

УДК 598.444

СИГНАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖУРАВЛЕЙ (СТЕРХ – *SARCOGERANUS LEUCOGERANUS*, ДАУРСКИЙ – *GRUS VIPIO*, ЯПОНСКИЙ – *GRUS JAPONENSIS*) В СВЕТЕ ГИПОТЕЗЫ РИТУАЛИЗАЦИИ

© 2010 г. Е. Н. Панов¹, Е. Ю. Павлова², В. А. Непомнящих³

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

²Московский зоопарк, Москва 123242, Россия

³Институт биологии внутренних вод РАН, Борок 152742, Россия

e-mail: panoven@mail.ru

Поступила в редакцию 23.06.2009 г.

На примере сигнального поведения трех видов журавлей проведен анализ логических оснований гипотезы ритуализации и ее применимости к объяснению происхождения и функционирования категории “высоко ритуализованных” коммуникативных сигналов у птиц. Удалось показать, что такого рода сигналы наблюдаются в широком спектре ситуаций, в том числе и тогда, когда партнер для коммуникации отсутствует. В его присутствии сигнал может выполняться так, что не может быть увиден им. Одни и те же действия (“ритуализованные чистки оперения”) варьируют по длительности и интенсивности, причем эта изменчивость присутствует практически во всех ситуациях. В каждой конкретной ситуации трудно обнаружить хиатус между чистками ритуальными и чистками, которые выполняют реальную комфортную функцию. Такая картина может иметь место даже в присутствии социального партнера. Короткие чистки, которые легко могут быть приняты за ритуализованные сигналы, преобладают во всех ситуациях, включая отсутствие партнера. Эндогенная цикличность в воспроизведении дуэтов показывает, что коммуникация не сводится к обмену сигналами по принципу “стимул–реакция–стимул–реакция”. Похожие действия могут у архаичного вида (стерха) выглядеть более ритуализованными, чем у эволюционно более продвинутого японского журавля. Все эти факты противоречат представлениям о ритуализации и эмансипации дискретных поведенческих актов в процессе эволюции и отбора на эффективность коммуникации, что, согласно гипотезе, превращает эти акты в особые дискретные сигналы, действующие на общем фоне “несигнального” поведения. Более реалистичным представляется понимание коммуникации как процесса, в котором континуальное поведение каждого коммуниканта, взятое как целостная структура, изменяет в двустороннем взаимодействии мотивационное состояние партнера и, соответственно, линию его поведения.

Журавли привлекают к себе в последние десятилетия повышенное внимание орнитологов. Это связано в первую очередь с особой уязвимостью птиц этой группы к прогрессирующим изменениям экологической ситуации во многих районах обитания журавлей, что требует их особой охраны, вплоть до попыток восстановления популяций особо уязвимых видов. Эта задача потребовала разработки методов содержания журавлей в неволе с последующим выпуском потомства таких пар в природу. В результате появились широкие возможности изучения ряда аспектов поведения журавлей, которые трудно или невозможно исследовать в деталях в природе.

При таком положении вещей удалось осуществить целый ряд исследований, посвященных анализу сигнального поведения этих птиц. Их основная направленность — сравнительный этологический анализ для понимания таксономической структуры группы, с дальним прицелом на выяснения ее филогении и эволюции. Следует,

однако, заметить, что в большей части этих работ внимание сконцентрировано в основном лишь на некоторых акциях сигнального характера, наиболее “броских” с точки зрения наблюдателя (таких, в частности, как характерные “унисональные дуэты” половых партнеров) (см., в частности, Archibald, 1976). Там, где сделана попытка дать более полную картину сигнального поведения вида, оно подается как мозаика характерных поз (“демонстраций”), а не в качестве некой целостной структуры с присущей ей определенной внутренней логикой (Masatomi, Kitagawa, 1975). В силу последнего обстоятельства многие интерпретации сути событий выглядят для этолога-профессионала поверхностными, чтобы не сказать наивными (Ellis et al., 1998).

Материал для статьи, предлагаемой читателю, собран и обработан на принципиально иной основе. Этот подход, в противоположность упомянутому “атомарному”, направлен на понимание видоспецифической сигнализации как упорядо-



Рис. 1. Филогения настоящих журавлей по данным сравнительных молекулярных исследований (по: Meine, Archibald, 1996).

ченной системы с ее собственными внутренними закономерностями. В этом ключе здесь будет дана по возможности полная картина сигнального поведения стерха, описание которого в ранее опубликованных работах по крайней мере неполно (см. Курочкин, 1987: 323–325).

Во всех работах, посвященных сигнальному поведению журавлей, подчеркивается, что многие их телодвижения и позы можно считать ритуализованными акциями. При этом исследователи исходят из совершенно очевидного сходства таких сигналов с теми или иными элементами “повседневного” поведения, в частности — комфортного. На основе устоявшихся воззрений, вытекающих из так называемой гипотезы ритуализации (Tinbergen, 1952), делается вывод, что сигнальная функция приобретена этими акциями в процессе эволюции вторично, за счет трансформации, под действием естественного отбора, “исходных” повседневных форм поведения.

Впрочем, в этом пункте возникает целый ряд вопросов относительно применимости этих взглядов к сигнализации журавлей, а также о соответствии гипотезы в целом состоянию современных биологических знаний. Поскольку у журавлей сходство целого ряда сигнальных акций с элементами комфортного поведения выражено весьма ярко, эти птицы оказываются идеальным объектом для обсуждения поставленных вопросов на фактическом материале. Именно эта тема станет центральной при обсуждении полученных нами эмпирических данных.

Объект исследования, материал и методы

Подсемейство Настоящих журавлей Gruinae включает в себя, помимо 7 вымерших видов, 13 ныне живущих (рис. 1). Общий возраст этой

группы оценивается, согласно палеонтологическим данным, в 5–24 млн. лет (Brodkorb, 1967).

Результаты молекулярных исследований дали основание подразделить ныне существующие виды рода *Grus* на 4 филума (Krajevski, 1988; Krajevski, Fetzner, 1994). Два из них монотипичны, причем резкие отличия представителя одного из них, именно, стерха, от всех прочих видов группы дает основание ряду авторов выделять его в отдельный род *Sarcogeranus* (Meine, Archibald, 1996). Здесь мы рассмотрим поведение этого вида и еще двух, принадлежащих к разным филумам. Имена этих, интересующих нас трех видов на рисунке подчеркнуты. Их положение в кладограмме с очевидностью указывает на весьма существенный уровень дивергенции. С этой точки зрения будет интересно увидеть, насколько различными оказываются системы моторных координаций в сигнальном поведении видов, которые произошли от общего предка несколько миллионов лет назад.

Материал накапливался на протяжении ряда лет. Предварительные данные по всем трем видам были получены в 2002–2004 и 2006 гг. в питомнике Московского зоопарка близ пос. Сычево (Московская обл., Волоколамский р-н). Систематические наблюдения за поведением японского журавля в предгнездовой период (одна пара в вольере, 7 дней наблюдений) проведены в 2006 г. в Окском государственном заповеднике, за агрессивным поведением полудиких японского и даурских журавлей — в Хиганском государственном заповеднике в период с 17 апреля по 3 мая 2007 г. Сигнальное поведение стерха в предгнездовой период описывается на основе 7-дневных систематических наблюдений за двумя парами в вольерах в период с 13 по 22 апреля 2009 г. (с перерывом в 2 дня из-за сильного похолодания). Общее время наблюдений составило на этот раз 36 ч.

В начальный период ориентировочных наблюдений был собран материал для каталогизации всех форм сигнального поведения посредством их видеосъемки. На этом этапе мы использовали метод стимуляции сигнальной активности журавлей за счет их реакции на наблюдателя (подход вплотную к вольерам). Реакции на человека расценивались как проявления агрессивного поведения. В этом смысле исключение составляли унисональные дуэты, которые также выполняются птицами зачастую в ответ на появление такого внешнего раздражителя.

В последующий период систематических наблюдений этот фактор по возможности исключали. В Хинганском заповеднике его влияние вообще сводится к нулю, поскольку все взаимодействия фиксировались на видеокамеру с зумом со значительного расстояния. В Окском заповеднике, где не было возможности вести наблюдения и видеосъемку с расстояния более чем 4–5 м от сетки вольера, фиксацию увиденного начинали через 30 мин после прихода наблюдателя на место, когда птицы привыкали к его присутствию и переставали реагировать на него. Пары были изолированы визуально дощатыми заборами и могли воспринимать только вокализацию соседей. Весь сеанс наблюдений человек оставался почти неподвижным, сидя на одном месте. В 2009 г. при наблюдениях за стерхами мы, параллельно с видеосъемкой, вели хронометраж всех событий (взаимодействия, включая унисональные дуэты, и позы птиц) посредством диктовки их на магнитную пленку.

На видеокамеры Sony CCD-TR570E и CCD-TR3400E фиксировали все формы двигательной активности журавлей. Результаты анализа сопутствующего акустического поведения даны в другой работе (Опаев и др., 2008). Хронометрический анализ поведения проводили на оцифрованных видеозаписях методом временных срезов (с разрешением 0.04 с) с использованием компьютерной программы Pinnacle Studio и графического редактора Adobe Photoshop. Иллюстрации выполнены путем прорисовки видеок кадров в программе Corel Draw.

Отличие распределений продолжительности поведенческих актов от нормального оценивали с помощью *W*-критерия Шапиро-Вилкса, рекомендуемого для оценки малых выборок (Shapiro et al., 1968). Так как распределение в большинстве выборок значительно отличалось от нормального, для их сравнения между собой использовали непараметрический критерий Манна-Уитни.

Для того чтобы оценить, насколько последовательность дуэтов во времени отличается от случайной, подсчитывали число дуэтов в последовательных 10-минутных интервалах. Распределение числа дуэтов, приходящихся на интервал, сравнивали с биномиальным распределением. Бино-

миальное распределение ожидается в том случае, если некоторые события происходят относительно часто, но в случайные моменты времени (Дэвис, 1990). Для сравнения служил критерий Колмогорова-Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сигнальное поведение стерха. Полный репертуар акций, которые можно рассматривать в качестве коммуникативных сигналов, показан на рис. 2. Как можно видеть, практически все они связаны друг с другом в непрерывные последовательности, так что в ряде случаев бывает трудно сказать, имеем ли мы дело с одним “сигналом” или же коммуникативный эффект обязан реакции реципиента на последовательность из двух, трех или более акций, искусственно вычленяемых наблюдателем в качестве неких “демонстраций”.

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

1) $a-a_1$ на рис. 2 — интенсивное отряхивание, которое более или менее регулярно служит “вступлением” к акциям $b-v$ и $b-e$.

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

3) v — партия особи в унисональном дуэте. Показано лишь начало акции, ранее не описанное в деталях.

4) z — поза с напряженной опущенной шеей и клювом, касающимся земли (hoover, neck-crane англоязычных авторов). В напряженном социальном контексте поза может удерживаться птицей подолгу, сочетаясь с весьма характерным замедленным шагом, зондированием земли клювом и “дерганьем травы” (stab-nibble tag, рис. 2).

5) d — забрасывание головы на спину (irrelevant back preen, dorsal preen), заключительный элемент цепочек $a-b-d$ и $a-z-e$. Почти неизменно сопровождается своеобразным глухим “гудением” (Опаев и др., 2009).

6) e — положение лежаче. В напряженном социальном контексте может следовать за z , и нередко становится началом цепочки $e-z-d$ (как показано на рис. 2).

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

Редко наблюдаемая акция, при которой за 2–4 резкими взмахами крыльев следует поза z или

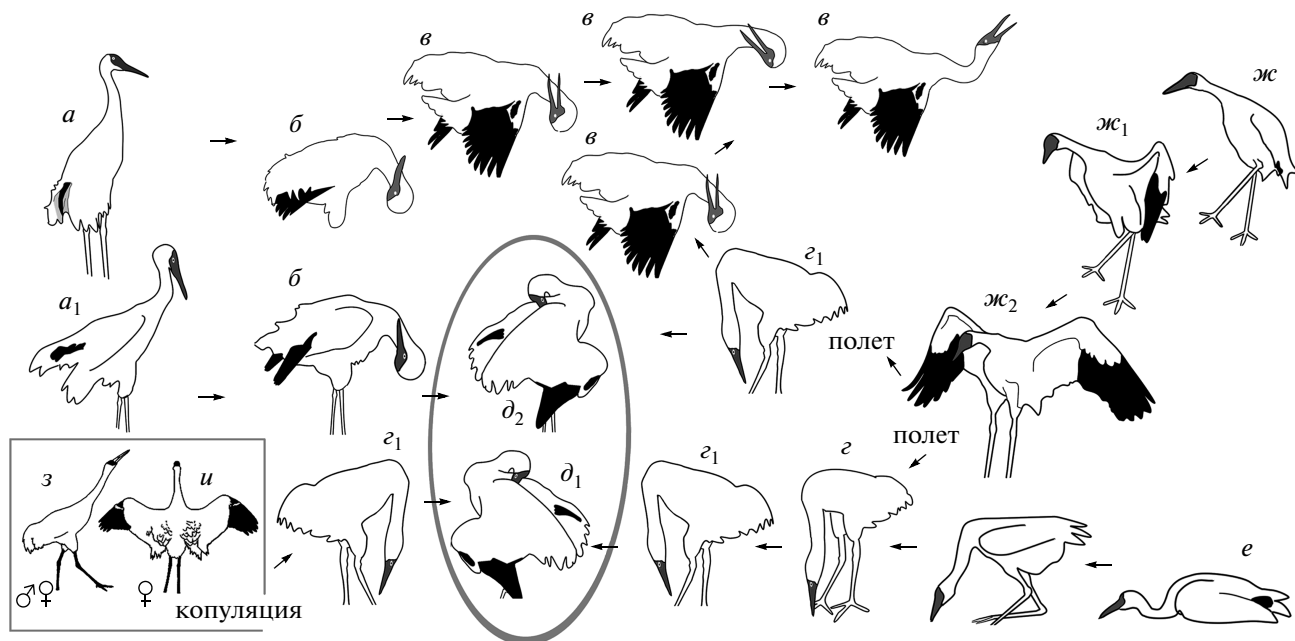


Рис. 2. Структура сигнального поведения стерха. Объяснения в тексте.

цепочка $з-д$, представляет собой, вероятно, “редуцированный” вариант этих последовательностей.

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

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

Для полноты картины следует упомянуть танец, который у этих журавлей наблюдается крайне редко и представлен чередованием коротких поклонов, пробежек с взмахами крыльев, иногда с включением невысоких прыжков вверх. Как и у других видов журавлей, элементом танца может быть схватывание мелких объектов с земли с последующим подбрасыванием их в воздух.

Сигналы, традиционно трактуемые как демонстрация угрозы. Как уже было сказано в описании методик сбора данных, на первом его этапе большинство фиксируемых нами акций расценивались как угроза, адресованная наблюдателю. На этой стадии работы материал собирали без привязки зафиксированных акций к конкретной особи и стадии ее годового цикла. Таким образом материал по двум парам и одиночной особи неизвестного пола дается здесь в рамках объединенной выборки. Перечень форм поведения, зафиксиро-

ванных на этом этапе, включает в себя почти все позы и акции, изображенные на рис. 2, за исключением обозначенных литерами $з$ и $и$. Это соответствует бытующим представлениям, что акции $а-ж$, исключая унисональный дуэт ($в$), относятся к категории агрессивного поведения (см., например, Курочкин, 1987). Впрочем, Суэй (Sauey, 1985) приписывает и этим последним акциям функцию территориальной угрозы.

