

## Обзор публикаций в международном журнале Behaviour за 2010 год

В предыдущем номере журнала мы предварили обзор номеров Behaviour за 1990 г. следующим комментарием: «Редакция журнала намерена предоставлять читателям обзоры публикаций журнала Behaviour за последние десятилетия в попытке проследить, произошли ли за это время изменения исследовательских тенденций в науках о поведении, и если да, то в чем они выражаются».

На этот раз было решено временно пропустить опубликованное в Behaviour за 1991-2009 годы и посмотреть, а что же в нем печатается сегодня. Ниже приведены аннотации всех статей, опубликованных в 2010 г. Так что теперь мы имеем возможность сопоставить происходившее в науке о поведении животных 20 лет тому назад с тем, как она выглядит в самое последнее время.

Разумеется, невозможно получить исчерпывающую картину, сравнив содержание только одного из многих этологических журналов, взяв в качестве примеров публикации за один год в прошлом и за истекший, 2010 год. Однако даже такая процедура дает возможность, по крайней мере, наметить тенденции в изменениях, произошедших за эти 20 лет.

### Изменения в выборе объектов исследования

Эти изменения наиболее очевидны (таблица). Так, если в 1990 г. доля птиц и млекопитающих среди объектов исследования составляла 64.8%, то в 2010 г. она снизилась до 47.6%. Это снижение обусловлено главным образом падением доли млекопитающих: с 41.2% до 13.4%. Явным образом уменьшилось число исследований по приматам — с 17.6 (9) до 4.9% (4). Количество исследований на птицах, напротив, увеличилось как в абсолютных цифрах (12 и 28, соответственно), так и в процентах: с 23.5 до 34.1.

Снижение доли этих двух групп животных, которые традиционно привлекали к себе внимание основной массы этологов, обусловлено очевидным возрастанием числа исследований по беспозвоночным и рыбам. Доля первых увеличилась с 19.6 до 22.0%, тогда как доля работ, посвященных рыбам, возросла почти что вдвое: с 9.8 до 17.1%. Среди работ по беспозвоночным возросло число статей, посвященных паукообразным и ракообразным, а среди исследований на насекомых снизилась доля работ по перепончатокрылым (которые количественно преобладали в выпусках за 1990 г.).

Расширение спектра объектов исследования за счет новых групп и видов беспозвоночных и рыб безусловно следовало бы приветствовать. Однако само по себе такое расширение горизонтов влечет за собой определенные опасности методического характера, а также потери в плане полноты и значимости результатов, что я поясню ниже.

ТАКСОН	ТЕМАТИКА	1990 (n = 51)				2010 (n = 82)			
		В природе	В природе и в эксперименте	Эксперимент	Σ	В природе	В природе и в эксперименте	Эксперимент	Σ
Беспозвоночные	Социальная организация	1	-	-	10	-	-	1	18
	<b>Половое поведение</b>	1		1		1	2	6	
	Коммуникация	-	-	1		-	-	2	
	Инстинкт	-	1	-		-	-	1	
	Поведенческая экология	-	-	1		-	-	1	
	Защитное поведение	-	-	-		-	-	2	
	Демографические модели	3		-					
Прочее	1	-	-		-	-	2		
Рыбы	Социальная организация — онтогенез ее	-	2	-	5	1	-	1	14
	<b>Половое поведение</b> <b>— эволюция его</b>	-	2	-		-	1 2	6	
	Коммуникация	-	-	-		-	-	2	
	Инстинкт и научение	-	-	1				1	
Амфибии	Акустическая коммуникация				1		1	1	3
	Поведенческая экология		1			1			
Рептилии	Поведенческая экология		1		1	1	1	2	4
Птицы	Социальная организация — эволюция ее	2 1 (обзор)	-	-	12	1	-	-	28
	Коммуникация — акустическая			1		8	-	2	
	Поведенческая экология	1	3				1		
	Демография, родительский вклад	-	-	-		6	1	-	
	Гнездовой паразитизм	-	-	-		1	4	-	
	Инстинкт — избирательность к стимулам	-	-	1		-	-	1 1	
	Когнитивные способности	-	-	1		-	-	2	
<b>Выбор полового партнера</b>	-	-	1		1	-	-		
Млекопитающие	Социальное поведение и коммуникация — в онтогенезе — эволюция	7 (из них 5 у <b>приматов</b> ) 1 (у <b>приматов</b> )	1	4 (из них 1 у <b>приматов</b> )	21	3 (2 у <b>приматов</b> ) 1	1		11
	<b>Выбор полового партнера</b>	-	-	-		-	-	2	
	Поведенческая экология	1 (обзор)	-	1		1 (у <b>приматов</b> )			
	Инстинкт	-	2	1		-	-	1	
	Принципы организации поведения	-	-	2		-	-	-	
Вокализация	1	-	-		-	2	-		
Человек	Становление коммуникации ребенка с матерью	1	1	-	1				
	Приравнивание дружбы к социальным альянсам животных	-		1					
Общие вопросы	Использование орудий животными (обзор)	—	-	2	3				
	Принципы изучения социальности			1					

### Изменения в подходах и методах исследований

Изменения в выборе объектов не могут не сказаться на том, в каких условиях и с какими неизбежными ограничениями происходит их изучение. В отношении птиц и млекопитающих эти ограничения сводятся, во-первых, к трудностям содержания их в неволе (особенно если говорить об анализе социального поведения, для которого требуются наблюдения за группами особей) и, во-вторых, к существенным затратам при работе в полевых условиях. Совершенно иначе обстоит дело в случае многих видов беспозвоночных и, в особенности, большинства видов рыб. Многие аспекты их поведения очень трудно изучать в природе, а если говорить о рыбах, то выполнение таких исследований невозможно без использования специальной техники работы с аквалантами.

Естественно поэтому, что исследования беспозвоночных и рыб переносятся из природы в лабораторию. Именно это мы и видим, обращаясь к приведенной таблице. Среди 18 исследований по беспозвоночным, результаты которых приведены в публикациях за 2010 г., 15 (83.3%) выполнены в лабораторных условиях, две в полевом эксперименте (графа «В природе и в эксперименте») и только одно — в естественных условиях. Аналогичную картину мы видим и в отношении рыб: 10 (71.4%) работ сделаны в лаборатории, 3 (21.4%) — в полевых экспериментах и только одна (7.2%) — в природе.

### Эксперимент эксперименту рознь

Становление этологии, как «объективного изучения» поведения животных проходило в 30-х-40-х гг. прошлого века под знаменем переноса исследований из лаборатории в природу. Другая ветвь современной науки о поведении, именно, поведенческая экология попросту не смогла бы сформироваться на основе одних только лабораторных исследований.

Понятно, что изучение некоторых форм поведения животных безусловно требует экспериментального вмешательства. Примером может служить блестящая работа K. Sakurai «Оценка размеров листа некоторыми видами долгоносиков р. *Deporaus*», аннотация к которой приведена в нашем предыдущем обзоре журнала Behaviour. Другой хороший пример для подражания представлен в серии работ группы исследователей во главе с J. Wolfgramm, которые посвящены анализу организации повседневного и социального поведения крыс линии Вистар (там же).

Ничего сопоставимого по качеству с этими исследованиями и с рядом других за 1990 г. мы не найдем в обзоре журнала за этот год. Подавляющее большинство экспериментальных исследований в этом томе приходится отнести к той категории «научной» продукции, которая в книге методолога науки Томаса Куна «Структура научных революций» обозначается как «разгадывание головоломок». Смысл этого термина состоит в том, что исследователь придумывает для себя какую-нибудь частную «задачку», чтобы занять свое время и получить еще одну публикацию в печати. Чтобы аргументировать сказанное, я адресую читателя к аннотациям, приведенным ниже под номерами 10, 13, 14, 19, 22, 24, 30, 33, 64, 66, 67. С моей точки зрения, единственная реплика, которая напрашивается после их прочтения — «Ну и что?». К сказанному полезно добавить

один штрих: только в работе 19 автор один, в двух их по два, в четырех — по три, в трех — по четыре и в одной даже 5. Так что немало людей оказываются при деле.

Подводя итог этому разделу, приходится с горечью признать, что развитие этологии идет вспять, от неожиданных находок в поведении животных, с трудом выявляемых в природе, к постановке простых опытов в лаборатории, как правило, не ведущих ни к чему существенному в развитии наших знаний в этой области.

