

## Коммуникация у животных: теории и факты

В.В.Иваницкий

*Второе издание. Первая публикация в 1989\**

Сообщество живых организмов можно рассматривать как сумму биологических индивидов, их группировок, контактов и взаимодействий между этими индивидами и группировками. Основу сообщества составляют отдельные особи и всё разнообразие форм их взаимного влияния друг на друга. Спектр форм взаимодействий очень широк, но нас в данном случае будет интересовать прежде всего та его часть, где сосредоточены главным образом информационные взаимодействия, ибо коммуникация в наиболее широком значении этого понятия как раз и означает передачу информации. Таким образом, главная задача в области исследований биокоммуникации состоит, на мой взгляд, в том, чтобы проследить основные пути распространения информации, обеспечивающей жизнедеятельность данного сообщества. И коль скоро мы убеждены в том, что любое сообщество представляет собой достаточно целостную систему, то и пронизывающие его потоки информации надлежит рассматривать в их тесной взаимосвязи друг с другом, не увлекаясь этологической экзотикой, вроде танцев пчёл и языка дельфинов, в ущерб не менее важным, хотя и предельно тривиальным, на первый взгляд, формам коммуникации.

В этой связи представляет интерес соотношение двух важных понятий. Что такое «коммуникация» и что такое «социальное поведение»? Очевидно, что в обоих случаях речь идёт о взаимодействии особей друг с другом. Можно попытаться провести демаркационную линию, ориентируясь на продолжительность этого взаимодействия. Короткие взаимодействия можно назвать контактными и отнести их в область коммуникации, тогда как за длительными взаимодействиями их название сохранится, и они составят сферу социального поведения. В реальной жизни социума всё обстоит, естественно, сложнее.

Представим двух самцов певчих птиц, занявших территории по соседству друг с другом. В сущности, на протяжении всего дня они вовлечены во взаимодействие, ибо каждый из них постоянно ощущает присутствие соседа, то есть видит и слышит его, соответствующим образом реагирует на его действия. Время от времени самцы сближаются на границе, разделяющей их владения, и вступают в пограничные

\* Иваницкий В.В. 1989. Коммуникация у животных: теории и факты // *Поведение животных и человека: сходство и различия*. Пущино: 124-141.

конфликты. Таким образом, даже в такой простейшей ситуации очень нелегко разграничить контакты и взаимодействия, а, следовательно, коммуникацию и поведение. Здесь мы явно имеем дело с континуумом взаимодействий и континуальной коммуникацией.

Коммуникация осуществляется с помощью самых разнообразных сигналов: химических, оптических, электрических, акустических, тактильных. Каждый из используемых животными каналов связи имеет свои достоинства и недостатки.

Так, различна дальность действия сигналов, интенсивность их затухания во внешней среде. Электричество нельзя использовать в воздушной среде. Воздух – изолятор, поэтому электрическая сигнализация – прерогатива водных животных. Акустические сигналы теряют эффективность в сильно запутленных местах обитания, тогда как оптические сигналы бесполезны в полной темноте, а среди густой растительности могут использоваться лишь на близком расстоянии.

Разные каналы связи различаются по тому, насколько соответствующие им сигналы могут отделяться от непосредственных исполнителей, то есть «консервироваться» во внешней среде. Такой способностью обладают лишь химические и оптические сигналы, что, вообще говоря, очень важно. Организованная в пространстве совокупность визуальных и запаховых следов жизнедеятельности формирует своеобразное запаховое поле. Такие поля играют важную коммуникативную роль в сообществах млекопитающих (Наумов 1973).

И, наконец, разные каналы связи различаются по степени оперативности их использования в процессе коммуникации. Химические сигналы обладают большой инерционностью. За исключением очень немногих случаев, они не могут генерироваться быстро, от них нелегко избавиться. Наибольшей оперативностью обладает звук.

Вообще, звуковой канал связи обладает, пожалуй, наибольшими возможностями в сфере внутривидовой коммуникации. Звук распространяется на большое расстояние как в водной, так и в воздушной среде. Продолжительность звуковых сигналов можно очень точно контролировать, причём на самых коротких интервалах времени, что резко повышает коммуникативные возможности акустического канала связи. Наконец, звук чрезвычайно экономичен с энергетической точки зрения, акустическая сигнализация легко совмещается с другими видами активности. Два последних обстоятельства в известной мере компенсируют невозможность консервации звуковых сигналов во внешней среде. Например, весной самцы певчих птиц исполняют за день до нескольких тысяч песен, создавая тем самым мощное акустическое сигнальное поле.

Коммуникация может осуществляться на основе использования сигнальных средств, в разной степени специализированных для пере-

дачи информации (Schneirla 1965). Во-первых, коммуникация строится на восприятии особями наиболее генерализированных черт внешнего облика и поведения друг друга; черт, создающих, так сказать, их повседневный, рутинный образ. С этой точки зрения уже сам факт присутствия в поле зрения другой особи имеет коммуникативное значение. Это тоническая коммуникация. Во-вторых, коммуникация может осуществляться более специфичными сигналами, несущими, например, информацию о принадлежности особи к определённой половозрастной или социальной группе. Сюда можно отнести, например, сезонные и возрастные особенности окраски, меняющиеся в течение жизни особи или в зависимости от стадии годового цикла. Это фазовый уровень коммуникации.

Третий, «сигнальный» уровень коммуникации образуют сигналы, обладающие, как принято думать, высокой ситуационной специфичностью и сформировавшиеся в процессе эволюции именно как специализированное средство передачи информации. В качестве такого средства часто рассматривают так называемое демонстративное поведение и ритуалы. Например, хорошо известный «танец» медоносных пчёл, исполняемый на сотах фуражиром, возвратившимся в улей со взятком, как раз и представляет собой пример ритуала.