При подходе наблюдателя близко к вольеру стерх подходит к сетке ближе и движется вдоль нее замедленным шагом, опустив клюв до земли, зондируя им почву и производя движения, который порой напоминают гнездостроительные (вырывание травы и отбрасывание ее назад сбоку от ног). При каждом шаге птица очень медленным движением поднимает вынесенную вперед лапу выше уровня головы (рис. 3а–3в). Затем журавль принимает позу $з_1$, за которой менее чем через секунду следует поза $д$ (рис. 3з–3и) либо падение на брюхо (поза $е$). В обоих случаях после этого замедленное хождение обычно возобновляется. Следует заметить мимоходом, что описанное поднимание лап характерно также для птиц, находящихся около строящегося им гнезда. Иными словами, это типичный элемент гнездостроительного поведения.

В контексте предлагаемой статьи наибольший интерес представляет поза $д$, определенную связь которой с комфортным поведением трудно не заметить. Недаром в англоязычных источниках она именуется “выпадающей из контекста” (irrelevant) чисткой оперения спины. В нашей выборке

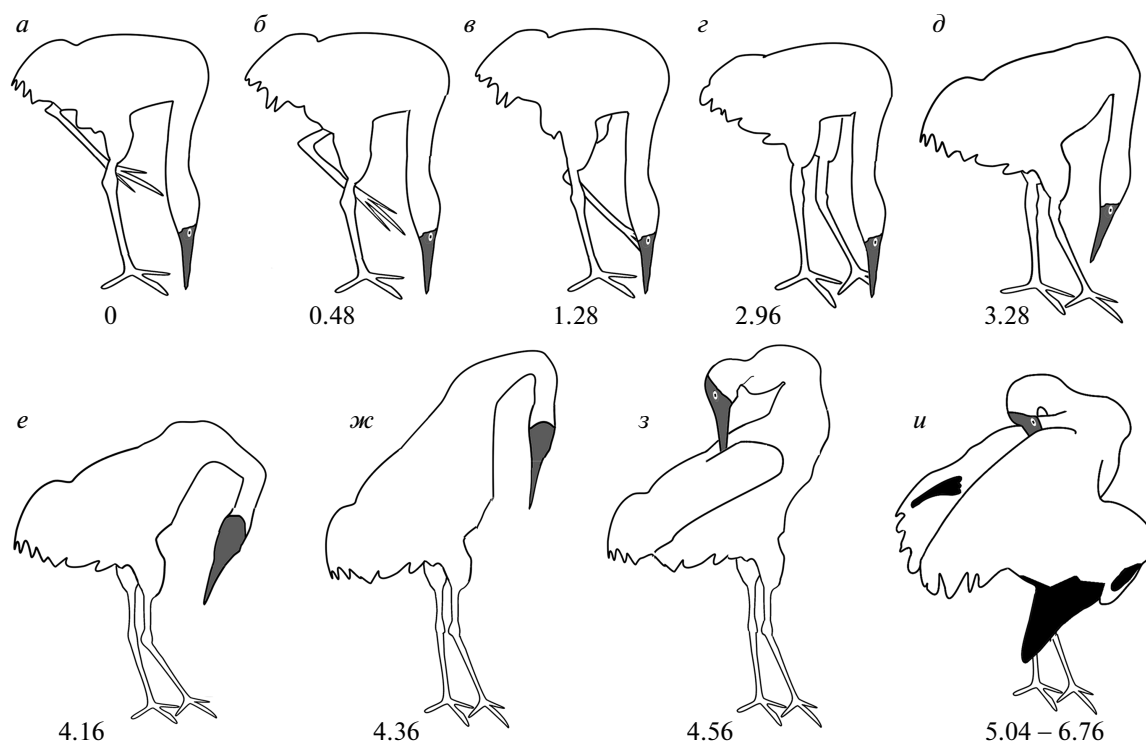


Рис. 3. Вариант 1 принятия позы *д* стерхом. Цифры — накопленные значения длительности, с.

из 50 видеоклипов, где поза *д* зафиксирована на этом этапе сбора данных, только в 8 случаях (16%) улавливается связь акции с комфортным поведением. Измерение на видеокадрах длительности удержания птицей клюва в области между спиной и третьестепенными маховыми дали разброс значений от 1.0 до 17.6 с ($n = 27$, среднее = 8.28 с, медиана = 7.65 с). За это время в 2 случаях отмечены слабые движения головой (типа “движений намерения”), в 4 случаях — однократные прикосновения клювом к оперению спины и лишь дважды — “истинные” короткие чистки длительностью менее 20 с. Анализ распределения с использованием 3 критериев непараметрической статистики показал, что оно выглядит составленным из двух разных выборок: с короткими и удлиненными чистками, при малом числе чисток, соответствующих средней величине или медиане (рис. 4).

Хотя это впечатление статистически не подтверждается, можно было предположить, что в распределении присутствуют как “ритуальные” акции, так и зачаточные смещенные чистки оперения (displacement preening). Как будет показано ниже, это предположение оправдалось на втором этапе, когда наблюдения проводились систематически.

Из 50 поз *д*, зафиксированных видеосъемкой, 20 (40%) имели место в качестве “вставок” в секвенции замедленного хождения (как показано на рис. 3), 5 (10%) — после пребывания птицы в

положении лежа (рис. 5, внизу) и трижды (6%) — в качестве заключительного элемента полета *ж* (рис. 5, вверх), который в данном случае был очевидной атакой на наблюдателя. Все эти 28 акций были проделаны у самой ограды вольера либо неподалеку от нее и могут без сомнений расцениваться как реакция на наблюдателя (предположительно, адресованная ему угроза).

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

Специального обсуждения заслуживают оставшиеся 4 эпизода, в которых прослеживается связь мотивационной основы позы *д* с формами поведения, традиционно относимыми к категории полового (точнее, брачного) поведения. Мы имеем в виду унисональный дуэт. Так, например, в одном случае самец пребывал в позе *д*, когда к

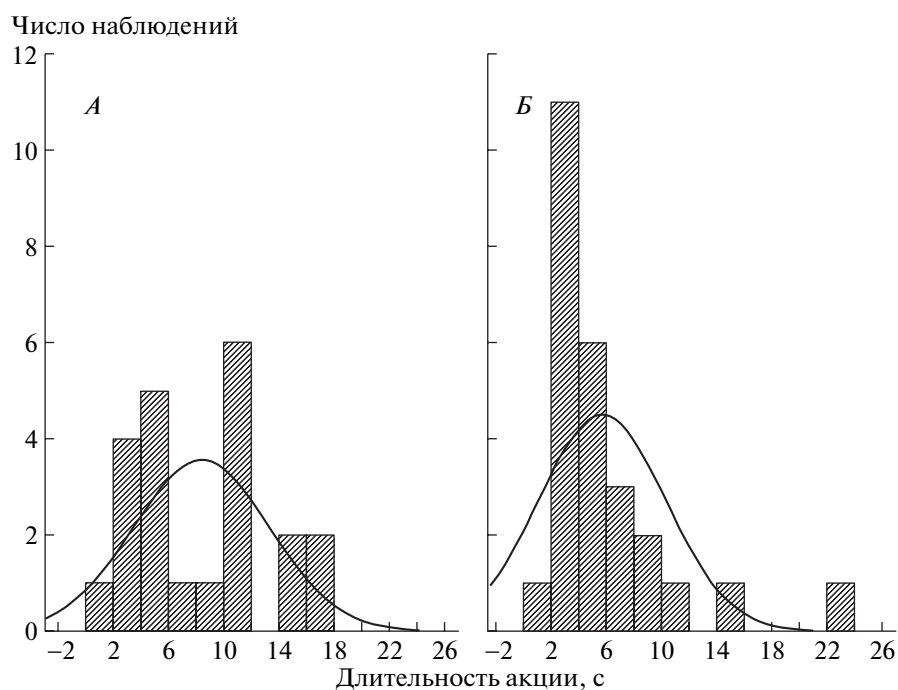


Рис. 4. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы d у стерха: A — в присутствии наблюдателя, B — в предгнездовой период.

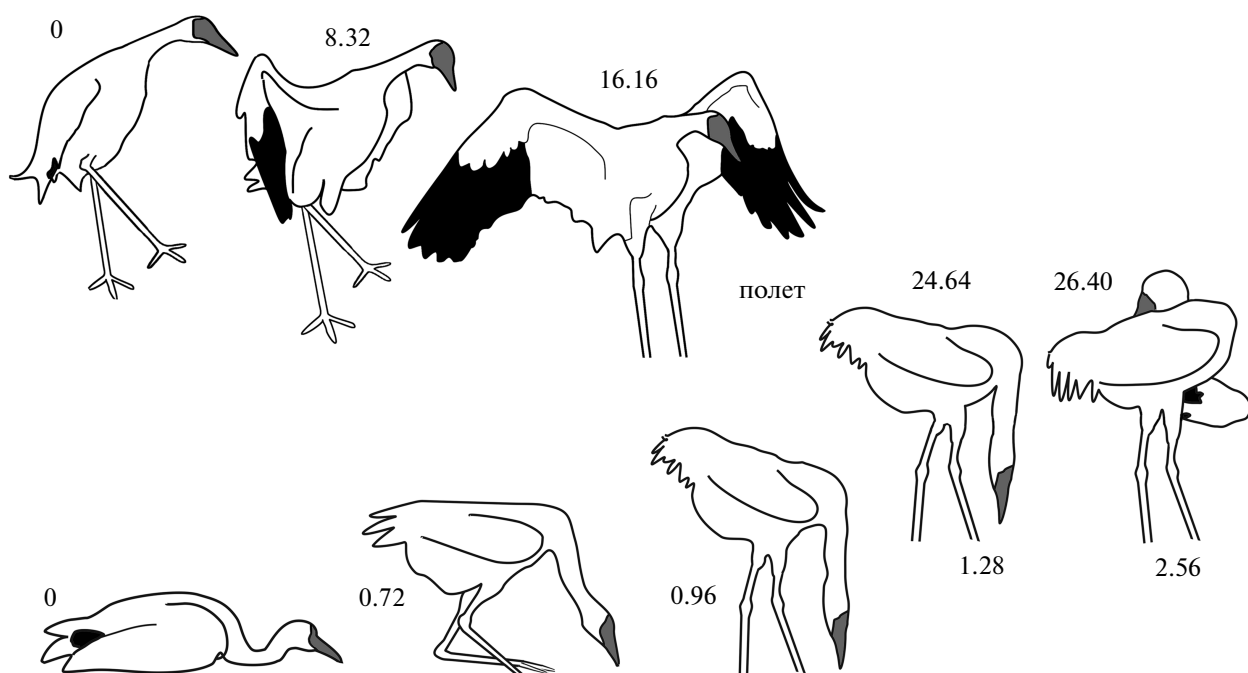


Рис. 5. Принятия позы d стерхом после полета (вверху) и из положения лежа (внизу). Цифры — как на рис. 3.

нему подошла самка. Она тут же начала воспроизводить свою партию унисонального дуэта, в ответ на что самец стартовал со своей партией еще тогда, когда его клюв находился между спиной и сгибом крыла. Все закончилось вполне стандартным длительным дуэтом. Иными словами, поза d без

малейшей паузы явилась здесь начальным элементом типичного дуэтного поведения.

В другом эпизоде самка пребывала в позе d на вершине бугра в центре территории, где эта пара чаще всего воспроизводила унисональные дуэты. Когда самец направился в ее сторону, она вновь

приняла позу d (через 12 с после предыдущей). Птица оставалась в этой позе, когда самец подошел ближе и проделал акцию интенсивного отряхивания (рис. 2а₁). Не дожидаясь ее окончания, самка начала свою партию дуэта, к которому присоединился и самец.

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

В связи со сказанным полезно сконцентрироваться на деталях моторики поведения в момент принятия позы d . Здесь четко выделяются два варианта телодвижений. Один из них (d_1 на рис. 2) показан в деталях на рис. 3. Это переход от позы g к позе d . Поскольку первая из них в подобных ситуациях есть заключительный элемент замедленного хождения с опущенной головой, когда птица зондирует грунт и рвет клювом траву, в момент перехода к позе d травинки, еще удерживаемые в клюве, иногда взлетают в воздух (2 случая на видеопленке). При другом варианте (d_2 на рис. 2 и рис. 6) переход от повседневной позы к позе d по своей моторике идентичен началу партии унисонального дуэта (рис. 7). Это видно по ориентации клюва, движущегося своей вершиной назад и вверх, так что он на мгновение “перекрещивается с шеей” птицы. В нашей выборке такое движение описано в 15 случаях из числа тех, где поза d зафиксирована без потери при съемке ее начальных фрагментов. Как можно видеть из рис. 8, распределения длительностей контакта клюва с оперением в этих двух вариантах акций схожи между собой в том, что оба смещены в сторону коротких контактов, достоверно отличаясь от нормального распределения. В то же время, между собой они не различаются статистически значимо.

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

Завершая описание результатов, полученных на предварительной стадии инвентаризации видоспецифических визуальных сигналов стерха, стоит сказать два слова об асимметрии движений

опускания крыла в позе d . Здесь интересен вопрос, демонстрируется ли опущенное крыло противнику (в данном случае наблюдателю), т.е. можно ли рассматривать рисунок крыла с его контрастом черного и белого как некий релизер? Поскольку выборка, полученная на этом этапе, оказывается в целом анонимной, на видеоматериале не удается выяснить, использует ли в таких ситуациях конкретная особь какое-то одно крыло или оба поочередно в соответствии с конкретной ситуацией (взаимное расположение птицы и субъекта, которому сигнал адресуется).

В 29 случаях птицы опускали левое крыло и в 12 случаях — правое. Правда, в последовательности записей при спонтанных принятиях позы d движений одной и той же птицей она трижды опускала правое крыло (то есть использовала более редкий вариант телодвижения). Особый интерес представляет другая запись. Здесь одна и та же самка 5 раз принимала позу d в качестве реакции на человека, стоящего вплотную к сетке вольера. Чередование в выборе крыльев птицей было случайным (л—п—л—п—л). При этом левое опущенное крыло дважды было обращено в сторону человека, один раз — в противоположную. Правое крыло по одному разу было обращено в ту или другую сторону. Этот эпизод, как кажется, дает основание усомниться в том, что паттерн крыла сам по себе может нести некую сигнальную функцию.

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

Первое, что выяснилось на этом этапе работы — это отсутствие отличий в репертуаре акций от описанных для ситуаций угрожающего поведения. Основное внимание при описании поведения в предгнездовой фазе репродуктивного цикла было сконцентрировано на характере использовании стерхами позы d , которая традиционно считается компонентом угрожающего поведения вида.

Как показано в табл. 1, частота этой позы на этом этапе репродукции весьма значительна. Для отдельных пар она составляет в среднем 2.23 и 2.06, по всей выборке — 2.15 на особь в час.

