержаться в центре (Searcy, Yasukawa, 1983).

То есть первый акт территориальной конкуренции – это концентрация особей в будущем центре группировки, «обозначение» центра максимальной плотностью пения, визуальных демонстраций и прямых социальных контактов. Второй акт – расширение периферии поселения на «свободные» местообитания за счет вытесненных туда менее конкурентоспособных особей. В такой ситуации визуальные демонстрации и акустические сигналы оказываются средством конкуренции, более эффективным и менее затратным, чем физическая сила, если индивид подчинил использование сигналов в территориальной конкуренции «общим правилам системы» в большей



степени, чем собственным побуждениям сексуальности и агрессии.

Более конкурентоспособные (обычно старшие) самцы имеют большие территории, в среднем больше поют и демонстрируют. Самцы старших возрастов, имеющие репродуктивный опыт, чаще кормят птенцов своих самок по сравнению с более молодыми самцами. Там, где самки получают помощь от самцов в выкармливании выводка, их репродуктивный успех определяется степенью участия самца в выкармливании. Если самка кормит птенцов преимущественно в одиночку, репродуктивный успех определяется почти исключительно качеством территории, на которой поселяется самка. Здесь значимы густота растительности, степень расчлененности зарослей «по вертикали», и глубина воды в месте гнездования (обеспечивает меньший риск разорения гнезд).

Следовательно, самцы конкурируют друг с другом за территории в «лучших», т.е. переуплотненных районах внутри группировки. Самкам же выгодно выбирать либо лучшую территорию, более кормную и лучше защищенную, независимо от качества самца-владельца, либо лучшего самца, способного выкармливать ее потомство. Поэтому ей стоит ориентироваться на участки самых конкурентоспособных самцов, несмотря на их в среднем меньшую площадь – ведь они обычно (хотя и не всегда) располагаются в лучших местообитаниях, к тому же более конкурентоспособные самцы старших возрастов еще и будут лучшими отцами. Выигрыш от выбора более качественных в среднем местообитаний плюсуется с выигрышем от максимума поддержки со стороны самца (Searcy, Yasukawa, 1983).

Чтоб итоговый (суммарный) выигрыш был максимален, при выборе территории для поселения самка должна ориентироваться не на первичный сигнал, т.е. признаки самой территории, но на сигнал вторичный – интенсивность визуальных, акустических демонстраций, которыми

самец «обозначает» данное пространство в попытках воспрепятствовать территориальным захватам со стороны других птиц. Но тогда соответствующие сигналы самца (и тем более градиенты «пространственной плотности» таких сигналов внутри участка) должны давать надежную информацию о качестве самца всем «заинтересованным потребителям» – и самкам, и чужим самцам. Следовательно, все используемые сигналы – визуальные демонстрации, песни и другие акустические сигналы – должны «честно» показывать интенсивность претензий соседей на данный участок пространства и одновременно эффективно препятствовать попыткам захвата, если подаются владельцем регулярно и в необходимом режиме.

Тогда устойчивая подача сигналов в ключевых точках охраняемого пространства в определенном временном режиме для владельцев будет заменителем физической силы в конкурентной борьбе (а также способности бороться, степени агрессивности и других прямых средств конкурентной борьбы). Переход от прямых средств территориальной конкуренции к *непрямым, опосредуемым сигналами* и переносимой ими информацией об относительной конкурентоспособности разных самцов в разных участках удерживаемого ими пространства «уравнивает шансы» разных индивидов на приобретение гарема. Он позволяет вовлечь в выкармливание потомства любых особей, имеющих репродуктивный опыт и способных удержать территорию в центре группировки, а не только самых крупных и сильных (Searcy, Yasukawa, 1983).

То есть визуальные и акустические сигналы как знаки-посредники появляются для оптимизации всех трех типов конкурентных отношений в системе (конкуренция самцов между собой, самок между собой и самцов за самку). Обмен сигналами в территориальных и брачных взаимодействиях позволил оценивать «относительное качество» потенциальных партнеров, их готовность пойти на риск образования



устойчивой связи с данным самцом/самкой, тем самым отказываясь от возможности иного выбора. Именно эту функцию выполняют ритуализированные демонстрации, тем самым превращаясь в своего рода «деньги», которыми изменяется «плата» и «выигрыш» особей в соответствующих актах территориальной и брачной конкуренции, так что выигрыши и проигрыши соседей становятся известными всему сообществу (Searcy, Yasukawa, 1983).

В свое время Александр Гамильтон говорил, что покупательная способность денег обладает одновременно и принуждающей силой. Ровно то же самое можно сказать о ритуализированных демонстрациях животных, представляющих собой стимулы и сигналы одновременно. Е.Н. Панов (2006) описывал, как прочтенная им лекция о социальности животных вызвала возражение одного из зоологов: «*Как животные могут быть социальны: у них же нет денег!*». Здесь заложен большой смысл: социальность всегда основана на *обмене ценностями* и поддерживается достижениями индивидов, составляющих общество, и не только у человека – муравьи, термиты и голые землекопы например, кормят друг друга.

Обмен ценностями, культивирование достижений индивидов требует «денег» – всеобщего эквивалента знаковой природы, который позволяет информировать все (членов сообщества) о величине и ценности вклада каждого в развитие (устойчивость, процветание...) данной системы. Ими оказываются коммуникативные сигналы, выраженные в ритуализированных демонстрациях территориального, брачного или иного ряда. Точнее ритуализированные демонстрации постепенно становятся такими «деньгами» (используемыми для оценки адекватности, своевременности и компетентности конкурентных усилий особи, «приложенных» в определенном процессе воспроизводства отношений системы) в эволюционном процессе под влиянием факторов, обсуждавшихся выше.

