

# ПРИРОДА

---

1-69



# Демонстративное поведение животных

Е. Н. Панов  
Кандидат биологических наук  
Фото автора



*Евгений Николаевич Панов после окончания Московского университета несколько лет работал в заповеднике Кедровая Падь Дальневосточного филиала АН СССР, где занимался изучением фаунистики и поведения птиц. В настоящее время — научный сотрудник лаборатории генетики популяций, эволюции и карисистематики Института цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск)*

Наблюдая за животными, мы часто удивляемся, как «разумно» они поступают в том или ином случае, находя нужный выход из внезапно создавшейся ситуации. Было бы совершенно неверно объяснять поведение животных при всех обстоятельствах только их «инстинктами». Так, у высших животных большое значение в формировании их поведения имеет «личный опыт», приобретаемый особью в течение жизни. У птиц и млекопитающих обнаружены даже зачатки предвидения изменений во внешней ситуации (избегание возможной опасности, ожидание возможного появления пищи и т. д.), так называемая «экстраполяция»<sup>1</sup>. Это уже подобие «разумного» поведения. Однако у тех же животных некоторые формы поведения оказываются чисто автоматическими, не изменяющимися под влиянием «личного опыта». Именно подобный характер носит так называемое «демонстративное» поведение, которого мы коснемся в этой статье.

Среда, в которой обитает живой организм, постоянно изменяется. При неожиданных изменениях внешних условий животное часто оказывается в совершенно непривычных ситуациях. Как оно ведет себя при этом? Вот один пример. Вслед за неурожайной осенью в южном Приморье наступила необычно суровая зима. Оседлые птицы остались без привычных кормов. Казалось бы, зимующих птиц ожидает верная гибель. Но этого не случилось. Синицы и поползни быстро обнару-

жили обильную пищу на незамерзающих участках горной реки. Они собирались в этих местах стаями, залезали в пустоты подо льдом и вытаскивали из воды крупных личинок ручейников. Птицы раздалбливали клювами домики личинок и поедали насекомых.

Вспомним наблюдения бессмертного Ж. Фабра за тем, как оса-церцерис охотится на долгоносиков-кпеонов. Оса ловит долгоносиков и, парализовав их, складывает в свою норку. Парализованные долгоносики позже служат пищей для растущих личинок осы. Фабру хотелось увидеть, каким же образом оса парализует свою добычу. Когда оса только что вернулась с охоты и исчезла в глубине норки вместе со своей добычей, Фабр положил живого долгоносика возле самого входа. Долгоносик ползал взад и вперед. Но вот в отверстии показалась широкая голова осы. Она увидела долгоносика, наткнулась на него, несколько раз даже прошлась по его спине и вдруг улетела, не притронувшись челюстями к предложенной добыче... Улетела за другим долгоносиком, точно таким же, какого ей предлагал наблюдатель.

Проанализируем эти два примера. И в том и в другом случае животные попали в непривычную ситуацию. Однако поведение птиц при этом было вполне целесообразным, согласованным с внешними условиями, тогда как поведение осы — иррациональным, автоматическим. Поведение птиц оказалось пластичным, способным быстро изменяться в соответствии с новыми условиями среды, поведение осы — стойким, неспособным к изме-

<sup>1</sup> Подробнее об экстраполяции см. статью Л. В. Крушинского «Есть ли разум у животных», «Природа», 1968, № 8.

нению. Чем же объяснить эти различия?

Поведение организма строится на основе наследственной информации, полученной им от родителей. Совершенно очевидно, что эта информация не в состоянии предусмотреть всего разнообразия ситуаций, с которыми столкнется животное в течение своей жизни. Предусмотрены лишь обычные ситуации, характерные для тех взаимоотношений вида со средой, которые складывались тысячелетиями эволюционного развития вида. Эта наследственная основа поведения в целом одинакова для всех особей данного вида. Однако мы постоянно наблюдаем, что у высших животных поведение изменчиво, различно у разных особей в сходных ситуациях. Дело в том, что на протяжении жизни животного наследственная основа его поведения пополняется «надстройкой» из навыков, приобретенных в результате «личного опыта». Поскольку у каждой особи формируется своя надстройка, то и поведение их различно, несмотря на то, что основа одна и та же.

В отличие от высших позвоночных, поведение насекомых весьма стабильно. Оно идентично у разных особей вида, относящихся к одной половой или возрастной группе. Очевидно, это связано с тем, что наследственная основа поведения (инстинкт) не дополняется в жизни особи индивидуально приобретенной надстройкой (а если и дополняется, то в очень малой степени). В результате, насекомое, оказавшееся в новых, непривычных, не характерных для жизни вида условиях, не может перестроить свое поведение. Насекомое, как автомат, действует по заранее заданной программе, заложенной в его организме от рождения. Его действия целесообразны только в узком диапазоне условий, предусмотренных этой программой.

