

# СУЩЕСТВУЕТ ЛИ ОТБОР НА РИТУАЛИЗАЦИЮ: НОВАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ ДЕМОНСТРАТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПТИЦ

## I. ПРЯМАЯ ЭМПИРИЧЕСКАЯ ПРОВЕРКА УТВЕРЖДЕНИЙ ТЕОРИИ (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ОТРЯДА *PICIFORMES*)

В.С. Фридман

Whether selection by the ritualization exists: a new theoretical approach to the evolution of signals of birds. I. Directed field verifying the ritualization's theory answers (for example Piciform birds). - Fridman V.S. - Berkut. 4 (1). 1995. - The theory of ritualization (which is the unique theory of the evolution of birds signalling last time) consists some law-governed corollaries from his logical structure. This corollaries can be verified in field experiment. This corollaries are: 1) Signal's form evolved in causal connection with motivation or its conflict, underlying this signals. 2) The signal's form is adaptive and evolved under the control of natural selection in its stabilized form, modified this form in causal connection with development of the key adaptation of this species. 3) The ritualized demonstrations are releaser signals. Its releaserness is causal connected with demonstrativeness, stereotypeness and garish of signals. This characters of all signals are established in the evolution as a result of ritualization natural selection. 4) The signal's form evolved under modifying effect of natural selection. 5) The pre-demonstration's form a priori consists the information about future social function of this releaser signals, which is an evolutionary product of this pre-demonstration. 6) The phylogenesis of ritualized demonstration in its causes and effects is indiscernible from usually evolution of morphology. An experimental approach to the field verifying this corollaries are fulfilled. There are this results this verifying: 1) The signal's form is not corollary the motivation or its conflict, underlying the signals and elicited by stochastically rule. 2) The signal's form is not corollary from the key adaptation the species. 3) The ritualized demonstrations are releasers or emotive signals. 5) The pre-demonstration's form did not consist the information about the future motivation, which underlayed the future releasers. 6) The phylogenesis of releaser and emotive signals are a neutral stochastic evolution by M. Kimura. 7) The development of social function of releaser signal, which have adaptiveness, is real only on the way of progressive specialization the signals repertoire from one motivation. We can show this in including the releasers number of the homological motivations and in including the number of departments on the motivation scale.

Key words: woodpecker, behaviour, ritualization, signal, demonstration, evolution.

Теория ритуализации - в настоящее время единственная, в которой рассматриваются механизмы эволюции к ритуализированным демонстрациям. Хотя она часто критикуется, в работах, посвященных рассмотрению ее слабых сторон (Панов, 1978, 1983), нет позитивной альтернативной программы. Вместе с тем, эта теория содержит ряд закономерных следствий из своих исходных посылок, эмпирическая проверка которых позволила бы оценить их состоятельность. Такая проверка до сих пор не произведена, в том числе и потому, что в явном и полном виде концептуальная основа теории ритуализации не была сформулирована. Работы, в которых в позитивной форме изложено ее содержание (Lorenz, 1935, 1937, 1939; Tinbergen, 1951; Moynihan, 1970; Baerends, 1975), позволяют обозначить такие следствия из нее, которые могут быть фальсифицированы:

1. Форма сигнала является отражением той мотивации либо конфликта мотиваций, о которых он сигнализирует. Этим запрещается раздельное изменение формы и функции сигналов. Это условие должно выполняться для стереотипности и сложности поз.

2. Форма сигнала отражает ключевую адаптацию вида. Она адаптивна и, как таковая, подвергается воздействию стабилизирующего отбора. Ключевую адаптацию мы понимаем в смысле А.С. Раутиана (1988) как такое голомор-

фологическое новообразование у данного вида, из которого логически выводимы по корреляциям все его особенности. Этим запрещается стохастическое конструирование репертуара по пуассоновскому или биномиальному закону.

3. Ритуализированные демонстрации являются релизерными, то есть однозначно воздействующими на оппонента, сигналами. Релизерность неразрывно связана с броскостью, экстравагантностью и стереотипностью сигналов, которая достигается в результате отбора на ритуализацию. Этим запрещается существование нерелизерных и в то же время ритуализированных демонстраций.

4. Будучи адаптивной, форма сигнала изменяется под действием отбора на ритуализацию, создающего релизеры. Этим запрещается любое стохастическое и селективно-нейтральное преобразование формы сигнала. Это условие должно выполняться при стабильной социальной системе поселений.

5. Форма преддемонстрации сама по себе несет информацию о той мотивации, которую она будет выражать, став релизером. Этим запрещается преобразование в релизер любого элемента повседневного поведения.

6. Эволюционные закономерности преобразования ритуализированных демонстраций представляют из себя обычную адаптивную эволюцию морфологии. Этим запрещаются такие

модусы эволюции демонстраций, скорость которых зависит только от времени дивергенции видов.

7. В поведении птиц в ситуациях, подверженных правилу дестабилизации (см.: Раутиан, 1988), ожидается возрастание изменчивости вкупе с появлением формы сигналов всех видов рода, в том числе и относящихся к филогенетическим линиям не данного вида, а также профетических этологических признаков; аналогичное преобразование репертуара должно наблюдаться в поведении гибридных особей, а также в репертуаре смешанных пар, описанного в нашей работе (Фридман, 1993г). Этим запрещается актуализация при дестабилизации предковых признаков по ветвям генеалогического дерева. Это условие должно выполняться при любом дестабилизирующем действии на поведение.

8. Изменение сигнального репертуара и мотивационного обеспечения отдельных демонстраций возможно в любое время, а не только в периоды видообразования. Этим запрещается сопряженность видообразования биологических видов и изменений репертуара

9. Релизерные демонстрации являются стереотипными и демонстративными, причем степень развития этих качеств прямо пропорциональна эффективности. Чем она выше, тем выделимее он из поведенческого континуума. Этим запрещается существование нерелизерных сигналов, но выделимых из поведенческого континуума.

10. Эволюция формы и функции сигналов происходит сопряженно; этим запрещается существование функционально не означенных (хотя бы в силу коррелятивной связи) изменений формы сигналов, а также изменения формы сигналов, предшествующие изменениям их функции.

Если рассматривать, как это сделано классическими этологами, теорию конфликта мотиваций (Tinbergen, 1951, 1959; Moynihan, 1970) вкупе со следующими из нее концепциями эмансипации (Baerends, 1975) и типичной интенсивности (Morris, 1958) как закономерное развитие и дальнейшее продвижение вперед учения К. Лоренца об эволюции релизерных сигналов, то из посылки о том, что теория конфликта мотиваций есть дальнейшее развитие теории ритуализации, вытекают выведенные ниже следствия, могущие подвергнуться проверке наблюдением в природе (все приведенные ниже следствия должны выполняться как при стабильной социальной системе, так и при ее становлении, но не в дестабилизированном ее состоянии):

11. Сигналы, выражающие мотивацию в чистом виде, не отличаются по своей ритуали-

зированнойности от преддемонстраций. Наоборот, сигналы конфликта мотиваций ритуализированы тем сильнее, чем ближе друг к другу сила этих мотиваций. Этим запрещается наличие неамбивалентных сигналов, ритуализированных сильнее, чем амбивалентные.