Главное, при переходе от прямого конфликта за территории к опосредованной территориальными сигналами для всех самок и всех самцов возникает возможность выбора *одной из двух альтернативных моделей* поведения, **коммуникативной** и **некоммуникативной**. Самка может ориентироваться на качество территории или на вторичный сигнал в виде территориальных демонстраций «лучших» самцов; самцы могут ориентироваться на само присутствие территориальных конкурентов в облюбованных районах группировки или на его знак в виде пения и визуальных демонстраций самца, «подаваемых» в определенном режиме. Обратите внимание: этот «знак» будет иметь одно и то же «значение» для самцов и самок, несмотря на частичную противоположность и даже конфликт «интересов» и другого пола.

Следовательно, обмен знаками, опосредующими территориальную конкуренцию самцов, превращает конкуренцию отдельных индивидов в сквозной процесс коммуникации внутри сообщества в целом. Он позволяет оптимальным образом «уравновесить» конфликтующие интересы самцов и самок, поселившихся на самцовых территориях, с учетом условий каждого года. Если плотность самцовых территорий высокая, а среда обитания стабильная (например, риск хищничества высок, но постоянен и предсказуем), самцам и самкам лучше в данный сезон следовать коммуникативной стратегии выбора. В следующий сезон они могут делать альтернативный выбор, например, при разреженности группировок и в случае нестабильности среды.

Эта вариабельность популяционных реакций, возможность постоянного переключения индивидов между разными альтернативными стратегиями в зависимости от социальной плотности группировки и стабильности среды в занимаемом ею пространстве будут увеличивать устойчивость пространственно-этологической структуры и репродуктивный выход популяции при чередовании «плохих»



и «хороших» сезонов... если территориальные демонстрации самцов, и особенно пространственно-временной градиент «подачи» соответствующих сигналов действительно является знаком относительной конкурентоспособности самца, эффективно фиксирующий зависимость конкурентоспособности владельца от интенсивности «претензий», с одной стороны, качества местообитаний, с другой.

Наблюдения за территориальной конкуренцией самцов и выбором самок *A. phoeniceus* подтверждают ключевую роль сигналов и сигнальной информации в видоспецифической системе отношений. Последняя частично (разными аспектами пространственных и брачных отношений полов) проявляется в группировках различной плотности.

При вольерном содержании краснокрылых трупалов между самцами складывается линейная иерархия (порядок клевания), поддержание которого не требует обмена демонстрациями (достаточно прямой агрессии), а иерархический ранг самца прямо пропорционален весу птицы. В природе более крупный самец чаще побеждает в неритуализированных стычках за территорию, в некоторых (не всех!) группировках более крупные самцы имеют в среднем более крупные территории и гаремы. Необходимость расширения и защиты территории в условиях территориальной конкуренции в принципе способствует увеличению размеров тела самца (Searcy, Yasukawa, 1983).

Хотя увеличение размеров территориальных самцов выгодно, оно лимитируется ростом потребления энергии. Размер территорий, особенно наиболее привлекательных в центре, недостаточен для обеспечения кормом владельцев. Самцы должны периодически оставлять участок и летать на кормежку. При наличии постоянной подкормки самец проводит на участке больше времени и может в принципе более эффективно охранять границы участка и привлекать самок, если он достаточно ак-

тивен в подаче территориальных и брачных сигналов. Действительно, интенсивность территориальных демонстраций обратно пропорциональна размеру самцов, причем как в центре участка, так и на периферии (Searcy, Yasukawa, 1983).

Независимо от размера самцов интенсивность территориальных демонстраций у каждого увеличивалась с возрастом, точнее, с числом прошедших сезонов репродукции (уже это делает ее эффективным вторичным сигналом для самки). Наконец, обратная зависимость частоты демонстраций от веса и физической силы у всех самцов оказалось более сильной и устойчивой, чем прямая зависимость между весом/физической силой самца и победой в неритуализированных стычках. Следовательно, самец может «компенсировать» физические недостатки за счет более интенсивной и устойчивой подачи сигналов, большей регулярности социального общения, предварительно обеспечив себе запас свободного времени для этого за счет инноваций в поведении самообеспечения. Наконец, экспериментальное воспроизведение песен на территориях разных самцов показало, что проигрывание сигнала эффективно снижает риск вторжения соседей в отсутствие владельца.

Степень понижения зависит от устойчивости/интенсивности подачи сигнала и (главное!) не зависит ни от конкретного самца, ни от того, в центре или на периферии участка подавали экспериментальный сигнал. Помимо устойчивости ритма подачи сигнала, частота вторжений претендентов на экспериментальных участках была обратно пропорциональна разнообразию воспроизводимого репертуара «самца» – числу типов песен в записи (Searcy, Yasukawa, 1983).

Следовательно, территориальные сигналы этого вида – более эффективный источник информации о конкурентоспособности самцов и о качестве территорий, чем прямое наблюдение местообитаний и конфликтов самцов за эти местообитания.



Сам сигнал при этом является знаком, «уравновешивающим» воздействие на особь основных типов конфликтов в этой системе. Это конфликт между самцами, конкурирующими за территорию, между физической способностью самца к охране определенного пространства, и ресурсами, необходимыми для поддержания этой способности, наконец, между самцами, максимизирующими число привлеченных самок, и самками, избирающими партнеров с наибольшей «гарантией» снабжения кормом потомства самки.

Оптимальное состояние всей популяционной системы вида (ему соответствует максимум устойчивости популяционной структуры, см. Семевский, Семенов, 1984) достижимо лишь при появлении системы знаков как всеобщего эквивалента для «уравновешивания» несовместимых влияний на особь внутри всей популяции. Оно происходит путем оценки вклада каждого из них в приспособленность данной особи в данный момент и в данной точке существования индивида, но именно в итоговую приспособленность, которую особь потенциально может иметь лишь на «финише» жизненного цикла, если остается в рамках системы и поддерживает «правила» обмена знаками по коммуникативной сети.

