

### Отзыв на автореферат диссертации

Новиковской Анны Алексеевны «Индивидуальная изменчивость факультативных стереотипов охотничьего поведения у общественных видов грызунов», представленной на соискание степени кандидата биологических наук.

Сравнительная этология «держалась» на двух «китах», происходящих из устойчивого впечатления наблюдателя, отслеживающего развёртывание специализированной активности особей (территориальные, брачные, иные демонстрации — или специализированные кормовые методы) в специфической ситуации адресации (охрана территорий, ухаживание за потенциальным партнёром и пр. - для демонстративного поведения) или в контакте с соответствующим субстратом и видом корма (для кормления). Первый — неоднородность и дифференцированность поведения: хотя телодвижения и действия особей кажутся гибкими, плавно переходящими друг в друга, поток активности в целом не непрерывен, как фильм, а дифференцирован на «фигуры» и «фон». Первые дальше рассматривались как единицы поведения или демонстрации: они характеризуются специфической формой, исполняются более или менее стереотипно, почему «начертание» формы каждой из них образующими телодвижениями и действиями животного (характерная форма или образ демонстрации — визуальный, акустический или иной, в зависимости от модальности) инвариантен в максимально гетерогенной выборке предъявлений (по разнообразию контекстов последних).

Здесь нет никакого «идеального континуума», потоки активностей особей в ситуации взаимодействия компаньонов (друг с другом, с кормом, с гнездовым дуплом и т. д. ситуациях, задействующих видоспецифические паттерны поведения) представляют собой «слайд-фильм», где «слайды», они же демонстрации, удерживают специфический инвариант формы и сменяют друг друга «скачком», как в настоящем слайд-фильме. Смена их зачастую также не случайна, но более или менее закономерна во времени, почему развитие визуального образа демонстрирующей (или действующей) особи оказывается более или менее предсказуемым, и неизменно направленным, с устойчивостью к «помехам», главнейший источник которых — другая особь (партнёр, оппонент), объект деятельности, вроде добычи, стремящейся избежать поимки и пр.

Второй «кит» — что взаимовлияния влияния между регистрируемыми потоками поведения особей (т. е. коммуникация по определению Александра) не «размазаны» по всей их длине, но «приурочены» к определённым моментам того и другого, и обнаруживаются по контрасту между плавным и постепенным развитием событий «до» и резкой сменой происходящего «после». Поведенческие стереотипы, характеризующиеся типологически определённой формой, также обнаруживались наблюдателем по контрасту между нею и «фоном» (или формой следующей демонстрации), в целом пропорциональным стереотипности предъявления и подчёркивавшим её дифференцированность от бесструктурного «фона». Т.е. влияния выделялись в потоках активности также как демонстрации, функционально интерпретировались по характеру изменений «в следующие моменты», и дальше «привязывались» к демонстрациям или к соответствующим временным «срезам» потока. Вместе с ними они составляли этограмму.

Этот подход более чем соответствовал действительности, однако был уязвим для критики, волна которой была поднята социобиологией на Западе и работами Е.Н.Панова в нашей стране. Те и другие «били в больное»: отсутствие у этологов объективного метода выделения единиц поведения (и регистрации их влияний), в смысле независимого от «накопленного впечатления» наблюдателя о разделении на «фигуры» и «фон», рассматривающего этот опыт как гипотезу, при проверке которой мы приходим к отделению действительных единиц поведения от разделяющего их бесструктурного «матрикса». Работы Вольфганга Шлейдта 1980-х гг. и Система регистрации движений Эшкол и Вахмана (Eshkol-Wachman movement notation) независимо друг от друга предоставили такой метод, но он не вызвал внимания этологов (хотя мог бы дисциплину спасти).



С конца 1980-х гг. сравнительная этология пресеклась, вытесненная социобиологией из собственного проблемного поля: установились представления об условности форм поведенческих единиц (их выделении лишь для удобства классификации) и неспецифичности их эффектов (т. е. отсутствии выраженных социальных релизеров, чьё действие полагали зависимым от контекста, а то и определяющемся им). В отечественных исследованиях поведения доминировали однотипные — хотя возникли совершенно иной теории — воззрения Е.Н.Панова об «идеальном континууме» (т. е. реальному отсутствию КФД и стереотипов, обладающих типологически определённой формой) и сугубой неспецифичности тех форм и структур поведения, которые представляются наблюдателю отдельностями (они лишь неспецифически возбуждают партнёра, но не меняют его поведение определённым и предсказуемым образом).