### Откуда берутся темы для «головоломок»?

Те частные задачки, которые ставят перед собой работники научных учреждений по интересующей нас тематике, не придумываются ими самими. Модели деятельности такого рода можно в изобилии найти в предшествующих публикациях множества авторов, опирающихся на модные ныне системы взглядов. В основе их лежит доведенный до крайности адаптационизм, который получил свое дальнейшее развитие в теории оптимальности и в разнообразных воплощениях аксиом социобиологии. На этой же почве воскресла в последние годы теория полового отбора. Ее отличие от концепции того же названия, выдвинутой еще Ч. Дарвиным, состоит в непоколебимой вере в способность животных делать самые детальные заключения о качествах искомой особи противоположного пола (примером может служить аннотация 66). Подробнее об этом подходе написано, в частности, в статье Панова и др. «Социальная организация репродуктивных поселений и брачное поведение у стрекоз-красоток Calopterigidae (Insecta: Odonata)» в предыдущем номере нашего журнала. Эти представления сочетаются с одной из основных концепций социобиологии, согласно которой приспособленность (fitness) особи определяется количеством и судьбой ее генов, носителями которых станут потомки данной особи в ряду последующих их поколений.

Примерно в таком ключе дается объяснение явлению инфантицида в статье, аннотация которой приведена под номером 47. «Инфантицид со стороны самцов, — пишут авторы, — считается адаптивным в представлениях о половом отборе, как устранение будущих потенциальных половых конкурентов». Обнаружив факт уничтожения детенышей-самок у исследуемого вида, авторы приходят к следующему выводу: «устранение самок-детенышей при высокой плотности популяции может иметь смысл как снижение в будущем конкуренции между самками и способствовать увеличению итоговой приспособленности самца-детоубийцы».

Нечто подобное мы видим и в аннотации к статье «Избирательность самок африканской полосатой мыши в отношении отцовского поведения самцов: значение опыта» (57). Ее авторы пишут: «Считается, что самка может напрямую улучшить свой репродуктивный успех, выбирая в качестве партнера “хорошего” отца и, таким образом, повысить качество своих сыновей». Результаты этого исследования изложены на 20 страницах. Они сводятся к следующему: «Мы приходим к заключению, — пишут авторы, — что отцовская забота о потомстве селективно выгодна и *дает выигрыш в приспособленности*. Однако наше исследование показывает, что отцовская забота эволюционирует независимо от избирательности самок в отношении самцов, поскольку самка не демонстрирует из-

бирательности в отношении самцов с разными способностями к родительской заботе» (курсив мой — Е.П.)

Эти примеры, число которых можно было бы существенно увеличить, иллюстрируют нежелание исследователя выйти из круга бытующих представлений даже в том случае, если те толкают его в сторону совершенно абсурдных заключений. Например, как может образованный биолог верить в то, что самец, убив несколько детенышей, получает выигрыш в своей приспособленности от того, что в каких-то следующих поколениях уменьшится конкуренция между самками?

Перед нами очевидное свидетельство господства в современной этологии явления, именуемого «тисками парадигмы». Согласно представлениям Куна (1962, в русском переводе 1977), в каждом научном сообществе ученые работают в рамках определенных доктрин и социальных ограничений и, таким образом, оказываются «в плену» привычных традиций и принятых объяснений. Имеющаяся на данный момент сумма подобных точек зрения диктует исследователю подходы к оперированию с ними. Кун пишет: «Парадигма — это усвоенная сумма знаний и приемов, которая в данное время служит *моделью* актуальных проблем и способов их решения для практикующих исследователей» (курсив мой — Е.П.).

Господство парадигмы обусловлено тем, что заложенные в ней представления систематически тиражируются не только в специальных статьях, но также в популярной литературе и в учебниках для университетов. Поэтому столкнувшись с фактами, которые не ложатся сколько-нибудь естественно в русло господствующих идей, человек не делает попыток усомниться в их неадекватности. Вместо этого он прибегает к поиску таких логических конструкций, которые могли бы примирить его данные с предсказаниями бытующих концепций.

Более того, при таком ходе мыслей некоторым начинает казаться, что теория «не работает» потому, что раньше в ней что-нибудь не предусмотрели. В качестве примера отошлю читателя к аннотации под номером 7. Она начинается так: «Теоретические модели самооценки у животных и стратегий принятия решений предполагают необходимость верной (в буквальном переводе «честной») информации о самом себе. Если она не верна, это может приводить к неправильным решениям во время агонистического взаимодействия».

С моей точки зрения, уже сама постановка вопроса может насторожить этолога-профессионала. Например, почему решение «во время агонистического взаимодействия» непременно должно быть «верным», и что подразумевается под «верным решением»? Завершается аннотация следующими словами: «С учетом полученных данных *необходимо включить в теоретические модели* представления о роли неверной самооценки животных в момент принятия решений» (курсив мой — Е.П.).

В результате всего этого «теория» все более удаляется от реальности и начинает жить своей собственной жизнью.

## Синтез неodarвинизма и социобиологии: парадигма, переросшая в догму

Парадигма, в отличие от гипотезы, «определенно включает в себя, в качестве ключевого момента, процесс усвоения соответствующих идей *на веру, вне зависимости от того, что имеет место в действительности* (Bohm, Peat, 1987: 52; курсив мой — Е.П.).

Публикуемый ниже обзор журнала за 2010 г. ясно свидетельствует о том, что за прошедшие годы внимание исследователей поведения животных сместилось от поисков нового в живой природе к подтверждению устоявшихся догматов адапционистской парадигмы, без каких-либо очевидных попыток поставить их под сомнение. Здесь уместно вспомнить слова В. Гете: «Суха, мой друг, теория везде, а древо жизни зеленеет». На наших глазах древо жизни увядает в лавине публикаций, авторов которых больше интересует соответствие их результатов заученным на веру постулатам господствующей теории.

Один из базовых принципов адапционистской программы, основанной на концепциях неodarвинизма, состоит в мысленном расчленении организма на некие унитарные «признаки» (traits). Далее для каждого из них предлагается собственный сценарий его адаптивной оптимизации (Gould, Lewontin, 1979).

С появлением на научной сцене социобиологии в начале 60-х годов прошлого века этот принцип утвердился в качестве одного из главных в науках о поведении животных. Любой феномен, на котором в данный момент сконцентрировано внимание изыскателя, ему позволительно трактовать как нечто, находящееся «под давлением отбора» и способное видоизменяться им в ту или иную сторону. Речь может идти, например, об отборе «на эволюционный сдвиг в способах действия беременных ящериц» (аннотация 9), об «отборе, способствующем агрессивной эксплуатации самок самцами» (аннотация 76) или об «отборе на распознавание птицами песен соседей и незнакомых им особей» (аннотация 20).

Какова же «цель» всех этих «отборов»? Она состоит в том, чтобы, как полагают авторы, сделать все происходящее в животном мире максимально рациональным и целесообразным, например, устранить возможность острых конфликтов между особями. Вот, в частности, ход мыслей авторов статьи об ольфакторных метках у шакалов (аннотация 52). «Теория оптимальности предполагает, что территориальные пахучие метки находятся под давлением отбора, поскольку несут информацию о конкурентоспособности и репродуктивном статусе хозяина территории. Следовательно, они *должны* размещаться таким образом, чтобы максимизировать возможность их обнаружения для извещения конспецификов о вторжении на территорию резидента. Таким образом, согласно теории, факторы, которые увеличивают заметность метки, *выгодны* как для резидента, так и для пришельца, заставляя последнего отказаться от вторжения на чужую территорию, и, таким образом, *снижая риск возникновения конфликта*» (курсив мой — Е.П.).

Но почему, спрашивается, устранение конфликта выгодно для кого-либо, кроме авторов такого рода логических построений? Ведь азбучной истиной для биолога является то, что именно антагонизм между особями (как и смертность на его почве) служит главным механизмом пространственной организации популяций. Однако не все так просто с



точки зрения приверженцев господствующей догмы. По их мнению, индивид в каждом отдельном случае «должен балансировать соответствующие плату и выигрыш» (аннотация 16).

Механическое расчленение живой ткани природы на некие отдельные, имеющие, якобы, собственную эволюционную историю, охватывает в современных публикациях по поведению животных все более и более широкие сферы. Так, например, название статьи «Композиция групп у бородавочника: достаточно ли коммунальной заботы о молодняке для объяснения социальности?» (аннотация 1) обещает, как кажется, какие-то новые идеи относительно сути явления социальности. На самом же деле ее авторы рассматривают мотивы объединения в группы по отдельности для самцов, самок и молодых особей. Они пишут: «Взрослые самцы формируют лишь временные ассоциации с другими особями, что указывает на *невыгодность* для них пребывания в группе. Годовики, напротив, почти неизменно присутствуют в группах, независимо от их пола и времени года, свидетельствуя тем самым, что *издержки (costs) социальности здесь перевешиваются выгодами*. Взрослые самки с большей вероятностью образуют группы в присутствии детенышей и когда те находятся в наиболее уязвимой стадии жизни. Это говорит о том, что социальность самок может быть частично объяснена *выгодами коммунальной заботы о потомстве*» (курсив мой — Е.П.).