Итак, формирование специализированных знаковых систем – посредников между конкурентными усилиями особей *обязательно в каждой ситуации конкуренции за социальный ресурс*. Откуда берутся такие сигналы, тоже понятно – из экспрессивных телодвижений, связанных с возбуждением (или стрессированным состоянием) особи в связи с данной проблемной ситуацией. Для N дифференцированных ситуаций взаимодействия, отражающих разные градации изменения того, «о чем сообщается» в значениях сигналов, уровни возбуждения или стресса, или иной неспецифичной реакции также будут различны, что отразится на внешнем облике, интенсивности и других параметрах экспрессий. Дальше эти первичные различия между протосиг-

налами усиливаются в процессе ритуализации, превращающем экспрессивные телодвижения в демонстрации, и в процессе означивания, трансформирующего ряды демонстраций, выстроенные вдоль мотивационно-типологических градиентов агрессии, сексуальности и т.п. в специализированные знаковые системы. Тем уже формы разных сигналов ряда «строятся» в соответствии с некой системой оппозиций, разные комбинации которых задают разные элементы ряда, также как фонологическая система языка строит модели звуков – фонемы в соответствии с системой оппозиций присущей именно данному языку.

Следовательно, задача расшифровки «языка» животных состоит в реконструкции подобных рядов (или «решеток» или более сложных систем) таких сигналопосредников между типами проблемных ситуаций и типом конкурентных усилий особей, направленных на решение проблем (и «оформленных» в виде определенным образом организованной поведенческой последовательности).

Для этого «материальные структуры»-носители сигнала (демонстрации) должны быть очищены от несигнальных действий, особенно экспрессивных реакций, тем более, что последние часто «слиты» с демонстрациями в некий единый комплекс, так как рост общего возбуждения по ходу взаимодействия поддерживает готовность к предъявлению демонстраций и является материальной причиной (условием проявления) появления экспрессивных реакций – ярких, заметных, но семантически «пустых» (Фридман, 2008, в печати).

Во-вторых, необходимо отделить «типические» проблемные ситуации, закономерно возникающие в социуме с определенной организацией, в результате поведения особей, регулярно и направленно ищущих соответствующих контактов друг с другом, от случайных или вынужденных взаимодействий, возникающих нерегулярно в силу действия внешней причины, а не благодаря соответствующему направлению социаль-



ной активности самих особей («социальное притяжение»).

В-третьих, те адекватные стратегии поведения для следующего периода взаимодействия, которые выбраны особью в ответ на сигнал и сами являются сигналами, кодирующими начатый процесс общения и доводящими его до осмысленного результата, следует отличать от просто экспрессивных реакций на внешний стимул или изменения внутреннего состояния. Отличия состоят в том, что первые обладают типологически определенной формой, дифференцированной от формы других сигналов и от «фона» в виде континуума несигнальных реакций участников взаимодействия, а вторые – нет, хотя столь же «ярки» и демонстративны.

Соответственно, главная проблема этологического анализа коммуникации – как воспроизводимо и точно осуществить это «разделение» во всех трех случаях.

ЛИТЕРАТУРА

- Авданин В.О., Карху А.А. (1998): Беркут в Центральном Лесном биосферном заповеднике. - Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Мат-лы II совещания «Редкие птицы Европейского Центра России». М.: МПГУ. 145-149.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. (1983): Социально облегчаемые реакции в пищевом поведении змей. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конф. по повед. жив. М.: Наука. 64-66.
- Благосклонов К.Н. (1988): О биологическом значении брачного демонстративного поведения птиц. - Журн. общей биологии. 49 (3): 409-417.
- Благосклонов К.Н. (1991): Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: МГУ. 1-271.
- Гольцман М.Е. (1983): Принцип стимуляции «подобного подобным» и его роль в регуляции поведения. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука. 61-64.
- Гомелюк В.Е. (1979): Дивергенция полового поведения на примере двух представителей рода *Pungitius* Coste. - Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР. Рига: Латвийский госун-т им. П. Стучки. 6-25.
- Громов В.С. (2005): Ритуализованное агонистическое поведение грызунов. - Успехи соврем. биол. 125 (5): 509-519.
- Громов В.С. (2008): Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: КМК. 1-581.
- Докинз Р. (1993): Эгоистичный ген. М.: Мир. 1-318.
- Жуков Д.А. (1997): Психогенетика стресса: поведенческие и эндокринные корреляты генетических детерминант стресс-реактивности при неконтролируемой ситуации. СПб: СПбЦНТИИ. 1-176.
- Зигфрид В. (1995): Танец – искусство движения: красота как свойство поведения. - Красота и мозг. М.: Мир. 125-155.
- Иваницкий В.В. (1982): Социальное поведение каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) в период формирования гнездовой популяции. - Зоол. ж. 61 (1): 71-82.
- Иваницкий В.В. (1998): Пространственно-ориентированное поведение птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 28: 3-23.
- Карасева Е.В., Готфрид А.Б. (1983): Элементы агонистического поведения обыкновенных ежей. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука. 78-79.
- Кастлер Г. (1960): Азбука теории информации. Место теории информации в биологии. - Теория информации в биологии. М.: ИЛ. 9-53, 183-192.
- Кастлер Г. (1968): Общие принципы анализа систем. - Теоретическая и математическая биология. М.: Мир. 339-362.
- Крученкова Е.П. (2002): Принципы отношений мать – детеныш у млекопитающих. - Автореф. дисс. доктора биол. наук. М. 1-48.
- Ксенц А.С. (1990): Колониальность у сизого голубя: диалектика консерватизма и лабильности. - Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь – Мелитополь: СОНАТ. 33-37.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С. (1983): Этологическая структура городских популяций сизого голубя. - Прикладная этология. Мат-лы III Всесоюз. конфер. по поведению животных. М.: Наука. 127-129.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Х. (1987): Формирование и динамика состава колоний синантропных *Columba livia* Gm. - Экология. 4: 60-61.
- Леви-Строс К. (2001): Структурная антропология. М.: ЭКСМО-пресс. 1-522.
- Лоренц К. (1998): Обратная сторона зеркала. 1-488.
- Лысенко И.Г. (1987): Пространственно-этологическая структура тетеревиного тока. - Биологические основы охраны и воспроизводства охотничьих ресурсов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 14-25.
- Любичев А.А. (1971): О критериях реальности в таксономии. - Информационные вопросы семиотики, лингвистики и автоматического перевода. М.: ВИНТИ. 1: 67-83.
- Непомнящих В.А. (2003): Противоречие между оптимизацией и упорядоченностью в строительном поведении личинок ручейников *Chaetopteryx villosa* Fabr. (*Limnephilidae*, Trichoptera). - Журн. общ. биол. 64 (1): 45-54.
- Непомнящих В.А. (2004): Как животные решают плохо формализуемые задачи поиска. - Синерге-