12. Адекватное разрешение социальных взаимодействий достигается наиболее ритуализированными, а, следовательно, и наиболее амбивалентными сигналами при любых вариациях степени стабильности социальной системы. Этим запрещается адекватное разрешение взаимодействий неамбивалентными сигналами.

13. В процессе приспособления формы сигнала к типичной для данного аспекта социальной системы интенсивности взаимодействий (в том числе и онтогенетическом) происходит стабилизация релизерного действия сигналов. Этим запрещается инвариантность функции релизера вне типичной интенсивности социальных взаимодействий.

14. Наиболее эффективный и наиболее амбивалентный релизер имеет свойство эмансипации - распространения и на иные контексты, в которых он используется как сигнал внимания. Этим запрещается монофункциональность действия наиболее эффективных релизеров.

15. Разрешение конфликта мотиваций достигается путем эндогенной смены конфликтующих мотиваций, ускоряемого обменом амбивалентных сигналов, основной функцией которого является подавление всех мотиваций, кроме одной. После разрешения такого конфликта релизерная коммуникация исчезает. Этим запрещается адекватное разрешение взаимодействий вне конфликта мотиваций.

С другой стороны, при попытке построения (к сожалению, не давшей чего-либо большего, кроме весьма справедливой критики) альтернативной концепции (Панов, 1978, 1983) исследователи исходят из положения об отсутствии релизерного действия сигналов, семантической вырожденности репертуара и прямой связи степени сложности и стереотипности демонстрации с тем уровнем общего возбуждения, при котором она генерируется.

Из вышеизложенного видно, что теория ритуализации представляет из себя теорию прогрессивной специализации как основного направления эволюции ритуализированных демонстраций. В согласии с ней эволюция формы и функции сигналов должна быть полностью аналогична эволюции формы и функции адаптивных морфоструктур. Вследствии этого в конкретных филогенетических реконструкциях возможно обращение с этологическими признаками как с обычными морфологическими, что блестяще продемонстрировал К. Лоренц (Lorenz, 1941) в ходе анализа филогенеза подсемейства *Anatinae*.



В результате наших исследований формы и функции ритуализированных демонстраций различных видов родов *Dendrocopos* и *Picoides* фауны СНГ была произведена экспериментальная проверка этих утверждений; часть ее результатов опубликована (Фридман, 1992а, 1993а). Они были частично опровергнуты; кроме того, обнаружались новые свойства ритуализированных демонстраций, не учтенные теорией ритуализации. На этом основании мы сочли, что она не проходит фальсификационный тест по Попперу (1983). Поэтому мы разработали альтернативную гипотезу об эволюции ритуализированных демонстраций, которая излагается в настоящей работе. Материал разделен на четыре сообщения: в первом содержатся данные по прямой экспериментальной проверке следствий из теории ритуализации, во втором излагается проверка косвенных следствий и обсуждение экспериментального материала, в третьем - логический анализ структуры теории и в четвертом строится альтернативная ей.

Настоящая статья приобрела свой современный вид в результате заинтересованного обсуждения ее положений Г.Н. Симкиным, И.В. Седлецким и Г.Ю. Любарским. Всем названным лицам автор приносит свою глубокую благодарность.

## Материал и методика

Материал был собран в течение 1984-1993 гг., в основном в Московской области, где проводились круглогодичные многолетние наблюдения за индивидуально опознаваемыми птицами на двух постоянных площадках с 1984 г. Места наблюдений располагались в национальном парке "Лосиный остров" Мытищинского района и близ с. Павловская Слобода Истринского района (площадь этих участков - 0,55 и 0,32 км<sup>2</sup>. соответственно). С 1989 г. велись наблюдения близ с. Загряжское Орехово-Зуевского района (0,95 км<sup>2</sup>) и в рыбхозе "Лотошинский" Лотошинского района (1,23 км<sup>2</sup>). В различные годы и сезоны на них обитало 16-12, 5-9, 21-26, 38-27 птиц соответственно. Виды дятлов, не обитающие в Московской области, изучались в ходе экспедиций, сроки и маршруты которых представлены в таблице 1. Поведение гибридов *D. major* x *D. syriacus* проанализировано в контекстах образования пар и территориально-агрессивном в январе-феврале 1993 г. близ Симеиза (Крым) - 7 особей и во Львовской области в марте-апреле 1990 г. (12 особей). В наше отсутствие на постоянных площадках в Московской области наблюдения проводились сотрудником Института биологии

гена РАН А.И. Мельниковым, за что мы приносим ему свою сердечную благодарность.

Птицы индивидуально метились родамином В и губной помадой. *D. major* индивидуально опознавались по типу рисунка 6-й пары рулевых, крайне изменчивому у этого вида. Всего помечено более 35 птиц каждого вида, за исключением *D. canicapillus* и *D. kizuki*: их помечено по 15 птиц. *D. major* помечены в количестве более 55 особей. Для индивидуального мечения птицы отлавливались сачком на ночевочных дуплах. Опыты с *D. major*, *D. minor*, *D. leucotos*, *P. tridactylus* показали, что лишь в первую ночь после мечения птицы меняли ночевочное дупло, после чего во всех случаях возвращались к старому дуплу. Кроме корпуса меченых птиц, создавали корпус контрольных птиц в таком же количестве: их отлавливали и "красили" этиловым спиртом.

Каждая площадка разбивалась на квадраты 50 x 50 м. Поведение птиц изучали двумя способами. Первым из них было многократное картирование поселений с нанесением на карту всех перемещений особей, всех их социальных взаимодействий, а также фиксированных центров социальной активности - "кузниц", ночевочных и гнездовых дупел, кормовых, барабанных и токовых деревьев и пр. Вторым способом изучения социального поведения дятлов было тотальное хронометрирование всех форм активности птиц с записью хронометражей на магнитофон.