Это все равно, что сказать, будто социальный образ жизни у людей удобен тем, что мужчины могут найти себе подруг среди прекрасной половины человечества, да и для женщин неплохо, что им гарантирована встреча подходящего полового партнера. Абсурдность такого рода объяснений самоочевидна.

Еще дальше идут те, кто противопоставляет так называемый половой отбор естественному в качестве двух самостоятельных сущностей. По мнению сторонников этой идеи, перед нами два процесса, идущие не только независимо друг от друга, но даже способных вступать в конфликт. Обратимся, в частности, к аннотации под номером 3. Статья называется «Взаимодействие естественного и полового отборов: самцы помацентровой рыбы предпочитают спариваться или драться, а не защищать гнездо». Ее пафос заключается в следующем: «Естественный и половой отборы часто действуют в противоположных направлениях, соответственно, в пользу активностей, необходимых для выживания (естественный отбор — Е.П) и тех, которые требуются для воспроизведения потомства (половой отбор — Е.П.)». Наблюдения авторов за поведением рыб в эксперименте показали, что «самцы проводили больше времени поблизости от конспецификов, чем от хищников, угрожавших кладке. Сделан вывод, что давление полового отбора (привлечение самки или отпугивание соперника) перевешивает давление естественного отбора (охрана потенциального потомства)». Здесь уже приходится подозревать неосведомленность трех авторов статьи о самой сути процессов отбора в их общепринятом понимании. Тот же упрек можно адресовать пяти авторам статьи, автореферат которой идет под номером 76.

## О некоторых характерных особенностях методологии рассматриваемых публикаций

Один из распространенных приемов в деятельности авторов статей анализируемого тома состоит в том, что в качестве почвы для экспериментирования они выбирают нечто, что едва ли может заинтересовать кого-нибудь, кроме них самих. Иными словами, «проблема» создается на ровном месте.

Характерный пример — статья двух авторов под многообещающим названием «Эволюция гнездового паразитизма у птиц: ограничения, накладываемые особенностями жертв» (аннотация 18). В действительности, суть работы сводилась к переключению птенцов одного вида в гнезда другого и наоборот. Тот факт, что птенцы не всегда чувствовали себя комфортно на новом месте, вынудил авторов придать своим сугубо частным результатам более общее звучание. Отсюда заключение: «Мы полагаем, что виды, у которых птенцы выкармливаются добычей, доставляющей сложности при ее заглатывании, представляют собой более вероятных кандидатов на роль межвидовых гнездовых паразитов, чем те, которые питаются организмами с мягкими покровами, которые легко заглатываются птенцами». Вот вам и вся «эволюция гнездового паразитизма у птиц».

Другой типичный дефект интерпретаций эмпирических данных — это попытка объяснить природу сложных явлений действием одного-единственного фактора. Например, в аннотации 11 к статье о вокализации пингвинов Адели сказано: «В период привлечения самцами самок характер частотной модуляции в криках самцов оказался предиктором латентного периода при формировании пар и вероятности успешного гнездования. Поскольку у данного вида самки подолгу голодают во время насиживания яиц, резонно предположить, что они действительно используют фактор частотной модуляции как возможный достоверный (буквально: честный, honest) сигнал о состоянии самцов и вероятности успешного гнездования».

Нечто подобное мы находим в другой статье, где сделана попытка объяснить причинность автогруминга у самцов пенсильванской полевки до, во время и после копуляции (аннотация 15). «Поскольку, — пишут авторы, — самцы с высокой частотой таких акций привлекательны для самок, возможно, что *копулирующий самец может пытаться увеличить эту свою привлекательность* (буквально: may attempt to increase his attractiveness) по сравнению с другими самцами, которые присутствуют при этом акте либо находятся недалеко. Считают, что присутствие других самцов влияет на степень осеменения (sperm investment) и *может быть использовано самцами в качестве индикатора конкуренции спермы*» (курсив мой — Е.П.). Как и следовало ожидать, оказалось, что не влияет. Эта статья дает также хороший пример надуманной «головоломки» (по Т. Куну). Наконец, третий момент, весьма характерный для всей методологии адаптационизма, это привлечение так называемых вторичных гипотез *ad hoc*, то есть задним числом. Этот прием используется в тех случаях, когда результат эксперимента не согласуется с гипотезой, выдвинутой автором при его постановке. В качестве примера приведу две выдержки из аннотации 69. Преамбула звучит так: «Родительскую заботу, направленную в



большей степени на потомков какого-либо одного пола, следует ожидать, если те или иные из них (самцы или самки) различаются по их энергетическим требованиям или по-разному воздействуют (affect) на репродуктивный успех родителей, становясь самостоятельными (after independence)». Когда в ходе опыта выяснилось, что большие синицы, на которых был поставлен полевой эксперимент, не различают пола своих птенцов, пришлось искать иные оправдания проделанной работе. Выход из положения нашли следующим образом: «Доставка более крупных жертв выводкам с преобладанием самцов при снижении общего темпа кормления может уменьшать потери (cost), вытекающие из повышенных затрат птенцов на выпрашивание корма у родителей (solicitation activities) или удовлетворять возросшие потребности выводка после изменения его полового состава».

### Заключение

При том, что чтение приведенных ниже аннотаций оставляет весьма неблагоприятное общее впечатление, нельзя не упомянуть о том, что здесь присутствует и небольшое количество работ, заслуживающих внимания. Не стану перечислять их, а лишь укажу, что в списке публикаций они отмечены звездочками.

Тот очевидный факт, что количество публикаций в истекшем году более чем в полтора раза превышает представленные в томах за 1990 г. (51 и 82, соответственно), явным образом свидетельствует о снижении требовательности редколлегии к качеству материала, принимаемого к печати. Вероятно, это обусловлено, по крайней мере отчасти, изменением редакционной политики за прошедшие годы. Если до конца 1990-х годов очередной выпуск журнала выходил в свет после того, как портфель оказывался готовым к этому, то теперь выпуски более или менее стандартного объема (5-7 статей) публикуются регулярно каждый месяц. Если следование стереотипу ведет к ухудшению качества журнала, следовало бы, вероятно, отказаться от подобной плановой политики.

При переводе аннотаций на русский язык у меня не раз возникал вопрос, а следует ли публиковать материалы, которые могут послужить лишь плохим примером для подражания. Но после этих тяжелых раздумий я все же решил представить их на суд наших читателей, чтобы они воочию убедились, что не все то золото, что блестит.

Полезный вывод из проделанной неблагодарной работы состоит в том, что идти по пути предоставления таких полных обзоров нецелесообразно. Поэтому в следующих номерах мы будем знакомить нашу аудиторию только с теми публикациями, которые способны дать действительно полезную пищу для размышлений.

Е.Н. Панов

### Vol. 147 (1)

(1) White A.M., Cameron E.Z., Peacock M.M. Grouping patterns in warthogs, *Phacochoerus africanus*: is communal care of young enough to explain sociality? 1-18

Композиция групп у бородавочника: достаточно ли коммунальной заботы о молодняке для объяснения социальности?

Групповой образ жизни возникает (evolve), когда особи увеличивают индивидуальную итоговую приспособленность, объединяясь с себе подобными. В сообществах, где размножение осуществляется кооперативно, их члены совместно участвуют в выращивании молодняка. Ряд факторов могут влиять на эволюционный компромисс группового существования, и зачастую неясно, действительно ли кооперативное размножение выгодно им или это просто побочный продукт отбора на групповое поведение. Мы наблюдали (used sightings) 1318 бородавочников в 711 группах с целью изучить (investigate) действительно ли выгоды социальности у этого вида зависят от возраста, пола и репродуктивного статуса индивидов или только от времени года. Взрослые самцы формируют лишь временные ассоциации с другими особями, что указывает на невыгодность для них пребывания в группе. Годовики, напротив, почти неизменно присутствуют в группах, независимо от их пола и времени года, свидетельствуя тем самым, что издержки (costs) социальности перевешиваются выгодами. Групповое поведение самок не просто (complex). Взрослые самки с большей вероятностью образуют группы в присутствии детенышей и когда те находятся в наиболее уязвимой стадии жизни. Это говорит о том, что социальность самок может быть частично объяснена выгодами коммунальной заботы о потомстве. Впрочем, и другие факторы обуславливают кооперацию самок, в том числе состав групп и время года.