- тика и психология: Тексты. Вып. 3: Когнитивные процессы. М.: Когито-Центр. 197-209.
- Никольский И.Д. (1982): Об одном ритмическом показателе в крике речной крачки. - Рукоп. деп. в ВИНТИ 6.07.1982 г. №3520-82. 1-11.
- Никольский И.Д. (1990): Звуковые корреляты функциональных связей в колониях чайковых птиц. - Совр. пробл. изуч. колониальности у птиц. Мат-лы II Совещ. по теор. аспектам колониальности. Симферополь – Мелитополь, СОНАТ. 157-159.
- Панов Е.Н. (1978): Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 1-303.
- Панов Е.Н. (1989): Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 1-750.
- Панов Е.Н. (2006): Сигнализация и язык животных. - <http://www.ethology.ru/library/?id=98%20>
- Плюснин Ю.М. (1990): Проблема биосоциальной эволюции. Теоретико-методологический анализ. Новосибирск: Наука. 1-240.
- Попов С.В. (1986): Социальные взаимодействия и социальная структура – возможные связи характеристик поведения и популяционных структур. Методы исследований в экологии и этологии. Пушино. 121-140.
- Попов С.В. (2005): Механизмы формирования устойчивых внутригрупповых отношений у песчанок (*Rodentia, Cricetinae*). - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 110 (4): 98-100.
- Попов С.В. (2006): Проблема адаптивности при исследованиях социальных структур. - Журн. общ. биол. 67 (5): 335-343
- Попов С.В., Чабовский А.В. (2005): Понятие социальности в исследованиях млекопитающих. - Зоол. ж. 84 (1): 4-15
- Ракилов А.И. (1971): Курс лекций по логике науки. М.: Высшая школа. 1-174.
- Резанов А.Г. (2000): Кормовое поведение птиц. Метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа. 1-223.
- Роговин К. А., Мошкин М. П. (2007): Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине). - Журн. общ. биол. 68 (4): 244-267.
- Росс Ф. (2006): Как воспитать гения? - В мире науки. 11: 54-62.
- Стойловский В.П., Стоянов А.П. (1983): Демонстративное поведение речной крачки при антагонистических конфликтах. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука. 47-49.
- Троцкий Л.Д. (1990): Их мораль и наша. - Вопр. философии. 5: 32-54.
- Успенский Б.А. (1996): Избранные труды. 2-е изд. М. 1: 1-280.
- Фридман В.С. (1993): Коммуникация в агонистических взаимодействиях большого пестрого дятла. - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 98 (4): 34-45.
- Фридман В.С. (1994): О территориальном и токовом поведении белоспинного дятла. - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 99 (4): 18-36.
- Фридман В.С. (1995): Территориальное поведение большого пестрого дятла в поселениях высокой плотности: типы социальной структуры в осенне-зимний период и их смена. - Орнитология. М.: МГУ. 26: 3-13.
- Фридман В.С. (1996): Поведение молодых больших пестрых дятлов при расселении. - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 101 (3): 22-25.
- Фридман В.С. (1998): Социальная структура популяций *Dendrocopos major* в изменчивой среде: как сохранить единство при разнонаправленных адаптациях особей? - Жизнь популяций в гетерогенной среде. Мат-лы II Всеросс. семинара. Йошкар-Ола. 1: 267-284.
- Фридман В.С. (1999): Пространство и время социальной жизни животных: ресурс нынешнего или когнитивная матрица будущего поведения? - Мир психологии. 4: 64-98.
- Фридман В.С. (2006): Территориальные демонстрации больших пестрых дятлов: мотивационный и семантический анализ репертуара. - Орнитологич. исследования в Северной Евразии: Тез. XII Междунар. орнитол. конфер. Северной Евразии. Ставрополь. 536-537.
- Фридман В.С. (2007): Ритуализированные демонстрации позвоночных в процессе коммуникации: знак и стимул. - Мастер-класс для «Пантоподы». М.: КМК. 86-100.
- Фридман В.С. (2008): Новые представления о сигналах и механизмах коммуникации позвоночных (основания знаковой концепции коммуникации). Вып. 1. Коммуникативные системы человека и животных. Происхождение языка. Сост. А.Д. Кошелев, Т.В. Черниговская. - Разумное поведение и язык. М.: Языки славянской культуры. 367-394.
- Фридман В.С. (в печати): Используются ли знаки (и символы?) в системах коммуникации позвоночных. - Проблемы эволюции.
- Хайнд Р. (1975): Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 1-855.
- Черданцев В.Г. (2005): Пух и кролик. Два взгляда на изменчивость и эволюцию биологических форм. - Знание – сила. 9: http://wsyachina.narod.ru/biology/bio_evolution_1.html
- Щипанов Н.А. (2000): Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих. - Успехи соврем. биол. 120 (1): 73-87.
- Щипанов Н.А. (2003): Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие. - Зоол. ж. 82 (4): 450-469.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В. (2004): Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции. - Успехи соврем. биол. 124 (1): 28-43.
- Эйбль-Эйбесфельдт И. (1995): Биологические основы эстетики. - Красота и мозг. Биологические основы эстетики. М.: Мир. 29-73.
- Alexander R.D. (1960): Sound communication in Orthoptera and Cicadidae. - Animal sounds and com-