При описании поведения мы не разделяли а priori демонстративное и повседневное поведение - наоборот, такое разделение явилось результатом нашей работы. Мы приняли схему иерархической организации демонстративного поведения, впервые предложенную А.А. Вагнером и развитую Е.Н. Пановым (1978, 1983) с нашими добавлениями (Фридман, 1992а, 1993а). За низший уровень иерархии элементов демонстративного поведения нами были приняты так называемые элементарные двигательные акты (ЭДА). ЭДА считался отдельным, если время удержания этого ЭДА было много больше времени, за которое орган переходит из позы, принятой нами за обыденную (положение корпуса птицы при дневном отдыхе, поскольку это удерживаемая дятлами наиболее длительное время поза) в измененную, формируя этот ЭДА. Разрешающая способность хронометрирования в природе - это изменения, длящиеся более 0,1 с. Наблюдения показали, что для большинства элементов поведения, время удержания составляет более 1 с., в то время как время перехода - порядка 0,2-0,6 с. В том случае, если время перехода много меньше времени, которое тратит наблюдатель на словесное описание, использо-

Места и сроки сбора материала по различным видам дятлов  
Places and dates of the data collecting on different woodpecker species

Месяц Month	Год Year	Место исследования Place of the research
I-II	1986	Грузия, Южная Осетия
VI-VII	1986	с. Дань Корткеросского района Коми республики
VII-VIII	1986	Центрально-Черноземный заповедник, Курская и Белгородская области
IV, VIII	1989	с. Труд Ульяновского района Калужской области
V	1989	дельта р. Самур (южный Дагестан)
III-IV	1990	с. Товщив Львовской области, Украина
VII-VIII	1990	хр. Кунгей- и Терскей-Ала-Тоо, Киргизия
IX	1990	с. Занадворовка Хасанского района Приморского края
VIII-IX	1991	г. Нальчик, Кабардино-Балкария.
V	1992	станционар ИЭМЭЖ "Малинки" Московской области
VII	1992	Дарвинский заповедник, Вологодская область
I-II	1993	г. Симеиз, Крым, Украина
VI-VII	1993	Лазовский заповедник, Приморский край

техники хронометрирования. Если бы было большое количество поз с 9-11 ЭДА, то ничто в методике не мешало бы их регистрировать. Единственным исключением здесь может быть неспособность зафиксировать большое количество ЭДА за время удержания позы, но для купирования и этой возможности мы наиболее сложные позы снимали на киноплёнку.

вали дву- и однобуквенный шифр ЭДА. Если наблюдатель успевает, сказав 2 буквы и цифру (первая буква - название класса ЭДА (ЭДА позы, локомоторные и пр., см.: Фридман, 1993а), вторая буква - название серии движений, например, движения головой, цифра в третьей позиции - номер сигнала в трансформационной серии) шифра данного ЭДА, начать отслеживание нового ЭДА, использовали трехбуквенный шифр, вполне достаточный для поз с числом ЭДА менее 4. В случае, когда число ЭДА в позе было больше 4, применяли однобуквенный шифр ЭДА или же группы ЭДА, наиболее жестко скоррелированные, обозначались одной буквой. Например, поза Г включала в себя ЭДА АГ2 АА2 АЖ2 АБ3. В случае малейшего появления или исчезновения ЭДА из состава такой позы ей давали другое наименование, например Х. Для вычленения ЭДА использовали более 1500 ч хронометража по каждому из видов, включающих в себя более 200 агрессивных, брачных и дружественных взаимодействий. Таким образом, введение шифра ЭДА существенно уменьшает время наговаривания на магнитофон, которое становится сравнимым со временем смены поз.

Выделение ЭДА подробно обсуждается в ряде работ (Панов, 1978; Фридман, 1992а, 1993а). Комплекс ЭДА, появляющихся одновременно, образует единицу второго уровня - позу в том случае, если между появившимися одновременно ЭДА существуют жесткие коррелятивные связи, устойчивые и не варьирующие при сравнении выборок, собранных в различное время и в различных местах. Поэтому монотонно убывающее распределение частот различных чисел ЭДА в позах не является артефактом

секвенциях поведения друг за другом, образуют (в тех случаях, когда соответствующие коэффициенты корреляции высоки, достоверны и устойчивы) временные последовательности поз - единицы III уровня иерархии элементов поведения. Более высоких уровней иерархии мы не выделяли, в отличие от Е.Н. Панова (1978), который вводит единицы IV и V уровней. На наш взгляд, в этом случае происходит априорное привнесение функции вышеописанных уровней, которая должна быть результатом, но не условием исследования. Кроме того, единицы этих уровней не следуют логически из комбинаторики элементов нижележащих уровней, что заставляет нас отказать от их выделения.

Для всех выделенных элементов поведения рассматривали их воздействие на второго коммуниканта. В результате этих исследований получали кривую распределения вероятностей того или иного ответа на данный сигнал. По ней определяли степень релазности сигнала - его способности вызывать однозначный ответ у партнера по взаимодействию. Степень стереотипности данного сигнала оценивали как величину, обратно пропорциональную дисперсии балльных оценок отклонений исполнения данной позы от самого обычного варианта. Уровень неспецифического возбуждения исчисляли двумя способами. С одной стороны, он прямо пропорционален времени, прошедшему с начала взаимодействия, поскольку уровень неспецифической активации в таких секвенциях монотонно растет (Панов, 1978). С другой стороны, использовали подход Е.Н. Панова (1978): ЭДА в трансформационной серии одного органа его положения выстраивали так,



чтобы степень изменений по сравнению с нулевой точкой нарастала: по ней и оценивали уровень неспецифического возбуждения. Оба метода дали сходные данные, поэтому в статье приводятся результаты только первого из них.

Под эффективностью сигнала понимали его способность воздействовать на разрешение какого-либо типа социальных взаимодействий в сторону повышения устойчивости системы-социум в целом. Для выявления внутренних факторов, определяющих вероятность появления того или иного сигнала, использовали дисперсионный анализ, а также анализ переходных вероятностей в секвенциях. Для каждого данного элемента поведения определяли путем подсчета на пересечении строки и столбца в соответствующей матрице вероятность его появления вслед за данной позой данного коммуниканта и после данной позы второго коммуниканта, а далее использовали дисперсионный анализ (пакет MANOVA программы SPSS/pc+), где независимыми переменными были индикаторы мотивации, такие, как расстояние от центра участка, а также преществующие демонстрации данного или второго коммуниканта, и зависимыми - частота появления и релизерная эффективность сигналов, а также вероятность наступления того или иного исхода взаимодействия. Кроме того, оценивали вероятность влияния на продукцию данного ответа таких параметров контекста, как дистанция между оппонентами, их взаимная ориентация, расстояние от фиксированных центров социальной активности и та стадия годового цикла, на которой находятся дятлы, при помощи дисперсионного, корреляционного и регрессионного анализов.