Попытки выявить какую-либо ситуационную специфичность позы d не увенчались успехом (табл. 2). Прежде всего обращает на себя внимание очевидная связь этой позы как с социальным, так и с комфортным поведением. Можно видеть, что включение данной акции в функциональные чистки оперения имело место в 27 (20.8%) эпизодах из 130 зафиксированных. Распределение дли-

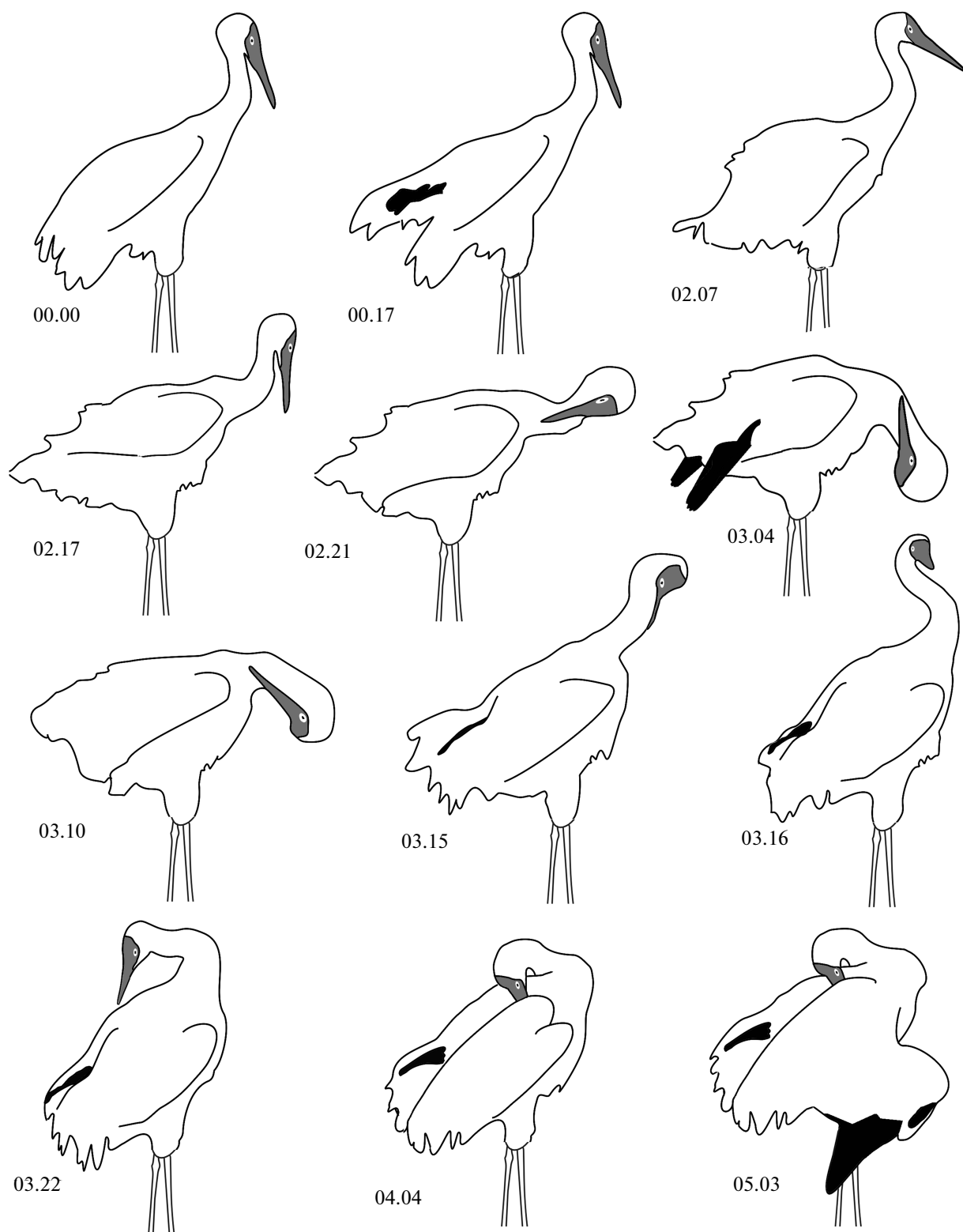


Рис. 6. Вариант 2 принятия позы *d* стерхом. Цифры — как на рис. 3.

тельностью того фрагмента акции, когда клюв остается в соприкосновении с оперением спины, также указывает на отсутствие явной границы

между смещенными (“ритуальными”) и истинными (функциональными) чистками оперения (рис. 4Б). Как показывает анализ видеозаписей,

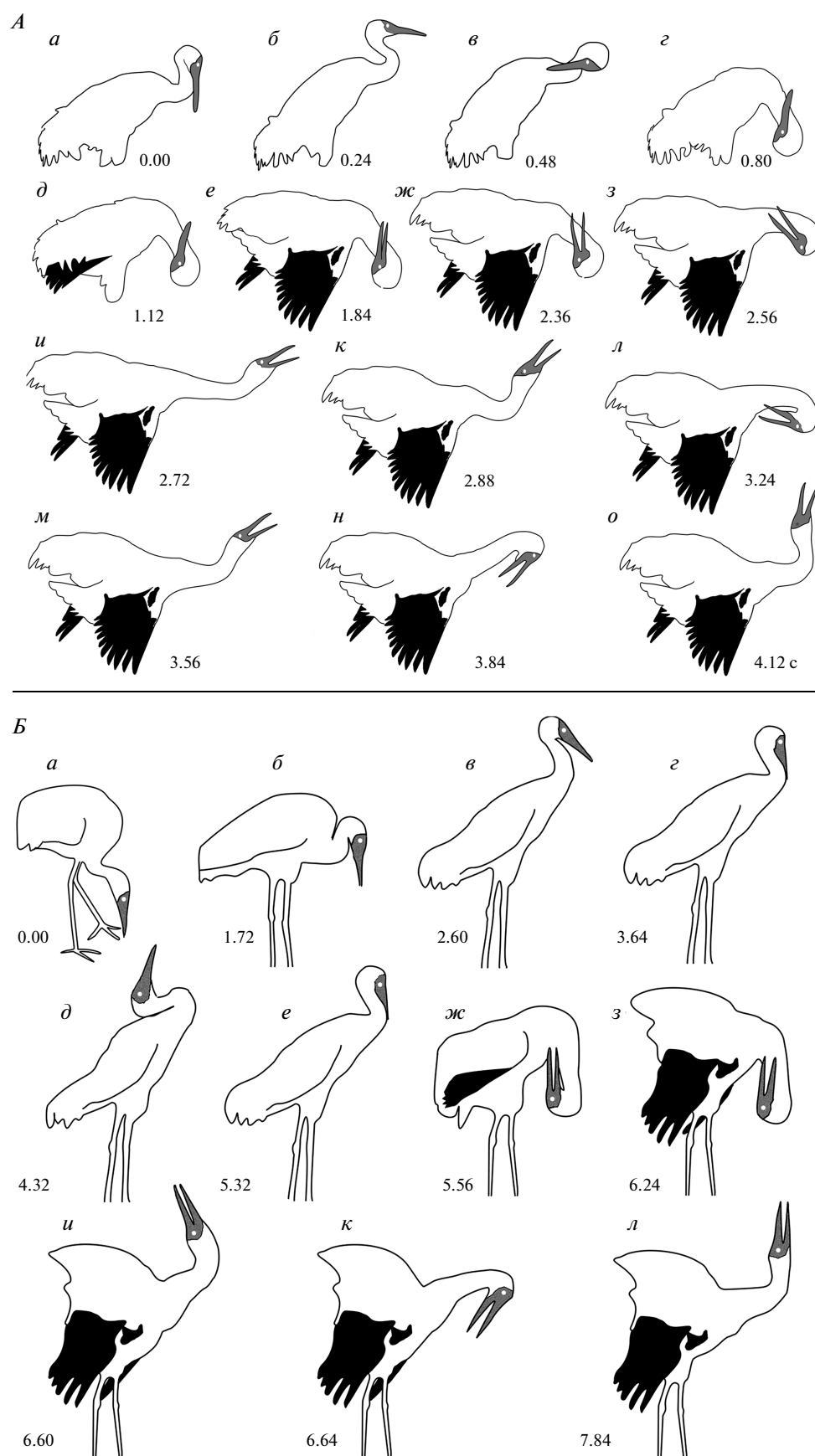


Рис. 7. Варианты воспроизведения партии унисонального дуэта самцами стерха. Объяснения в тексте. Цифры — как на рис. 3.

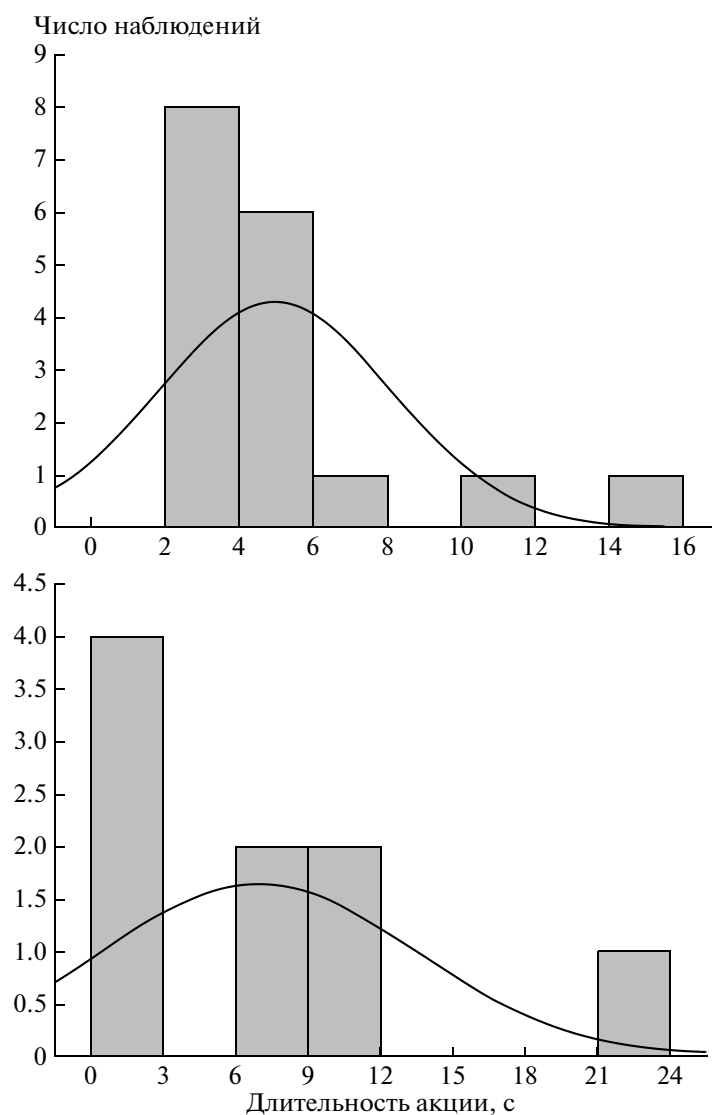


Рис. 8. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы *d* у стерха. Вверху — вариант 1 принятия позы, внизу — вариант 2.

наблюдается тенденция к увеличению числа комфортных движений клюва (от 0 до 43) с увеличением длительности пребывания птицы в позе *d*.

Сравнение рис. в 4А и 4Б показывает, что распределения этих длительностей в контекстах агонистического и “брачного” поведения различаются по соотношению коротких прикосновений клюва к спине и более протяженных. Доля первых значительно выше в выборке, полученной в предбрачный период (различия между средними $p = 0.06$ по критерию Стьюдента, между медианами $p = 0.03$ по критерию Манна-Уитни).

Что касается участия позы *d* в других видах активности, помимо комфортной, то и здесь она оказывается, по существу, универсальной. Эта акция присутствует как во взаимодействиях между птицами, как таковых, так и в качестве элемента

гнездостроительного поведения. Однако чаще всего (55 эпизодов, 42.3%) не удается установить какой-либо очевидно связи позы *d* как с предшествующими ей, так и с последующими акциями особи. Такие проявления мы расценивали в качестве “спонтанных”. Они одинаково характерны для периодов комфортной, кормовой и социальной активности, оказываясь, помимо всего прочего, также заключительным звеном процесса копуляции (оба случая, по которым имеются данные).

Проведенные наблюдения трудно формализовать настолько, чтобы представить их досконально в табличной форме. По существу, любой эпизод, в котором присутствует поза *d*, оказывается уникальным в том или ином качестве. Поэтому табл. 2 дает лишь сильно огрубленную картину происходящего. Чтобы показать более строго по-

Таблица 1. Общее количество поз “*д*” за время наблюдений

Пара	Дата	Продолжи- тельность наблюдений в утренние часы	Пол особей			Продолжи- тельность наблюдений в вечерние часы	Пол особей		
			самец	самка	sex?		самец	самка	sex?
А (<i>n</i> = 64)	13.04	2 ч 40 мин	1	2	7	2 ч 35 мин	1	2	
	14.04	3 ч 40 мин	8	9	—	2 ч 15 мин	—	2	—
	15.04	3 ч 10 мин	7	9	1	1 ч 30 мин	1	4	—
	16.04*	3 ч 00 мин	2	4	—	—	—	—	—
	22.04	1 ч 40 мин	2	2	—	—	—	—	—
	Всего	14 ч 10 мин	20	26	8	6 ч 20 мин	2	8	—
Б (<i>n</i> = 66)	13.04	—	—	—	—	2 ч 35 мин	8	4	1
	14.04	3 ч 40 мин	11	3	—	—	—	—	—
	15.04	3 ч 10 мин	15	6		1 ч 30 мин	1	—	—
	16.04*	3 ч. 00 мин	6	3	1	—	—	—	—
	17.04	2 ч 45 мин	Нет	Нет	Нет	—	—	—	—
	18.04	0 ч 50 мин	2	3		—	—	—	—
	21.04	1 ч 00 мин	Нет	Нет	Нет	—	—	—	—
	22.04	1 ч 40 мин	1	1	—	—	—	—	—
	Всего	16 ч 05 мин	35	16	1	4 ч 05 мин	9	4	1

Примечание. Прочерк означает отсутствие наблюдений в указанное время. Sex? — в первый день наблюдений не различали пол партнеров.

* Спад социальной активности перед похолоданием.

Таблица 2. Ситуационные характеристики позы *д*. Количество зафиксированных акций и доля их от общего числа для данной пары, %

Пара А (<i>n</i> = 64)	В ответ на акции партнера по взаимодействию	<i>в</i>	<i>д</i>	<i>е</i>	<i>ж</i>	<i>з</i>	Танец
		—	3 (4.7)	—	5 (7.8)	3 (4.7)	1 (1.6)
	Предшествующая акция отправителя сигнала	<i>в</i>	<i>д</i>	<i>е</i>	<i>ж</i>	<i>з</i>	Танец
		1 (1.6)	—	4 (6.2)	6 (9.4)	1 (1.6)	1 (1.6)
	При сокращении дистанции между партнерами	4 (6.2)					
	При чистке	8 (12.4)					
Пара Б (<i>n</i> = 66)	Спонтанно	27 (42.2)					
	В ответ на акции партнера по взаимодействию	<i>в</i>	<i>д</i>	<i>е</i>	<i>ж</i>	<i>з</i>	Копуляция
		—	1 (1.5)	—	—	2 (3.0)	—
	Предшествующая акция отправителя сигнала	<i>в</i>	<i>д</i>	<i>е</i>	<i>ж</i>	<i>з</i>	Копуляция
		7 (10.6)	—	1 (1.5)	3 (4.5)	2 (3.0)	2 (3.0)
	При сокращении дистанции между партнерами	1 (1.5)					
	При чистке	19 (28.9)					
	Спонтанно	28 (42.5)					

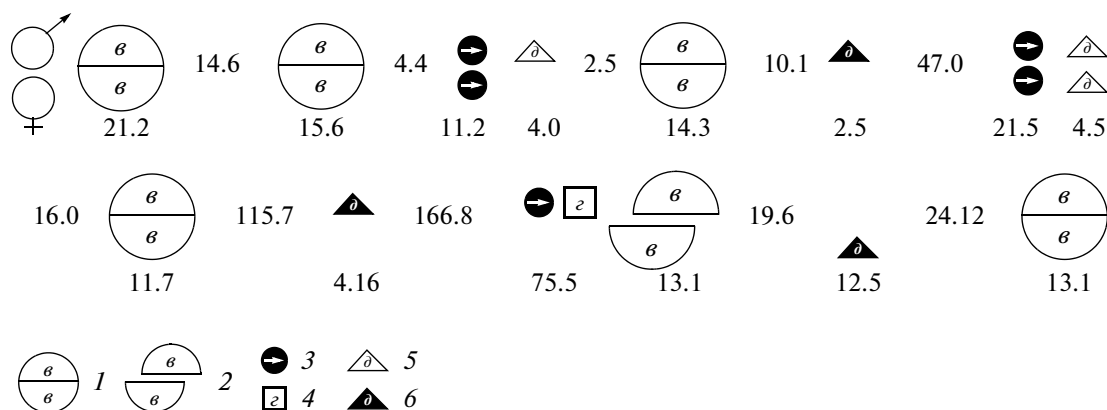


Рис. 9. Протокол записи фрагмента брачных игр стерха: 1 — дуэт, синхронное начало; 2 — дуэт, асинхронное начало; 3 — полет; 4 — поза δ ; 5 — поза δ , первый вариант; 6 — поза δ , второй вариант (см. рис. 2). Цифры — длительность соответствующих акций.