- munication. A.I.B.S. Publication. Washington, D.C. 7: 38-92
- Andersson S. (1989): Sexual selection and cues of female choice in leks of Jackson's widowbird *Euplectes jacksoni*. - Behav. Ecology and Sociobiology. 25 (6): 403-410.
- Arita H., Toshikazu H., Mariko H.-H. (1997): Sexual ornamentation, display behaviour and male mating success in the blue peafowl, *Pavo cristatus*. - Advances in Ethology. Supplements to Ethology. Contr. of the XXV Int. Ethol. Conference. Vienna, Austria. 20-27 August 1997. 32: 196.
- Baker M., Boulan J., Goulart C. (1991): Effects of gargle vocalizations on behaviour of black-capped chickadees. - Condor. 93 (1): 62-70.
- Barras C. (2008): Have peacock tails lost their sexual allure? - New Scientist news. 27 March 2008. (<http://biology.queensu.ca/~bio210/pdf/2008Barras.pdf>).
- Bartoš L., Perner V. Procházka B. (1987): On relationship between social rank during the velvet period and antler parameters in a growing red deer stag. - Acta Theriol. 32 (21-31): 403-412.
- Bekger I. (1981): The role of risks in mammalian combat: zebra and onager fights. - Z. Tierpsychol. 56 (4): 297-304.
- Bekoff M., Tyrrell M., Lipetz V., Jamieson R. (1981): Fighting patterns in young coyotes: initiation, escalation, and assessment. - Aggress. Behav. 7 (3): 225-244.
- Belestky L., Corral M. (1983): Song response by female Red-winged blackbirds to male song. - Wilson Bull. 95 (4): 643-647.
- Beletsky L., Oriance G. (1987): Territoriality among male red-winged blackbirds: I. Site fidelity and movement pattern. II. Removal experiments and site dominance. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 20: 21-34, 339-349.
- Björklund M. (2002): Optimal Mate Choice in a Neural Network. - J. Theor. Biol. 218 (2): 149-154.
- Blumstein D.T. (2002): The evolution of functionally referential alarm communication: multiple adaptations, multiple constraints. - Evol. Comm. 3: 135-147
- Blumstein D.T. (2007): The evolution of alarm communication in rodents: structure, function and the puzzle of apparently altruistic calling. - Rodent Societies. Univ. Chicago Press. 27: 317-327.
- Blumstein D.T., Patton M.L., Saltzman W. (2006): Faecal glucocorticoid metabolites and alarm calling in free-living yellow-bellied marmosets. - Biol. Letters 2: 29-32.
- Borgia G., Wingfield J. (1990): Hormone correlates of bower decoration and sexual display in the satin bower bird (*Ptilonorhynchus violaceus*). - Condor. 93 (4): 935-942.
- Bradley A.J., McDonald I.R., Lee A.K. (1980): Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stewarti*, Macleay). - Gen. Comp. Endocrinol. 40 (2): 188-200.
- Brick O. (1998): Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. - Animal Behav. 56: 309-317.
- Carere C. (2003): Personalities as epigenetic suites of traits: a study on a passerine bird. - <http://dissertations.ub.rug.nl/faculties/science/2003/c.carere/>
- Caryl P.G. (1979): Communication by agonistic displays: what can the game-theory contribute to ethology? - Behaviour. 68: 136-169.
- Coleman S.W., Patricelli G.L., Borgia G. (2004): Variable female preferences drive complex male displays. - Nature. 428: 742-745.
- Curry R., Grant P. (1991): Impact of climatic variation in Galapagos mockingbird social organization. - Acta XX Congr. Int. Ornithol., Christchurch, 2-9 Dec. 1990. Wellington. 3: 1333-1341.
- Dane D., Walcott C., Drury W.H. (1959): The form and duration of the display action of the golden-eye (*Bucephala clangula*). - Behaviour. 14: 265-281.
- Davison G. (1982): Sexual displays of the great argus pheasant *Argusia nusargus*. - Z. Tierpsychologie. 58 (3): 185-202.
- Diamond J. (1981): Birds of paradise and the theory sexual selection. - Nature. 293 (5830): 257-258.
- Diamond J. (1982): Evolution of bowerbirds' bowers: animal origins of the aesthetic sense. - Nature. 297 (5862): 99-102.
- Diamond J. (1987): Bower building and decoration by bowerbird *Amblyornis inornatus*. - Ethology. 74: 177-204.
- Dingemans N.J., Both C., Drent P.J., Van Oers K., Van Noordwijk A.J. (2002): Repeatability and heritability of exploratory behaviour in Great Tits from the wild. - Animal Behav. 64: 929-938
- Dingemans N.J., Both C., van Noordwijk A.J., Rutten A.L., Drent P.J. (2003): Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). - Proc. Royal Society London. Ser. B. 270: 741-747
- Eckert Ch., Weatherhead P. (1987a): Owners, floaters and competitive asymmetries among territorial red-winged black-birds. - Animal Behav. 35 (5): 1317-1323.
- Eckert Ch., Weatherhead P. (1987b): Competition territories in red-winged blackbirds: as resource-holding potential realised. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 20: 369-375.
- Eckert Ch., Weatherhead P. (1987c): Ideal dominance distribution: a test using red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). - Behav. Ecol. and Sociobiol. 20: 43-52.
- Ekman J. (1989): Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. - Wilson Bull. 101 (2): 263-288.
- Endler J.A., Westcott D.A., Madden J.R., Robson T. (2005): Animal visual systems and the evolution of color patterns; sensory processing illuminates signal evolution. - Evolution (USA). 50: 1795-1818.
- Enquist M. (1985): Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. - Animal Behav. 33: 1152-1161.
- Enquist M., Ghirlanda S., Hurd P.L. (1998): Discrete conventional signalling of continuously varying resource value. - Animal Behav. 56: 749-753.