Для построения филогенетического дерева изученных видов использовали обосновывающееся ниже на материале по функциональной морфологии ритуализированных демонстраций предположение о селективной нейтральности изменений их формы (аналогичный подход см.: Фридман, 1994). Для этого использовали матрицу таксон x признак, в которой в качестве состояний признаков были проставлены частоты встречаемости отдельных, выделенных нами как индивидуальные, сигналов в составе списка (они считались признаками), для которых можно было уверенно говорить об отсутствии селективных ограничений на их форму. Дело в том, что адаптивная эволюция демонстраций предполагалась в теории ритуализации; после того, как были получены первые факты, поставившие под сомнение последнюю и показавшие селективную нейтральность формы демонстраций (кроме адаптивных релизеров), мы получили право применять к сигналам методы анализа нейтральной эволюции.

Сигналы, обнаруживающие адаптивное ограничение формы (в основном это сигналы, форма которых, как установлено К.Н. Благо-склоновым (1988, 1991) отражают умение данной особи осуществлять критическую адаптацию и сходство по ним не отражает родства. Далее матрицу преобразовывали в филогенетическое дерево в программе PAUP, версия 2.4.1, с укоренением дерева во внешней группе. В качестве внешней группы был взят седой дятел *Picus canus*, на основании представленной Л.П. Познаниным (1949) схемы эволюции семейства *Picidae*. Кроме деревьев по сходству списков сигналов, было также построено дерево, отражающее эволюционные взаимоотношения видов в плане развития адаптации к долблению (использованы данные из работ: Burt, 1930; Познанин, 1949) с целью сравнения этих деревьев с деревом списков ритуализированных демонстраций. Этот анализ проводился вручную. Экстравагантность демонстраций оценивали как число ЭДА, необходимых для перехода от обыденной позы к данной; основание для такой методики приводится в работе Е.Н. Панова (1978), демонстративность считали синонимом экстравагантности вслед за М. Мойнайном (Moynihan, 1970).

Сложность позы вычисляли по формуле Шеннона, в которой роль частоты ЭДА играет сила связи данного ЭДА в позе с другими ЭДА. Сила связи может иметь частотную интерпретацию в той мере, в какой при ее вычислении использовались частоты совместной встречаемости и невстречаемости двух ЭДА; поскольку именно они использовались для выделения поз, то это оправдано, тем более, что частота совместной встречаемости ЭДА в позе и сила связи положительно коррелируют. Все статистические переменные приведены по пособию Г.Ф. Лакина (1989). Данные обрабатывались с помощью стандартных пакетов статистических программ SPSS/pc+ и CSS. При этом неоценимую помощь оказал сотрудник Вычислительного центра Московского государственного педагогического университета Н.М. Большаков, которому мы глубоко признательны.

## Результаты

### 1. Распределение ЭДА по позам (проверка следствий 1, 2, 4, 10)

Прежде всего мы проанализировали у всех видов во всех контекстах частоту поз с данным числом ЭДА. Как и следовало ожидать, оно было монотонно-убывающим, то есть позы с наибольшим числом ЭДА в себе занимали меньшую долю в репертуаре. При этом даже в таких напряженных контекстах, как токование в присутствии токующего же территориального соседа, способного серьезно дезор-

ганизовать образование пары, форма этой кривой соответствовала распределению Виллиса ( $\chi^2 < 33,5$ ;  $P > 0,05$ ) для всех видов и контекстов. Сходные результаты ( $X$  от распределения Виллиса такой, что  $P > 0,05$ ) получены и в случае, если оценивать степень ритуализации позы через балльную оценку отклонений от исходного недемонстративного состояния (наша обработка данных (Serpell, 1989) по попугаям рода *Trichoglossus*;  $X = 4,23$ ,  $P > 0,05$ ). И в этом случае степень ритуализации поз во всех контекстах соответствует распределению кривой Виллиса, независимо от уровня неспецифической активации в данном контексте. Также такое распределение не зависит от того, высоки (*D. major*) или низки (*D. minor*) пороги возбуждения у данного вида.

Корреляция между уровнем неспецифического возбуждения и характером распределения недостоверна (индекс связи Чупрова = 0,097;  $P > 0,05$ ). Распределение сложности поз не коррелирует с распределением эффективности этих же поз как релизеров ни у каждого из отдельных видов ( $r = 0,08-0,11$ ;  $P > 0,05$ ), ни у всех видов монофилетического таксона в целом ( $r = 0,094$ ;  $P > 0,05$ ). Кроме того, степень сложности позы никак не коррелирует (соответствующие коэффициенты корреляции для каждого из видов 0,052-0,089;  $P > 0,05$  и для всех видов  $r = 0,074$ ;  $P > 0,05$ ) с уровнем неспецифического возбуждения, характерного для испускания данного сигнала, что противоречит утверждению Е.Н. Панова (1978) о наличии такой связи. Кроме того, наша обработка данных по попугаям рода *Trichoglossus* дает значительно меньшее значение  $X$  (0,86), если из состава этого рода исключить введенные в него формы парафилетического рода *Psittoteles*.

В области больших значений сложности сигналов обнаруживается достоверная положительная связь ( $r = +0,479$ ;  $P < 0,05$ ) между сложностью сигнала и уровнем общего возбуждения. Примечательно, что в этой части регрессии сосредоточены исключительно эмоциональные сигналы, вероятность появления которых по данным дисперсионного анализа зависит

от уровня общего возбуждения (в противоположность релизерным сигналам, зависящим от уровня специфической мотивации; определения и выделение релизерных и эмоциональных сигналов см.: Фридман, 1993а и ниже).

В противоположность вышеприведенным результатам для адаптивных релизеров форма сигнала и степень его сложности скоррелированы с его релизерной эффективностью, но не с уровнем общего возбуждения ( $r = +0,765$ ;  $P < 0,01$ ), а также с положением вида в ряду псевдофилогенеза развития адаптации, противоположной адаптации к долблению - адаптации к собиранию и выклеиванию корма с поверхности.