Итак, для врожденных форм поведения характерны детерминированность (предопределенность), автоматизм и малая изменчивость.

Оказывается, подобное поведение мы

встречаем не только у насекомых. Целая категория поведения высших позвоночных животных характеризуется теми же самыми чертами. Речь идет о так называемом демонстративном поведении. Сюда относятся различные формы брачного и угрожающего поведения, а также отвлекающие демонстрации, или реакции на хищника. В этих цепях поведения, очевидно, полностью отсутствуют индивидуально приобретенные элементы. По своему внешнему выражению демонстративные реакции чрезвычайно постоянны у всех особей данного вида.

Таким образом, у высших позвоночных приходится наблюдать любопытную вещь. В некоторые моменты жизни, например, при поисках корма или постройке гнезда, животное тонко реагирует на многочисленные и разнообразные внешние стимулы, целесообразно согласуя с ними свое поведение. В другие моменты то же самое животное ведет себя как автомат, следующий заранее заданной программе и неспособный отойти от нее. Те же самые синицы, которые быстро научились находить и расклеивать каменные домики личинок ручейников, пытаются весной спариваться с грубо сделанным чучелом птицы своего вида.

Причины этого очевидны. При разыскании корма и выборе места и материала для постройки гнезда животное сталкивается с огромным разнообразием внешних стимулов, которые меняются от года к году, от сезона к сезону, а порой внезапно, на протяжении нескольких часов. Разнообразие стимулов требует от животного разнообразия и гибкости ответного поведения. Напротив, биологическая ценность демонстративного поведения — именно в его малой изменчивости, и вот почему. Комплекс демонстративного поведения — это система сигналов для обмена информацией между отдельными особями вида. Это своего рода «видовой язык», при помощи которого достигается согласованность действий разных особей, которые в результате оказываются объединенными в единую структурную группу, в популя-

цию. Всякий обмен информацией осуществляется при помощи символов. Символ должен быть постоянным, иначе он потеряет свой смысл. Демонстративные позы как раз и играют роль символов. Если бы демонстративное поведение изменялось в таких широких пределах, как кормовое поведение, если бы характер демонстративных поз не был строго наследственно фиксирован, то демонстрации утратили бы свою роль «видового языка». Это неминуемо привело бы к нарушению четких механизмов, регулирующих существование всей популяции.

Разнообразие стимулов требует гибкости ответного поведения, а немногочисленность стимулов ведет к постоянству ответных реакций. Внешние стимулы, вызывающие у особи демонстративное поведение, немногочисленны и постоянны. Каждый такой стимул — это внешний вид, «образ» другой особи своего вида. В зависимости от того, является ли эта другая особь самцом-соперником или самкой, у первой особи автоматически включается та или иная цепь актов демонстративного поведения. Наконец, постоянство брачных демонстраций каждого вида играет колоссальную роль и в межвидовых отношениях. Несколько забегая вперед, укажем, что за счет этого в значительной степени решается важнейшая эволюционная проблема — устранение гибридизации между близкими видами животных. Итак, приходится признать, казалось бы, парадоксальный вывод, что приспособительное значение демонстративного поведения — именно в его малой изменчивости.