- Enquist M., Leimar O. (1987): Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. - *J. Theor. Biol.* 127: 187-205.
- Enquist, M., Plane, E., Roed J. (1985): Aggressive communication in fulmars (*Fulmarus glacialis*) competing for food. - *Animal Behav.* 33: 1007-1020.
- Espmark Y., Amundsen T., Rosenquist G. (eds.) (2000): *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press. 1-496.
- Evans Ch. (1997): Referential signal. - *Perspectives in ethology*. 12: 99-143.
- Evans Ch.S. (2002): Cracking the code: communication and cognition in birds. - *The Cognitive Animal*. Cambridge: MIT Press. 315-322.
- Evans Ch.S., Evans L. (2007): Representational signalling in birds. - *Biol. letters*. 3 (1): 8-11.
- Evans C.S., Marler P. (1995): Language and animal communication: parallels and contrasts. - *Comparative approaches to cognitive science*. Cambridge: MIT Press. 341-382.
- Finley J., Ireton D., Schleidt W., Thompson T. (1983): A new look at the features of mallard courtship display. - *Animal Behav.* 31 (2): 348-354.
- Freeman Sc. (1987): Male red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) assess the RHP of neighbors by watching contests. - *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 21 (5): 307-311.
- Freeman-Gallani G.R., Rotstein M.D. (1999). Apparent heritability of parental care in savannah sparrows. - *Auk*. 116 (4): 1132-1136.
- Garant D., Kruuk L.E.B., Wilkin T.A., McCleery R.H., Sheldon B.C. (2005): Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. - *Nature*. 433: 60-65.
- Geist V. (1986): New evidence of high frequency of antler wounding in cervids. - *Can. J. Zool.* 64 (2): 380-384.
- Golani I. (1976): Homeostatic motor process in mammalian interactions: a choreography of display. - *Perspectives in ethology*. 2: 69-104.
- Golani I., Moran G. (1983): A motility-immobility gradient in the behavior of the «inferior» wolf during «ritualized fighting». - *Advances in the study of Mammalian Behavior*. Amer. Society of Mammalogists Special Publication. American Society of Mammalogists, Shippensburg, PA. 7: 65-94.
- Goltsman D.W. (2005): Differentiation by dispersal. - *Nature*. 433 (6): 23-24.
- Groothuis T. (1989): On the ontogeny of display behaviour in black-headed gull: I. The gradual emergence of the adult forms II. Causal links between the development of aggression, fear and display behavior: emancipation reconsidered. - *Behaviour*. 110 (1-2): 76-124, 161-204
- Guilford, T., Dawkins M.S. (1991): Receiver psychology and the evolution of animal signals. - *Animal Behav.* 42: 1-14.
- Halliday T. (1975): An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia, *Salamandridae*). - *Animal Behav.* 23 (2): 291-322.
- Hansen A. (1986): Fighting behaviour in bald eagles: a test of game theory. - *Ecology*. 67 (3): 787-797
- Hjorth I. (1970): Reproductive behavior in *Tetraonidae*. - *Swedish wildlife (Viltrevy)*. 7 (4): 181-596.
- Hurd P. (1997): Cooperative signalling between opponents in fish fighting. - *Animal Behav.* 54: 1309-1315.
- Hurd P. (2004): Conventional displays: Evidence for socially mediated costs of threat displays in a lizard. - *Aggressive Behaviour*. 30 (4): 326 - 341
- Hurd P., Enquist M. (2001): Threat display in birds. - *Can. J. Zool.* 79: 931-942.
- Jablonski P., Matysiak P. (2002): Male wing-patch asymmetry and aggressive response to intruders in the Common Chaffinch (*Fringilla coelebs*). - *Auk*. 119 (2): 566-572
- Jakobsson S. (1987): Male behavior in conflict over mates and territories. Stockholm. 1-124.
- Järvi T., Bakken M. (1984): The function of the variation in the breast stripe of the great tit (*Parus major*). - *Animal Behav.* 32 (2): 590-596.
- Järvi T., Walso O., Bakken M. (1987): Status signalling by *Parus major*: an experiment in deception. - *Ethology*. 76: 334-342.
- Johnsgard P. (1965): *Handbook of Waterfowl Behavior*. Ithaca, NY: Cornell Univ. Press. 1-378.
- Kikkawa J. (1987): Social relations and fitness in silvereyes. - *Animal societies: theories and fact*. Tokio: Scientific Press. 253-266.
- King A., West M., 1989. Presence of female cowbirds (*Molothrus ater ater*) affects vocal imitation and improvisation in males. - *J. Comparative Psychology*. 103 (1): 39-44.
- Kruijt J. (1964): Ontogeny of social behaviour in Burmese Red Junglefowl (*Gallus g.spadiceus* Bonaterre). - *Behaviour*. 12: 1-174.
- Kruijt J., Hogan J. (1967): Social behaviour on the lek in Black Grouse, *Lyrurus tetrix* (L.). - *Ardea*. 55 (3-4): 203-240.
- Kruijt J., de Vos G., Bossema J. (1972): The arena system of black grouse. - *Proc. 15th Int. Ornith. Congr. Leiden*. 339-423.
- Lewis D.L. (1982): Dispersal in a population of white-browed sparrow weavers. - *Condor*. 84 (3): 306-312.
- Lind H. (1984): The relation display of the mute swan *Cygnus olor*: synchronized neighbour responses as a instrument in the territorial defense strategy. - *Ornis Scand.* 15 (2): 98-104.
- Lind J., Jingren F., Nilsson J., Schinberg Alm D., Strandmark A. (2005): Information, predation risk and foraging decisions during mobbing in great tits *Parus major*. - *Ornis Fennica*. 82 (3): 89-96.
- Lorenz K. (1952): Über tanzähnliche Bewegungsweisen bei Tieren. - *Studium Generale*. 1: 1-11.
- Lorenz K. (1975): *The evolution of behaviour*. - *Animal Behaviour*. San Francisco. 119-128.
- Lorenz K. (1989): *Vergleichende Verhaltensforschung*. Wien-New York: Springer Verlag. 1-315.