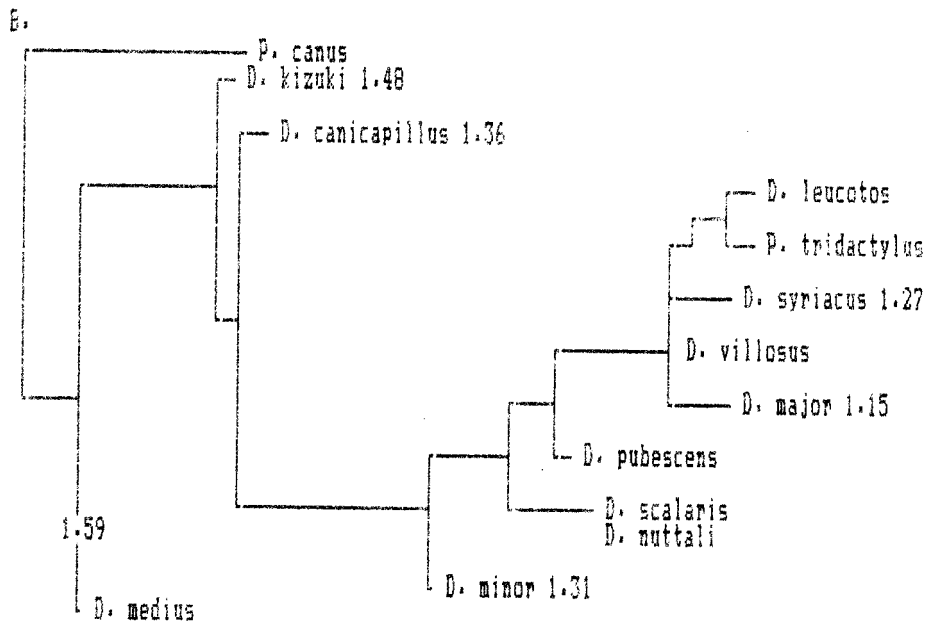
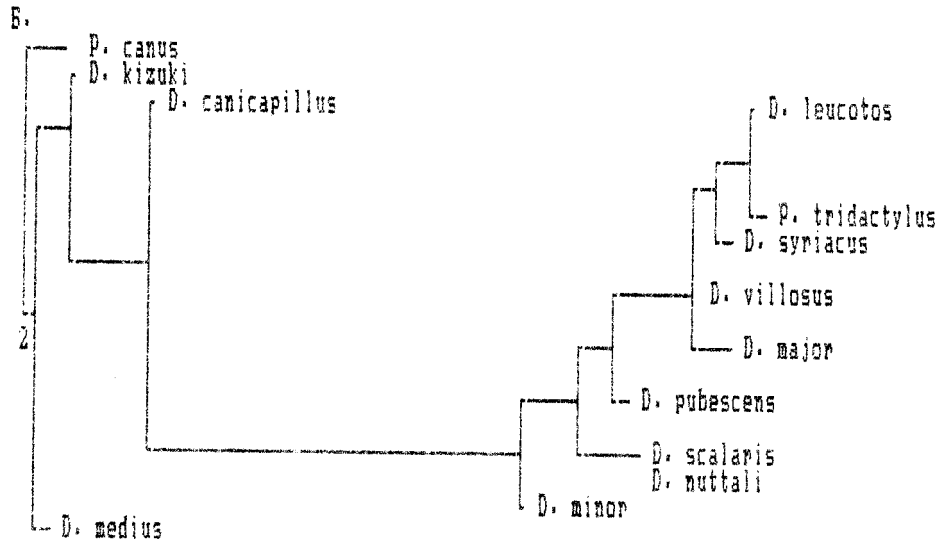
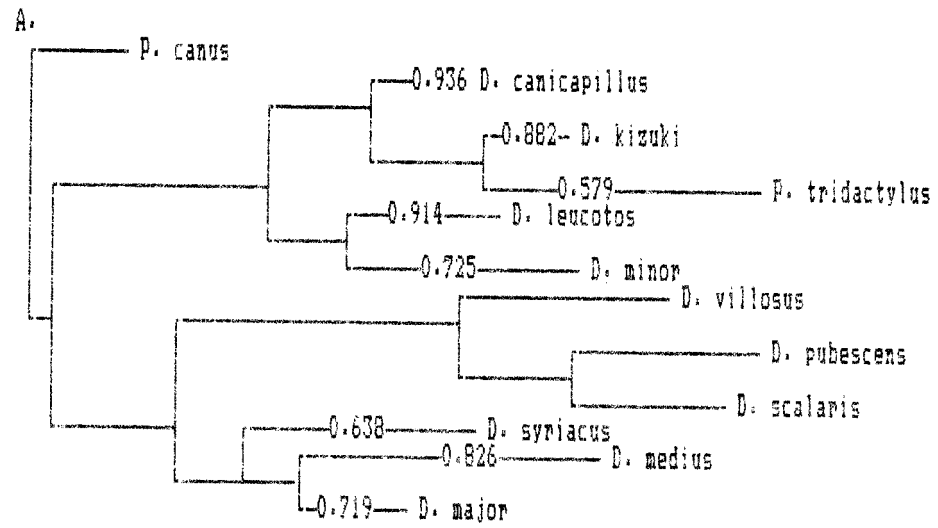
Сравнивая степень сложности используемых в репертуаре сигналов у различных видов, мы не обнаружили никакого закономерного распределения этой сложности для селективно-нейтральных (то есть распределенных в соответствии с кривой Виллиса, что предполагает возникновение в ходе стохастического процесса) демонстраций, ни в зависимости от положения вида на филогенетическом дереве, построенном по признакам селективно-нейтральных демонстраций (рис. 1А), ни в зависимости от положения вида на дереве степени развития специализации к долблению (рис. 1Б). В то же время для адаптивных релизеров видов фауны СНГ (демонстрация дупла) показана убывающая зависимость их сложности в соответствии с ходом ответвления филем на дереве, отражающем развитие специализации к долблению (рис. 1В).

## 2. Стереотипность, экстравагантность и эффективность сигналов (проверка следствий 3, 4, 9)

Связь между релизерной эффективностью и стереотипностью уже обнаружена нами ранее при анализе агрессивного поведения *D. major* (Фридман, 1993а). Однако введение в анализ сигнальных репертуаров прочих видов, а также различных контекстов социальной системы самого *D. major*, привело нас к мысли, что обнаруженная зависимость пред-

Полученные филогенетические деревья группы пестрых дятлов (внешняя группа - *Picus canus*). А - дерево, полученное по сходству формы селективно-нейтральных сигналов, Б - то же, полученное по спискам сходства остеологических индексов, отражающих адаптацию к долблению, В - то же, полученное по сходству списков адаптивных релизеров. Цифры на ветвях дерева - сложность сигналов.

The different phylogenetic trees, constructed by cladistic programs PAUP (version 2.4.1) for taxa pied woodpeckers with outgroup - the Gray Woodpecker. А. The tree, constructed for the characters of signals form homology, without adaptive releasers. Б. The tree, constructed for the characters of homology of osteological indexes, connecting with development the pecking during the evolution. В. The tree, constructed for the characters of the adaptive releaser's form homology. The number of the tree branches - signal's difficulty.