**\*(2) Landstrom M.T., Heinsohn R., Langmore N.E. Clutch variation and egg rejection in three hosts of the pallid cuckoo, *Cuculus pallidus*. 19-36**

Вариации окраски яиц у трех хозяев бледной кукушки и неприятие ими чужих яиц.

Согласно теории, хозяева гнездовых паразитов у птиц должны получать выигрыш, модифицируя окраску и внешний вид яиц, чтобы улучшить распознавание подброшенных им миметических. Это может осуществляться двумя путями: (1) посредством откладки яиц, окрашенных стандартно внутри кладки или (2) откладывая яйца, отличающиеся от тех, что несут прочие самки в популяции. Данные в пользу этих рассуждений сомнительны, а объективная оценка вариаций яиц в кладках проведена лишь в немногих случаях. Мы применяли методы отраженной спектрометрии для оценки вариаций окраски яиц как внутри кладок, так и между кладками трех хозяев австралийского паразитического вида — бледной кукушки (*Cuculus pallidus*). Проводили также эксперименты, в которых в гнездо хозяина помещали яйца того же вида или других видов. Задачей было сравнить частоту неприятия яиц медососом *Lichenostomus penicillatus* — обычным хозяином кукушки и двумя другими видами, пресс паразитизма у которых ниже (ласточковый сорокопуг *Artamus cyanopterus* и веерохвостая мухоловка *Rhipidura leucophrys*). Как и предсказывалось, эта частота возрастала при уменьшении сходства между яйцами хозяев гнезда и подложенными экспериментатором. У основного хозяина различия в облике яиц в разных кладках были выше, чем у двух других видов-хозяев. Вопреки предсказаниям, вариации яиц внутри кладок были не меньше, чем у тех. Кроме того, это обстоятельство не давало возможности предсказать частоту отказа от чужих яиц у того или другого из трех видов-хозяев.

**(3) Leese J.M., Snekser J.L., Itzkowitz M. Interactions of natural and sexual selection: damselfish prioritize brood defense with male–male competition or courtship. 37-52**

Взаимодействие естественного и полового отборов: самцы помацентровой рыбы предпочитают спариваться или драться, а не защищать гнездо.

Естественный и половой отборы часто действуют в противоположных направлениях, соответственно, в пользу активностей необходимых для выживания и тех, которые требуются для воспроизведения потомства. Мы рассматривали (examine) взаимодействие давлений естественного и полового отбора в отношении поведения рыбы *Stegastes leucostictus*. Территориальным самцам, охраняющим кладку, предъявляли хищника, конспецифических самца либо самку. Так, испытуемый самец был вынужден отдавать приоритет либо защите кладки, либо уходу за самкой или конфликту с конкурентом (буквально: intra-sexual competition). Измеряя время, проведенное самцом около раздражителя, мы рассматривали влияние нескольких факторов, включая тип стимула, вариации в числе хищников и значение для тестируемого самца кладки на его территории. В общем, самцы проводили больше времени поблизости от конспецификов, чем от хищников, угрожавших кладке. Сделан вывод, что давление полового отбора (привлечение самки или отпугивание соперника) перевешивает давление естественного отбора (охрана потенциального потомства). Все это свидетельствовало о том, что самец взвешивает (consider) множество факторов, прежде чем вложить усилия (investing) в определенный тип поведения той или иной интенсивности.

**(4) Aspbury A.S., Coyle J.M., Gabor C.R. Effect of predation on male mating behaviour in a unisexual-bisexual mating system. 53-63**

Эффект пресса хищников в брачном поведении самцов при однополой и разнополой системах спаривания.

Выбор конспецифика в качестве полового партнера выгоден (beneficial) в случае симпатрии близкородственных видов, но сам такой поиск может быть дорогостоящим в присутствии хищников. Самцы пецилии (*Poecilia latipinna*; Pisces: Poeciliidae) подвергаются социальному паразитизму со стороны гиногинной рыбы *Poecilia formosa*, представленной одними лишь самками. Для того, чтобы у такой самки начался эмбриогенез, она должна спариться с самцом первого вида, но все потомство будет состоять только из самок. Мы выясняли, действительно ли на поиск конспецифического полового партнера самцами *P. latipinna* влияет риск стать жертвой хищника. Процесс поиска изучали в четырех ситуациях (1) хищничество/отсутствие укрытий, (2) хищничество/укрытия, (3) отсутствие хищников/укрытия и (4) отсутствие хищников/отсутствие укрытий. Хищничество имитировали опусканием в аквариум клюва цапли до начала опыта по поиску самки. Убежищами служили куртины водорослей. В каждом опыте подсчитывали число попыток самца получить доступ к каждой из самок. Обнаружено достоверное влияние взаимодействия фактора хищничества и фактора убежища на силу предпочтений (СП) в отно-

шение конспецифических самок. Наиболее высокие значения СП отвечали ситуации «отсутствие хищников/отсутствие укрытий», а наиболее низкие значения отмечены для ситуации (1). Эти результаты показывают, что потери (cost) от хищничества выше, чем таковые от спаривания с самками другого вида, причем наличие убежищ может снизить последние. Все это может объяснить, каким образом поддерживается существование вида *P. formosa*, представленного одними лишь самками.

**(5) Goutte, S., Kime N.M., Argo IV T.F., Ryan M.J. Calling strategies of male tungara frogs in response to dynamic playback. 65-83**

Стратегии вокализации у самцов узкоротой лягушки в ответ на динамическое воспроизведение записей их звуковых сигналов.

Структура акустического сигнала лягушки *Engystomops pustulosus* переменна: за скулящим звуком следуют до 7 «хлопков», которые могут и отсутствовать вообще. Ранее, используя статичную технику предъявления записи сигнала самцам, было показано, что они включали в сигнал больше коротких звуков в ответ на сигнал, содержащий один хлопок по сравнению с сигналом, вообще не содержащим хлопков. Однако, число коротких звуков в ответ на сигнал с одним, двумя или тремя «хлопками» не различалось. В настоящем исследовании мы использовали технику с автоматической интерактивной программой, которая отслеживала число посылок в исходном сигнале самца и меняла число «хлопков» в ответной трансляции соответственно определенной модельной вокальной стратегии: (1) в сторону уменьшения числа звуков (на один звук), (2) повторения числа звуков и (3) увеличения числа звуков (на один звук). Самцы неуклонно увеличивали число коротких сигналов в ответе по мере смены модели от первой ко второй и к третьей, причем различия между (1) и (3) были достоверными, а между (2) и (3) близки к достоверным. Не обнаружено различий в общем характере акустических паттернов в эксперименте и в природе. Самцы воспроизводили достоверно больше хлопков в опытах, чем в природе, но и там и тут среднее их число было невелико и никогда не достигало максимальных значений, наблюдаемых в естественных условиях. Эти данные говорят о том, что самцы чувствительны к возможности риска (cost-sensitive), избегая увеличивать число хлопков, а также, что они в большей степени находятся под влиянием тех конкурентов (vocal competitors), которые уменьшают число хлопков в своих сигналах, а не увеличивают его. Эти особенности вокализации удалось обнаружить только с применением описанной техники, что говорит о ее полезности при изучении коммуникации животных.

**(6) King B.H.; Bressac C.N. Fitness consequence of experimentally induced polyandry in a monandrous wasp. 85-102**

Следствия для приспособленности самок в экспериментах по индуцированной полиандрии у «моногамных» ос.

Выяснение влияния многократных спариваний самки на ее приспособленность (fitness) ранее проводили на видах, для которых это норма (здесь: polyandrous species). В этих

случаях выгода (benefit) от такого положения вещей обычно обнаруживалась. Но такой выгоды мы не обнаружили у паразитической *Spalangia endius*, у которой самка спаривается только с одним самцом (highly monandrous species). Самки спариваются однократно, прежде чем отложить яйца, и демонстрируют быстрое уменьшение продукции дочерей задолго до того, как они начинают умирать. У этого вида самки диплоидны, то есть необходимо оплодотворение яйца спермием. Несмотря на быстрое уменьшение числа потомков, самка не вступает в повторные спаривания. Когда самку заставляли в эксперименте копулировать со вторым самцом, его сперма запасалась самкой в семяприемнике. Эти запасы, однако, не оказывали заметного влияния на продукцию дочерей, общую продукцию потомков или продолжительность жизни особей. Не найдено свидетельств того, что сиюминутная либо отложенная полиандрия благоприятствует приспособленности (fitness) самки. Отсутствие такого выигрыша (benefit) может быть общей особенностью видов, подобных изученному, либо паразитических перепончатокрылых независимо от характера их систем спаривания.