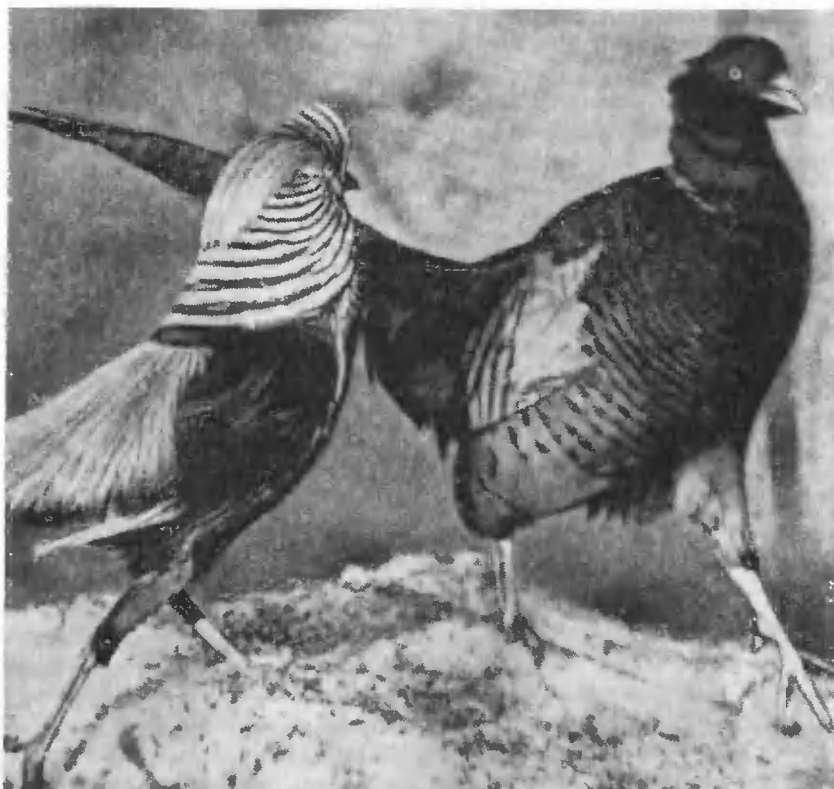
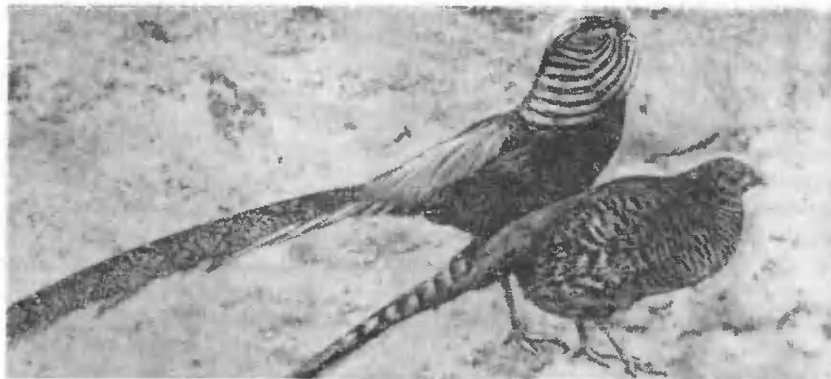
Детерминированность, автоматизм и постоянство демонстраций делают их удобным объектом для изучения тех процессов в центральной нервной системе, которые лежат в основе этих форм поведения. Установление закономерностей демонстративного поведения в дальнейшем поможет выявить физиологические основы поведения вообще. Именно поэтому этология — бурно развивающаяся в последние десятилетия наука о поведении животных, концентрирует свое внимание на изучении демонстраций. Колоссальный фактический материал,

собранный этологами, позволил им прийти к разработанной теории инстинктивного поведения. При этом этология пошла по пути создания моделей, построенных на аналогиях.

Известный английский этолог Р. Хайнд писал в 1960 году: «Почему с течением времени меняется реакция животного на одни и те же стимулы, даже в том случае, когда не происходит обучения и не наблюдается признаков утомления? Чем объясняется спонтанный, самопроизвольный характер поведения животных? С целью облегчить поиски ответов на эти вопросы разработано несколько моделей, связывающих изменение активности организма с количеством или распределением некоего фактора, сравнимого по своим свойствам с физической, химической или электрической энергией. Эти воззрения оказали значительное влияние на психологическую мысль, и хотя они, скорее всего, будут в дальнейшем отброшены, было бы поучительно рассмотреть их характер и проанализировать недостатки и достоинства».

Этология возникла на рубеже 20-х и 30-х годов нашего века как описательная наука, каталогизирующая феномены естественного поведения животных, систематизирующая их и устанавливающая связи между ними. В этот период модели Крэга, Мак-Дуголла, Лоренца и Тинбергена легли в основу стройной логической системы понятий, позволивших объединить усилия многих исследователей в описании и изучении поведения на одной общей основе. Быстрое накопление фактического материала позволило этологии очень быстро превратиться в науку сравнительную, трактующую вопросы эволюции поведения. Это одно из ее важнейших сегодняшних направлений.

Другое направление интенсивно развивается в последние годы. Оно обязано все большому сближению этологии с нейрофизиологией и основано на попытках объединить на единой основе усилия двух наук, изучающих поведение на различных уровнях. При этом выясняется, что обобщения, сделанные на поведенческом уровне, не всегда можно согласовать с данными



*Рис. 1*  
Самец золотого фазана демонстрирует брачную позу перед самкой того же вида (реакция на специфический раздражитель) (вверху); самец золотого фазана в условиях зоопарка демонстрирует перед самцом обыкновенного фазана (реакция на неспецифический раздражитель с элементами специфического раздражителя) (внизу)