ставляет из себя закономерность, совершенно одинаковую у всех видов и во всех контекстах, поскольку в этой разнородной выборке данные по всем видам и всем контекстам укладываются на одну линию регрессии (различия регрессий достоверны лишь с  $P=0,113$ ). При этом данные по стереотипности преддемонстраций (элементов повседневного поведения) укладываются на иную линию регрессии, нежели по релизерным и эмоциональным сигналам, равно как и аналогичная зависимость для адаптивных релизеров ( $P<0,01$ ). В направлении от преддемонстраций через релизерные и эмоциональные сигналы к адаптивным релизерам возрастает наклон соответствующих кривых регрессии, причем особенно резко на последнем этапе, в то время как для преддемонстраций линия регрессии горизонтальна. Для первых двух категорий сигналов не обнаружены функциональные ограничения формы, отмеченные для последней категории. Это хорошо подтверждается различиями в росте стереотипности по мере нарастания эффективности: хотя и по причине не большей эффективности адаптивные релизеры не более стереотипны, но рост стереотипности происходит круче, то есть здесь и только здесь обнаруживается воздействие отбора на форму сигналов. Примечательно, что средняя стереотипность большинства релизерных и эмоциональных сигналов не обнаруживает ни для каждого отдельного сигнала, ни для репертуара в целом своей связи с положением вида на филогенетическом дереве ( $T=0,019$ ;  $P>0,05$ ). В то же время адаптивные релизеры обнаруживают связь собственной стереотипности с положением вида на дереве развития адаптации к долблению, то есть в зависимости от последовательности псевдофилогенеза развития адаптации к собиранию и редукции адаптации к долблению ( $T=0,876$ ;  $P<0,01$ ).

### 3. Состав сигнального репертуара особей: релизерные и эмоциональные сигналы (проверка следствий 5, 11, 12, 13, 14, 15)

Выделение релизерных и эмоциональных сигналов подробно описано в ряде наших работ (Фридман, 1992а, 1993а) и мы лишь вкратце коснемся этого процесса. После выделения ЭДА и конструированных из них поз и паттернов мы проводили анализ факторов, определяющих вероятность появления этих сигналов. Оказалось, что для всех контекстов потенциальные сигналы можно разделить на две группы. К первой группе относятся те сигналы, вероятность появления которых может быть интерпретирована как следствие определенного значения некоторой существующей в

природе переменной, причем для различных групп сигналов эта переменная различна. Это может быть расстояние от центра участка для сигналов контактной агрессии, либо число дней, прошедших от начала весеннего возбуждения для токовых сигналов. Так, выделяются ЭДА и позы, расположенные на градиенте расстояния от геометрического центра участка и появляющиеся в зависимости от его значений (дистантно-агрессивные демонстрации) или в зависимости от дистанции между особями (контактно-агрессивные демонстрации). Выделяются сигналы, расположенные на градиенте числа дней, прошедших с начала весеннего возбуждения (мотивация образования пары) или на градиенте числа дней, проведенных в холостом состоянии (мотивация поиска партнера). Эти переменные, в зависимости от значения градиента которых появляются сигналы, являются, с нашей точки зрения, внешним отражением мотиваций либо их конфликта. Например, расстояние от центра участка отражает конфликт мотиваций нападения и бегства, поскольку естественный отбор в этом случае из двух психологических состояний - страха и угрозы - сформировал единую мотивацию, для которой и подбираются сигналы. Поэтому в этом и только в этом контексте встречаются сигналы, отражающие конфликт мотиваций: в том случае, когда для создания мотивации используется одно психологическое состояние, например, половое возбуждение, сигналы, отражающие конфликт мотиваций, отсутствуют. Мы имеем соответствующие доказательства того, что избранные нами переменные являются указателями силы мотиваций: особенно это касается мотивации нападение-бегство у территориальных видов, поскольку такая корреляция между силой мотивации и значением соответствующей переменной была установлена в эксперименте (Хайнд, 1975).

Таким образом, если мы имеем  $i$  переменных, отражающих различные мотивации, то наши сигналы по результатам дисперсионного анализа, в котором значения этих переменных играют роль факторов, вызывающих появление соответствующих демонстраций, образуют  $i+1$  групп.  $I$  групп из них обнаруживают высокое (выше 0,3) и сильное воздействие ( $R$ -squared) величины соответствующей переменной на вероятность появления сигнала на данном мотивационном градиенте. Так выделяются группы сигналов, ассоциированные в своем появлении с тем или иным указателем на мотивацию. Перечень таких групп сигналов для *D. major* приведен в нашей работе (Фридман, 1993а).

На градиенте какой-нибудь мотивации сигналы, появление которых причинно обусловле-



но данной мотивацией, распределены закономерно. Прежде всего, частоты их появления в зависимости от конкретных значений градиента мотивации появляются закономерно, с незначительной трансгрессией (3-4 %). При этом, если градиент мотивации закономерно изменяется, то столь же закономерно по отношению к этому изменению на нем распределены и сигналы, модифицирующие поведение оппонента в различном направлении с разной эффективностью. Эта эффективность прямо зависит от положения сигнала на мотивационном градиенте ( $r=0,777-0,886$ ;  $P<0,01$ ), причем при сравнении различных видов выявляется, что степень скоррелированности действия сигналов и значений мотивационного градиента прямо пропорциональна и линейно зависит от степени важности данной мотивации в системе-социум ( $r=0,874-0,923$ ;  $P<0,001$ ; показатель линейности связи равен  $0,078$ ;  $P>0,05$ ).

Сигналы, наиболее эффективно вызывающие бегство противника, появляются лишь в центре территории. По мере продвижения к границе участка они сменяются на все менее и менее эффективные. На территории соседа они сменяются вызывающими его атаку позами подчинения. Истинно амбивалентный сигнал - замещающие прыжки - встречается только на границе участка. Он с равной вероятностью вызывает как агрессию, так и бегство, но основное его значение - "оставаться на месте". Аналогичным образом по мере хода тока у птиц появляются демонстрации, все более и более эффективно вызывающие возобновление тока после его прерывания по какой-либо причине. При этом результаты дисперсионного анализа факторов, влияющих на разрешение взаимодействий в сторону устойчивости социальных систем, показывают, что львиная доля информации о намерениях птицы (87,3-94,9 %) передается сигналами, отражающими мотивацию в чистом виде, а не их конфликт. Амбивалентные же сигналы, как и следовало ожидать, неспособны сильно модифицировать поведение партнера. Они используются лишь для задержания птицы на месте в положении неустойчивого равновесия на границе участка до тех пор, пока конфликт мотиваций не разрешится случайным перемещением конфликтующих птиц в ту или иную сторону по градиенту мотивации. После этого закономерно появляются сигналы, выражающие мотивацию в чистом виде, и конфликт разрешается. Примечательно, что амбивалентные сигналы не более ритуализированы, чем релизерные, и лежат на одной и той же линии регрессии, связывающей стереотипность и эффективность сигнала (Фридман, 1993а).