Понятие ритуала занимает важное место в системе традиционных представлений о коммуникации у животных. При этом ритуал понимается как стереотипная последовательность действий, включающая звуки, движения и объекты внешней среды, предназначенные для воздействия на других членов сообщества в интересах исполнителя ритуала или всей социальной группы. Обычно подразумевается, что ритуальное поведение сформировалось в процессе эволюции как специфическая адаптация, призванная повысить эффективность внутривидовой коммуникации.

Основу ритуала составляет демонстративное поведение, включающее в себя своеобразные, часто весьма экстравагантные движения, позы и звуки, как правило, составляющие резкий контраст с обычным повседневным поведением особей данного вида. Так называемые демонстрации имеют свойство тут же привлекать к себе внимание наблюдателя, даже, в общем, и неискушённого, прежде всего по причине своей заметности и явной ситуационной неуместности. Часто ритуал и демонстративное поведение рассматриваются как синонимы, однако в ряде случаев полезно их различать, рассматривая ритуал как более широкое понятие, включающее в себя демонстративное поведение, а также все те элементы внешней среды, с которыми это поведение связано в ритуальном контексте. Таким образом, ритуал – это демонстративное поведение, исполняемое на заранее освоенном, а иногда и специально подготовленном месте.

Важнейшим свойством ритуала в рамках классической этологической концепции является его символическая природа. С этой точки зрения ритуал представляется как динамичная, иерархически организованная композиция символов разного уровня. Принято считать, что как весь ритуал в целом, так и составляющие его элементы — символы исполнены специфического значения, мобилизация которого и составляет главный биологический смысл данного ритуала.

В каких случаях животные прибегают к ритуалам? Прежде всего, ритуалы используются как средство разрешения конфликтных ситуаций, как средство, облегчающее переход из одного социального статуса в другой. Иными словами, ритуалы мы наблюдаем прежде всего в переломных ситуациях, которые неизбежно сопровождаются резкой активизацией нервных процессов участников этих ситуаций, ростом напряжённости в их взаимоотношениях друг с другом. В соответствии с классической концепцией коммуникации, ритуал призван снизить эту напряжённость благодаря эффективному обмену информацией о намерениях участников социальной драмы, выраженных в символической форме. При этом подразумевается, что животными управляют дискретные внутренние побуждения, такие как агрессивность, сексуальность, страх, вступающие время от времени в конфликт друг с другом, причём о величине таких побуждений и об интенсивности конфликта между ними участники ритуала могут судить по тем или иным дискретным элементам поведения участников ритуала.

Такова в общих чертах теория ритуала, созданная в русле развития классической этологии. К настоящему времени этологами описано невероятное количество самых замысловатых ритуалов у животных, сопровождающих всю их жизнь, начиная от рождения и кончая моментом перехода в мир иной.

В ряду ритуалов животных одно из самых выдающихся мест занимает, по общему признанию, брачный ритуал, свойственный очень своеобразной группе так называемых беседковых птиц, или шалашников *Ptilonorhynchidae*. Их в настоящее время известно всего 18 видов, распространены они на Новой Гвинее и в Австралии, населяют, в основном, тропические горные леса. Все виды — полигамы, и самцы не принимают никакого участия в заботе о потомстве. Вместо этого, вся деятельность самца в период размножения сводится к оборудованию, охране и рекламированию своеобразных ритуальных площадок. Каждый самец на своей площадке возводит своеобразную постройку из тонких веточек, крупных листьев и мха, а затем украшает её разными предметами. Разнообразие форм построек и, в особенности, украшений, чрезвычайно велико и варьирует не только у разных видов, но и в разных популяциях одного вида.

Вначале обычно сооружается платформа из мха диаметром до 2 м в

форме поразительно точного круга. На платформе возводятся из веток вертикальные элементы постройки, причём возможны два основных варианта. Либо ветки втыкаются непосредственно вертикально в толщу платформы в ряд друг за другом, и тогда вся постройка напоминает коридор, образованный вертикальными стенками, либо ветки укладываются одним концом на естественную вертикальную опору, скажем, на ствол молодого деревца, и тогда постройка приобретает вид хижины или беседки. Ещё один вариант – когда веточки слюной приклеиваются горизонтально к центральной опоре, так что получается что-то вроде общипанного «ёршика» для мытья пробирок. В роли украшений используются: жёлуди, камни, орехи, другие разнообразные плоды, раковины моллюсков, надкрылья жуков, крылья бабочек и цикад, перья птиц, ветки и листья деревьев, а вблизи поселений человека – монеты, пластмассовые и металлические украшения, пробки от бутылок и тому подобные предметы. Украшения располагаются на ритуальной площадке в строгом порядке, отдельными кучками, рассортированные по видам: жёлуди не смешиваются с раковинами, лепестки цветов – с листьями, перья птиц – с крыльями бабочек. Самцы прекрасно помнят расположение своих украшений и быстро восстанавливают установленный порядок, если он был нарушен экспериментатором.

Нельзя не отметить колossalный объём работ, выполняемых самцами шалашников по оборудованию ритуальных площадок. Только базовая платформа достигает по весу нескольких десятков килограммов. Высота построек такова, что первые европейцы нередко принимали их за хижины аборигенов. Общее число украшений на одной площадке достигает нескольких сотен, и для их сбора самцам приходится проявлять немало настойчивости, затрачивая много времени и энергии. Какова же компенсация? Иными словами, в чём состоит функция поведения самцов шалашников?

Ритуальная площадка никогда не используется для гнездования, и, как я уже говорил, у самцов родительское поведение полностью отсутствует. В разгар периода размножения самцы большую часть дня проводят на своих площадках, привлекая самок беспрестанными громкими криками. Наряду с этим, самцам приходится постоянно сохранять высокую бдительность и охранять своё токовище от поползновений других самцов, которые очень склонны воровать украшения и разрушать чужие постройки. Таким образом, токовая площадка функционирует исключительно в коммуникативной сфере и является собой классическую арену полового отбора, в основе которого лежит конкуренция самцов за право спаривания с самками.