Однако те и другие, мягко говоря, не соответствуют действительности и чем дальше, тем больше находят опровержений к конкретным работам, что заставляет самых разных исследователей обсуждать необходимость возрождения сравнительной этологии «на повышенном основании». Важный вклад сюда вносят объективные методы выделения поведенческих стереотипов по структурированности секвенций, использующие колмогоровскую сложность (поиск структуры, позволяющей максимально «сжать» последовательность). Они показывают реальную расчленённость активности на стереотипы, «складывающиеся» в видоспецифические и вероятно врождённые структуры, и бесструктурный «фон». Это уже не назвать «впечатлением», несовместным у разных наблюдателей!

Значимость исследования А.А.Новиковской - в грамотном и результативном применении этих методов (много лет развиваемых коллективом под руководством Ж.И.Резниковой) к охотничьему поведению грызунов, обычно представляющемуся неспецифическим, а значит, пластичным и гибким. Оказывается, нет, у изученных автором зелено- или семяоядных видов песчанок с полёвками обнаруживаются формы и структуры, являющиеся стереотипами, сопоставимыми с таковыми у хищных млекопитающих или у немногих специализированных хищников среди грызунов (кузнечиковые хомяки *Onychomys*). Их выделение, демаркация от «прочего поведения» и функциональный анализ, включая исследование межиндивидуальной изменчивости, - главное достижение работы.

Интересны также описанные автором дополнительные vs шумовые элементы стереотипов. Они заслуживают осмысления не только в функциональном (как делает автор) но и в структурном плане: это «непроявленная» часть стереотипа, видная только у самых мотивированных (в первом случае) или самых возбуждённых особей (во втором)? Или это другая активность, чьи движения «примешиваются» к реализации стереотипа, поскольку хорошо согласуются с его собственными телодвижениями и действиями в моторном плане, а влияние на конечный результат охоты получается «сам собой»? Возможно, это реакции, реализация которых облегчена из — за близости к таковым врождённого стереотипа (идея А.Я.Карась об инстинкте как матрице или «колее» реализации выученного и приобретённого поведения).

Одно замечание — автор пишет об «общественных» (т. е. социальных?) видах грызунов, однако подходы к их отделению от несоциальных видов различны, скажем, у таких известных исследователей, как А.В.Чабовский (С.В.Попов, М.Е.Гольцман), с одной стороны, и В.С.Громов, с другой, не говоря уж о зарубежных авторах? Работая зачастую с одними и теми же видами, они ориентируются на разные аспекты «общественной жизни» зверьков (уровень социальной связанности/социальной зависимости между индивидами в первом случае и структура группировок во втором), и граница «социальных» видов там различна. Хотелось бы уточнить, какой из подходов использовал автор, и, главное, насколько этим критериям соответствуют такие малоизученные (по крайней мере, для меня — орнитолога) виды, как ольхонская, плоскочерепная и тувинская полёвки? Их экспериментальное изучение — безусловное достоинство работы.



Вообще, построение этограммы видоспецифического поведения, т. е. инвентаризация форм отдельных единиц — комплексов фиксированных действий, поведенческих стереотипов и пр., противопоставляемых неорганизованному бесструктурному «фону»; выявление закономерностей их организации при следовании друг за другом в поведенческих секвенциях или эффектов воздействия каждой из них на партнёра — первый этап поведенческих исследований, который нельзя обойти, перейдя сразу к функции/эволюции/степени генетической детерминации (хотя многие и пытаются). Многие виды позвоночных, даже лучше всего изученных птиц и млекопитающих до сих пор его не прошли.

Ценность работы А.А.Новиковской, впервые описавшей «развёртывание» поведенческих стереотипов при ловле живой добычи у разных видов скальных полёвок, их интенсивно исследовавшей в сравнительном (с видами грызунов, где эта часть поведения уже каталогизирована и лучше изучена) и функциональном плане, состоит уже в этом. К числу замечаний этого этапа анализа можно отнести его однобокость.