следовательность событий во время взаимодействий, где поза δ может расцениваться, в принципе, как сигнальная акция, мы проанализировали характер брачных взаимодействий в эпизоде длительностью около 10 мин, зафиксированном на видеопленку в реальном времени (рис. 9). Заметим попутно, что этот эпизод не является исключением, но представляет собой типичный пример координированного поведения самца и самки в предгнездовой период. Количество такого рода взаимодействий показано в табл. 2 под рубрикой “предшествующая акция, ж”, где этой литерой обозначается полет одной птицы к другой либо синхронные полеты обеих (9 по выборке в целом, 6.9% случаев использования позы δ). Напомним, что в материалах предыдущего раздела этот полет неизменно предшествовал атаке журавля на наблюдателя.

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

Как следует из рис. 9, поза δ в обоих ее вариантах оказывается не только характерным элементом последовательностей, включающих в себя также унисональный дуэт, но едва ли может быть отделена от последнего по характеру неких гипотетических мотиваций. Мы видим, что временные интервалы между этим двумя акциями могут быть предельно краткими (в данном случае 2.5, 16 и 24 с). Из этого с очевидностью следует, что поза δ и дуэт в подобных контекстах позволительно рассматривать как частные звенья единой последовательности акций, проделываемых в присутствии полового партнера.

В этой связи полезно остановиться на феномене унисональных дуэтов в контексте брачного по-

ведения. Суэй (Sauey, 1985), располагая данными преимущественно по территориальному поведению стерха на зимовках, сделал заключение, что “...унисональные дуэты функционируют скорее как угрожающая, нежели брачная демонстрация”. Наши данные не подтверждают этого. В тех случаях, когда стерхи проявляли готовность к копуляции (позы δ у самца и самки, сопровождаемые соответствующей вокализацией), за этим почти без перерыва могли следовать унисональные дуэты. В трех таких случаях, зафиксированных на видеопленку, интервалы между предсовокупительным поведением и последующими дуэтами составляли 12.4, 13.5 и 13.8 с. Трудно представить себе, что за столь короткое время могла происходить смена половой мотивации на агрессивную. Добавим, что дуэты входят стандартным элементом в протяженные во времени взаимодействия, которые трудно охарактеризовать иначе, чем “брачные игры” (рис. 9). Стоит также отметить, что средняя длительность дуэтов в нашей выборке (13.04 с, $n = 31$) заметно выше, чем та, что приведена в работе Суэй (Sauey, 1985) по территориальному поведению стерха на зимовках (9.0 с, $n = 584$). Это может свидетельствовать о более высоких уровнях мотивации в “брачных” дуэтах, нежели в тех, которые рассматриваются как звено территориального поведения.

Унисональный дуэт представляет собой стандартный компонент поведения половых партнеров на стадии готовности к яйцекладке. Как видно из табл. 3, частота этих акций в периоды высокой социальной активности подчас достигает значения 12.2 (пара А утром 13 апреля). Из таблицы видно, впрочем, что разные пары могут существенно различаться по этим показателям. Часть зафиксированных нами дуэтов мы рассматривали предположительно в качестве стимулированных вокализацией журавлей из соседних вольер (как стерхов, так и двух других видов — серого и япон-

Таблица 3. Частота унисональных дуэтов у двух пар стерха

Пара	Дата	Продолжительность наблюдений в утренние часы	Спонтанные акции	$x_{\text{ср}}$	Внешняя стимуляция	$x_{\text{ср}}$	Дата	Продолжительность наблюдений в вечерние часы	Спонтанные акции	$x_{\text{ср}}$	Внешняя стимуляция	$x_{\text{ср}}$
А	13.04	2 ч 40 мин	24	9.0	17	6.4	13.04	2 ч 35 мин	13	5.0	1	5.0
	14.04	3 ч 40 мин	20	5.5	6	1.6	14.04	2 ч 15 мин	3	1.4	2	0.1
	15.04	3 ч 10 мин	13	4.1	9	2.8	15.04	1 ч 30 мин	3	2.0	3	2.0
	16.04	3 ч 00 мин	10	3.3	3	3.3	—	—	—	—	—	—
	Всего	14 ч 10 мин	67	4.7	35	2.8	Всего	6 ч 20 мин	19	3.0	6	0.9
Б	13.04	—	—	—	—	—	13.04	2 ч 35 мин	8	3.1	1	0.4
	14.04	3 ч 40 мин	—	0.0	7	1.9	—	—	—	—	—	—
	15.04	3 ч 10 мин	3	0.9	1	0.3	15.04	1 ч 30 мин	2	1.3	1	0.7
	16.04	3 ч 00 мин	2	0.7	2	0.7	—	—	—	—	—	—
	Всего	9 ч 50 мин	5	0.5	10	1.0	Всего	4 ч 05 мин	10	2.4	2	0.5

Таблица 4. Сравнение наблюдаемого и ожидаемого распределений частоты дуэтов в 10-минутных интервалах

Показатель	Число дуэтов в 10-минутном интервале						
	0	1	2	3	4	5	6
Частота наблюдений	10	11	10	0	1	0	1
Доля от общего числа наблюдений, %	30.3	33.3	30.3	0.0	3.0	0.0	3.3
Ожидаемая доля, %	27.6	36.8	23.2	9.2	2.6	0.5	0.1

ского). Однако практически во всех сеансах наблюдений у пар, находившихся под нашим наблюдением, численно преобладали спонтанные унисональные дуэты (табл. 3).

“Стимулированный” дуэт партнеры проделывают без малейшей задержки после внешнего акустического воздействия, подчас находясь на расстоянии друг от друга в разных участках вольера. Те же взаимодействия данного типа, которые воспроизводятся парой самопроизвольно (“спонтанно”), часто, хотя и не всегда, предваряются характерной моторикой. Птицы сближаются и движутся на расстоянии в несколько метров параллельными курсами или же друг за другом. Непосредственно перед дуэтом самец (реже оба партнера) опускает голову, почти касаясь клювом земли и медленно переступает с ноги на ногу, проделывая при этом медленный полуповорот неподалеку от самки. При этом локомоция очень напоминает замедленный шаг (см. описание репертуара 4, *з*), используемый в других ситуациях как элемент угрозы. В данном случае шаг менее акцентирован в том смысле, что птица поднимает ступни на меньшую высоту. Описанное поведение документировано видеозаписями в 10 эпизодах из 23, не предварявшихся полетом *ж* и зафик-

сированных полностью, включая эту начальную фазу взаимодействия.

В 4 случаях дуэт воспроизводился при посадке после полета *ж* (в двух случаях у самки, совершавшей посадку вплотную к самцу). Еще в 3 случаях между полетом и дуэтом отмечена “вставка” в виде позы *д* (рис. 9).

Говоря о моторике при исполнении дуэта как такового, следует отметить, что она несколько отличается, по крайней мере у самцов, от того, что мы видели в момент реакции на наблюдателя. Именно, в брачный период движения воспроизводятся со значительно большей амплитудой (сравни рис. 7*а* и 7*б*). По характеру моторики они полностью соответствуют дуэтному поведению самцов при наиболее напряженных территориальных конфликтах в период зимовки (Sauey, 1985).

Анализ распределения дуэтов во времени наводит на мысль, что характер их следования подчиняется спонтанным (эндогенным) циклическим изменениям мотивационного состояния (см., например, Панов и др., 2004). Распределение числа дуэтов, приходящихся на 10-минутный интервал, статистически значимо отличалось от биномиального распределения, ожидаемого в том случае, если бы дуэты были распределены во вре-

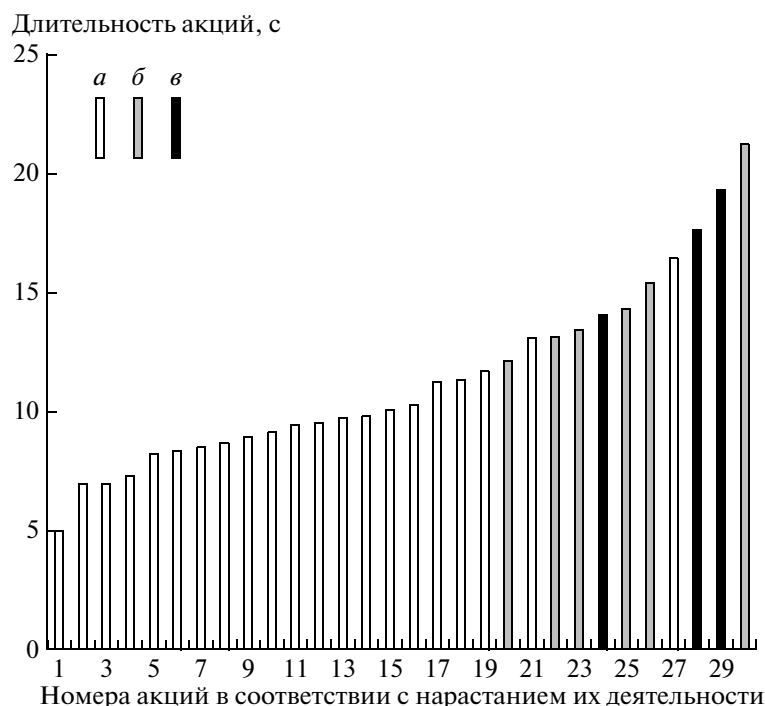


Рис. 10. Вариации в длительности дуэтов. *а* — дуэты пары А в повседневных ситуациях, *б* — у нее же в момент брачных игр, *в* — у пары Б в повседневных ситуациях.

мени случайно. Интервалы с малым (0 и 2 дуэта), и с максимальным числом дуэтов (6) встречались чаще, а интервалы с промежуточным числом дуэтов (3) — реже ожидаемого (табл. 4, Критерий Колмогорова-Смирнова, $D = 0.34, p < 0.01$) дуэты, совпадавшие по времени с криками журавлей из соседних вольеров, не учитывались, так как могли быть спровоцированы этими криками). Полученный результат может означать, что дуэты выполняются сериями, с короткими паузами внутри серий и длинными — между сериями.

Иными словами, здесь может иметь место соответствие происходящего “гидравлической модели” Конрада Лоренца. В пользу этого заключения говорят и некоторые другие факты. Например, у пары Б, которая вступает в дуэтные взаимодействия существенно реже пары А, дуэты достоверно длиннее (между средними $p = 0.03$ по критерию Стьюдента, между медианами $p = 0.01$ по критерию Манна-Уитни). Длиннее они и при повышении уровня социальных мотиваций, именно, в момент брачных игр у пары А (рис. 10). Иными словами, можно предположить, что характер рассматриваемых и подобных им акций зависит в большей степени от эндогенных факторов, нежели от контекста происходящего.

На основе изложенных материалов приходится заключить, что из всех рассмотренных форм поведения (“сигналов”) ситуационно специфичной оказывается одна лишь акция “вырывания травы”. Она и в наших наблюдениях в рекогнос-

цировочный период работы, и у стерхов в природе (на зимовках) стандартно присутствует в контексте территориального поведения (Sauey, 1985).

Сигнальное поведение даурского журавля. Упрощенная схема репертуара акций, которые можно трактовать в качестве коммуникативных сигналов, показана на рис. 11. Как и у стерха, большинство их связаны друг с другом в непрерывные последовательности, так что вычленение из общей канвы социального поведения неких изолированных “сигналов” может быть зачастую сделано лишь искусственно.

Как и в предыдущем разделе, ради удобства описания мы выделяем в репертуаре вида здесь 7 следующих моторных координаций.

1) *а* — интенсивное отряхивание, которое следует за чередующимися покачиваниями правого и левого крыльев и практически неизменно предшествует акции *б*.

2) *б* — поклон с последующим прикосновением клюва к оперению груди (вместе с *а* может соответствовать демонстрации ruffle-down англоязычных авторов — см. список литературы).

3) *в* — партия самца в унисональном дуэте (поведение самки в этих взаимодействиях существенно иное. Показаны лишь две начальные трансформации из протяженной серии однотипных движений. По окончании дуэта для самца характерна короткая чистка оперения спины. Это обстоятельство, как и откинутая назад голова в

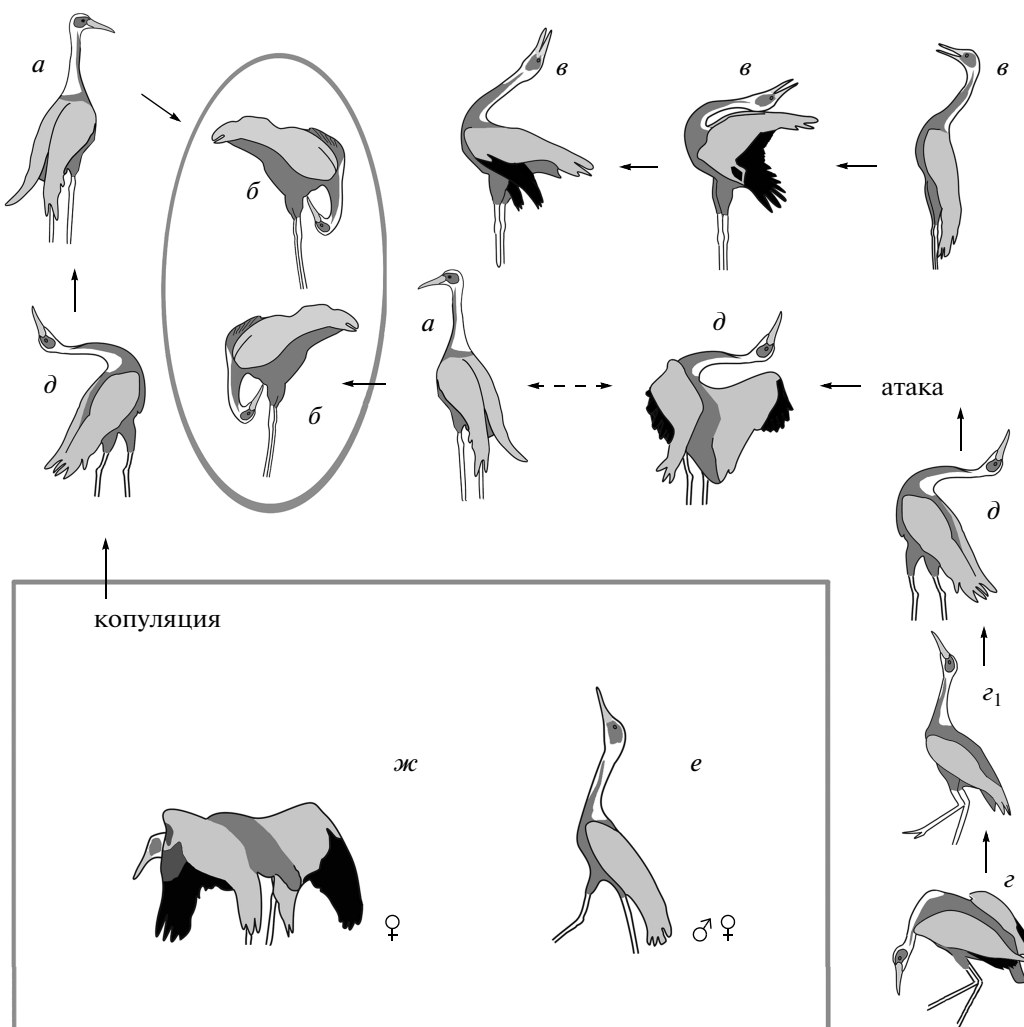


Рис. 11. Структура сигнального поведения даурского журавля. Объяснения в тексте.