Американским орнитологом Джеральдом Борджи (Borgia 1985, 1986) не так давно было установлено, что у обитающего в Австралии

атласного шалашника *Ptilonorhynchus violaceus* самки действительно выбирают для спаривания тех самцов, которые строят самые аккуратные и сложные коридоры и искуснее других украшают их разными яркими предметами. Особенно привлекали самок голубые и синие перья попугаев. О привлекательности самцов для самок судили по частоте спариваний, которые регистрировались автоматически с помощью кинокамер, установленных на ритуальных площадках.

Обнаружено, что: 1) самцы резко различаются по своей сексуальной привлекательности; в то время как некоторые самцы спариваются за сезон с 30 самками, многие самцы вообще не спариваются; 2) самки спариваются только один раз, но перед копуляцией посещают несколько площадок; 3) привлекательность самцов прямо пропорциональна количеству украшений вообще и синих предметов в частности, а также интенсивности и разнообразию вокализации; 4) искусственные изменения числа украшений по принципу случайного выбора самцов приводили к соответствующим изменениям их половой привлекательности; 5) максимальной привлекательностью пользовались те самцы, которые наиболее успешно защищали свои площадки от пополновений других самцов и в то же время зарекомендовали себя как удачливые похитители чужих украшений, опять же прежде всего голубых перьев. Кроме того, сексуально привлекательные самцы обычно занимали доминирующее положение в стычках на нейтральной территории, например, на местах кормёжки за пределами своих площадок, и были в среднем старше, чем менее привлекательные самцы.

Оценивая результаты исследований социального поведения шалашников, Борджи считает, что они вполне соответствуют классическим представлениям о коммуникации, в частности, о роли ритуализированных форм поведения. По его мнению, брачный ритуал шалашников в символической форме обеспечивает протекание основных социальных процессов и одновременно служит субстратом для полового отбора. Архитектурное совершенство построек, количество и качество украшений в глазах самки символизируют генетические достоинства самцов как потенциальных производителей. В свою очередь, соперничество самцов за благосклонность самок также переносится в ритуальную сферу. Полученные результаты дают автору хорошие возможности для того, чтобы отстаивать точку зрения о генетической, врождённой предопределённости ритуального поведения у шалашников. Наиболее убедительны здесь эксперименты с перемещением украшений, которое *автоматически* изменяет привлекательность самцов *вне зависимости* от их прошлых успехов. Если верить этим опытам, количество и качество украшений оказываются тем наиболее важным фактором, который побуждает самку спариваться именно с этим самцом. Таким образом, здесь мы имеем дело с классической схемой:

стимул–реакция, которая служит фундаментом всей традиционной модели коммуникации в этологии.

Не отрицая известной убедительности приведённых результатов, хочу всё же отметить ряд обстоятельств. Во-первых, к настоящему времени получены интересные данные о крайне высокой локальной изменчивости практически всех элементов убранства ритуальных площадок у шалашников. Варьируют не только предпочтение тех или иных украшений, но и основополагающие свойства конструкций. Например, массивная крыша, придающая сооружению сходство с туземной хижиной, у одного и того же вида шалашников, но в разных популяциях, либо присутствует, либо отсутствует. Что же касается набора украшений, он может различаться даже в поселениях шалашников на разных горных гребнях всего в 8–10 км друг от друга. При этом различия весьма существенные и, разумеется, ни в коей мере не сводимые к различиям в обилии этих украшений в природе. Судя по всему, изменения ритуального стереотипа у шалашников могут происходить достаточно быстро.

Второе обстоятельство касается поведения молодых самцов. Их постройки выглядят очень несовершенными и плохо украшены по сравнению с постройками самцов, чей возраст превышает 5 лет. При этом молодые самцы охотно посещают ритуальные площадки взрослых птиц, вступают с ними в разнообразные социальные контакты, подолгу наблюдают за их строительными действиями, за украшением построек, за тем, как взрослые самцы вершат свои брачные дела. Присутствие молодых самцов возле ритуальных площадок взрослых птиц – чрезвычайно характерная деталь социальной организации практически всех достаточно полно изученных видов шалашников. Как справедливо полагает один из крупнейших знатоков этих птиц Джерри Дайменд (Diamond 1986, 1987), оба приведённых выше обстоятельства можно расценивать как достаточно весомые свидетельства в пользу гипотезы культурной эволюции «стиля» конструкций и украшений.

Лично мне эта гипотеза кажется более привлекательной, ибо она позволяет отойти от традиционной врождённой схемы «стимул–реакция», которая на современном этапе стала уже достаточно тривиальной. В то же время гипотеза «культурной эволюции» помогает поставить целый ряд интересных, с моей точки зрения, вопросов. В рамках этой гипотезы мы можем спросить, например, не только – что определяет популярность данной постройки у самок, но и – что определяет её популярность у молодых самцов, принимающих её в качестве примера для подражания? Вопрос в том, как самцы распространяют свои гены, может быть заменён или дополнен вопросом о том, как они распространяют свои поведенческие стереотипы. Очевидно, этот вопрос

является ключевым, если мы хотим понять, как возникают, а, главное, как распространяются ритуальные новации у шалашников. Как закрепляется новый тип украшений? Мне кажется, что это возможно, если самец – автор новшества, в силу каких-либо особенностей своего поведения окажется более привлекательным для молодых самцов, которые станут в будущем распространителями нового стиля в данной популяции. Судя по некоторым наблюдениям, молодые самки начинают посещать ритуальные площадки самцов задолго до наступления половой зрелости. В том числе, они посещают и площадки молодых самцов с их несовершенными постройками. И хотя спаривания не происходит, самка, вступая в социальное взаимодействие с хозяином площадки, может усвоить некоторые черты её убранства, что, в свою очередь, не может не повлиять на выбор ею сексуального партнёра в будущем. Таким образом, самец, прилагающий определённые усилия к популяризации своего «стиля» среди молодых самцов, может тем самым одновременно способствовать увеличению собственной привлекательности.