Сигналы, выражающие мотивацию в чистом виде, были названы нами релизерными, так

как они соответствуют определению релизерного сигнала (Logenz, 1935, 1937, 1939). Однако такие релизерные сигналы составляют лишь 24-33 % всех выделенных сигналов в репертуаре вида. Все прочие сигналы обнаруживают причинную связь своего появления лишь с одним параметром - уровнем неспецифического возбуждения. Эти сигналы не вызывают, будучи предъявленными в одиночку, никакой заметной реакции оппонента, кроме увеличения степени его общего возбуждения ( $R\text{-squared}=0,88$ ). Соответствующие сигналы распределены на оси, отражающей усиление общего возбуждения так же, как релизерные сигналы распределены на градиенте мотивации: друг за другом с малой трансгрессией. Причиной, обуславливающей появление таких сигналов, является исключительно уровень неспецифической активации: для одних сигналов высокий, для других - низкий.

Обнаруженные нами на агрессивных сигналах *D. major* ингибирующее действие эмоциональных сигналов (комбинируясь с релизерными сигналами в длительных взаимодействиях, они подавляют их эффективность в линейной зависимости от числа эмоциональных сигналов, примешанных к релизеру, см.: Фридман, 1993а) позднее было найдено и на других видах и других контекстах. Это заставляет нас считать, что эмоциональные сигналы представляют собой нефункциональный шум в канале связи. В тех случаях, когда возможности релизерной коммуникации исчерпаны (см. ниже) они, разрушая старые каналы связи, заставляют птицу перейти к продукции новых каналов либо сменить тип социальной системы. Дело в том, что, завися от уровня неспецифического возбуждения, появление эмоциональных сигналов при повышении частоты и длительности взаимодействий достоверно не отличается от экспоненциальной зависимости ( $X=0,62$ ;  $P>0,05$ ). Но, нарастая по экспоненте в напряженных взаимодействиях, эмоциональные сигналы вызывают экспоненциальное же лишение релизеров их релизерной силы, что ведет к росту вероятности повреждения для резидента также по экспоненте, и, в свою очередь это приводит к скачкообразной смене одиночной территориальности на иерархические отношения, более адаптированные к отражению мигрантов (Фридман, 1992б).

#### 4. Взаимовлияние формы и функции релизерного сигнала (проверка следствий 1, 6, 8, 10)

Выяснив, что репертуар всех видов состоит из релизерных и эмоциональных сигналов, перейдем к описанию воздействия функции релизерного сигнала на его форму. Прежде всего,

следует заметить, что формы релизерных сигналов, появляющихся вдоль мотивационного градиента, не коррелируют с координатой на этом градиенте (индекс связи Чупрова = 0,03-0,11 для разных видов и градиентов;  $P > 0,05$ ). Таким образом, в противоположность утверждениям классических этологов, демонстрации, скажем, нападения не несут в себе ничего такого, что бы заключало в себе угрозу а priori; это же относится и к демонстрациям бегства. Например, распластывание является позой подчинения у *D. major*, но позой угрозы у *D. kizuki*, в то время как классический этолог усмотрел бы в распластывании как таковом "подчинение". У *D. leucotos* распластывание входит в состав токовых релизеров, а у *P. tridactylus* вообще является эмоциональным сигналом. Следовательно - мы вправе отвергнуть одно из основных положений теории ритуализации о существовании нескольких основных мотиваций и их воздействии на форму поз, так что последняя может быть не любой (Moynihan, 1970). Нет, судя по всему, демонстрация любой мотивации может быть любой формы.

Аналогичные результаты получены при сравнении репертуаров различных видов. Поза или ЭДА одной и той же либо гомологичной формы могут быть или релизерными сигналами одной и той же мотивации, либо релизерными сигналами различных мотиваций, либо вообще эмоциональным сигналом. Никаких ограничений подобного рода свободного перемещения форм сигналов между контекстами обнаружить не удалось (кроме одного исключения, см. ниже). У каждого вида набор релизерных сигналов представляет собой случайную выборку из видового репертуара, а набор сигналов вида - случайную выборку из репертуара рода в целом (!) (X всегда таков, что  $P > 0,05$  для всех видов всех мотиваций). Единственным исключением здесь являются те релизеры, в форме которых отражается способность особей реализовывать наиболее трудные для себя части собственной ключевой адаптации и описаны нами под названием адаптивных релизеров. Они названы К.Н. Благосклоновым (1988) "узкими местами экологии вида". Так, например, 4 слабодолбящих дятла - *D. medius*, *D. kizuki*, *D. minor*, *D. canicapillus* - имеют форму релизеров, незначительно отклоняющуюся от случайной (индекс Мориситы более 2,  $0,1 > P > 0,05$ ). Это связано с наличием в их токовом поведении демонстрации предъявления дупла, содержащей вполне определенные, а не любые позы. Это подтверждает мнение К.Н. Благосклонова (1988), что естественный отбор способен оказывать влияние на форму тех релизеров, которые отражают способность особи адаптироваться к "узким местам" своей экологии (построение плавучего

гнезда у видов рода *Podiceps*, кормление самки самцом у некоторых *Passeres*). Поскольку у названных видов таким "узким местом" является строительство дупла, то естественно, что в репертуаре обнаруживаются демонстрирующие соответствующую способность позы. Добавим, что подобного рода ограничение на форму релизеров является единственным обнаруженным ограничением.

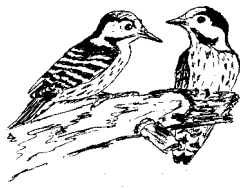
Сравнение различий в сигналах обитающих в СНГ видов группы *D. major* показывают, что степень различий в сигнальных списках прямо пропорциональна натуральному логарифму времени дивергенции сравниваемых видов (Фридман, 1991б, время дивергенции определено по Voouse, 1947). При этом линия регрессии для эмоциональных сигналов расположена выше, чем для репертуара в целом, а тот, в свою очередь - выше, чем для релизерных сигналов.

Сравнивая репертуары различных видов пестрых дятлов, мы прежде всего обратили внимание на различия в количестве релизерных сигналов одной и той же мотивации. Так, в мотивации обнаружения партнера у *D. leucotos* имеется 1 сигнал, у *D. medius* - 6. Сходные различия встречаются и в территориально-агрессивной мотивации, и в мотивации образования пары. При этом выявляется следующая закономерность: чем более развит и значим для вида какой-либо аспект социума, тем выше корреляция между местом релизера на мотивационном градиенте и его релизерной эффективностью, выше в репертуаре доля релизеров соответствующей мотивации и тем более тонко продроблен мотивационный градиент ( $C = 0,834 - 0,902$ ;  $P < 0,01$  для территориально-агрессивной и  $C = 0,714 - 0,834$ ;  $P < 0,01$  для брачной мотивации пестрых дятлов). Одновременно, чем сильнее выражена какая-либо мотивация, тем больше в репертуаре релизеров, дублирующих функции каких-либо релизеров этой же мотивации и резистентных к высокой плотности.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Благосклонов К.Н. (1988): О биологическом значении брачного демонстративного поведения птиц. - Журн. общей биологии. 49 (3): 408-417.
- Лакин Г.Ф. (1989): Биометрия. М.: Высшая школа. 1-211.
- Панов Е.Н. (1978): Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 1-304.
- Панов Е.Н. (1983): Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. - Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ. 12: 5-70.
- Познанин Л.П. (1949): Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни. - Труды института морфологии животных. М.: АН СССР. 3 (2): 1-110.
- Поппер К. (1983): Логика и рост научного знания. М.: Наука. 1-343.