начальной фазе партии дуэта (рис. 11 δ_1), указывают на сходство акции с таковой под рубрикой δ (см. ниже).

4) ε — последовательность движений перед падением на оппонента при территориальном конфликте. Непосредственно перед атакой они принимают форму, во многом (хотя и не полностью) соответствующую следующей акции δ .

5) δ — последовательность движений, отчасти подходящая под описание акции “catapult” у других видов журавлей (в частности, редко у стерха). Различие состоит в том, что здесь после двух-трех интенсивных взмахов расправленными крыльями голова движется назад (а не вперед и вниз) и переходит в короткую смещенную чистку оперения спины (“искривление”, warping по терминологии Masatomi, 1983)

6) ε — поза самца и самки в преддверии копуляции. Часто сохраняется во время своеобразного “парадного шага”.

7) ж — предсовокупительная поза самки. Единственная демонстрация, несущая однозначную коммуникативную функцию. Вслед за копуляцией следует акция δ , а за ней — цепочка $a-b$ (Masatomi, 1983).

В напряженном социальном контексте птица может ненадолго принимать положение лежа, которое можно рассматривать здесь как элемент агонистического поведения. Танцы приходится наблюдать несколько чаще, чем у стерха (см. фото в рубрике “Птицы: сигнальное поведение” на сайте www.panov-ethology.ru). Если они и различаются у этих двух видов, то совершенно незначительно.

Нетрудно видеть, что интересующее нас поведение даурского журавля выглядит беднее, чем у стерха. Одно из важных различий состоит в том, что цепочки взаимосвязанных акций здесь заметно короче по их количеству.

При этом, однако, характер использования сигналов в коммуникативном процессе ничем

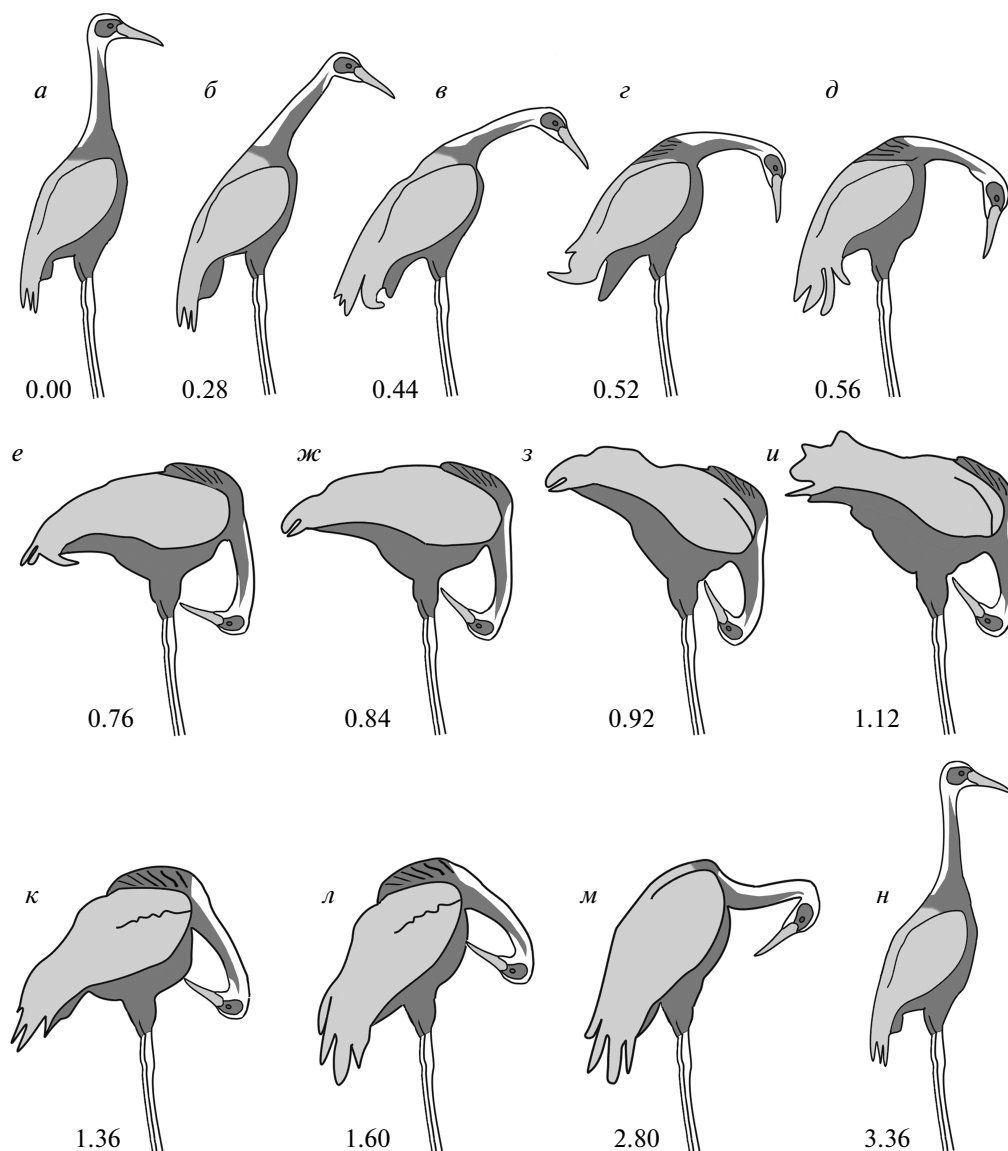


Рис. 12. Акция б у даурского журавля. Цифры — как на рис. 3.

принципиально не отличается от того, что мы видели у стерха. Мы имеем в виду отсутствие ситуационной специфичности тех форм поведения, которые в привычных терминах не назовешь иначе, чем акциями “высоко ритуализованными”. Речь идет о двух таких моторных координациях, на которых мы и сосредоточим свое внимание.

Поза б (рис. 12) выглядит акцией, наиболее часто воспроизводимой даурскими журавлями. Мы не можем дать усредненных оценок частоты ее использования на больших временах, поскольку не имели возможности протоколировать достаточно длительные непрерывные наблюдения. Поэтому ограничимся несколькими примерами. В видеозаписи длительностью 11.5 мин, где зафиксированы попытки свободноживущей пары изгнать со своей территории японского журавля,

эту позу наблюдали 7 раз у самки (плюс два отряхивания с незаконченными поклонами) и 3 раза у самца. За 4 мин видеозаписи в момент появления на участке той же пары двух посторонних конспецфиков, у 4 птиц акция б зафиксирована на пленке 9 раз. Приведенные цифры могут быть занижены, поскольку в обоих случаях не все особи попадали в кадр. В третьей, повседневной ситуации порядок действий у членов резидентной пары журавлей был следующим: в 11 ч 28 мин акция б у самца, в 11.30 дуэт, в 11.34 та же поза у самки, в 11.35 — у самца, в 11.36 — у самки.

В указанных трех случаях контексты происходящего были различными. В первом из них открытая агрессия пары к пришельцу (самка нападала на японского журавля 4 раза, самец участвовал в атаке 1 раз). Во втором случае никаких

элементов антагонизма между хозяевами участка и пришельцами не наблюдали. В третьем эпизоде посторонние особи вида вообще отсутствовали.

Следует подчеркнуть, что во всех трех упомянутых эпизодах наряду с акцией *б* имели место и другие, перечисленные выше как элементы сигнального репертуара. Именно, дуэты (2 в первом случае, по одному в двух других), а также акция *д*, которая в первом эпизоде следовала за каждым нападением даурского журавля на японского и один раз была воспроизведена самкой спонтанно, вдали от оппонента.

Мы располагаем данными по длительности контакта клюва с оперением груди в 59 позах *б*. Характер полученных распределений с очевидностью свидетельствует о связи этой акции с комфортным поведением чистки оперения. Об этом говорит присутствие, наравне с пощипываниями клювом оперения груди (когда челюсти производят лишь очень короткие размыкания и смыкания ничтожной амплитуды), продолжительных сеансов, при которых движения чистки вполне определены. Последних больше всего в позе *б* в контексте агонистического поведения (рис. 13). Однако это распределение не отличается достоверно от всех прочих, как и они между собой (табл. 5).

Прочие вариации состоят в следующем. Поклон после отряхивания может быть незакончен, так что клюв вообще не касается груди. Иногда две позы *б* следуют друг за другом с короткой паузой. Редко (в 5 случаях из 43) после положения “клюв у груди” следует короткая чистка оперения спины.

Этот последний элемент оказывается общим для позы *б* и другой моторной координации, означенной литерой *д* (рис. 14). После этой акции контакт клюва с оперением спины зафиксирован в видеозаписях в 13 случаях (в 10 случаях также

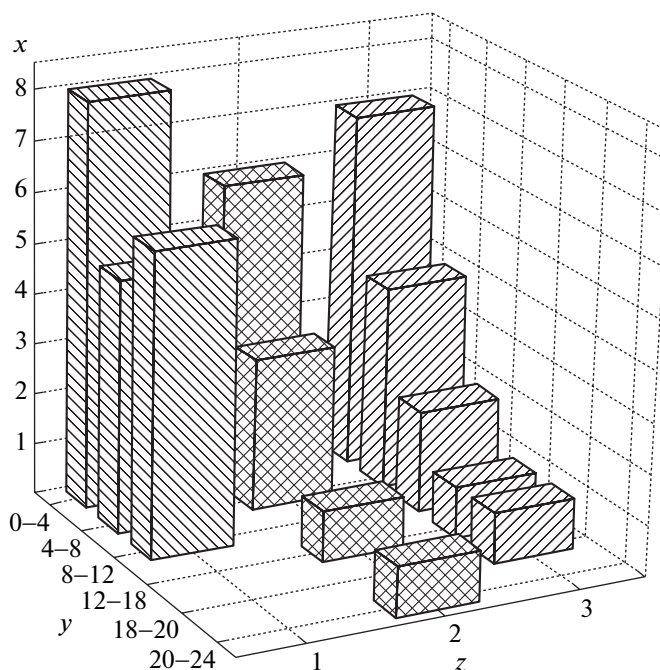


Рис. 13. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы *б* (чистки оперения груди) у даурского журавля. На оси Z: 1 — в контексте агонистического поведения (Хинганский заповедник), 2 — спонтанно у одиночных особей (там же), 3 — все акции самца (Сычево). По оси X — время (с), по оси Y — количество наблюдений.

после дуэта). Характер распределения длительности этих “чисток” таков же, как при контакте клюва с оперением груди (рис. 15). Различия между объединенной выборкой по прикосновению клюва к груди (Хинганский заповедник и Сычево, медиана 4.04 с) и объединенной выборкой чисток спины статистически недостоверны (медиана 5.30, $p = 0.34$, критерий Манна-Уитни).

Таблица 5. Сравнение разных выборок по длительности позы *б* у даурского журавля

Объект наблюдений	Выборки по категориям поведения и по половой принадлежности особей, принимавших данную позу	<i>n</i>	1	2	3	4	5	6	7
Свободноживущая пара (Хинганский заповедник)	1. Агонистическое поведение	19	—	0.71	X	X	0.49	0.25	0.30
	2. Спонтанно, одиночная особь	11	—	—	X	0.65	0.50	0.19	0.29
	3. Объединенная выборка	38	—	—	—	X	0.42	0.17	0.20
	4. Объединенная выборка (исключая спонтанные акции одиночек)	27	—	—	—	—	0.48	0.22	0.26
Пара в вольере (зоопитомник Сычево)	5. Самец	15					—	0.84	X
	6. Самка	6						—	X
	7. Объединенная выборка	21							—

Примечание. Применен критерий Манна-Уитни. Буквой “X” обозначены недопустимые сравнения всей выборки с её частью. Например, “1. Агонистическое поведение” — это часть выборки “3. Объединенная выборка”, а также выборки “4. Объединенная выборка (исключая спонтанные акции одиночек)”.

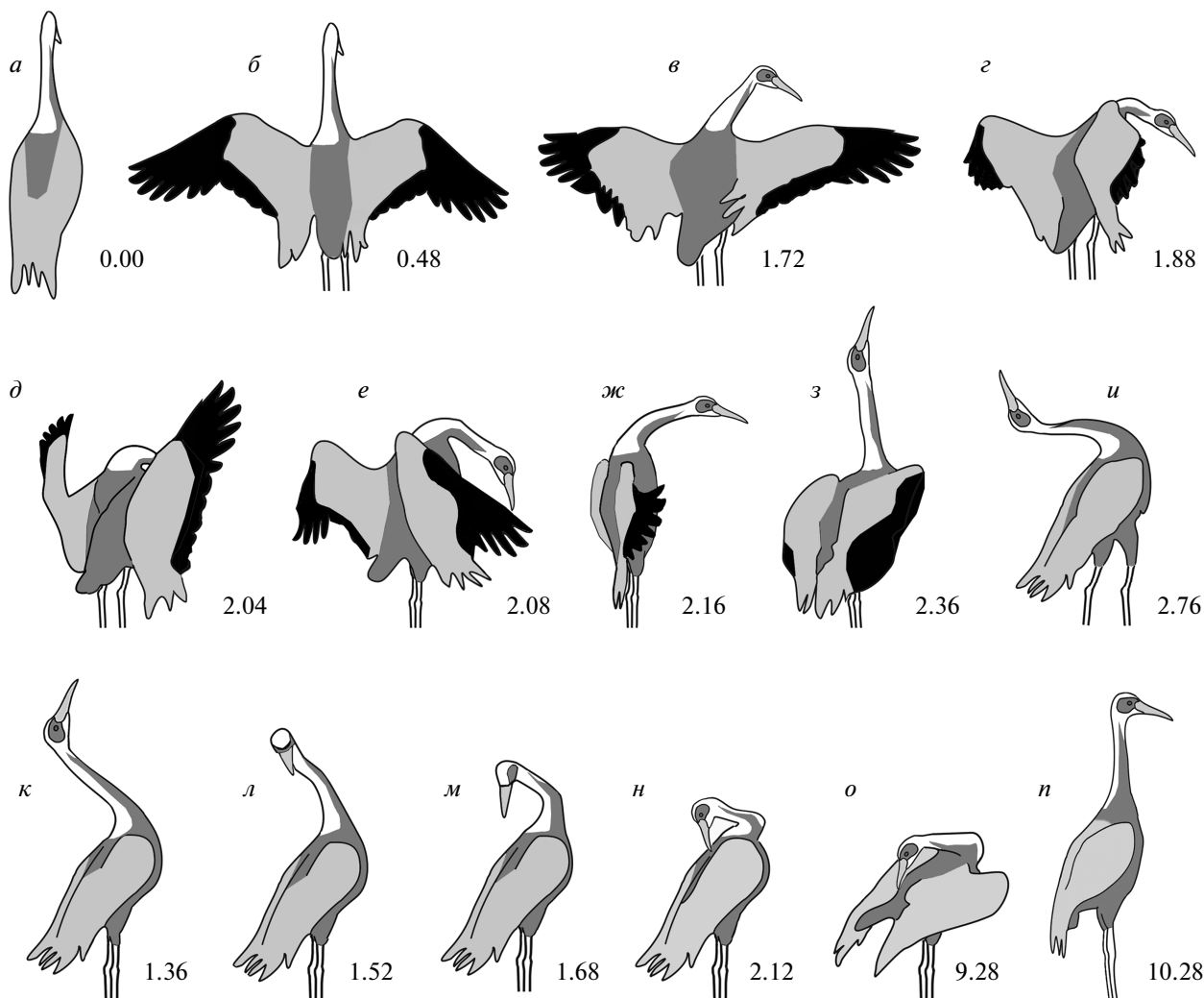


Рис. 14. Акция *д* у даурского журавля. Цифры — как на рис. 3.