Резюмируем теперь сказанное о брачном ритуале шалашников. Очевидно, здесь сложились два основных подхода, каждый из которых по-разному представляет процесс функционирования ритуала в процессе коммуникации. Экспериментальные исследования Дж.Борджи рисуют ритуал, как жёстко детерминированный генетический механизм коммуникации, работающий по принципу «стимул–реакция». Единственное предназначение ритуала в данной системе взглядов состоит в обеспечении полового отбора и в то же время утверждается, что сам по себе ритуал возникает и совершенствуется в результате полового отбора. Гипотеза культурной эволюции, основы которой заложены в наблюдениях Дж.Дайменда, позволяет избежать этого порочного круга. Гипотеза изображает ритуал шалашников как лабильный, полифункциональный социальный механизм, обеспечивающий самые разные аспекты внутрипопуляционных отношений, эффективное орудие социальных манипуляций. Вполне возможно, что ритуальное поведение шалашников занимает уникальное положение среди птичьих ритуалов не только по форме, но и по существу. Как справедливо отмечает Дайменд, ближайшим аналогом брачному ритуалу шалашников следует считать песню птиц. Посмотрим, так ли это?

Вначале уместно подчеркнуть, что исследования в области акустической коммуникации у птиц в настоящее время являются, пожалуй, одной из наиболее интенсивно и динамично развивающихся отраслей этологии. Современная аппаратура позволяет представлять записанные на магнитофон звуки в графической форме, что открывает такие возможности для сбора и точного анализа данных, которые пока недостижимы для всех прочих способов коммуникации. Записанный на

магнитофон звук можно сколько угодно воспроизводить вновь, наблюдая, как реагируют на него подопытные животные. Наконец, звуки можно разъять, сложить вновь, то есть создать искусственный сигнал. Все эти многообещающие возможности эксплуатируются достаточно полно, поэтому нет ничего удивительного в том, что биоакустика вот уже более двух десятилетий остаётся одной из ведущих точек роста в этологии.

Особой популярностью пользуются исследования песни птиц. Песня – это полифункциональный сигнал, несущий информацию о видовой, популяционной, парцеллярной принадлежности исполнителя. С помощью пения территориальный самец маркирует свои владения и одновременно привлекает сюда самку. Нередко песня обладает высокой индивидуальной уникальностью. Песня очень сильно варьирует по сложности у разных видов воробышковых птиц, однако даже в самых скромных песнях число возможных степеней свободы достаточно велико, что обеспечивает высокую изменчивость и позволяет кодировать в акустических структурах самую разнообразную информацию.

Песня в процессе своего формирования в онтогенезе особи имеет двойственную природу. Основа песни носит врождённый характер, хотя для того, чтобы эта основа сформировалась на уровне исполнения, птица должна слышать собственное пение. Окончательное формирование песни требует обучения. Необходима определённая модель – «учитель», с которой птица окончательно формирует песню.

Ныне при изучении внутрипопуляционной изменчивости песни воробышковых птиц широко используется понятие о диалектах и диалектных группах. Суть дела здесь в том, что в популяции часто существуют контингенты особей, различающиеся по своей склонности к тому или иному варианту песни. При этом речь идёт о таких расстояниях, которые заведомо обеспечивают потенциально свободное скрещивание между особями разных диалектов. Каждый диалект может, тем не менее, иметь свою область распространения, на которой и обитает данная диалектная группа. Количество птиц, составляющих диалектную группу, может варьировать от нескольких самцов, занявших территории по соседству, до нескольких сотен особей, населяющих пространство в несколько десятков километров. Формирование диалектов далеко не всегда связано с пространственной изоляцией между поселениями; очень часто диалекты образуются в пределах сплошного ареала, и тогда в зоне контакта происходит смешение диалектов. Чаще всего это выражается в наличии у ряда особей гибридных песен, где комбинируются характерные признаки разных диалектов. Реже отмечаются особи, исполняющие попеременно оба варианта песен.

Теория песенных диалектов вот уже несколько лет представляет собой арену энергичных дебатов. В их эпицентре находится вопрос о

причинной обусловленности и биологических функциях диалектов. Пытаясь ответить на этот вопрос, исследователи привлекают широкий круг данных, используют различные методы, часто самые современные. Применяется поголовное индивидуальное мечение всех взрослых птиц и птенцов на обширных пространствах. Это позволяет детально прослеживать индивидуальные изменения песни и всего репертуара на протяжении всей жизни особей. Параллельно собираются данные, характеризующие социально-демографический облик всей популяции. Для изучения генетической дифференциации особей применяется электрофорез, скрытые акустические возможности особей выявляются методом эндокринных воздействий, тщательно изучается онтогенез вокализации. Даже этот далеко не полный перечень свидетельствует о том, что вопрос о биологической сущности диалектов решается с использованием широкого арсенала методов, в объективности которых трудно усомниться. Что же тогда порождает дискуссии? Что заставило одного из известных в этой области авторитетов заявить недавно, что в настоящее время мы знаем о диалектах существенно больше, чем десять лет назад, но вот понимаем – существенно меньше?

Обратимся к истории вопроса. Рубеж 1960-х и 1970-х годов характеризуется резким всплеском интереса к изучению локальной изменчивости песни птиц вообще, а диалектов – в частности и в особенности. Именно в то время сложились те главные исследовательские программы, которые ныне задают тон дискуссии о диалектах. Волею судеб две программы, стоящие ныне на диаметрально противоположных позициях, связали свою деятельность с изучением одного и того же основного объекта, что, естественно, весьма усугубило «пикантность» отношений между этими программами. Этим объектом стала американская овсянка – белоголовая зонотрихия *Zonotrichia leucophrys* – небольшая птица из отряда воробьиных, населяющая кустарниковые заросли вдоль тихоокеанского побережья США.