### **(7) Percival D.T., Moore P.A. Shelter size influences self-assessment of size in crayfish, *Orconectes rusticus*: Consequences for agonistic fights. 103-119**

Размеры убежищ влияют на самооценку своего размера у раков: следствия для агонистических взаимодействий.

Теоретические модели самооценки у животных и стратегий принятия решений предполагают необходимость верной информации о самом себе. Если она не верна, это может приводить к неправильным решениям во время агонистического взаимодействия. Манипулируя сенсорной информацией, которая используется раком *Orconectes rusticus*, возможно, вероятно, менять его парадигму принятия решений либо исход агонистического столкновения. Мы оценивали роль самооценки раков в таких ситуациях, предоставляя им убежища разных размеров, что позволяло животным оценивать их собственные размеры. Особей сходной величины содержали в аквариумах с убежищами обширными, средней вместимости и небольшими (относительно размеров самих раков), а затем выставляли на драку с особями той же величины, не имевшими опыта столкновений. Раки из аквариумов с небольшими убежищами инициировали и выигрывали больше конфликтов, чем особи других групп. Эти раки-победители проводили столкновение быстрее, чем содержащиеся в аквариумах с убежищами обширными или средней величины. Полученные результаты согласуются с предположением, что успешные раки могли оценивать свой размер и, следовательно, бойцовские способности как более высокие, по сравнению с особями из других групп. С учетом этих данных необходимо включить в теоретические модели представления о роли неверной самооценки животных в момент принятия решений.



**(8) Yavno S., Corkum L.D. Reproductive female round gobies (*Neogobius melanostomus*) are attracted to visual male models at a nest rather than to olfactory stimuli in urine of reproductive males. 121-132**

Репродуктивные самки бычка-кругляка позитивно реагируют на модель самца, а не на ольфакторные компоненты мочи самцов.

Известно, что рыбы могут обмениваться различной информацией, поступающей посредством ольфакторных и оптических сигналов. Когда самцы бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) становятся половозрелыми, их окраска меняется с пестро-серой на черную, и они начинают распространять половые стероиды, содержащиеся в их моче. В данном исследовании мы поставили лабораторный эксперимент, чтобы узнать, действительно ли половозрелые самки различают репродуктивных и нерепродуктивных самцов, полагаясь на комбинацию окрасочных (силиконовая модель) и ольфакторных (моча) стимулов. Самки проводили значительно больше времени у гнезд с черной моделью репродуктивного самца, по сравнению с серой моделью. На длительность этих ассоциаций не оказывали влияния ни тип мочи, ни комбинации типов модели с этим фактором. Эти данные могут способствовать разработке методов контроля за этим видом, склонным к инвазиям.

**(9) Iraeta P., Salvador A., Monasterio C., Dnaz J.A. Effects of gravidity on the locomotor performance and escape behaviour of two lizard populations: the importance of habitat structure. 133-150**

Влияние состояния беременности на характер локомоции и поведение при избегании хищников в двух популяциях ящериц: важность структуры местообитания.

У ящериц затраты на локомоцию (locomotor costs), связанные с беременностью, могут зависеть от структуры местообитания и пригодности убежищ. В лаборатории мы сравнивали локомоцию и тактику избегания опасности до и после яйцекладки у особей из двух популяций *Psammotromus algirus*, занимающих два высотных пояса с разницей в 700 м. Будучи беременными, ящерицы убегают, пользуясь большим числом коротких перебежек в замедленном темпе. Во время опытов температура их тела была ниже, чем после яйцекладки. Некоторые из этих эффектов различались между популяциями, но только у беременных ящериц. Особи из популяций нижнего пояса откладывали яйца раньше, чем происходящие из более высокогорной популяции, что и служило причиной их замедленных скоростей при убежании. Однако дистанция при бегстве была даже короче, когда контролировались факторы температуры и сроков яйцекладки. В естественных условиях доступность убежищ была ниже в нижнем поясе, где самки проводили больше времени в убежищах или находясь на присадах над землей. Таким образом, более короткая дистанция, преодолеваемая при бегстве, могла быть средством уменьшения своей заметности, особенно если избегание хищников зависит в первую очередь от того, была ли ящерица замечена одним из них. Такое поведенческое приспособление может препятствовать отбору на эволюционный сдвиг в способах действия беременных ящериц.



**(10) Hassall M., Edwards D.P., Carmenta R., Derhй M.A., Moss A. Predicting the effect of climate change on aggregation behaviour in four species of terrestrial isopods. 151-164**

Предсказание влияний изменений климата на поведение скучивания у 4 видов наземных изопод.

Потепление климата изменило пространственное распределение и поведение некоторых таксонов. Ключевой вопрос, который остается решить, состоит в том, как именно поведение, которое воздействует на микроклимат, могло бы оказывать буферный эффект между организмами и климатическими изменениями. В этом исследовании внимание было сфокусировано на агрегациях у 4 видов наземных равноногих ракообразных, у которых скучивание особей препятствует потере влаги. В эксперименте изучали формирование таких агрегаций в ответ на изменения в относительной влажности (ОВ) и температуры. Было обнаружено, что скучивание наблюдается у трех видов при снижении ОВ и повышении температуры. Четвертый вид, который более адаптирован к уменьшению ОВ, менее склонен к такому поведению. Эти результаты говорят о том, что поведение может компенсировать изменения в микроклимате. Обсуждается вопрос о дальнейшей судьбе разных видов наземных изопод.

**Vol. 147 (2)**

**(11) Marks E.J., Rodrigo A.G., Brunton D.H. Ecstatic display calls of the Adйlie penguin honestly predict male condition and breeding success. 165-184**

Вокальный компонент экстатической демонстрации у пингвина Адели достоверно предсказывает состояние самца и репродуктивный успех.

Пингвин Адели *Pygoscelis adeliae* гнездится в крупных колониях в Антарктиде. У вида выработалась дифференцированная система визуальных и вокальных сигналов. Вокальный компонент, включенный в так называемую экстатическую демонстрацию (Ecstatic Display), может быть подразделен на вступление, короткие повторяющиеся ноты и завершающий протяжный звук. Мы показали, что спектральные параметры коротких нот могут быть индикатором физического состояния и репродуктивных потенций. Утверждается также, что в дополнение к функции охраны территории, звуковой сигнал в целом может выполнять роль достоверного (буквально: честного, honest) сообщения о качестве самца для самок при выборе ими полового партнера. Частотная модуляция, среднее значение частоты и звонкость имели значительно более низкие показатели у птиц, которые пребывали в лучшем состоянии, причем частотная модуляция изменялась у них согласованно с изменениями состояния по ходу репродуктивного цикла. В период привлечения самцами самок характер частотной модуляции в криках самцов оказался предиктором латентного периода при формировании пар и вероятности успешного гнездования. Поскольку у данного вида самки подолгу голодают во время насиживания яиц, резонно предположить, что они действительно используют фактор частотной модуляции как возможный достоверный (honest) сигнал о состоянии самцов и вероятности успешного гнездования.

**\*(12) Bentley-Condit, V.K., Smith E.O. Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog 185-222**

Использование орудий животными: современная трактовка явления и полный каталог, дополненный последними данными.

Вопреки многочисленным попыткам дать определение понятию «орудие» в применении к животным, имевшим место за последние 40 лет, дефиниция остается уклончивой, а классификация явлений данной категории — во многом субъективной. Здесь, мы приводим краткий обзор дефиниций понятия «использование орудий животными» и прослеживаем их изменения в прошлом.

Во время как некоторые аспекты явления не претерпели изменений в трактовке (например, разграничение между «истинным» и «побочным» использованием орудия), появились и несколько новых (например, разграничение между «динамическими» и «статическими» формами такого поведения). Мы предлагаем обновленный, полный каталог документированных случаев использования животными орудий. В нем указано, действительно ли было описано «истинное» использование орудий, были ли наблюдения проведены только в условиях неволи, имело ли место конструирование орудий, и не ограничивались ли данные наблюдениями по одной единственной особи (N = 1, категория «анекдот»).