Интересно, что вся последовательность движений, изображенная на рис. 14, наблюдается только в случае воспроизведения акции в спонтанном режиме (в частности, в составе ансамблей комфортного поведения). В агонистических же взаимодействиях элементы *б–г* отсутствуют. Перед нападением на оппонента можно наблюдать лишь мимолетную последовательность *д–и*, а сразу по окончании атаки — цепочку движений *и–о*. Любопытная особенность рассматриваемой моторной координации состоит в том, что в заключительной ее фазе журавль обычно оступается. Вероятно, это объясняется тем, что при стремительном (0.4 с) отведении головы назад птица на мгновение теряет контроль над вестибулярным аппаратом.

При том, что мы обнаруживаем связь конструкции *д* как с комфортным, так и с агрессивным поведением, она в терминах классической этологии представляет собой типичную “ ритуа-

лизованную” акцию, регулярно воспроизводимую в режиме вакуумной активности (спонтанно).

В заключение этого раздела следует подчеркнуть, что все рассмотренные здесь компоненты сигнального репертуара могли следовать друг за другом в самых разных сочетаниях, нередко с паузами порядка минуты и менее. В состав таких цепочек регулярно входят конструкции *б* и *д*. Примерами могут служить следующие последовательности: поза *б* — дуэт (и в обратном порядке), поза *д* — дуэт, поза *д* — танец и т.д. Особенно бросается в глаза отсутствие какой-либо ситуационной специфичности в использовании акции *б*, а также взаимодействия при унисональном дуэте. К сожалению, недостаток места не позволяет остановиться на подробном разборе множества свидетельств в пользу такого заключения. Что касается рассмотрения прочих компонент сигнального поведения даурского журавля (например, взаи-

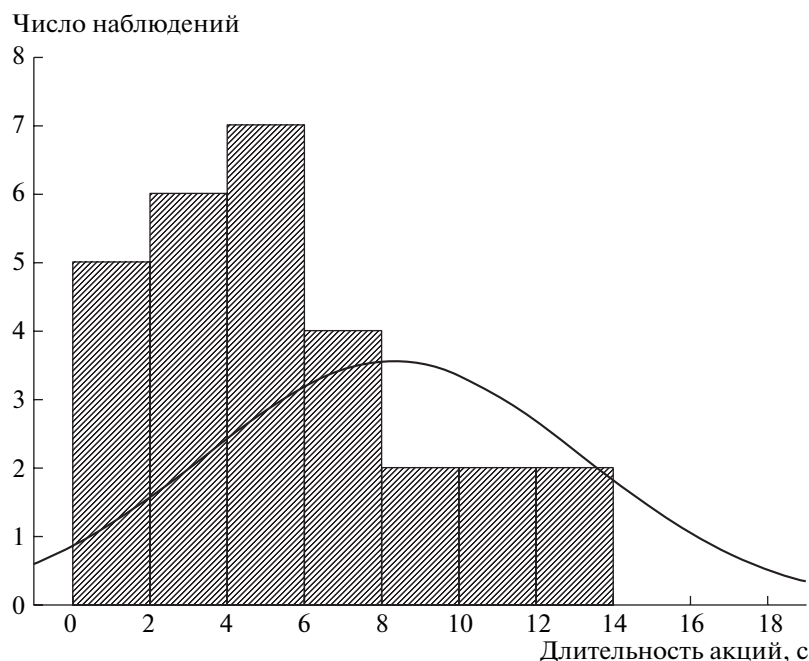


Рис. 15. Распределение длительностей заключительного фрагмента позы δ (чистки оперения спины) у даурского журавля.

модействий при копуляции), то оно выходит за рамки основной темы статьи.

Сигнальное поведение японского журавля описано ранее гораздо более детально, чем соответствующее поведение стерха и даурского журавля. К сожалению, для большей части компонентов это описание дано в виде статичного перечня поз (Masatomi, Kitagawa, 1975), что, на наш взгляд, не дает адекватного представления о сигнальной системе вида как некоего системного образования.

Не повторяя сказанного в указанной работе, мы остановимся преимущественно на тех формах поведения японского журавля, в которых можно видеть параллель явлениям, описанным выше для двух других видов. Имеются в виду акции смещенной чистки оперения и используемые при этом моторные координации. Эти чистки ориентированы в основном на те же участки оперения, что и у стерха (спина) и даурского журавля (спина и оперение низа тела). В последнем случае чистки у японского журавля направлены главным образом на бока брюха, а не на грудь, как у даурского журавля.

Более существенное отличие этих акций японского журавля от того, что мы видели у двух других видов, состоит в следующем. У стерха мишенью смещенных чисток служит только спина. У даурского журавля чистки спины и груди относятся, как правило, к разным моторным координациям. Что касается японского журавля, то здесь те и другие входят в качестве составных элементов в цепочки действий, порой достаточно

протяженные во времени. В ситуациях напряженного социального контекста эти цепочки включают в себя также особую моторную координацию (“поза арки”, arch в англоязычных источниках, — рис. 16e—з) либо завершаются ей. Эта акция сопровождается глухим коротким “рычанием”.

Все это весьма важно в плане сопоставлений поведения рассматриваемых видов, ибо показывает, что у японского журавля оно организовано совершенно иначе, чем у двух ранее рассмотренных видов. Если у тех поведение предельно ригидно (машинообразно), то здесь оно обладает определенной степенью свободы.

В качестве примеров приведем схематическую запись 6 цепочек акций (из 36 пригодных для анализа), которые следовали в приведенном порядке одна за другой в момент пребывания самца японского журавля на чужой территории, охраняемой парой даурских журавлей. Все 3 птицы находились в состоянии нервного напряжения, что время от времени выливалось в нападения хозяев на пришельца (либо, реже, пришельца на них). Литеры в этих записях соответствуют обозначениям на рис. 16. Буква “л” в скобках означает опускание левого крыла, буква “п” — правого.

з(л)-а-а-а-з(п)-з(п)-а-а-з(л)-а-а-а-з(л)-а-идет
 з(л)-а-а-з(п)
 а-з(п)-а-з(п)-а-з(л)-а-в-жс-з(п)-з(л)-з(п)
 з(п)-з(л)-а-з(л)-а-а-з(п)-а-а-в-жс-з(п)-з(л)-а-
 в-жс-з(п)
 лежит-жс-з(п)-а-идет

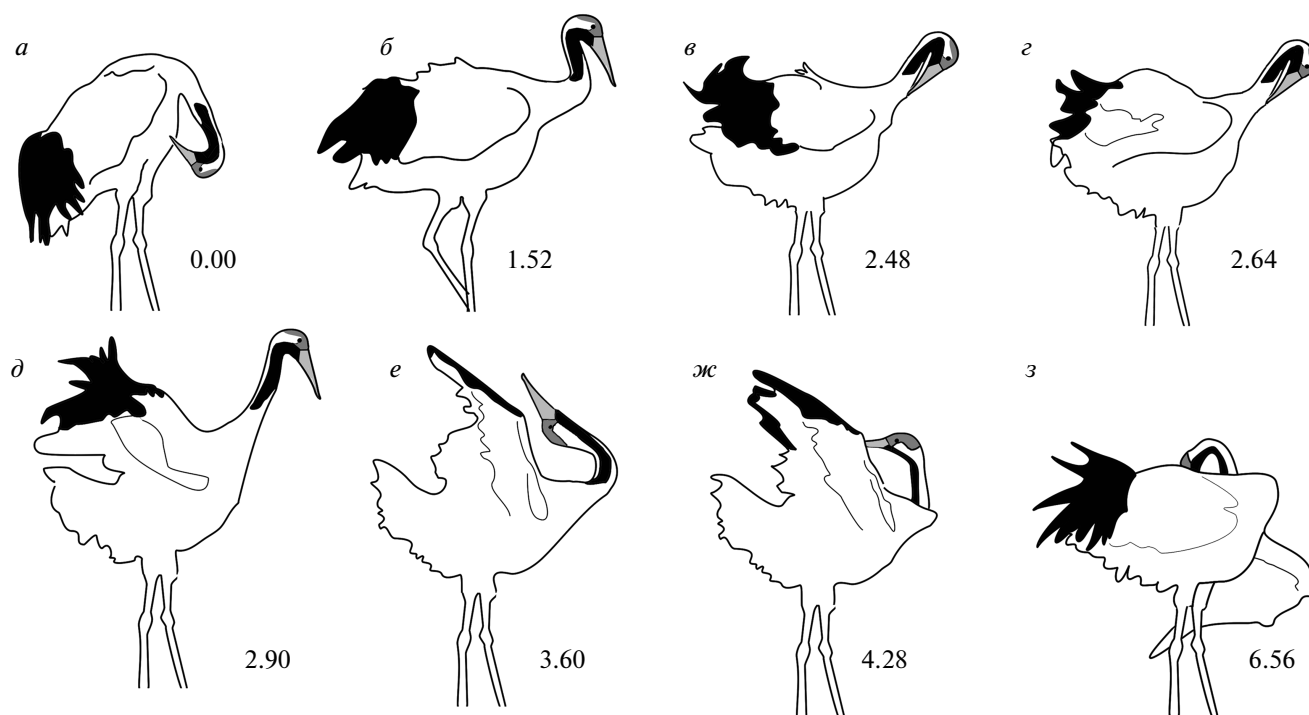


Рис. 16. Фрагмент изменений моторики японского журавля в контексте агонистического поведения. Цифры — как на рис. 3.

Полужирным шрифтом выделена наиболее устойчивая конструкция: отряхивание с резким наклоном головы вниз из верхнего ее положения (ruffle-bow-up англоязычных авторов) — “поза арки” — опускание крыла с последующей смещенной чисткой оперения спины. Эта же последовательность, за вычетом отряхивания, показана в последней записи, где сочетание ж—з (подчеркнуто) произошло в момент вставания птицы из положения лежа. Здесь для отряхивания попросту “не было времени”. То же самое (отсутствие “вводной” акции отряхивания) мы видим и при ответных реакциях птицы на нападение даурского журавля. В одном таком случае японский журавль принял “позу арки”, в другом за ней последовали опускание крыла и смещенная чистка оперения спины. “Позу арки” принял японский

журавль и в том эпизоде, когда он ответил атакой на нападение хозяина территории.

Создается впечатление, что “поза арки” столь же ситуационно неспецифична, как поза д у стерха (сходство с которой цепочки ж—з не вызывает сомнений) и поза б у даурского журавля. Она оказывается весьма характерным элементом танцев у этого вида и наблюдается по окончании копуляции (Masatomi, 1983). По нашим наблюдениям, в последнем случае эта поза иногда сопровождается опусканием крыла и смещенной чисткой оперения спины — точно так же, как в проявлениях агонистического поведения. Наконец, она может выступать в форме вакуумной активности, т.е. совершенно спонтанно.

Быстрая смена акций в составе описанных их цепочек приводит к тому, что каждая акция не столь акцентирована, как мы видим это у двух других видов. Иными словами, здесь менее выражен момент фиксации той или иной позы во времени. Сказанное подтверждается сопоставлением длительностей смещенных чисток, которые в большинстве случаев достоверно короче у японского журавля, чем у стерха и даурского (табл. 6).

В итоге можно сказать, что в терминах классической этологии рассмотренные компоненты сигнального поведения у японского журавля “менее ритуализованы”, чем у двух других видов. Это заключение весьма важно для дальнейших рассуждений при заключительном обзоре полученных данных.

Таблица 6. Сравнение длительности контакта клюва с оперением спины и брюха у трех видов журавлей

Вид	Чистки спины	Чистки брюха
Стерх	8.28 (7.65 ^a)	Нет
Даурский журавль	5.60 (5.30 ^b)	5.48 (4.10 ^b)
Японский журавль	3.58 (3.05 ^{aб})	2.96 (3.00 ^b)

Примечание. Приведены средние значения, в скобках медианы. Медианы с одинаковым надстрочным индексом различаются между собой статистически значимо по критерию Манна-Уитни: ^a $p = 0.0001$, ^b $p = 0.02$, ^б $p = 0.01$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Гипотеза ритуализации, предложенная Н. Тинбергеном более полувека тому назад, относится к основополагающим построениям классической этологии. За это время она обрела статус достоверного знания, хотя мне неизвестны попытки рассмотреть ее критически на конкретном эмпирическом материале. Возражения, сделанные одним из авторов настоящей статьи ранее (Панов, 1983), были чисто умозрительными, как и сама гипотеза.

Особенности той категории поведения журавлей, которая подпадает под определение коммуникации, оказываются идеальным материалом для проверки предсказаний гипотезы Н. Тинбергена. Но прежде чем суммировать под этим углом зрения результаты нашего исследования, необходимо коротко рассмотреть аргументацию автора гипотезы.

Смещенная активность как материал для формирования ритуализованных коммуникативных сигналов. Суть гипотезы состоит в том, что некоторые фрагменты так называемого “повседневного” поведения, которые первоначально не несли коммуникативной функции, под действием естественного отбора постепенно приобретают некие броские, экстравагантные формы и становятся тем самым социально значимыми стимулами (социальными релизерами, демонстрациями). Процесс был интерпретирован Н. Тинбергеном как “отделение” (эмансипация) коммуникативных сигналов из “аморфной” цепи повседневного поведения.

Эти поведенческие инновации, согласно гипотезе, приобретают свойство “разборчивости” сообщения, посылаемого отправителем такого сигнала для особи-приемника. Как писал Мойнайн, “...ясность, точность и интенсивность трансляции должны быть полезным качеством или характеристикой любого сигнала. Все это должно обеспечивать условие, что сигнал не может остаться незамеченным или нераспознанным. Это условие может быть наиболее легко выполнено путем формирования демонстраций выразительными (экстравагантными), стереотипными и четко отличимыми от всех других форм поведения. Иными словами это может быть достигнуто путем ритуализации сигнала, делающей его демонстрацией” (Moynihan, 1970: 86).

Примерно в тех же выражениях суть явления охарактеризована в другой работе. “Движение можно считать ритуализованным только в том случае если ... оно претерпело преобразования под давлением отбора, улучшившего его коммуникативную эффективность” (Hazlett, 1972; курсив авторов статьи.). По словам этого автора, процесс ритуализации ведет к усилению эффективности коммуникации за счет селекции “менее двусмыс-

ленных” сигналов в ущерб “более двусмысленным” (там же, с. 97).

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

Здесь использована терминология этологической теории инстинкта (Lorenz, 1937). Согласно ей, любая последовательность поведения подразделяется на вариабельную часть (аппетентное поведение) и высоко стереотипный заключительный (консумматорный) акт. Изменчивое аппетентное поведение определяется как сумма целенаправленных рабочих реакций. Целью его, однако, в этой системе взглядов оказывается не что иное как выполнение чисто инстинктивного консумматорного акта. Коль скоро аппетентное поведение не входит, таким образом, в сферу инстинкта как такового, само инстинктивное поведение в рамках данной теории не есть поведение целенаправленное.

Процесс ритуализации актов смещенной активности состоит в преобразовании моторики последних. В результате поведенческая инновация — именно, ритуализованный акт, становится отличным по форме от исходного, именуемого образцом (example). Эволюционные преобразования сводятся к следующему. Это, во-первых, “преувеличение и упрощение (exaggeration and simplification). Речь идет о том, что одни элементы моторики интенсифицируются (например, путем увеличения их амплитуды), тогда как другие движения замедляются либо могут выпасть полностью. Это приводит к осуществлению второго принципа преобразований — потери координации (loss of coordination) между движениями разных частей тела (например, шеи с головой и крыльев). Каждая движется в своем собственном режиме, не согласованном с движениями других частей. Все это

может быть определено как "схематизация" действий, делающая их "странными, бросающимися в глаза" (curious, conspicuous). Тинберген не сомневается в том, что параллельно с этими изменениями характера телодвижений идет процесс приобретения морфологических "сигнальных" структур, приуроченных к тем частям тела, движения которых становятся "преувеличенными".