Основы одной из вышеназванных программ изучения диалектов были заложены аспирантом университета в Колорадо Майком Бейкером. Он обнаружил, что каждый самец белоголовой зонотрихии обычно на протяжении всей жизни исполняет только один, очень стереотипный вариант песни. В районе, где проходили исследования, было обнаружено несколько чётко различающихся диалектов, каждый из которых занимал площадь от 10 до 20 квадратных километров и включал в себя около 500 гнездящихся пар. С помощью электрофореза было обнаружено, что между диалектными группами существуют некоторые генетические различия. Изучение онтогенеза песни показало, что молодые самцы способны выучивать записанную на магнитофон вокализацию взрослых самцов, но лишь в течение первых 50 дней жизни. Учитывая, что в природе почти всё это время молодёжь проводит

на своей родной территории и вблизи её, можно с большой вероятностью утверждать, что учителем молодых самцов чаще всего становится их отец. Кроме того, были проведены опыты по изучению избирательности самок. С помощью гормональной терапии их приводили в состояние высокой репродуктивной готовности и изучали их половую реакцию на воспроизведение магнитофонных записей разных диалектов. Оказалось, что сильнее всего самки реагируют именно на родной диалект, тогда как интенсивность реакций на все прочие диалекты была обратно пропорциональна расстоянию до них. Аналогичные опыты были поставлены со свободноживущими самцами, которым проигрывали песни разных диалектов. Выяснилось, что самцы реагируют на соседний диалект более интенсивно, чем на собственный. Этот результат интерпретируется как снижение агрессивности самцов по отношению к носителям родного диалекта (Baker 1975; Baker *et al.* 1981; Baker, Cunningham 1985; Cunningham *et al.* 1987).

Взвесив полученные данные, Бейкер пришёл к выводу о том, что они полностью соответствуют так называемой «гипотезе генетической адаптации», которая ещё в начале 1960-х годов была сформулирована его научным руководителем, известным специалистом в области биоакустики и биокоммуникации Петером Марлером. Суть гипотезы в том, что песня маркирует принадлежность самца к определённой группе особей, в максимальной степени приспособленных к обитанию в данных локальных условиях. Таким образом, песня становится тем маяком, ориентируясь на который самка, генетически приспособленная к данным условиям, выбирает в качестве брачного партнёра столь же приспособленного к данным условиям самца. Иными словами, скрещивание в популяции происходит не случайным образом, а является закономерным, то есть ассортативным, причём песне отводится роль главного механизма, обеспечивающего такую избирательность. Одновременно предполагается, что песня – это, безусловно, ведущий, если не единственный фактор, определяющий выбор самкой брачного партнёра, то есть фактор, влияющий на образование пары.

Итак, перед нами подход скорее эволюциониста, чем этолога. Символично, что первое сообщение о полученных результатах Бейкер предпочёл поместить в журнале «Эволюция». Позднее, утверждая кредо своей исследовательской программы, он, в частности, писал: «В эволюционной биологии термин функция равнозначен понятию адаптация, эволюционирующей посредством естественного отбора... Таким образом, способность обучаться разным вариантам песни и реагировать на различия между этими вариантами должна быть адаптивна, поскольку эту способность можно легко представить как результат естественного отбора». И далее: «...под контролем естественного отбора находятся и продолжительность чувствительного периода, и особенно-

сти дисперсии, определяющие характер контактов с вокальными моделями» (Baker, Cunningham 1985).

Нетрудно видеть, что Бейкер и его коллеги рисуют весьма определённую, жёстко детерминированную систему отношений. Её краеугольным камнем является асортативное скрещивание с использованием песни как маркера приспособленности особей к локальному местообитанию. Характерно, что обучению – этому фундаментальному фактору формирования песни – в этой системе взглядов отводится предельно скромная роль запечатления родного диалекта. По мнению Бейкера, сама способность к обучению песне является «первичной адаптацией», которая обеспечивает повышенный уровень вариабельности вокализации за счёт «ошибок при обучении», «эффекта основателя» и «вокального дрейфа».

Сотрудник Калифорнийского университета Льюис Баптиста начал свои исследования диалектов белоголовой зонотрихии на 4 года раньше Бейкера, хотя их первые публикации появились почти одновременно, в середине 1970-х годов. Уже в своей первой публикации (Baptista 1975) Баптиста обратил внимание на существование «субдиалектов» – локальных групп из нескольких самцов, песни которых в целом обладали несколько большим сходством друг с другом, чем с песнями более удалённых самцов, причём формирование таких «субдиалектов» никак не связано с их пространственной изоляцией друг от друга. В этой первой статье автор ещё весьма сочувственно упоминает гипотезы «генетической адаптации», хотя и подчёркивает отсутствие прямых доказательств того, что диалекты «связаны с филопатрией и асортативным скрещиванием». Более того, он указывает на некоторые свои наблюдения, свидетельствующие о том, что некоторые самцы способны на второй год исполнять песню другого диалекта, а также что оседлые особи способны выучивать песню от зимующих в данном районе особей из географически удалённых популяций. Итак, уже в самом начале своей работы Баптиста допускал значительно более масштабную роль обучения, чем Бейкер, что в конце концов и привело к радикальному размежеванию и довольно резкой конфронтации их исследовательских программ.

Какие же результаты достигнуты к настоящему времени Баптистой и его коллегами?