После публикации каталога Бекон (Beck, 1980) не было предпринято других подобных попыток. Предлагаемый перечень окажется полезным источником информации для исследователей поведения. Кроме того, поскольку в нем показано широкое распространение явления в животном мире, он может представлять интерес для тех, кто занимается проблемами филогенеза и эволюции сознания. Использование орудий и их изготовление широко распространены в трех филумах и семи классах животных. Поскольку наблюдается полное перекрытие между классами Птицы и Млекопитающие в характере задач, решаемых с помощью орудий (извлечение пищевых объектов из укрытий, поимка жертв, агонистическое поведение), можно поставить под сомнение исключительность в этом плане млекопитающих. В большинстве случаев (почти 85% свидетельств) использование орудий ограничивается лишь какой-либо одной категорией этого явления. Только у представителей отрядов Воробьинообразных у птиц и Приматов у млекопитающих число таких категорий может варьировать от четырех до более чем 10. У представителей некоторых родов (например, врановые *Corvus*, павианы *Papio*) орудия отличаются качественно от описанных для других таксонов. То же можно сказать об отличии орудий, используемых приматами, от тех, которые обнаружены у птиц. Примерно в 35% случаев использования орудий приматами мы видим расширение способов их применения (три или более категорий для разных видов), чего не наблюдается в других отрядах млекопитающих (0%), птиц (2.4%) и среди Воробьинообразных (3.1%). Такое расширение практики использования орудий некоторыми видами может иметь отношение к различиям в когнитивных способностях между ними и прочими представителями животного мира. Не исключено также, что здесь присутствует артефакт,

обусловленный различиями в длительности и полноте наблюдений за разными видами. Какими могут быть следствия практики и пользования орудий для изменения экологической ниши вида и его последующей эволюционной траектории — это вопрос для всесторонних будущих исследований.

**(13) Reid A.L., Seebacher F., Ward A.J.W. Learning to hunt: the role of experience in predator success. 223-233**

Обучение охоте: его роль в успехе хищничества.

На протяжении жизни врожденные компоненты поведения животных модифицируют его генетически детерминированные паттерны. Мы предоставляли хищным рыбам *Scortum barcoo* возможность получить опыт охоты на живых жертв (гамбузия *Gambusia holbrooki*), только что умерщвленных жертв либо порций мяса цихлидовых рыб с таким же кормовым качеством. В дальнейшем реакции рыб, прошедших период научения, на живую жертву исследовали в экспериментальных аренах. Мы не обнаружили различий в числе попыток хищников схватить ее, но те из них, которые уже имели опыт поедания живых рыб, были значительно более эффективны по сравнению с испытуемыми двух других групп, не имевших такого опыта. Эти результаты говорят о том, что опознавание жертв у хищных рыб есть реакция врожденная, но эффективность поимки добычи улучшается с опытом. Эти данные обсуждаются с точки зрения их использования при выпуске хищных рыб, выращенных в искусственных условиях, в природу

**(14) Staaterman E.R., Claverie T., Patek S. N. Disentangling defense: the function of spiny lobster sounds. 235-258**

Пассивная защита: функция звуков, издаваемых колючим омаром.

Многообразие функций антихищнического поведения остается малоисследованным. Задача настоящего исследования состоит в рассмотрении функций антихищнических акустических сигналов в океане. Мы анализировали акустическое и защитное поведение калифорнийского колючего омара (Palinuridae: *Panulirus interruptus*) в ответ на модель хищника, модель конспецифика и на нейтральный объект (палку) в естественных условиях и в аквариуме. Было обнаружено, что скрежещущий звук, издаваемый ракообразным, следует только в ответ на непосредственное прикосновение агрессора, а не на его приближение. Не найдено каких-либо различий в защитном поведении по отношению к моделям хищника, и конспецифика. В то же время реакции на «агрессора» оказались различными в природе и в аквариуме. Мы пришли к выводу, что скрежещущий звук омара играет функцию сигналов испуга либо апосематического, который может действовать вкупе с апосематической ролью шипов ракообразного. Возможно также, что этот звук помогает животному ускользнуть от хищника и является акустическим аналогом глазчатого пятна у насекомых.

(15) Vaughn A.A., DelBarco-Trillo J., Ferkin M.H. Self-grooming by male meadow voles differs across copulation but is not affected by the risk and intensity of sperm competition. 259-274

Автогруминг у самцов пенсильванской полевки различается от копуляции к копуляции, но не зависит от риска и интенсивности конкуренции спермы.

Полевки *Microtus pennsylvanicus* чистят свою шерсть (self-groom) до, во время и после копуляции. Эти акты могут транслировать ольфакторную информацию конспецификам, находящимся поблизости. Поскольку, как выяснилось, самцы с высокой частотой таких актов привлекательны для самок, возможно, что копулирующий самец может пытаться увеличить эту свою привлекательность (буквально: may attempt to increase his attractiveness) по сравнению с другими самцами, которые присутствуют при этом акте либо находятся недалеко. Считают, что присутствие других самцов влияет на степень осеменения (sperm investment) и может быть использовано самцами в качестве индикатора конкуренции спермы. Мы проверили гипотезу, согласно которой ольфакторные метки самцов в районе пребывания рецептивной самки влияют на (affect) реакцию чисток у самцов, обнаруживших их. Мы помещали сексуально активных (pairing) самца и самку в садки с метками одного конспецифического самца, пяти самцов либо вообще без меток. Оказалось, что время, затраченное самцом на чистки, не зависело от риска конкуренции спермы или его интенсивности. Тестировалась также гипотеза, согласно которой рассматриваемое комфортное поведение самцов различается в зависимости от того, наблюдалось ли оно до копуляции, во время нее или после. У разных самцов эти показатели различались, как и направленность чисток на разные участки тела.

Vol. 147 (3)

(16) Martin J., Lypetz P. Thermal constraints of refuge use by Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. 2753-284

Термальные ограничения на использование убежищ у зеленой ящерицы Шрейбера.

При выборе оптимальных убежищ животные, подверженные воздействию хищников, должны поддерживать баланс соответствующих плат и выигрышей. У холоднокровных животных, таких как ящерицы, в прохладных убежищах температура тела может снижаться, что оказывает отрицательное влияние на физиологические процессы и локомоцию. В данном случае выбор убежищ определяется температурой окружающей среды в целом и инерцией температурного режима, зависящей от размеров тела данного животного. Мы симулировали нападения хищников на зеленых ящериц *Lacerta schreiberi* и анализировали характер используемых ими убежищ. Было показано, что принятие решений ящерицами зависит от разности температур вне убежищ и внутри них. Так, при высокой температуре воздуха и устойчивой температурной инерции тела рептилии, она проводит больше времени в убежище до того момента, когда температура тела снизится до критического значения. Однако это время не уменьшается даже при низкой темпе-

ратуре в убежище. Если при этом увеличивается риск выхода из него в силу того, что снижение эффективности локомоции не позволит быстро спастись бегством, ящерица должна компенсировать это обстоятельство, оставаясь здесь дольше и сканируя ситуацию снаружи, чтобы избежать очередного риска при выходе на поверхность. Таким образом, при выборе убежища эти ящерицы вынуждены оценивать физиологические потери от пониженной температуры и риск во время выхода на поверхность при сниженной способности к экстренному бегству от опасности.

**\*(17) McCartney J., Lehmann A.W., Lehmann G.U.C. Lifetime spermatophore investment in natural populations of two closely related bush-cricket species (Orthoptera: Tettigoniidae: Poecilimon). 285-298**

Роль особенностей сперматофоров в репродуктивном поведении двух видов кустарниковых сверчков.

Самец кустарникового сверчка во время спаривания передает самке сперматофор, заключенный в желатинообразную оболочку (сперматофил, spermatophylax) и содержащий ампулы со спермиями. Пока сперматофор проникает в половые пути самки, она поедает оболочки, окружающие семенную жидкость. Продуцирование сперматофора дорогостояще (costly) для самца, так что следует ожидать компромисса между эйяулятом, спермой как таковой и оболочкой сперматофора. Модели, анализирующие процесс передачи эйяулята от самцов к самкам, предсказывают стратегические взаимоотношения между потенциальным и реальным темпами осеменения. Однако не было проведено исследований, в которых сравнивались бы межвидовые различия в компонентах сперматофоров у разных видов кустарниковых сверчков на протяжении всего сезона размножения. Здесь такие данные приведены для двух видов рода *Poecilimon*. У *P. thesalicus* вклад самцов в продуцирование сперматофоров велик, а те варьируют на протяжении сезона по массе и величине сперматофила. В то же время размер ампул мало различается, и самки получают примерно одинаковое количество спермы. У *P. veluchianus minor*, напротив, размеры ампул значительно варьируют на протяжении сезона размножения, в то время как масса сперматофила и количество спермы остаются постоянными. Эти различия рассматриваются как компоненты разных стратегий самцов максимизировать свой репродуктивный успех (reproductive output).