Работа бы сильно выиграла от параллельного рассмотрения «хищнических» стереотипов с позами зверьков при ритуализованной угрозе друг другу (в сравнимы ситуациях ссаживания с предъявлением нового, только не добычи, а конспецифика). Известные исследования онтогенеза волчат Я.К.Бадридзе показали причинно-следственную связь появления (и структурированности) первых со становлением (в т.ч. стереотипностью исполнения и общей ритуализацией движений) вторых. Её наличие было бы интересно проверить на полёвках: её подтверждение 1) укрепило бы утверждения автора об общей природе «стереотипной» части поведения, формы которой складываются в структуры и организуют поведенческие секвенции (без этого они повисают в воздухе). Тем более что математический метод, использованный для их обнаружения в последовательностях (анализ колмогоровской сложности) прекрасно подходит для обеих задач; 2) позволило бы объяснить значительную индивидуальную изменчивость «хищнических» стереотипов, описанную автором, как по полноте проявления, так и по обязательности «включения» в присутствии жертвы. А необнаружение данной связи у разных видов грызунов стало бы не менее интересно, поскольку вызывает вопросы неаргументированный перенос данных и теоретических объяснений «смертельного укуса» и других форм хищнического поведения, изученный у специализированных Carnivora, на грызунов, относящихся к иному филогенетическому стволу класса и специализированных к зелено- или семеноядности. Это — весьма интересная область исследований, хотелось бы побудить автора в неё углубиться.

В дополнительной аргументации нуждается утверждение о врождённом характере стереотипов: одной реализации по принципу «всё и сразу» тут недостаточно, что показывали ещё этологи «классического периода». Следует посмотреть, срабатывает ли данный стереотип в ответ на грубую модель жертвы и/или её движения? Вообще, какой диапазон стимулов вызывает к жизни более и менее сложные «хищнические» стереотипы, насколько реализация тех и других зависит от переменных контекста (из общих соображений — чем менее он сложен и специализирован, тем сильнее)? Можно ли эту реакцию можно вызвать куда более генерализованными стимулами — как показал Шлейдт относительно реакции индюшат на модель «ястреб-гусь», которую Лоренц и Тинберген считали релизерной? (там была важна относительная скорость движения, а не альтернативность обликов). Входят ли они состав «вакуумной активности», реализуются ли раз за разом, в отсутствие подходящей добычи?

Наконец, важен вопрос насколько описанная в работе фрагментация поведенческих стереотипов (выпадение отдельных компонент, их рекомбинация и пр.) есть проявление межиндивидуальной изменчивости или отражение разной степени проявления общего для всех стереотипа («наиболее полной — или сложной — видоспецифичной последовательности»), зависящей от уровня общего возбуждения действующей особи, когда ниже уровень — менее полное проявление и т. д. Автор без обсуждения выбрал первое, хотя



имело бы смысл поставить опыт, позволяющий выбрать между этими конкурирующими объяснениями описанного им явления.

Также было бы интересно исследовать связь наиболее общих характеристик стереотипов, оцененных автором — их сложности, изменчивости и способности к фрагментации: у разных видов она однотипна или как-то меняется «вдоль» связывающей их филогенетической линии? Если да, каковы закономерности этих изменений, связаны они с различиями их кормодобывания или отражают более общие закономерности эволюции их социальной организации, вроде анализированных в книгах В.С.Громова (2008, 2013)?

Впрочем, что сделанное диссертантом есть куда развивать, что полученный результат ставит новые вопросы — безусловное достоинство работы. Все отмеченные замечания не снижают качества исследования, оно соответствует требованиям, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а его автор заслуживает присуждения степени кандидата биологических наук.

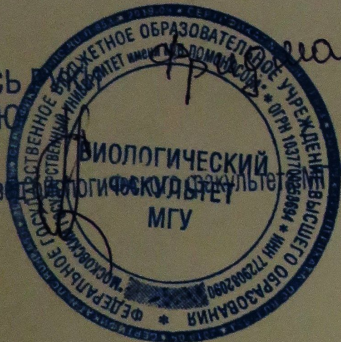
С.н.с лаб.экологии и охраны природы  
каф.высших растений Биологического ф-та МГУ

Фридман В.С.

28.04.2021

ПОДПИСЬ  
ЗАВЕРЯЮЩИЙ

Документовед



Фридман В.С.