Прежде всего выяснилось, что при определённых режимах обучения продолжительность чувствительного периода резко увеличивается. Дело в том, что во всех предыдущих случаях в роли учителя пения всегда фигурировал магнитофон. В опытах Баптисты молодые зонотрихии обучались пению в ситуации их непосредственного социального общения со своими учителями, то есть старыми самцами. При этом сама по себе «личность» учителя оказывает столь серьёзное влияние на

формирование песни, что молодые птицы заучивают песню социальных партнёров совершенно другого вида – при условии, что в их акустической среде постоянно присутствовали песни особей своего вида, с которыми не было, однако, прямого контакта. Тем самым была показана принципиальная возможность обучения молодых самцов в период после дисперсии. Главной моделью-учителем становятся при этом не отцы, а взрослые самцы, которые весной первыми занимают и начинают рекламировать свои территории. Именно территории этих старых самцов и становятся центрами формирования скопления территорий (Baptista, Petrinovich 1984).

Затем были проведены опыты по выявлению диалектной принадлежности самок в парах зонотрихий, обитающих в зоне контакта двух диалектов. Обычно самки не поют, но их можно стимулировать к пению с помощью гормональной терапии. Чувствительный период у самок очень короток и не контролируется социальными факторами. Таким образом, самки заучивают почти всегда песни родного диалекта. В конце периода размножения самок ловили и заставляли их петь. Оказалось, что никакой избирательности в процессе формирования пар не было. Более того, обнаружена некоторая тенденция к объединению в пары особей из разных диалектных групп. Не удалось обнаружить влияния диалектной принадлежности самцов и самок в парах на успешность размножения. Когда самкам одного из диалектов в природе в разгар их естественной половой активности стали проигрывать записи песен самцов, то обнаружился парадокс: самки демонстрировали более интенсивное половое поведение в ответ на соседний диалект, а не в ответ на тот диалект, в ареале которого они выбрали себе брачного партнёра и остались для размножения (Petrinovich, Baptista 1984).

Почему же не совпадают диалекты брачных партнёров? Пытаясь ответить на этот вопрос, Баптиста вполне естественно обращается прежде всего к хорошо известным, фундаментальным особенностям популяционной динамики у воробьиных птиц. Например, общим правилом является склонность молодых самок, впервые приступающих к размножению, удаляться при этом на большее расстояние от места рождения, чем это имеет место у самцов, оседающих, в среднем, существенно ближе. А из этого неизбежно следует, что большинство самок, приступающих к размножению в ареале данного диалекта, по своему происхождению как раз и будут представителями соседних диалектов – ведь у белоголовой зонотрихии масштабы дисперсии молодых птиц существенно перекрывают протяжённость диалектных ареалов. Что же касается взрослых, то есть однажды уже размножавшихся особей, то все они стремятся по весне возвратиться на свои прошлогодние гнездовые территории. Многие самки, вернувшиеся к родным пенатам, застают здесь другого самца, нередко с другим же диалектом, но

тем не менее приступают к размножению на хорошо знакомой территории. Добавлю от себя, что сама по себе гнездовая территория, занимаемая и рекламируемая самцом, во многих случаях как раз и служит ключевым стимулом в процессе образования пары. Есть много данных, убедительно свидетельствующих о том, что самка выбирает именно территорию, а не его владельца со всеми его вокальными и прочими достоинствами. С этой точки зрения, песня самца выступает в скромной роли маяка, которым руководствуются самки в поисках подходящего места для размножения. Всё это позволяет серьёзно усомниться в том, что песня составляет сколько-нибудь существенный атрибут конкуренции самцов из-за самок, как это подразумевает «гипотеза генетической адаптации».

Безоговорочно отвергая эту гипотезу, Баптиста и его коллеги склонились к тому, что полученные ими материалы в наибольшей степени соответствуют гипотезе, утверждающей значение песни прежде всего как эффективного, мультифункционального инструмента социальной адаптации индивидов. Эта гипотеза была сформулирована и разработана орнитологом из Мичиганского университета Робертом Пэйном (Payne 1978, 1982).

В отличие от Бейкера и Баптисты, всецело сосредоточившихся на диалектах белоголовых зонотрихий, Пэйн известен как орнитолог широкого профиля. Он начинал с очень серьёзных исследований по физиологии сезонных ритмов у краснокрылых трупиалов *Agelaius phoeniceus*, попутно опубликовав несколько работ по их социальному поведению. Затем он долгое время работал в Кении, где изучал изменчивость песни и социальную организацию у нектарниц *Nectariniidae* и очень интересных ткачиков – вдовушек *Viduinae*, которые являются облигатными гнездовыми паразитами. В последние годы Пэйном проведены исследования популяционной экологии и песенных диалектов индиговых овсянок *Passerina cyanea* в США (Payne 1982, 1983).

Чтобы познакомиться с позицией Пэйна, рассмотрим некоторые его результаты, полученные при изучении социального поведения и вокализации вдовушек (Payne 1979, 1985). Это мелкие птицы из семейства ткачиковых *Ploceidae*. Самки подбрасывают яйца в гнёзда других видов ткачиков. Все вдовушки полигамны и наделены ярким половым диморфизмом. Самцы занимают и рекламируют с помощью пения свои территории, которые служат исключительно для спаривания. Так же как и у шалашников, молодые самцы не имеют своих территорий, но обычно держатся возле территорий взрослых самцов-доминантов и имеют возможности наблюдать за их поведением. Так же как и у шалашников, частота спаривания у разных территориальных самцов вдовушек резко различна.

Каждый самец вдовушки владеет 20-30 вариантами песни, причём сходство репертуаров разных самцов тем выше, чем ближе к друг другу их территории. И молодые, и взрослые самцы обучаются песням как от конспецифичных самцов, так и от самцов вида-хозяина. Популярность взрослого самца у молодых самцов в роли модели для копирования, иными словами – в роли учителя пения, прямо пропорциональна частоте визитов самок на его территорию и соответственно – частоте спаривания.