- Раутиан А.С. (1988): Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. - Современная палеонтология. М.: Недра. 2: 76-118, 356-371.
- Фридман В.С. (1991а): Территориальное поведение большого пестрого дятла во внегнездовых поселениях высокой плотности. Мат.-лы X Всес. орн. конф. Минск: Наука і техніка. 1: 149-150.
- Фридман В.С. (1991б): "Кризис" биологической концепции вида и таксономический статус гибридирующих и гибридогенных форм. - Журн. общей биологии. 52 (4): 475-487.
- Фридман В.С. (1992): Онтогенез некоторых ритуализированных демонстраций большого пестрого дятла (*Dendrocopus major*). - Журн. общей биологии. 53 (4): 587-597.
- Фридман В.С. (1993а): Коммуникация в агонистических взаимодействиях большого пестрого дятла. - Бюлл. МОИП. Сер. Биол. 98 (4): 35-61.
- Фридман В.С. (1993б): Об эволюционном соотношении релаксированной и нерелаксированной коммуникации у птиц. - Журн. общей биологии. 54 (5): 554-568.
- Фридман В.С. (1993в): Согласованность дивергенции некоторых признаков и состоятельность биологической концепции вида у птиц. - Журн. общей биологии. 54 (1): 81-95.
- Фридман В.С. (1993г): Механизмы коммуникации в парах, образованных различными видами дятлов: действие эволюлогических препятствий к скрещиванию. - Журн. общей биологии. 54 (3): 294-310.
- Фридман В.С. (1994): О территориальном и токовом поведении белоспинного дятла. - Бюлл. МОИП. Сер. 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. 3-12.
- Хайнд Р. (1975): Поведение животных. М.: Мир. 1-750.
- Baerends G. (1975): An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays. - Function and evolution in Behaviour. Eds.: G.Baerends, C.Beer & A.Manning. Oxford: Clarendon Press. 187-227.
- Burt W. (1930): Adaptive modifications in woodpeckers. - Univ. Calif. Publ. Zool. 32: 455-524.
- Lorenz K. (1935): Der Kumpan in der Umwelten des Vogels. - J. Ornithol. 83: 137-213, 289-413.
- Lorenz K. (1937): Über die Bildung des Instinkt-begriffes. - Naturwiss. 25: 289-300, 307-318, 324-331.
- Lorenz K. (1939): Vergleichende Verhaltensforschung. - Verh. Dtsch. Zool. Ges., Zool. Anz. Suppl. 12: 69-102.
- Lorenz K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an *Anatinen*. - Suppl. J. Ornithol. 89: 194-294.
- Miller N.E. (1944): Experimental studies of conflict. - Person. and Behav. Disorders. Ed. J.McV. Hunt. 1944. N.Y.: Ronald Press. 3-46.
- Moynihan M. (1970): Control, suppression, decay, disappearance and replacement of display. - J. Theor. Biol. 29 (1): 85-112.
- Serpell J. (1989): Visual displays and taxonomic affinities in the parrot genus *Trichoglossus*. - Biol. J. of the Linn. Soc. 36: 195-211.
- Tinbergen N. (1951): The study of Instinct. Oxford: Clarendon Press. 1-364.
- Tinbergen N. (1959): Comparative study of the behaviour of gulls (*Laridae*): a progress report. - Behaviour. 15: 1-70.
- Vooose K.H. (1947): The history on the distribution the species of Genus *Dendrocopus*. - Limosa. 20: 1-122.



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

## ЗНАХІДКИ ЗАКІЛЬЦЬОВАНИХ ПТАХІВ

Білий лелека (*Ciconia ciconia*). 28.08.1994 р. в околицях с. Жилівка Новоселицького р-ну Чернівецької обл. місцеві жителі знайшли дорослого птаха з кільцем Gdansk V 7346. Він мав подвійний перелом ноги біля кільця і через 3 дні загинув. Лелека був закільцьований пташеням 16.07. 1986 р. в с. Przesin у Польщі. Координати місця кільцювання 54.02 N, 17.02 E, місця знахідки - 48.19 N, 26.27 E.

І.В. Скільський, М.І. Собко

Чайка (*Vanellus vanellus*) з кільцем M 345403 була здобута 10.01.1990 р. на західному узбережжі Франції. Закільцьована нелітаючою (*juv*) 24.05.1985 р. в с. Пирого Глобинського р-ну Полтавської обл. Координати місця кільцювання 49.19 N, 33.11 E; місця знахідки - 46.58 N, 2.00 W.

Ю.Ф. Роговий

Червоногрудий побережник (*Calidris ferruginea*). На початку червня 1994 р. кілька особин із зграї загинули від удару об щоглу службової антени в с. Червона Кам'янка Олександрійського р-ну Кіровоградської обл. Один з побережників мав кільце станції Helgoland 81512831. Він був закільцьований 25.05.1993 р. в Криму біля Джанкою у віці більше 2 років. Координати місця кільцювання 45.48 N, 34.30 E; місця знахідки - 48.39 N, 33.30 E.

В.М. Грищенко, В.І. Стороженко

Сільська ластівка (*Hirundo rustica*). 16.05. 1993 р. в с. Річки Білопільського р-ну Сумської обл. у приміщенні тваринницької ферми був знайдений мертвий птах з кільцем Sarpetown AB 91122. Ластівка закільцьована 31.12.1992 р. на південному заході Південно-Африканської республіки. Координати місця кільцювання 34.21 S, 18.58 E, місця знахідки - 51.06 N, 31.30 E. Відстань - 9624 км.

Ю.В. Кукса

Малинівка (*Erithacus rubecula*) XВ 456441, закільцьована пташеням (*pull*) у Канівському заповіднику 1.07.1986 р., здобута 8.12.1986 р. в Греції на п-ві Пелопоннес. Координати місця кільцювання 49.43 N, 31.58 E; місця знахідки - 37.38 N, 22.45 E.

В.М. Грищенко