- Maynard Smith J., Harper D. (2003). *Animal Signals: Oxford Series in Ecology and Evolution*. Oxf. Univ. Press, NY. 1-166.
- Maynard Smith J., Parker G. (1976): The logic of asymmetric contests. - *Animal Behav.* 24: 159-175.
- Maynard Smith J., Price G. (1973): The logic of animal conflicts. - *Nature.* 246: 15-18.
- McDonald D.B. (2003): Microsatellite DNA evidence for gene flow in neotropical lek-mating Long-tailed Manakins. - *Condor.* 105 (3): 580-586.
- McDonald I.R., Lee A.K., Bradley A.J., Than K.A. (1981): Endocrine changes in dasyurid marsupials with different mortality patterns. - *Gen. Comp. Endocrinol.* 44: 292-301.
- McDonald I.R., Lee A.K., Than K.A., Martin R.W. (1986): Failure of glucocorticoid feedback in males of a population of small marsupials (*Antechinus swainsonii*) during the period of mating. - *J. Endocrinol.* 108 (1): 63-68.
- McGregor P., Otter K., Peak T. (2000): *Communication Networks: Receiver and Signaller Perspectives*. - *Animal signals: signalling and signal design in animal communication*. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press. 405-416
- McGregor P., Peak T. (2000): Communication network: social environment for receiving and signaling behaviour. - *Acta ethol.* 2: 71-81.
- McKeeny F., Stolen P. (1982): Extra-pair-bond courtship and forced copulation among captive Green-winged Teal (*Anas crecca carolinensis*). - *Animal Behav.* 30 (2): 461-474.
- Morales M.B., Alonso J.C., Martin C., Martin E., Alonso E. (2003): Male sexual display and attractiveness in the great bustard *Otis tarda*: The role of body condition. - *J. Ethol.* 21 (1): 51-56.
- Moran, G., Fentress J. C., Golani I. (1981): A description of relational patterns of movement during ritualized fighting in wolves (*Canis lupus*). - *Animal Behav.* 29: 1146-1165.
- Mos J., Oliver B., Kruk M.R., van der Poel A.M. (1989): A reassessment bite targets as an indicator of agonistic motivation in the rat. - *Aggress. Behav.* 15 (1): 91-92.
- Møller A. (1987): Social control of deception among status signalling house sparrows *Passer domesticus*. - *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 20 (5): 307-311.
- Møller A. (1988): Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signaling. - *Animal Behav.* 35 (6): 1637-1644.
- Muma K., Weatherhead P. (1991): Plumage variation and dominance in captive female red-winged blackbirds. - *Can. J. Zool.* 69 (1): 49-51.
- Neat F.C. (1998): Mouth morphology, testes size and body size in male *Tilapia zilli*: implications for fighting and assessment. - *J. Fish Biol.* 53: 890-892.
- Neat F., Huntingford F.A. (1997): Proximate costs of fighting in male cichlid fish. - *Advances in Ethology. Supplements to Ethology. Contr. Of the XXV Int. Ethol. Conference. Vienna, Austria. 20-27 August 1997.* 32: 52.
- Neat F.C., Huntingford F.A. Beveridge M.M.C. (1998): Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. - *Animal Behav.* 55: 883-891.
- Ord T.J., Evans C.S. (2003): Display rate and opponent assessment in the Jacky dragon: an experimental analysis. - *Behaviour.* 140: 1495-1508.
- Osiejuk T., Ratynska K., Cygan J.P., Dale S. (2003): Song structure and repertoire variation in ortolan bunting (*Emberiza hortulana* L.) from isolated Norwegian population. - *Annales zool. Fen.* 40 (1): 3-16
- Parker T.H., Ligon J.D. (2002): Dominant male red junglefowl (*Gallus gallus*) test the dominance status of other males. - *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 52 (5): 20-24
- Patricelli G. L., Coleman S. W., Borgia G. (2006): Male satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female startling: an experiment with robotic females. - *Animal Behav.* 71: 49-59.
- Peters R.A., Evans Ch.S. (2003a): Design of the Jacky dragon visual display: signal and noise characteristics in a complex moving environment. - *J. Comp Physiol.* A. 189: 447-459.
- Peters R.A., Evans C.S. (2003b): Introductory tail-flick of the Jacky dragon visual display: signal efficacy depends upon duration. - *J. Experim. Biol.* 206: 4293-4307.
- Peters R.A., Evans C.S. (2007): Active space of a movement-based signal: response to Jacky dragon (*Amphibolurus muricatus*) display is sensitive to distance, but independent of orientation. - *J. Experim. Biol.* 210: 395-402.
- Picman J. (1987): Territory establishment, size and tenacity by male red-winged Blackbirds. - *Auk.* 104 (3): 405-412.
- Popp J. (1987a): Risk and effectiveness in the use of agonistic displays by American goldfinches. - *Behaviour.* 103 (1-3): 141-156.
- Popp J. (1987c): Agonistic communication among wintering Purple Finches. - *Wilson Bull.* 99 (1): 97-100.
- Popp J. (1987): Choice of opponents during competition for food among American goldfinches. - *Ethology.* 75 (1): 31-36.
- Popp J. (1988): Effects of food-handling time of scanning rates among American goldfinches. - *Auk.* 105 (2): 384-385.
- Postma E., van Noordwijk A.J. (2005): Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. - *Nature.* 433: 65-68.
- Pruett-Jones M., Pruett-Jones S. (1983): The Bower birds labor of love. - *Natur. Hist.* 92 (9): 49-54.
- Rafacz M., Templeton J.J. (2003): Environmental Unpredictability and the Value of Social Information for Foraging Starlings. - *Ethology.* 109 (12): 951-960.
- Radesäter T., Jakobsson S., Andbjørn N., Bylin A., Nyström K. (1987): Song rate and pair formation in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. - *Animal Behav.* 35 (6): 1645-1651.
- Rintamäki P., Höglund J., Alatalo R., Lundberg A. (2001): Correlates of male mating success on black grouse