Пэйн внимательно изучил изменчивость песенных вариантов. Выяснилось, что почти все варианты, исполняемые данным самцом, со временем постепенно меняются. Интенсивность и скорость этих изменений зависит от того, насколько данный вариант песни распространён в конкретной локальной группе соседних самцов и во всей популяции в целом. Если вариант пользуется широкой популярностью, то самцы, прислушиваясь к пению друг друга, постоянно корректируют собственное исполнение в соответствии с общепринятым стандартом. Тем самым увеличивается продолжительность жизни данного варианта. Если же вариант непопулярен и не находит социальной поддержки, то через некоторое время он видоизменяется настолько, что, по существу, становится уже другим вариантом. Наличие данного варианта хотя бы в репертуаре двух соседних самцов уже существенно способствует его консервации. Касаясь же источников новых песенных традиций у вдовушек, Пэйн, наряду с градуальным накоплением малых изменений в индивидуальных репертуарах, указывает и на важную роль непредсказуемых изменений в составе групп соседствующих друг с другом самцов.

В сущности Пэйн сделал только один шаг в сторону от этологических традиций, отказавшись от попыток представить всё разнообразие вокализации в виде списка дискретных, стереотипных «типов песни». Тем не менее, этот шаг перенёс его через глубочайшую пропасть, проходящую ныне через всю обширную область исследований по биокоммуникации, и позволил ему нарисовать, с моей точки зрения, необыкновенно яркую, динамичную и привлекательную картину, где в равной степени учтены как континуальная в своей основе природа вокализации птиц, так и стохастические механизмы её социального контроля.

Вероятно, это впечатление сложилось не только у меня, коль скоро гипотеза «социальной адаптации», предложенная Пэйном и нашедшая солидный фундамент в тщательных экспериментальных исследованиях Баптисты, сегодня пользуется наибольшей популярностью в сфере изучения микрогеографической изменчивости песни птиц. И хотя в названии гипотезы фигурирует слово «адаптация», по своей сути концепция Пэйна-Баптисты не имеет ничего общего с ортодоксальным

селекционизмом Бейкера, который видит в песне однозначно детерминированный, построенный по принципу «стимул–реакция» механизм, обеспечивающий избирательное скрещивание максимально приспособленных к данному местообитанию партнёров. Принцип «стимул–реакция», по представлениям Бейкера и его последователей, мобилизуется в тот ключевой момент, когда самка приступает к образованию пары, причём соответствие диалектной принадлежности потенциальных супругов провозглашается ведущим, если не единственным критерием становления взаимной симпатии. Ещё раз напомню, что по мнению авторов гипотезы «генетической адаптации», обучению во всей системе коммуникации в популяции отводится предельно скромная роль. В сущности в нём даже нет нужды, ибо жёсткая преемственность песни от отца к сыну может быть обеспечена чисто генетическими механизмами. Тем самым песня рассматривается как дискретный, стереотипный, неизменный во времени символ приспособленности особей, возникший в процессе эволюции специально для этих целей и практически полностью изолированный от всех прочих аспектов существования социума.

В противовес этому, гипотеза «социальной адаптации» наделяет песню широким спектром социальных функций. В центре внимания исследователей оказываются прежде всего взаимоотношения особей в конкретных социальных группах, в роли которых у певчих птиц выступают группировки самцов (брачных пар), занимающих территории по соседству друг с другом. Каждая такая группировка представляет собой более или менее интегрированную общность индивидов, между которыми сплетается сложная сеть симметричных и асимметричных отношений, распутать которую зачастую невозможно без исчерпывающей информации об истории формирования данной группы. Естественно, что песня, будучи существенным элементом коммуникативной системы, сполна вовлекается в эту сеть, причём взаимное копирование, имитация, обучение наряду с импровизацией как в зеркале отражает эту сеть отношений и широко используется членами группы как эффективный механизм социальных манипуляций. Например, по мнению Пэйна, имитация молодыми самцами песни взрослых самцов-резидентов, занимающих территории в первую очередь, может облегчать приобретение ими территорий, ибо экспериментально показано, что территориальные самцы менее агрессивно реагируют на воспроизведение магнитофонных записей тех песен, которые имеются в их собственном репертуаре. И хотя сама по себе эта гипотеза представляется мне несколько умозрительной и производит впечатление дежурного реверанса в сторону грандиозного храма социобиологических мифов, в целом позиция Пэйна выглядит подкупающее. В его системе взглядов песня вообще не несёт в себе никакого специального «значе-

ния» и функционирует прежде всего в роли социального регулятора, что не только не отрицает, но и предполагает её высокую изменчивость.

Дискуссии о диалектах пока конца не видно. И Майк Бейкер, и Льюис Баптиста, и Роберт Пэйн необыкновенно изобретательны, энергичны и плодовиты, в ходе исследований они в полной мере эксплуатируют свою истинно американскую предприимчивость и соответствующие технические возможности. По существу, ни один из выпадов сторон не остаётся без ответа, причём, пожалуй, самым коварным участником дебатов стала сама белоголовая зонотрихия, которая отвечает на вопросы исследователей совершенно по-разному, в зависимости от того, спрашивает ли её Баптиста или Бейкер.

Перед нами весьма распространённая в науке ситуация, когда две альтернативные теоретические доктрины конкурируют друг с другом. Каждая из них своими корнями уходит в магистральные, наиболее общие тенденции, определяющие ныне формирование наших представлений о биокоммуникации (Панов 1983а, б).

Оба примера, приведённые в статье, в той или иной степени лишь иллюстрируют эти тенденции, хотя список подобных иллюстраций не-трудно расширить, если обратиться к любой конкретной области исследований по биокоммуникации. Одна тенденция проявляется в стремлении исследователей следовать традиционным представлениям о биокоммуникации как о высоко упорядоченном обмене дискретными, специализированными, стереотипными сигналами, наделёнными специфическим значением, поддающимся расшифровке на языке наблюдателя. Корни этой тенденции уходят в недра классической этологической теории поведения животных, тогда как её относительно молодая поросль образует пышную крону современной зоосемиотики. Легко видеть, что и работу Борджи о половом отборе у шалашников, и Теорию «генетической адаптации» Бейкера объединяет прежде всего принадлежность к этой тенденции.