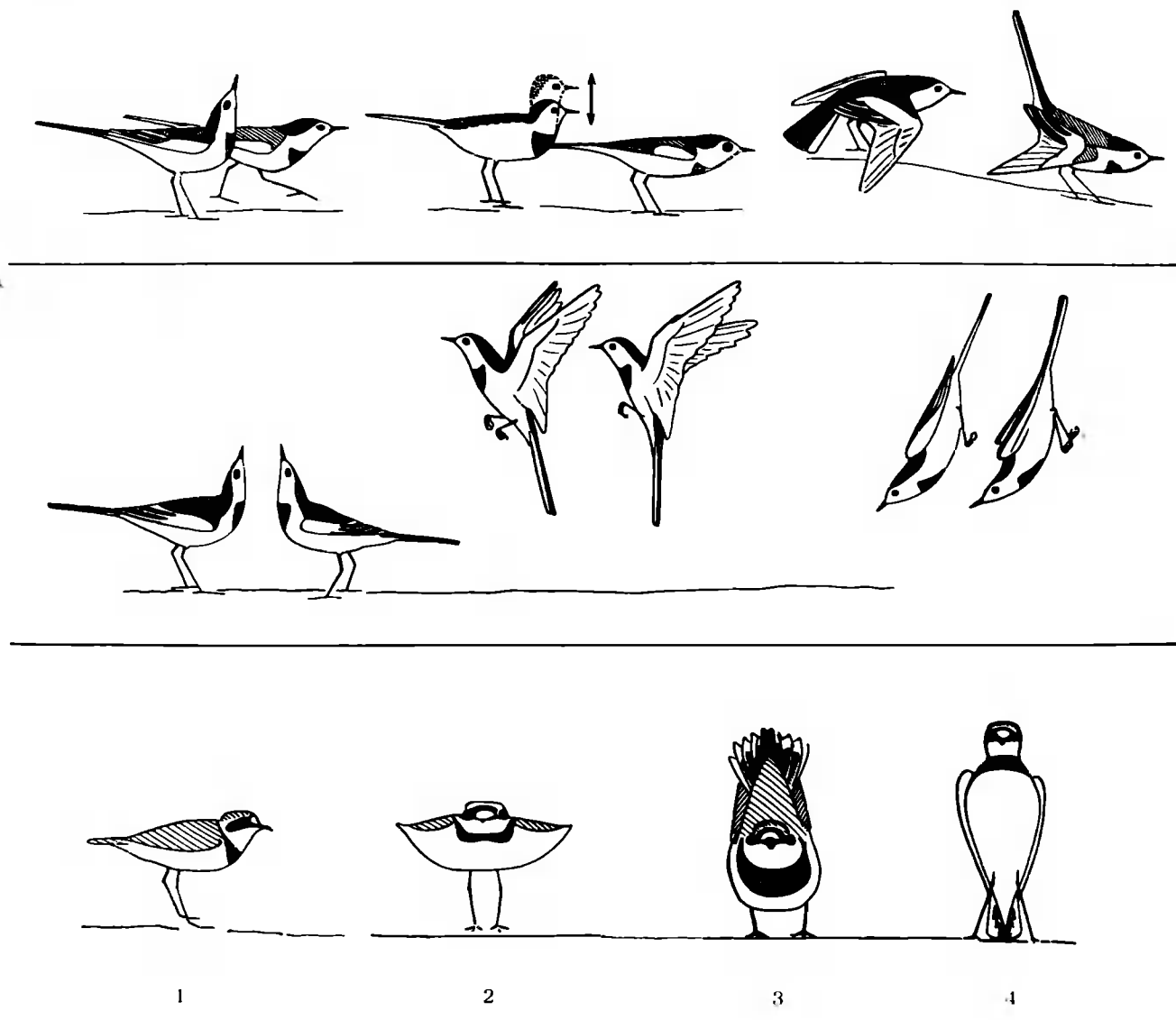


Рис. 2  
 Вверху: некоторые моменты из цепи брачного поведения китайской белой трясогузки (слева — самец, справа — самка). Поза самца на рисунке слева идентична позе, используемой при угрожающих демонстрациях (средний рисунок, слева); по середине: некоторые моменты из цепи агрессивного поведения китайской белой трясогузки. Взаимные демонстрации двух самцов на границе их индивидуальных территорий; внизу: позы, принимаемые в момент образования пар самцами малого зуйка (2), галстучника (3), уссурийского зуйка (4) и зук в обычной позе (1)

нейрофизиологии. Такого рода кризис вообще характерен для всякой интенсивно развивающейся науки. Эта отрасль науки о поведении еще очень молода, и можно лишь пожелать ей дальнейших успехов. Что же касается полевой и эволюционной этологии, то здесь классические модели, постоянно совершенствующиеся по мере накопления новых фактов, до сих пор прекрасно служат своим первоначальным целям и будут служить до тех пор, пока не будет создана новая синтетическая теория поведения с использованием всех достижений кибернетики и нейрофизиологии.

Наблюдения показали, что инстинктивные действия могут осуществляться самопроизвольно. В этом случае поведенческий акт не является непосредственным ответом на какой-то внешний фактор, поэтому с точки зрения наблюдателя поведение животного часто выглядит бесцельным. Это привело этологов к гипотезе, что появлению внешнего раздражителя всегда предшествует накопление в нервных центрах каких-то импульсов («мотивационные импульсы», по Н. Тинбергену). По мере накопления в том или ином центре этих импульсов у животного растет потребность к совершению тех инстинктивных действий, которыми ведает данный центр. Однако эти действия обычно не совершаются до тех пор, пока «мотивированное» животное не столкнется с внешним стимулом, соответствующим возникшему «побуждению». Чем больший запас импульсов накопился в нервном центре, тем более слабый раздражитель может вызвать поведенческую реакцию. В самом крайнем случае, если запас импульсов чрезвычайно велик, поведенческий акт может совершаться «вхолостую», при отсутствии внешнего стимула. После того как центр «разрядился» за счет совершения соответствующего акта, начинается новый цикл накопления мотивационных импульсов. Следовательно, инстинктивное действие совершается тем легче, чем больше времени прошло после предыдущего такого же действия.