**(18) Turtumoygard T., Slagsvold T. Evolution of brood parasitism in birds: constraints related to prey type. 299-317**

Эволюция гнездового паразитизма у птиц: ограничения, накладываемые особенностями жертв.

Лишь у немногих видов птиц имеются облигатные гнездовые паразиты. Одна из причин может состоять в том, что птенцы паразита не смогут благоденствовать, получая от приемных родителей корм и заботу иные, чем те, что предоставляют конспецифические ро-



дители. В этом ключе мы меняли местами содержимое гнезд мухоловки пеструшки *Ficedula hypoleuca* и большой синицы *Parus major*, имея в виду, что эти виды имеют сходную биологию гнездования. Предыдущие исследования показали, что птенцы первого вида успешно выращиваются в гнездах второго, но попытки мухоловок пеструшек вырастить птенцов большой синицы не имеют успеха. В этом исследовании птенцов большой синицы в возрасте 3 и 10 дней временно помещали в гнезда мухоловок пеструшек и происходящее там снимали на видеопленку. Приемные родители, как кажется, не делали различий между своими и приемными птенцами, но подкидывая с большим трудом справлялись с предложенным им кормом. Предполагается, что птенцы этих двух видов адаптированы к разным рационам, поскольку мухоловки доставляют в свои гнезда больше, по сравнению с синицами, насекомых имаго, относящихся к крылатым формам. Мы полагаем, что виды, у которых птенцы выкармливаются добычей, доставляющей сложности при ее заглатывании, представляют собой более вероятных кандидатов на роль межвидовых гнездовых паразитов, чем те, которые питаются организмами с мягкими покровами, которые легко заглатываются птенцами.

**(19) Giaquinto P.C. Female pintado catfish choose well-fed males. 319-332**

Самки кошачьей рыбы выбирают сытых самцов

В этом исследовании тестировали предпочтения самок рыбы *Pseudoplatystoma* в отношении самцов с разной степенью состояния сытости (хорошо накормленных и подверженных пищевой депривации). Опыты проводили в трех экспериментальных ситуациях. (1) Самки могли выбирать между самцами двух групп, ориентируясь на полный комплект стимулов, исходящих от них (визуальные и химические). (2) Самки ориентировались только на химические стимулы. (3) Самки ориентировались только на визуальные стимулы. Самки выбирали сытых самцов в ситуациях 1 и 2. В ситуации 3 самки проводили одинаковое время в обоих рукавах экспериментальной установки. Вероятно, именно химические стимулы, действующие либо непосредственно (феромоны) либо опосредовано (продукты метаболизма) служат важным источником информации о состоянии самцов при выборе их самками, готовыми к размножению.

**(20) Skierczyski M., Osiejuk T.S. Sharing songs within a local dialect does not hinder neighbour-stranger discrimination in ortolan bunting (*Emberiza hortulana*) males. 333-351**

Перекрытие песенных репертуаров в локальной диалектной популяции садовой овсянки не снижает способность к распознаванию соседей и пришельцев.

Распознавание соседей и незнакомых особей (НО) — обычное явление у птиц и возникло (evolve), очевидно, для более мирного разрешения конфликтов между соседями без применения физического насилия. Мы проверяли, действительно ли садовые овсянки (*Emberiza hortulana*) из популяции с локальным песенным диалектом и малым репер-



туаром песен, многие из которых оказываются общими для ряда особей, способны распознавать песни соседей и НО. Проводили эксперименты с проигрыванием магнитофонных записей песен восьми самцам. Нашей задачей было измерить их ответы на многократное проигрывание единственного песенного варианта, взятого наугад из репертуара соседа или НО. Самцы реагировали более агрессивно на песни НО, нежели соседа (быстрее подлетали к динамику, издавали больше позывок и песен). Был сделан вывод, что эти овсянки в состоянии различать песни соседей и НО. Полученные результаты говорят также о том, что такое распознавание может быть обусловлено вариациями внутри данного типа песен, а не разнообразием типов песен в репертуаре певцов. Мы противопоставили наши результаты полученным ранее для садовых овсянок из популяции, не обладающей собственным диалектом. Кроме того, мы предсказываем существование положительных взаимосвязей между уровнем перекрывания песенных репертуаров разных особей (song sharing), с одной стороны, и вариациями внутри типа песни, полагая, что такое соотношение у видов с малым либо умеренным объемом песенных репертуаров может поддерживаться отбором на распознавание песен соседей и НО.

**(21) Lampe H.M., Balsby T.J.S., Espmark Y.O., Dabelsteen T. Does twitter song amplitude signal male arousal in redwings (*Turdus iliacus*)? 352-366**

Сигнализируют ли амплитудные характеристики щебечущей песни дрозда белобровика об уровне возбуждения самца?

Вопрос о том, имеют ли информативное значение вариации в амплитуде песен птиц, остается недостаточно изученным. У некоторых видов тихая песня воспроизводится в виде щебетания. Такие песни обычны у видов рода *Turdus* и могут использоваться во время эскалации столкновений между особями при тесном их контакте, когда тихая песня будет привлекать меньше внимания посторонних. У самцов дрозда белобровика (*T. iliacus*) щебечущее окончание песни звучит тише и более вариабельно (как у одного самца, так и у разных), нежели вступительная ее часть. Вместе с тем, щебечущая песня белобровика часто произносится громче, чем у других видов дроздов, особенно при эскалации песенных дуэлей. Сезонная изменчивость в длительности этой песни также свидетельствует о том, что это щебетание может сигнализировать о возрастании агрессивности певца. Мы оценивали, каким образом самцы данного вида реагируют на предполагаемую эскалацию обмена сигналами. В интерактивных опытах с проигрыванием записей песен мы увеличивали амплитуду щебечущей песни в нашей записи в ответ на увеличение ее длительности у испытуемого самца. Самцы более активно реагировали на щебетание большей громкости. Это свидетельствует том, что амплитуда щебетания может сигнализировать о большем возбуждении самцов дрозда белобровика (буквально: This suggests that twitter amplitude may signal arousal in male redwings).

**(22) Coats J., Poulin R., Nakagawa S. The consequences of parasitic infections for host behavioural correlations and repeatability. 367-382**

Влияние зараженности паразитами на корреляции между поведенческими эффектами и на их воспроизводимость.

Жизненные циклы паразитов часто отличаются сложностью, связанной с многократной последовательной сменой хозяев. Многие паразиты выработали способность изменять поведение хозяина таким образом, что шансы успешного перехода к следующему хозяину возрастают. По этому вопросу информация в специальной литературе ограничена. Мы исследовали влияние двух видов трематод (*Coitocaecium parvum* и *Microphallus* sp.) на поведение их хозяина — разноногого ракообразного *Paracalliope fluviatilis*. Внимание было сосредоточено на повторяемости некоторых составляющих поведенческого репертуара и корреляциях между ними. Тестировали три показателя общей активности рачка: фототаксис, вертикальное размещение в толще воды и горизонтальные перемещения. Инфицированность рачков паразитом *C. parvum* не оказывала существенного влияния на исследуемые параметры. В то же время у рачков этой категории рассмотренные параметры коррелировали друг с другом в большей степени, чем у интактных амфипод-хозяев. Более того, у данной группы инфицированных амфипод воспроизводимость тестов на фототаксис оказалась ниже, чем у интактных. Эти результаты должны пробудить интерес исследователей к поставленной проблеме.

**(23) Coelho L., Aisenberg A., Costa F.G. Testing female receptiveness to novel or previous mating partners in a wolf spider. 383-395**

Рецептивность самок в отношении прежних и новых половых партнеров у паука-волка.