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

"Все эти изменения, — пишет Тинберген (с. 24), — преследуют, как кажется, одну и ту же цель: адаптацию к возможностям восприятия (сигнала) со стороны особи, которой он адресован". Хочу обратить внимание читателей, что в этой цитате более чем в других местах текста, замаскировано выражено представление о том, что ход эволюционного процесса направлен к некой конечной цели. Это явным образом свидетельствует о телеологическом характере всей гипотезы, которая потому и выглядит на первый взгляд вполне правдоподобной с точки зрения обыденного здравого смысла.

Вопрос о содержании сообщения, транслируемого посредством ритуализованного сигнала. Пока что речь шла о "заметности" сигнала, которая обеспечивает его "разборчивость" для особи-реципиента. Однако в статье, о которой идет речь, не обсуждается в деталях вопрос о том, какую конкретную информацию могут нести в себе ритуализованные акты поведения. Создается впечатление, что, по мнению автора, текст статьи и так будет понятен для подготовленного читателя. Он должен знать, что ритуализованные демонстрации обычны в ситуациях противостояния особей (угрожающие) и в контексте полового поведения (брачные).

Лишь один пример дающий представление о более определенном, конкретном значении демонстраций, касается так называемых умиротворяющих (appeasing) сигналов. При встрече половых партнеров (реальных или потенциальных) у озерной чайки оба отворачивают друг от друга головы "быстрым, резким движением". Оно, по мнению автора, направлено на то, чтобы скрыть друг от друга темно-коричневую окраску головы и оружие (клюв), которые эти чайки демонстрируют друг другу в угрожающей позе, принимаемой ими при враждебных столкновениях (с. 28).

Здесь автор в какой-то степени изменяет сказанному в другом месте статьи, где он выступает против антропоморфических ("психологических")

толкований мотивов поведения птиц. На с. 11 он пишет: "Когда агрессивно настроенные рыба колюшка или чайка проделывают зачаточные движения гнездостроения [смещенная активность], кое-кто может предположить, что животные пытаются показать противнику, будто бы они собираются строить здесь гнездо" (с. 28) и, таким образом, будут защищать это место до последнего. "Я рассматриваю такую интерпретацию — продолжает автор, — как антропоморфическую и несостоятельную".

Но, спрашивается, если такой взгляд верен в отношении актов смещенной активности, почему он уже не работает, когда речь идет о ритуализованных демонстрациях? Оказывается, теперь можно приписывать птицам те или иные "рациональные" мотивы. Такие, например, как стремление "умиротворить" социального партнера. Однако такая трактовка полностью расходится с принимаемыми Тинбергеном этологическими представлениями об отсутствии целенаправленности инстинктивного консумматорного акта (см. выше).

Эта двойственность позиции классика этологии привела к тому, что антропоморфические интерпретации постоянно встречаются в современных публикациях, в том числе и тех, где речь идет о сигнальном поведении журавлей (примеры поразительной наивности таких трактовок я приведу ниже).

Сигналы, подходящие под определение "высоко ритуализованных" в поведении журавлей. Описанные выше акции *д* стерха, а также *б* и *д* даурского журавля полностью соответствуют всем признакам ритуализованной демонстрации, указанным в работе Тинбергена. Сюда же можно отнести и немногим менее акцентированную "позу арки" японского журавля.

Если следовать принципам гипотезы ритуализации, обозначенные акции двух первых видов приходится назвать производными от смещенных чисток оперения. Однако, как мы попытались показать, они в известном смысле занимают промежуточное положение между спонтанным "парадированием" и функциональной комфортной активностью. В первом случае они предельно коротки, будучи либо полностью лишены признаков реальной комфортной активности в плане ухода за оперением (у стерха клюв просто лежит на оперении спины), либо чистка оперения выглядит крайне редуцированной (пощипывание перьев груди у даурского журавля). Во втором случае эти акции более продолжительны и переходят зачастую в функциональную чистку оперения. В этом отношении особенно показателен тот вариант *д* у стерха, которому предшествует поза *з* (рис. 2, 3). Это сочетание акций *з*—*д* часто воспроизводится посреди длительной функциональной чистки. При этом названные телодвижения даже

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

Иными словами, ни в данном случае, ни в поведении даурского журавля не обнаружено свидетельств эмансипации обсуждаемых акций от некоего их гипотетического “образца”. Об аналогичном результате исследований см. в работе Дитмана и Гроотиуса (Düttmann, Groothuis, 1996) по “ритуализованному” поведению пеганки *T. tadorna*.

При отсутствии подобного hiatus между комфортной активностью как таковой и акциями, которые принято считать (Sauey, 1985; Ellis et al., 1998) производными от нее ритуализованными сигналами, проще допустить, что и та и другие есть попросту разные варианты одной и той же формы поведения, чем следовать красивой, но чисто умозрительной гипотезе ритуализации. Мы имеем в виду, что полезнее будет детально исследовать явление в рамках ближайших (proximate) причин, чем следовать слепой вере в некие, в высшей степени гипотетические конечные (ultimate) причины.

Являются ли обсуждаемые акции журавлей персонально адресованными сигналами? Наши наблюдения, зафиксированные в большом количестве видеозаписей (коллекция Лаборатории этологии и биокоммуникации ИПЭЭ РАН) позволяют дать ответ скорее отрицательный. Начать с того, что наиболее броские акции (такие как *d* у стерха, *b* и *d* у даурского журавля) зачастую следуют в спонтанном режиме, в отсутствие потенциального реципиента. Когда же тот присутствует, взаимная ориентация “отправителя сигнала” и второй особи нередко такова, что отрицает саму возможность какого-либо диалога. Именно, журавль, принимающий ту или иную из интересующих нас поз, может располагаться спиной к социальному партнеру, часто при этом достаточно далеко от него. Когда два стерха, состоящие в брачной паре, поглощены продолжительной чисткой оперения неподалеку друг от друга, непредвзятому наблюдателю трудно допустить, что временами наблюдаемая при этом поза *d* адресована второй птице, никак не изменяющей при этом своего поведения. Ситуации такого рода численно преобладают над теми, при которых члены пары выполняют одну и ту же акцию почти синхронно или с некоторым запозданием относительно партнера, хотя и здесь эти действия не ведут к каким-либо зримым изменениям в поведении птиц. Даурские журавли, которых разделяет дистанция порядка метра или немногим более, могут почти одновременно принимать разные позы: один демонстрирует позу *b*, другой — обозначенную нами литерой *d*. Совершенно очевидно, что смысловая значимость подобного “диалога” равна нулю.

Интересно в этой связи рассмотреть характер “обмена сигналами” у стерха в момент брачных игр, когда есть основания подозревать, что эти сигналы могут быть персонально адресованными. У пары А при брачных играх, в эпизоде длительностью около 10 мин, зафиксированном на видео пленку, самец и самка одновременно принимали позу *d* дважды (рис. 9). Ей в обоих случаях предшествовали совместные полеты партнеров, после которых они располагались при посадке на расстоянии в несколько метров друг от друга по одной линии, так что ни один из них не мог видеть опущенное крыло партнера, черно-белый рисунок которого должен, казалось бы, играть роль сигнальной структуры. В трех других случаях самец в позе *d* располагался по отношению к самке так, что опущенное крыло (дважды левое, один раз правое) оказывалось с противоположной стороны от нее. То же можно сказать об одной демонстрации, сделанной самкой рядом с самцом. У пары Б в обоих подобных случаях самка не могла видеть опущенное крыло самца. О том, что демонстрация опущенного крыла не адресована потенциальному противнику (человеку-наблюдателю), было сказано при описании агонистического поведения стерха.

Обнаруженный нами факт определенной цикличности в воспроизведении членами пары унисональных дуэтов позволяет предположить, что интересующие нас акции также подчиняются спонтанному эндогенным циклическим изменениям мотивационного состояния, т. е. автономны от потребностей обмена какой-либо содержательной информацией.

Каково информационное содержание сообщения, транслируемого “ритуализованными” сигналами журавлей? Сегодня климат в изучении поведения животных таков, что многие исследователи ставят своей целью обнаружить что-нибудь этатное сенсационное, сходное с целенаправленным поведением человека. В частности, в сфере коммуникации птиц усилия направлены на выявление ее осмысленного характера. Задача поиска “значения”, “смысла” — “семантического содержания сигнала” была сформулирована несколько десятилетий назад в короткой заметке журнала “Animal Behaviour” (Smith, 1981).

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

Иными словами, если в гипотезе ритуализации есть хоть доля истины, естественный отбор привел обсуждаемые сигналы в состояние “заметности” и “броскости”, но при этом не смог сделать их сколько-нибудь осмысленными и пригодными для трансляции хоть сколько-нибудь содержательных сообщений. Понятно, что само допущение о возможности того эволюционного сценария, который преподносится в гипотезе ритуализации, есть в данном случае со стороны авторов не более чем риторический прием.

В поведении журавлей много более информативными в процессе коммуникации оказываются как раз те акции, которые ни в какой мере не отличающиеся броскостью. Среди прочих к их числу относится так называемое “дуэтное хождение” (unison-walking). Брачные партнеры проявляют готовность к дуэту, прохаживаясь на протяжении одной-двух минут параллельными курсами либо гуськом, друг за другом. Дуэт начинается внезапно, но практически одновременно обеими птицами. Запоздание одной из них относительно другой исчисляется долями секунды. Уловить момент “выстрела стартового пистолета” в подавляющем большинстве случаев практически невозможно. Сигналами к его началу оказывается само по себе замедленное хождение обеих птиц, изредка — описанное выше отряхивание одной из них. Иными словами, здесь имеет место процесс коммуникации за счет ориентации птиц на поведение друг друга, осуществляемое на уровне повседневных действий (таких как локомоция).

Невыполнимость задачи подразделения сигнальных акций на четко очерченные категории. Если говорить о широко принятой процедуре подразделения коммуникативных сигналов на агонистические, с одной стороны, и связанные с половым поведением (“pair-related behavior” в обширной работе: Ellis et al., 1998) с другой, то даже столь грубое разграничение по принципу функциональной значимости оказывается невыполнимым для большинства акций (исключение, как было сказано выше, составляют, с определенными оговорками, только предсовокупительные сигналы). Что же касается поведения, непосредственно следующего за копуляцией, то здесь картина прямо противоположна. Как указывает Масатоми, “последовательность действий в посткопуляторном поведении почти идентична комбинациям демонстраций в агонистических ситуациях” (Masatomi, 1983: 69).

За недостатком места, рассмотрим в качестве единственной иллюстрации вопрос о том, к какой из двух названных категорий следует отнести унисональный дуэт. В упомянутой работе Эллиса с соавторами этот тип поведения отнесен без комментариев к категории “брачного” поведения. Суэй (Sauey, 1985), напротив, настаивает на том, что у стерха дуэтное поведение выполняет скорее

функцию территориальной угрозы. Он пишет, что поскольку у данного вида дуэт неизменно инициируется самцом (что само по себе неверно), “...давление отбора могло благоприятствовать тем компонентам дуэта, которые несут в себе больше признаков угрозы, и одновременно уменьшать эффективность демонстрации в контексте полового поведения”. В действительности, как мы могли видеть из приведенного в данной статье описания сигнального поведения стерха, дуэты здесь в равной мере принадлежат и территориальному, и брачному поведению. Подобно песне воробынообразных птиц, дуэт может восприниматься как угроза территориальным конкурентам и служит инструментом укрепления брачных связей в канве поведения каждого из половых партнеров.

Уникально ли коммуникативное поведение журавлей в плане богатства своего репертуара? По словам Эллиса с соавторами (Ellis et al., 1998: 148) “журавли располагают чрезвычайно (tremendously) сложным комплексом стереотипных социальных сигналов. Можно было бы поместить журавлей на вершину поведенческой сложности, по крайней мере, с точки зрения разнообразия стереотипных акций. Мы ожидаем, что закончив анализ их поведения, мы смело сможем показать их первое место (premier position) среди всех птиц и, возможно, среди животных вообще по количеству социальных демонстраций”.

Столь неожиданное заявление неудивительно, если учесть методы описания поведения, которыми пользуются эти авторы. Они дробят живую континуальную ткань поведения, организованного в преемственные последовательности элементарных акций (которые одни только и несут, по сути дела, коммуникативную функцию), на некие отдельные, имеющие, по их мнению, самодовлеющую сущность. Так, например, в цепочке действий японского журавля, изображенной на рис. 16 и длящейся менее 7 с в реальном времени, они выделяют как минимум 3 “разные” демонстрации (ventral preen, ruffle-bow-up и arch). Не удивительно поэтому утверждение что каждый вид журавлей обладает более чем 60 стереотипными социальными сигналами (именуемых здесь этонами, ethons). Не считая даже тех, что связаны с гнездостроительным поведением и прочими формами активности. Одно только агонистическое поведение включает в себя, как сказано, 32 демонстрации (не больше и не меньше!), не считая вокальных сигналов (Ellis et al., 1998: 132).

Без каких-либо колебаний названные авторы приписывают конкретное значение каждой выделенной ими акции. Например, положение лежа в агонистической ситуации трактуется следующим образом: “Это форма ритуализованного насиживания и, по-видимому, сигнал нарушителю границ, демонстрирующий, что особь уже внесла су-

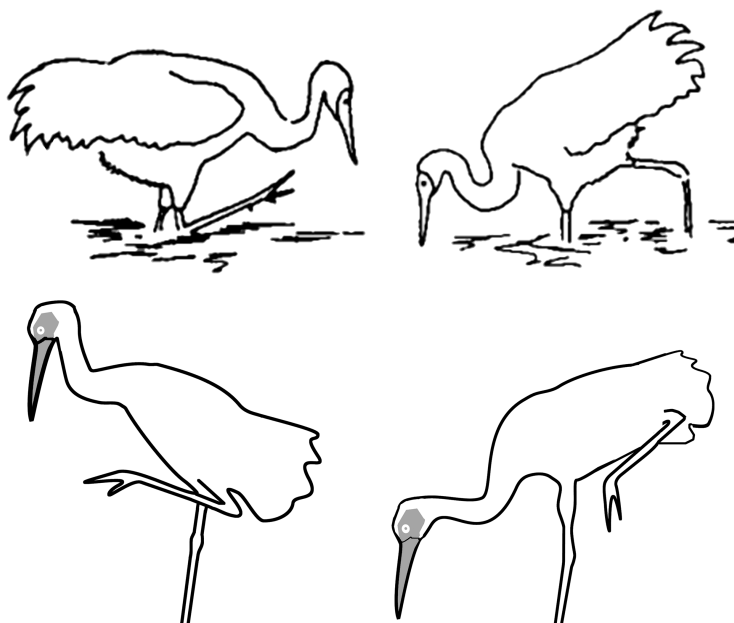


Рис. 17. Локомоция стерха с высоким подниманием ног. Вверху — при территориальном конфликте (по: Sauey, 1976), внизу — на стадии гнездостроения (по кадрам видеосъемок авторов).

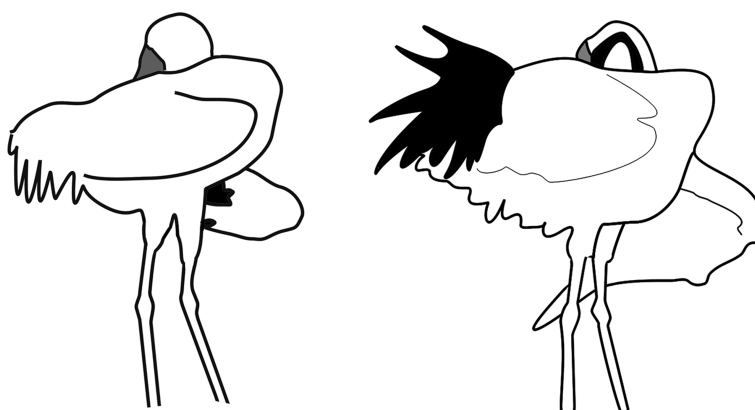


Рис. 18. Поза б стерха (слева) и “поза арки” японского журавля (справа).