Поясним это на примере. У птиц пове-

дение холостого самца весной направлено на поиски самки. Однако демонстративное поведение, направленное на образование пары, в этот период можно наблюдать не всегда. Когда накопление импульсов в соответствующем центре только начинается после предыдущей его разрядки, самец либо вообще не будет реагировать на появление самки, либо будет реагировать только на особь, которая сама демонстрирует брачные позы (рис. 1, сверху). Такую демонстрирующую особь можно назвать специфическим стимулом высокой интенсивности. В следующей фазе самец демонстрирует брачные позы при встрече с любой другой особью своего вида. По мере накопления импульсов демонстративное поведение самца может быть вызвано грубой имитацией — неподвижным чучелом. Чучело в данном случае служит специфическим стимулом низкой интенсивности. В эти моменты стремление самца к совершению брачных церемоний очень велико, он сам разыскивает «специфический стимул», издали прилетает на голос любой птицы своего вида, будь то самец или самка, и демонстрирует перед ними брачные позы. Когда самец проделывает это перед другими самцами, его поведение выглядит иррациональным. Однако в целом оно оказывается биологически полезным, так как после целого ряда «ошибок» самец все-таки встретится с холостой самкой и пара образуется.

Если самец, несмотря на активные поиски, не встречает особей своего вида, он может начать демонстрировать брачные позы перед птицами других видов, имеющих сходную окраску, пропорции, манеру поведения. Это реакция на неспецифический раздражитель, несущий отдельные специфические элементы. Такие случаи очень часто наблюдаются в зоопарках, где животное может оказаться лишенным общества своей породы (рис. 1, внизу).

К. Лоренц, подчеркивающий совершенно условный характер своей модели, представляет ее себе следующим образом: имеется некий резервуар, в который постоянно накачи-

вается жидкость. На дне пружинный кран. Он открывается отчасти под действием гидростатического давления, отчасти — под действием внешнего управления. По мере вытекания жидкости гидростатическое давление падает и для повторного открывания крана нужен более сильный внешний фактор. Аналогия с описанным поведением самца очевидна.

Рисунок 2 знакомит нас с демонстративными позами некоторых видов птиц. Эти демонстрации совершенно явно носят характер «обрядов» или «ритуалов». Как возникли в эволюции эти странные позы и телодвижения, почему они смогли закрепиться? Как пытаются этологи объяснить эволюционное происхождение демонстративного поведения?

Согласно этологическим представлениям, инстинктивное поведение животного в каждый данный момент есть как бы равнодействующая тех состояний, в которых в это время находятся нервные центры (в значительной степени гипотетические), в основном пищевой и половой, центры агрессивности и пассивно-оборонительный. Если в одном из них накопление импульсов достигло максимума, то животное в этот момент способно совершать только те действия, которыми ведает этот центр. Если при встрече с другой особью вида у животного оказался сильно «активирован» центр агрессивности, последует нападение. Оно приведет к драке, если вторая особь находится в таком же состоянии. Если центр агрессивности активирован не столь сильно, то на поведении скажется влияние других центров, например, центра пассивно-оборонительных реакций. Возникает конфликтная ситуация. С одной стороны, действует «стремление» напасть на соперника, с другой «стремление» к бегству. Именно в таких конфликтных ситуациях и наблюдаются те своеобразные движения, которые мы называем демонстрациями. В зависимости от относительной силы конфликтующих побуждений меняется характер демонстративных поз. Например, когда птица «отводит» от гнезда, в конфликт вступают те же два побужде-