- (*Tetrao tetrix* L) leks. - Ann. Zool. Fennici. 38 (2): 99-109.
- Ross D. (1994): Reproductive success in pied flycatchers measured with single locus DNA profiling. - J. Ornithol. Selected Contrib. 21st Int. Ornith. Contr. Vienna, 20–25 August 1994. 135 (3): 127.
- Rothstein S., Fleischer R. (1987): Vocal dialects and their possible relation to honest status signaling in the brown-headed cowbird. - Condor. 89: P.1-23.
- Schleidt W. (1974): How «fixed» is the fixed action pattern? - Z. Tierpsychologie. 34: 184-211.
- Schleidt W. (1982): Stereotyped feature variables are essential constituents of behavior patterns. - Behaviour. 79: 230-238.
- Schleidt W., Crawley J.N. (1980): Patterns in the behaviour of organisms - J. Soc. and Biol. Structures. 3 (1): 1-15.
- Schleidt W., Yakalis G., Donnelly M., McCarry M. (1984): A proposal for a standard ethogram, exemplified by an ethogram of a blue-breasted quail (*Coturnix chinensis*). - Z. Tierpsychol. 64 (3-4): 193-220.
- Schwagmeyer P., Mock D. (2003): How consistently are good parents? Repeatable of parental care in house sparrow. - Ethology. 109 (4): 303-313.
- Searcy W.A., Nowicki S. (2005): The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 1-288.
- Searcy W., Yasukawa K. (1983): Sexual selection and red-winged blackbirds. - Amer. Sci. 71 (2): 166-174.
- Senar J. (1990): Agonistic communication in social species: What is communicated. - Behaviour. 112: 270-283.
- Serpell J. (1989): Visual displays and taxonomic affinities in the parrot genus *Trichoglossus*. - Biol. J. Linn. Soc. 36: 195-211.
- Simon, V.B. (2007): Not all signals are equal: male brown anole lizards (*Anolis sagrei*) selectively decrease pushup frequency following a simulated predatory attack. - Ethology. 113: 793-801.
- Sinnoff J. (1987): Models of perceiving and processing information in bird song (*Agelaius phoeniceus*, *Molothrus ater*) and *Homo sapiens*. - J. Comp. Psychol. 101 (4): 355-366.
- Slobodchikoff C., Kiriazis J., Fisher C., Creff E. (1991): Semantic information distinguishing individual predators in the alarm calls of Gunnison prairie dogs. - Anim. Behav. 42: 713-719.
- Takahashi M., Arita H., Hiraawa-Hasegawa M., Hasegawa T. (2008): Peahens do not prefer peacocks with more elaborate trains. - Animal Behav. 75 (4): 1209-1219.
- Tanaka Y. (1996): Social selection and the evolution of animal signals. - Evolution. 50: 512-523.
- Tinbergen N. (1959): Comparative study of the behaviour of gulls (*Laridae*): a progress report. - Behaviour. 15: 1-70.
- Tinbergen N. (1975): The evolution behaviour of gulls. - Animal behaviour. San Francisco. 273-278.
- Utsunomiya T., Masafumi M. (2002): Male Courtship Behavior of *Tylototriton (Echinotriton) andersoni* Boulenger under Laboratory Conditions. - Current Herpetol. 21 (2): 67-74.
- Uy J.A., Borgia G. (2000): Sexual selection drives rapid divergence in bowerbird display traits. - Evolution. 54 (1): 273–278
- Yokel D.A., Rotstein S.J. (1991): The basic for female choice in an avian brood parasite. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 29 (1): 39-45.
- Waas J.R. (1991): The risks and benefits of signalling aggressive motivation: a study of cave-dwelling little blue penguins. - Behav. Ecol. Sociobiol. 29: 139–146.
- West M., King A. (1988): Female visual displays affect the development of male song in the cowbirds. - Nature. 334 (6179): 244-246.
- White N.R., Barfield R.J. (1987): Role of the ultrasonic vocalization of the female rat (*Rattus norvegicus*) in sexual behavior. - J. Comp. Physiol. 101 (1): 73-81.
- Wiley R.H (2000): Sexual selection and mate choice: trade-offs of males and females. - Vertebrate mating systems. Proc. 14th Course of the Int. school in Ethology. Singapour – New Jersey – London – Hon Kong: World Scientific. 8-47.
- Wiley R. H. (2006): Signal detection and animal communication. - Advances in the Study of Behavior 36: 217-247.
- Wilson J.M. (1994): Variation in initiator strategy in fighting by silvereyes. - Animal Behav. 47: 153–162
- Wingfield J. (1994): Hormone-behavior interactions and mating systems in male and female birds. - The differences between the sexes. Cambridge University Press. 303-330.
- Wolfgram J., Todt D. (1982): Pattern and time specifying in vocal responses of blackbirds *Turdus merula*. - Behaviour. 81 (2-4): 264-286.
- Wright T.F. (2006): The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems. - Condor. 108 (4): 988-991.

В.С. Фридман,
Биологический факультет МГУ,
лаб. экологии и охраны природы,
Ленинские горы, 1, стр. 12,
г. Москва, ГСП-2, 119992,
Россия (Russia).