Альтернативная система взглядов строится на совершенно иных методологических принципах, и прежде всего она опирается на принципы континуальности и стохастичности всех социальных процессов, в том числе и коммуникативных. Будучи поистине знамением времени, эти принципы ныне всё глубже укореняются во всех сферах исследований по биокоммуникации. Более того, стало вполне очевидно и то, что общение у животных, поддержание целостности их группировок разного ранга, может эффективно обеспечиваться совершенно не-специализированными для целей коммуникации сигналами, например, по упомянутому выше принципу сигнальных полей или путём простого взаимного наблюдения друг за другом. Иными словами, система обмена информацией в популяциях многих видов животных не-

отделима от всех прочих проявлений жизнедеятельности особей данного вида. Всё это заставляет с большой осторожностью относиться к оценке коммуникативных функций тех сигналов, которые кажутся нам специально созданными для передачи информации. Осторожность здесь просто необходима, ибо в противном случае, глядя на замысловатый танец виноградных улиток, можно легко забыть о том, что в силу врождённой близорукости участники этого впечатляющего ритуала просто не видят друг друга.

## Литература

- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные биологические поля и их значение в жизни животных // *Журн. общ. биол.* **34**, 6: 808-817.
- Панов Е.Н. 1983а. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // *Итоги науки и техники: Зоология позвоночных*. М.: 7-70.
- Панов Е.Н. 1983б. Эмпирический факт и его трактовка в этологии // *Теоретические проблемы современной зоологии*. Пущино: 104-119.
- Baker M.C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*) // *Evolution* **29**: 226-241.
- Baker M.C., Thompson D.B., Sherman G.L., Cunningham M.A. 1981. The role of male vs. male interactions in maintaining population dialect structure // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* **8**: 65-69.
- Baker M.C., Cunningham M.A. 1985. The biology of bird-song dialects // *Behav. Brain Sci.* **8**: 85-133.
- Baptista L.F. 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) // *Univ. Calif. Publ. Zool.* **195**: 1-52.
- Baptista L.F., Petrinovich L. 1984. Social interaction, sensitive phases and the song template in the white-crowned sparrow // *Anim. Behav.* **32**: 172-182.
- Borgia G. 1985. Bower quality, number of decorations and mating success of male satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*): an experimental analysis // *Anim. Behav.* **33**: 266-271.
- Borgia G. 1986. Sexual selection in bowerbirds // *Amer. Sci.* **76**: 45-57.
- Cunningham M.A., Baker M.C., Boardman N. 1987. Microgeographic song variation in the Nuttal's white-crowned sparrow // *Auk* **89**: 261-275.
- Diamond J.M. 1982. Evolution of bowerbirds bowers: animal origin of aesthetic sense // *Nature* **297**: 99-102.
- Diamond J.M. 1986. Biology of birds of paradise and bowerbirds // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 17-37.
- Diamond J.M. 1987. Bower building and decoration by bowerbird *Amblyornis inornatus* // *Ethology* **74**: 177-204.
- Payne R.P. 1978. Microgeographic variation in song of splendid sunbirds *Nectarinia coccinigaster*; population phenetics, habitat and song dialects // *Behaviour* **65**: 282-308.
- Payne R.P. 1979. Song structure, behavior, and sequences of song types in population of village indigobirds *Vidua chalybeata* // *Anim. Behav.* **27**: 997-1013.

- Payne R.P. 1982. Ecological consequences of song matching: breeding success and intraspecific song mimicry in indigo bunting // *Ecology* **63**: 401-411.
- Payne R.P. 1983. The social context of song mimicry: song matching dialects in indigo bunting (*Passerina cyanea*) // *Anim. Behav.* **31**: 788-805.
- Payne R.P. 1985. Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeata* // *Z. Tierpsychol.* **70**: 1-44.
- Petrinovich L., Baptista L. 1984. Song dialects, mate selection and the breeding success in white-crowned sparrow // *Anim. Behav.* **32**: 1978-1088.
- Schneirla T.C. 1965. Aspects of stimulation and organization in approach-withdrawal process underlying vertebrate behavioral development // *Advances in the Study of Behavior*. New York, **1**: 1-74.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 470: 425-428

## Охотниче поведение полевого луня *Circus cyaneus* в горно-таёжной части Южного Алтая

Н.Н.Березовиков

Лаборатория орнитологии и герпетологии, Институт зоологии Центра биологических исследований Министерства образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алматы, 050060, Казахстан. E-mail: berezovikov\_n@mail.ru

Поступила в редакцию 30 марта 2009

В 1978-1986 годах полевой лунь *Circus cyaneus* был сравнительно обычной птицей в котловине озера Маркаколь. Он населял лугово-степной и горно-таёжный пояса по склонам окружающих озеро хребтов: Курчумском, Азутау и Сорвенковского белка (Кабинские горы), где пара от пары поселялась в среднем через каждые 5-6 км. Наиболее часто полевой лунь встречался по склонам гор у нижней границы лиственничного леса (1450-1600 м н.у.м.), где заселял разреженные лиственничники с густым травостоем, зарослями смородины красной, жимолости алтайской, спиреи средней и малины лесной, среди которых мы находили его гнёзда. Гнездятся луны также по остеинённым кустарниковым склонам гор с многочисленными выходами или нагромождениями камней, а отдельные пары жили на приозёрных высокотравных лугах с кустарниками. Реже полевой лунь встречался на гнездовании в поясе лиственничного верхолесья на высотах 1800-1900 м над уровнем моря (Березовиков 1983, 1989).

Как известно, пищу полевого луня составляют различные мелкие животные: мышевидные грызуны, суслики, лягушки, ящерицы, крупные насекомые, мелкие птицы, иногда величиной до серой куропатки