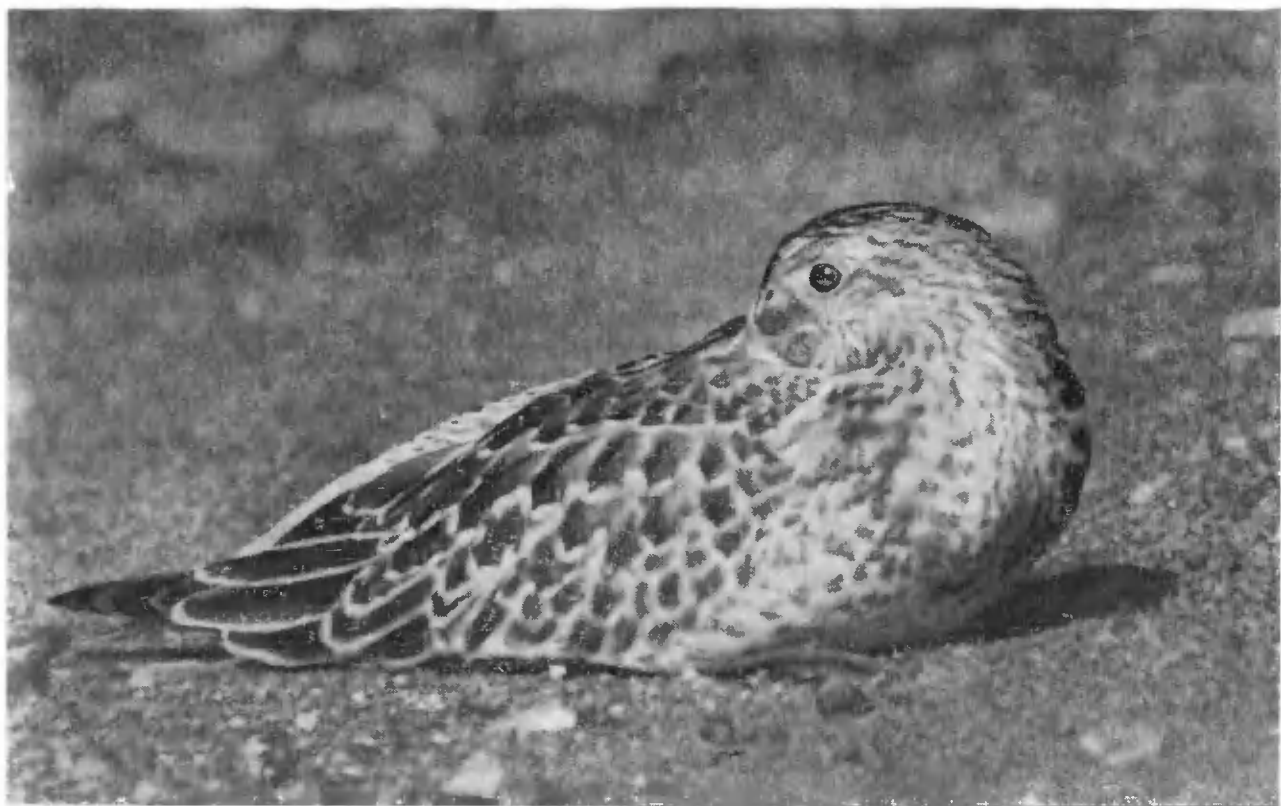


Рис. 3

*«Ложный сон» у грязовика — реакция на наблюдателя, подошедшего слишком близко. Глаз открыт, левая нога все время судорожно поднимается и снова опускается (вверху). «Ложный сон» у большого песочника (внизу)*

ния — к нападению на хищника и к бегству от него. Однако агрессивные демонстрации отличаются от отвлекающих тем, что в первом случае значительно преобладает стремление к нападению, во втором — к бегству.

Этологи считают, что стремление к нападению на особь своего вида и к бегству от нее почти всегда «наготове». За счет этого в группе животных обычно соблюдаются определенные дистанции между отдельными особями. Слишком тесное сближение влечет за собой антагонистические действия, и дистанции быстро восстанавливаются. При образовании брачных пар взаимный антагонизм между самцом и самкой устраняется не сразу и с трудом. Так называемые гамосематические демонстрации, способствующие первоначальному образованию пары, несут в себе много элементов взаимной агрессивности и взаимной боязни. Эти демонстрации, по мнению этологов, являются равнодействующей трех конфликтующих побуждений — к сближению (полового), к нападению (агрессивного) и к бегству. В дальнейшем взаимные демонстрации между супругами изменяются по форме за счет уменьшения агрессивности, но страх еще долго проявляется при слишком тесном сближении партнеров. Поэтому демонстрации, ведущие к совокуплению, суть равнодействующая стремления к сближению и к бегству друг от друга.

Итак, демонстративное поведение является следствием конфликтных ситуаций, причем таких, с которыми каждая особь постоянно сталкивается на протяжении жизни — встречи с соперником, с брачным партнером. Вместе с тем особь часто оказывается и в неожиданных ситуациях, которые также можно рассматривать как конфликтные. В этих случаях постоянно приходится наблюдать чрезвычайно странные действия, которые выглядят совершенно бесцельными. Если в разгар ухаживания самца за самкой в поле зрения птиц попадает какой-либо отвлекающий объект или раздается громкий звук, цепь инстинктивных действий животного прерывается и оно начинает вести себя не так, как требует ситуация. Напри-

мер, птицы в этих случаях начинают перебирать клювом перья, словно чистятся, или производят движения, напоминающие собирание корма. В действительности же птица не кормится, и приведение в порядок оперения также носит чисто ритуальный характер. Эти движения отличаются от истинной чистки перьев и истинного кормления своей нервозностью и бесцельностью. Так же ведут себя птицы, потревоженные около гнезда, — чибис, например, продельывает движения клевания, овсянки перебирают клювом плечевое оперение. Эти движения получили в этологии название «переставленных» или «смещенных» действий (*displacement activity*). Они как бы заимствованы из других цепей поведения, в которые они органически впаяны.