щественный вклад (great investment) в освоение данной территории, загнездившись здесь” (там же: 140). Вспомним замечание Тинбергена о неприемлемости подобных антропоморфических объяснений.

К сожалению, такого же рода трактовками пестрит работа Суэя (Sauey, 1985). Так, закончив описание так называемого “демонстративного хождения”, наблюдаемого в ходе территориальных конфликтов, при котором стерх высоко поднимает ноги, этот автор пишет: «Демонстративное хождение определенно произошло из повседневного, но поднятие цевки и пальцев до горизонтали может быть “презентацией оружия” оппоненту, поскольку лапы и когти активно используются журавлями во время драк между ни-

ми». Между тем, по нашим наблюдениям, этот способ хождения имеет место у стерха далеко не только при территориальных конфликтах. Он является нормой в период гнездостроения, когда оба партнера ходят так в месте расположения гнезда (рис. 17). Здесь биологический смысл такого поведения представляется довольно ясным: предосторожность против возможности наступить на яйцо. И вновь мы видим, что некая “демонстрация” не обладает сколько-нибудь строгой ситуационной специфичностью.

Сравнительный аспект. Если у нас были бы хоть какие-то основания считать гипотезу ритуализации правдоподобной, мы бы попытались показать результаты этого процесса на примере сравнения акций, имеющих, на первый взгляд много

Таблица 7. Пример сравнительного описания поведения в рамках атомистической методологии (из: Ellis et al., 1998)

Сигналы	Номер сигнала	Стерх	Даурский журавль	Японский журавль
Вокальные	1	+	+	+
	2	+	+	+
	3	+	+	+
	4	+	+	+
	5	+	+	+
	6	+	+	+
	7	+	+	+
	8	+	+	+
	9	+	+	+
	10	+	+	+
	11	+	++	++
	12	+	+	+
	13	+	+	+
	14	+	+	+
	15	+	+	+
	16	+	+	+
Оптические	1	—	—	+
	2	++	—	—
	3	+	+	+
	4	+	+	++
	5	+	—	+
	6	—	в слабой форме	—
	7	+	+	++
	8	+	++	+
	9	+	+	++
	10	ось тела обычно ближе к вертикали	ось тела обычно ближе к горизонтали	++
	11	в слабой форме	+	—
	12	+++ крылья опущены	+ крылья слегка опущены	++ крылья опущены
	13	+	+	+
	14	+	+	+
	15	+++	+	+
	16	++	+	+
	17	++	?	+
	18	++	+++	+
	19	+	+	+
	20	возможно, есть	возможно, есть	+
	21	—	++	—
	22	—	—	+++
	23	++	+	+
	24	+++	+	+++
	25	+	+	возможно, есть
	26	возможно, есть	+	+
	27	+	+	+
	28	возможно, есть	+	+
Всего	43	“да” — 21 “нет” — 4 под вопросом — 3	“да” — 22 “нет” — 4 под вопросом — 2	“да” — 23 “нет” — 4 под вопросом — 1

Примечание. Номера сигналов приведены согласно порядку их описания в работе: Ellis et al., 1998. Количество плюсов указывает на интенсивность акции, минус - на ее отсутствие в репертуаре данного вида.

общего у двух видов. Это поза *d* у стерха и та, что следует за “позой арки” у японского журавля (рис. 18). На основе сказанного в разделе о поведении японского журавля был сделан вывод, что в терминах классической этологии соответствующая демонстрация второго вида “менее ритуализована”, чем похожая на нее поза *d* стерха.

Таким образом, можно было бы предположить, что поза японского журавля дает пример некоего первичного состояния, а поза стерха иллюстрирует следующий шаг процесса ритуализации. Подчеркнем, что с точки зрения эффективности коммуникации такой ход событий не дал бы ничего нового: у стерха поза *d* столь же семантически пуста, как и у японского журавля. Но главное состоит в том, что согласно данным по филогении журавлей, стерх — это архаичный вид, тогда как японский журавль явно относится к эволюционно продвинутой группе видов (рис. 1). Поэтому сопоставления, подобные рассмотренному здесь (и широко практикуемые в учебниках этологии), не выдерживают ни малейшей критики.

Отвлекаясь от темы, связанной с гипотезой ритуализации, попробуем сопоставит на примере журавлей сравнительный подход в рамках атомистической (элементаристской) парадигмы описания поведения, с одной стороны, и анализа его в качестве целостной структуры, с другой. Первая методология хорошо иллюстрируется цитированной работой Эллиса с соавторами, где в основу рассмотрения положен принцип подсчета числа демонстраций, рассматриваемых в качестве неких дискретных сущностей. На стр. 148 этой работы читаем: “Описательная этология основывается на предпосылке, что дискретный поведенческий акт может быть идентифицирован. Еще более очевидна способность животных к социальным взаимодействиям на основе восприятия конспецифическими особями дискретных социальных сигналов. Если эти сигналы поддаются расшифровке членами вида, тогда этолог, прибегнув к тщательному изучению (коммуникации вида), также способен расчленивать (*teare apart*) канву поведения, выявив тем самым социальный алфавит вида”. Об иных методологических пороках такого подхода уже было коротко упомянуто выше.

Подробный их разбор дан в работе Панова (1978, 2009), где предложен принципиально иной, холистический подход к описанию и анализу поведения птиц. На нем базируется и настоящая статья, показывающая, в частности, что нет принципиальной разницы между коммуникативным поведением воробынообразных птиц (на материале которых была выполнена цитируемая работа) и журавлей с их якобы столь “сложной” сигнализацией.

Читатель может сравнить результаты двух названных подходов при рассмотрении сравнитель-

но-этологических аспектов поведения журавлей. В настоящей статье показаны поистине кардинальные различия в коммуникации трех изученных видов (при сохранении общих принципов организации их поведения в коммуникативном процессе). Что же касается атомистического подхода, предлагаемого Эллисом с соавторами, то их достижения иллюстрируются табл. 7.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формулирование эволюционного сценария, положенного в основу гипотезы ритуализации, есть следствие неадекватных представлений ранних этологов о том, какой должна быть “эффективная” коммуникация. Полагали, что она может осуществляться лишь в случае “разборчивости” сигнала, транслируемого особью-отправителем особи-приемнику.

Таким образом, в основе представлений тех лет о коммуникации животных лежит понимание ее как диалога, основанного на обмене семантически индивидуализированными, дискретными сигналами типа броских, “экстравагантных” демонстраций.

Эти воззрения основательно устарели к настоящему времени. Наиболее слабое их место состоит в низведении большей части акций взаимодействующих особей до некоего фона, нейтрального в плане коммуникативной функции. В такой трактовке коммуникативный процесс целиком определяется локальными “точками перегиба”, когда в дело включаются некие экстравагантные сигнальные акции.

Построения Тинбергена и его коллег органически соответствовали общему научному климату того времени, когда юная этология делала свои первые шаги. Именно в те годы происходило становление так называемой синтетической теории эволюции на основе соединения дарвинизма с популяционной генетикой. В этот период зоологи (и полевые этологи в их числе) быстро усвоили терминологию ранней генетики. Не вникая глубоко в непростое содержание этого новшества, они восприняли парадигму популяционной генетики как неоспоримое, объективное подтверждение дотоле чисто умозрительной дарвиновской идеи прогрессивной эволюции путем естественного отбора. Тогда казалось, что организация живых систем есть не более чем набор признаков, свободно тасуемых отбором. Мало кто сомневался в том, что результатом непременно должно быть прогрессивное совершенствование биологических систем за счет достижения максимальной целесообразности и эффективности их функционирования.

Представления тех лет о механизмах действия естественного отбора лежали еще в русле так называемой “генетики мешка с бобами”. Полагали,

что из всего необозримого числа свойств вида отбор в состоянии “распознать”, вычленив, подхватить и закрепить то из них, даже самое незначительное, усиление которого будет способствовать оптимизации связанной с ним функции. Иными словами, господствовало убеждение, что всякий эволюционный процесс, вызванный отбором, всегда идет до конца, до полной замены менее приспособленной формы более приспособленной.

В наши дни картина выглядит принципиально иной. Из общей теории систем мы знаем, что система не может быть оптимизирована одновременно более чем по одному параметру. Поэтому оптимизация реальных биологических систем возможна лишь путем нахождения компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных параметров. При том, что организацию живых существ пронизывают разнообразные корреляции и взаимозависимости, компромисс между различными адаптивными функциями должен быть особенно напряженным. Поэтому следует ожидать, что основа видоспецифической системы межперсональных отношений (социальное поведение и коммуникация) должна характеризоваться высочайшей степенью консерватизма. Причина этого в том, что сама эта система складывалась на почве тысячелетий выработки компромисса между противоречащими друг другу потребностями максимальной оптимизации всех без исключения функций (Расницын, 1987).

Сюда входят не только функции, непосредственно связанные с коммуникацией, но и те, что определяют структуру всех прочих категорий поведения (стоит напомнить, что само их разграничение есть процедура в целом условная). А ведь поведение организма есть не что иное, как внешняя проекция его морфологического устройства (способа организации психических процессов, физиологии органов чувств, конструкции тела и конечностей, и т.д.). Поэтому непонятно, каковы могут быть механизмы процесса, при котором естественный отбор способен вычленив и лелеять какой-либо один элемент так называемого “сигнального поведения”? Несколько перефразируя слова Мейена (1975: 89), можно сказать, что отбору не под силу заниматься мелочной опекой каждого отдельного сигнала.

На первый взгляд, гипотеза ритуализации кажется вполне правдоподобной, ибо опирается она на обыденную логику здравого смысла. А та, в свою очередь, оправдана лишь постольку, поскольку построена по аналогии с тем, что вполне применимо к эволюции коммуникативных систем человека. Поэтому анализируемая гипотеза, хотя широко используется поныне в специальной литературе как объяснительный принцип, с нашей точки зрения, имеет сегодня лишь чисто исторический интерес.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы приносим благодарность Т.А. Кашенцевой и Ю.М. Маркину за всемерную помощь в организации и проведении наших исследований в питомнике журавлей Окского государственного заповедника.

Исследование финансировалось РФФИ (05-04-48171 и 08-04-00636).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дэвис Дж. С., 1990. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 1. Пер. с англ. М.: Недра. 319 с.
- Курочкин Е.Н., 1987. Отряд Журавлеобразные. Птицы СССР: Курообразные, журавлеобразные. Л.: Наука. С. 280–502.
- Мейен С.В., 1975. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. С. 66–117.
- Опаев А.С., Панов Е.Н., Павлова Е.Ю., 2009. Сравнительный анализ акустической сигнализации некоторых видов журавлей (Gruiformes, Gruidae) // Зоол. журн. Т. 88. № 10. С. 1230–1247.
- Панов Е.Н., 1978 (переиздание 2009). Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с. — 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоология позвоночных. Т. 12. Проблемы этологии наземных позвоночных. С. 5–70.
- Панов Е.Н., Целлариус А.Ю., Непомнящих В.А., 2004. Моторные координаты в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*: Reptilia, Agamidae): сигнальные функции и эндогенные ритмы // Зоол. журн. Т. 83. № 8. С. 971–982.
- Расницын А.П., 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 46–64.
- Archibald G.W., 1976. Crane taxonomy as revealed by the unison call // Proceedings International Crane Workshop 1975. Oklahoma State University Publishing and Printing, Stillwater. P. 225–251.
- Brodkorb P., 1967. Catalogue of fossil birds // Bul. Florida State Mus. 11. P. 145–153.
- Ellis D.H., Scott R.S., Archibald G.W., Kepler C.B., 1998. A sociogram for the cranes of the world // Behavioural Processes. V. 43. P. 125–151.
- Düttmann H., Grootius T., 1996. Evolutionary origin, proximate causal organization and signal value of the whistle-shake-display of male shelducks (*Tadorna tadorna*) // Behaviour. 133(7-8). P. 597–618.
- Krajewski C., 1990. Relative rates of single-copy DNA evolution in cranes // Mol. Biol. Evol. V. 7. P. 65–73.
- Krajewski C., Fetzner J.W. Jr., 1994. Phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae) based on cytochrome-b DNA sequences // Auk. V. 111. P. 351–365.
- Lorenz K., 1937. Über die Bildung des instinkt Begriffes // Naturwiss. 19. S. 289–300; 20. S. 307–318. 21. S. 324–331.

- Masatomi H., 1983. Some observations on mating behaviour of several cranes in captivity // J. Ethol. V. 1. P. 62–69.
- Masatomi H., Kitagawa H., 1975. Bionomics and sociology of Tancho or the Japanese Crane, *Grus japonensis*, II. Ethogram // J. Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology. V. 19. № 4. P. 834–878.
- Meine C.D., Archibald G.W. (eds.), 1996. The cranes: Status, survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, U.K. P. 1–294.
- Sauey R.T., 1985. The range, status, and winter ecology of the Siberian cranes (*Grus leucogeranus*). PhD thesis, Cornell University. P. 1–431.
- Shapiro S.S., Wilks M.B., Chen H.J., 1968. A comparative study of various tests for normality // J. of American Statistical Society. V. 63. P. 1343–1372.
- Smith W. J., 1969. Messages in vertebrate communication // Science. V. 165. № 3889. P. 145–150.
- Tinbergen N., 1952. Derived activities: their causation biological significance origin and emancipation during evolution // Quart. Rev. Biol. V. 27. P. 1–32.

SIGNAL BEHAVIOUR IN CRANES (SIBERIAN – *SARCOGERANUS LEUCOGERANUS*, WHITE-NAPED – *GRUS VIPIO*, RED-CROWNED – *GRUS JAPONENSIS*) AS VIEWED IN LIGHT OF THE RITUALIZATION HYPOTHESIS

E. N. Panov¹, E. Yu. Pavlova², V. A. Nepomnyashchikh³

¹*Secertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science, Moscow 119071, Russia*

²*Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia*

³*Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Science, Borok 152742, Russia*

e-mail: panoven@mail.ru

By the example of a signal behaviour of the tree crane species, an analysis of the logical grounds of the ritualization hypothesis has been performed. Its application to the origin and functioning of the “highly ritualized” communication signals in birds is discussed. It is shown that such signals are observed in a wide spectrum of situations, including those where a social partner for communication (perceiver) is absent. In the situations of its presence, a signal may be performed by a signaller in such a way that it cannot be perceived by the second bird. The same actions (“ritualized feather preening”) vary in length and intensity, and such variability is present in practically all situations. In either of them, a hiatus between the ritualized preening, on the one hand, and those implementing a real comfort function is difficult to reveal. Such a state of things may take place even when a social partner is present. Short acts of preening, that may be readily considered as the ritualized signals, numerically predominate in all situations, including those where a partner is absent. The fact of the endogenous cyclic recurrence in the duets performance shows that communication cannot be regarded as exchange of signals in the mode “stimulus–reaction–stimulus–reaction”. The similar actions may look in the archaic species (the Siberian crane) as more ritualized than in evolutionary advanced one, such as the red-crowned crane. All these findings contradict the concept of emancipation and ritualization of the discrete behavioural acts in the process of evolution, as well as reality of the selection toward increase of the effectiveness of communication. The process, in accordance to the ritualization hypothesis, is transforming these actions into the special discrete signals that operate against the background of the “non-signal” everyday behaviour. A more realistic seems an understanding of communication as a process, in which an continued, unbroken behaviour of either communicant, taken as an entire united structure, is changing in the course of the mutual interactions a motivation statuses of a partner and, correspondingly, a line of its behaviour.