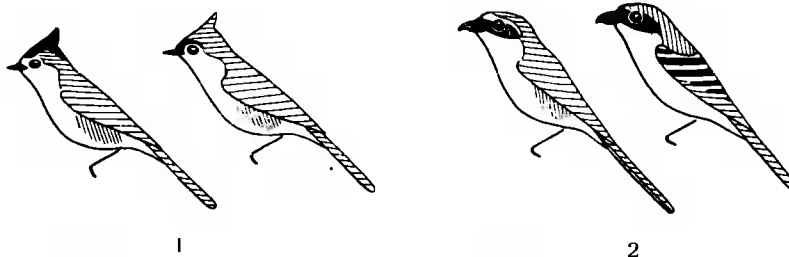
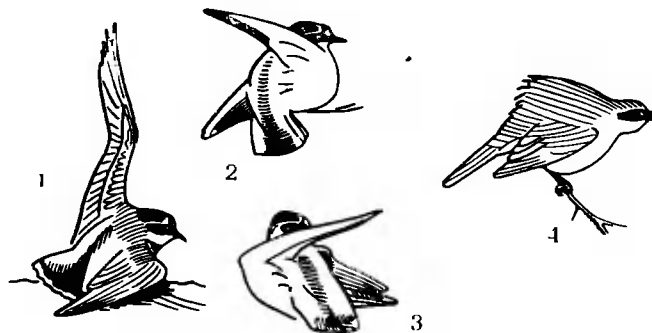
Интересным примером смещенных действий служит описанное Е. Армстронгом явление «ложного сна» у шилоклювки. Этот кулик иногда при внезапном появлении хищника, вместо того, чтобы спастись бегством, поворачивает голову назад и прячет клюв в оперение спины. Имитируется поза, в которой птица спит. Нам удалось зафиксировать на пленку подобное же поведение и у других видов куликов — грязовика, большого песочника и малого веретенника (рис. 3). Можно полагать, что эти формы поведения представляют собой как бы слабые шоковые реакции. Кстати сказать, некоторые авторы, искусственно вызывавшие шок у белых крыс в лаборатории, считают, что он всегда возникает в конфликтной ситуации (Н. Майер, М. Биттерман).

Если внимательно анализировать цепи демонстративного поведения, в них можно обнаружить целый ряд «смещенных действий». В агрессивные и брачные демонстрации у самых различных видов птиц включено и «ложное кормление», и «ложная чистка перьев». Некоторые действия перенесены из цепей поведения, связанных с постройкой гнезда, насиживанием или выкармливанием птенцов и т. д. Многие смещенные действия можно узнать сразу, поскольку они незначительно, лишь за счет особой



**Рис. 4.**

Вверху: поведение малого зуйка (1—3) и бурого сорокопута (4) в момент появления опасности у гнезда. Малый зук гнездится на земле, бурый сорокопуд — в густых кустарниках (1—3 — рис. Р. Джилмора, 4 — рис. автора); в низу: различия в окраске между видами, скрещивающимися в естественных условиях: 1 — американские хохлатые синицы, 2 — бурый и тигровый сорокопуды



нервозности, отличаются от своего «образца». Другие узнают лишь при более внимательном рассмотрении. Например, самец утки-мандаринки в момент ухаживания за самкой все время поворачивает назад голову и дотрагивается клювом до кончиков ярко-оранжевых маховых перьев крыла, которые в это время подняты вертикально вверх. К. Лоренц пришел к выводу, что это ритуальное движение брачного танца возникло из «смещенной чистки пера». Однако в процессе эволюции это движение уже претерпело сильные изменения.

По мнению этологов, смещенные действия и являются основным «материалом», из которого в ходе эволюции формируются демонстративные позы. Те из смещенных действий, которые в силу структурных особенностей нервной системы данного вида повторяются в определенных ситуациях, приобретают значение «сигналов». В ходе эволюции происходит их ритуализация за счет выпадения одних элементов движе-

ния и преувеличения других. Параллельно изменяются те черты в строении тела, которые связаны с данной демонстрацией. У селезня мандаринки вместе с видоизменением движения «смещенной чистки пера» претерпевали изменения и сами перья, до которых птица дотрагивается клювом. Они постепенно, за счет естественного отбора, приобрели своеобразную форму и интенсивную, бросающуюся в глаза окраску. Другой группой элементов, принимающих участие в эволюционном формировании демонстративных поз, являются «движения намерения» (intention movements). Многие демонстративные позы самых различных птиц несомненно произошли из движения, предшествующего взлету. Птица, намеревающаяся взлететь, слегка сгибает ноги, вытягивает вперед шею и слегка приподнимает крылья и хвост. В ходе эволюции эти различные элементы движения изменяются неравномерно — одни выпадают, другие преувеличиваются, теряется координация между отдельными элементами. Движе-

ние отходит от первоначального «образца», происходит его ритуализация, оно становится специфическим видовым сигналом, частью «видового языка».

Иррациональность смещенных действий долгое время вводила исследователей в заблуждение. Если наблюдатель видел, что два враждебно настроенных самца в промежутках между драками проделывают движения клевания, перебирают клювом перья или ложатся на землю, то он объяснял это тем, что якобы птица «хочет показать сопернику, что она занята другими делами и у нее больше нет агрессивных намерений». Это истолкование представляет собой грубейший антропоморфизм, попытку объяснить действия животных, исходя из сознательного поведения человека. На самом деле совершенно очевидно, что смещенные действия животных абсолютно бессознательны, автоматичны. То же самое можно сказать и об отвлекающем поведении птиц у гнезда. Само выражение «птица отводит хищника от гнезда» как будто бы предполагает с ее стороны какие-то сознательные действия. На самом же деле они являются внешним выражением конфликтного состояния нервных центров. Действия птицы, потревоженной около гнезда, совершенно неупорядоченны и носят характер шоковой реакции. Очевидно, в процессе эволюции идет отбор таких движений, которые внешне имитируют поведение раненой птицы. Беспорядочные «нервные» движения наблюдаются у многих видов птиц, когда они потревожены возле гнезда. Однако у птиц, гнездящихся на земле, эти движения более напоминают поведение подраненной птицы, нежели у видов, гнезда которых располагаются на деревьях. Это вполне понятно. Гнезда, устроенные на земле, несравненно чаще подвергаются нападению со стороны хищных млекопитающих и человека. Поэтому у видов, гнездящихся на земле, естественный отбор сохранял в основном те движения, которые имитируют поведение подранка, ибо эти движения полезны для сохранения вида. У видов, гнездящихся на деревь-

ях, естественный отбор, очевидно, не действовал в этом направлении (рис. 4, верху).

Уже упоминалось, что постоянство и специфичность брачных демонстраций у каждого вида животных приводит к устранению межвидовой гибридизации в природе. В ходе эволюции выработались самые различные механизмы, препятствующие гибридизации между близкими видами животных. За счет этих природных механизмов близкие виды в период размножения оказываются разделенными теми или иными преградами, словом, изолированными. Стойкие различия в брачном поведении близких видов — это один из наиболее надежных изолирующих механизмов. Если готовый к размножению самец одного вида встречает самку близкого вида и начинает демонстрировать перед ней брачные позы, это едва ли приведет к формированию гибридной пары. «Незнакомое», непонятное поведение самца действует на самку отпугивающе, не вызывая у нее ответных брачных демонстраций. Например, самцы трех близких видов куликов — галстучника, малого и уссурийского зуйка внешне очень сходны между собой. Казалось бы, такое сходство представителей разных видов является предпосылкой к случайному образованию гибридных пар. Однако этого не происходит, так как демонстрация к образованию пары у этих видов совершенно различны. Самцы этих трех видов зуйков, в обычное время сходные между собой, в момент ухаживания за самкой полностью преобразуются и становятся абсолютно непохожими (см. рис. 2, внизу). В этих позах одна и та же окраска самцов этих трех видов интерпретируется совершенно по-разному. Для самки каждого вида стимулом к сближению является совершенно определенная комбинация цветовых пятен в оперении самца. Этот «образ» записан в наследственном восприятии самки, и при появлении его автоматически включается цепь ее брачного поведения. Все иные комбинации цветовых пятен не вызовут у самки подобного ответа, а, наоборот, испугают ее.

Надо сказать, что в очень редких случаях гибридные пары все же образуются в природе. Чем это можно объяснить? Случаи межвидовой гибридизации обычно наблюдаются в тех местностях, где один из близких видов многочислен, а другой — очень редок. При этом особь редкого вида, будучи готовой к размножению, может не встретить полового партнера своего вида. В этих условиях сильно «мотивированный» самец, как уже говорилось раньше, может реагировать на неспецифический стимул, и способен начать ухаживать за самкой близкого вида. Если брачные демонстрации у этих двух видов в общем сходны и отличаются лишь в деталях, то в исключительном случае образуется гибридная пара. Интересно, что весьма заметные различия в окраске не препятствуют образованию гибридной пары, если только брачное поведение сходно (рис. 4, внизу).

Все сказанное свидетельствует о том, что постоянство, малая изменчивость и строго наследственный характер демонстративного поведения имеют глубокий биологический смысл. Без этого демонстративное поведение утратило бы свои основные функции видовой системы сигналов, регулирующих взаимоотношения особей внутри популяции, и важнейшего изолирующего механизма, препятствующего межвидовой гибридизации.

УДК 591.51