Целый ряд гипотез был предложен для объяснения множественного спаривания у самок, с попытками оценить их прямые и косвенные выгоды (benefits) от такого поведения. Мы проверяли, действительно ли самки паука-волка *Schizocosa malitiosa* узнают своих первых половых партнеров и при повторных спариваниях отдают предпочтение другим самцам. Мы также анализировали, действительно ли характеристики первого спаривания влияют на решение самки спариваться повторно. В группах с единственным самцом (ГЕС) 20 девственным самкам через 3–4 дня после первого спаривания предъявляли того же самого самца. В группах с несколькими самцами (ГНС) 20 девственным самкам через 3–4 дня после первого спаривания предъявляли разных самцов. За самками, уже осуществившими спаривания, в ГЕС ухаживали 15 самцов, а в ГНС 17 самцов. Частота повторных спариваний, как и поведение при копуляции, оказались сходными в обеих группах, но длительность спариваний была короче в ГНС, чем в ГЕС, и они включали в себя меньше переносов спермы от самца к самке, чем при первых спариваниях. Мы не обнаружили какой-либо связи между частотой повторных спариваний и их характеристиками. Не найдено каких-либо убедительных свидетельств того, что уже спа-

ривавшиеся самки предпочитают новых самцов своим первым половым партнерам. Обсуждаются возможные причины повторного спаривания самок, а также изменения в поведенческих паттернах во время таких контактов.

**(24) Pike D. A., Croak B.M., Webb J.K., Shine R. Context-dependent avoidance of predatory centipedes by nocturnal geckos (*Oedura lesueurii*). 397-412**

Избегание гекконами хищных многоножек в зависимости от контекста.

При анализе антихищнического поведения позвоночных редко рассматривают их взаимоотношения с хищниками, относящимися к беспозвоночным. Таких немало в наземных экосистемах, и некоторые из них (например, многоножки и пауки) могут наносить серьезный вред позвоночным. Мы собрали воедино полевые наблюдения и данные экспериментов, чтобы выяснить, оказывают ли хищные многоножки (*Scolopendridae*: *Corticoserphalus* sp.) влияние на распределение в пространстве геккона *Oedura lesueurii*, ведущего ночной образ жизни. В природе они занимают одни и те же местообитания, используя в качестве убежищ пустоты под камнями со сходными физическими характеристиками, термальным режимом и солнечной экспозицией. Однако, редко можно найти гекконов и многоножек в одном и том же убежище. В лабораторных опытах и те и другие предпочитают убежища с узким входом. Однако молодые гекконы отдадут предпочтение убежищам с широким входом, где нет многоножек, узким пустотам, содержащим их. Что касается взрослых гекконов, то они продолжают придерживаться последних, даже если там присутствуют многоножки. Когда многоножек запускали в убежища, уже занятые гекконами (молодыми или взрослыми), те покидали укрытия, особенно если они располагались под небольшими камнями. Полученные результаты показывают, что многоножки влияют на выбор местобитаний гекконами, и что антихищническое поведение этих ящериц зависит от их размеров и контекста. Такие онтогенетические изменения в поведении и выборе местообитаний позвоночными под влиянием беспозвоночных может быть явлением широко распространенным.

**(25) Hansen B.T., Johannessen L.E., Slagsvold T. Interspecific cross-fostering of great tits (*Parus major*) by blue tits (*Cyanistes caeruleus*) affects inter- and intraspecific communication. 413-424**

Межвидовое перекрестное воспитание с участием двух видов синиц воздействует на внутривидовую и межвидовую коммуникацию.

Видовые особенности песни птиц могут варьировать, поскольку развиваются на основе научения и зависят, таким образом, от того, что явилось моделью для подражания. Подкладывая птенцов большой синицы (*Parus major*) в гнезда лазоревки (*Cyanistes caeruleus*), мы пытались манипулировать способностью к опознаванию конспецификов у первого вида. В настоящем исследовании мы проигрывали гнездящимся большим синицам и лазоревкам записи аберрантной песни самца большой синицы, выращенного лазоревками (1) и нормальной песни большой синицы (2). Оказалось, что лазоревки больше реагировали на песню 1, по сравнению с песней 2, а большие синицы вели себя

противоположным образом (большая реакция на песню 2). Это говорит о том, что межвидовое перекрестное воспитание у птиц может влиять как на внутривидовую, так и на межвидовую коммуникацию. Однако, реакции самцов обоих видов на песню 1 были слабее, чем на типичную песню лазоревки. Таким образом, видоспецифические черты, служащие для опознавания конспецификов, сохраняются в aberrантных песнях особей-подкидышей.

**(26) Vacha M., Kviclova M., Puzova T. T. American cockroaches prefer four cardinal geomagnetic positions at rest. 425-440**

Американские тараканы в состоянии покоя предпочитают ориентировать тело по геомагнитным осям.

Поведение, связанное со способностью реагировать на магнитное поле, описано у ряда видов. Во время отдыха или кормежки особь принимает положение, при котором ось ее тела оказывается параллельной оси север-юг или восток-запад. В чем адаптивность такого поведения, остается загадкой. Не было проведено экспериментов, в которых было бы однозначно показано, что искусственный поворот геомагнитных осей способен доказать исключительную роль магнитных сил в ориентации. В этом исследовании мы использовали автоматическое фотографирование изменений положения тела американских тараканов (*Periplaneta americana*), помещенных в чашки Петри при естественном состоянии магнитного поля и в случае, когда направление на север было изменено на 60°. Мы установили, что в обоих случаях насекомые предпочитают придерживаться четырех главных магнитных осей. Результаты показывают, что такого типа ориентация действительно тесно связана с главными магнитными осями Земли.

**Vol. 147 (4)**

**(27) Hainstock M. H., Smith M. C., Carr J., Shutler D. Parental investment and brood value in tree swallows, *Tachycineta bicolor*. 441-464**

Родительский вклад и вариации параметров выводка у древесной ласточки.

Считается, что у птиц родители осуществляют больший вклад в заботу о выводках лучшего качества. Оно может быть оценено по интенсивности вокальных сигналов, воспроизводимых птенцами при выпрашивании корма у родителей. Качество родителей может, в свою очередь, предопределять качество их потомства. Мы изучали родительскую заботу у древесной ласточки (*Tachycineta bicolor*), оценивая состояние птенцов в интактных выводках, в экспериментально измененных, а также манипулируя количеством насекомых-паразитов (блоха *Ceratophyllus idius*). Мы оценивали качество родителей (их размеры и массу), пол и возраст птенцов (только в интактных выводках) и их вокализацию (только в выводках измененного размера). В интактных выводках (от 2 до 6 птенцов) не найдено связи между частотой кормления птенцов и их качеством, но эти

параметры положительно коррелировали в выводках уменьшенного и увеличенного размера (1-8 птенцов). Родители более активно защищали интактные выводки с крупными птенцами большей массы, но того же не наблюдали в случае измененных выводков. Оценки родительского вклада не коррелировали достоверно со степенью зараженности выводков паразитами, и манипулирование этим фактором не сказалось на зараженности блохами слетков. Частота кормления птенцов родителями не была связана с деталями морфологии последних. Более активно защищали потомство самцы с большей массой и самки с более длинными хвостами. В изученной популяции древесных ласточек подтвердились лишь немногие предсказания теории родительского вклада.

**(28) Poljacikova L., Stokke B.G., Prochazka P., Honza M., Moksnes A., Roskaft E., The role of blunt egg pole characteristics for recognition of eggs in the song thrush (*Turdus philomelos*). 465-478**

Роль окраски тупого конца яиц в распознавании их певчими дроздами.

Окраска скорлупы птичьих яиц и рисунок на ней играет важную роль в их опознавании хозяевами гнезда, например, в случаях гнездового паразитизма. Но лишь немногие работы посвящены этому вопросу. Мы предположили, что для такого опознавания у певчего дрозда (*Turdus philomelos*) важное значение имеет окраска тупого конца яйца, наиболее заметная у яиц, лежащих в гнезде. Рассматривали реакции хозяев гнезд на подложенные им в гнездо яйца конспецифических самок, выкрашенные голубой краской на тупом либо на остром конце. Интактные яйца служили контролем. Как и предсказывалось, птицы значительно чаще выбрасывали из гнезда яйца, окрашенные на тупом конце. Что касается подложенных интактных яиц, то их удаление хозяевами гнезд происходило тем чаще, чем больше число пятен на их тупом конце отличалось от такового на яйцах испытываемой пары.

**\*(29) DeCarvalho T.N., Shaw K.L. Divergence of courtship and mating behaviors among endemic Hawaiian swordtail crickets. 479-504**

Дивергенция брачного поведения у эндемичных гавайских сверчков.

Сверчки семейства Gryllidae хорошо известны своеобразием их поведения при спаривании. В то же время, поведение сверчков подсемейства Trigonidiinae изучено менее полно. Значительная доля принадлежащих сюда видов, относящихся к родам *Trigonidium*, *Laupala* и *Prolaupala* являются эндемиками Гавайских о-вов. Среди них только представители рода *Laupala* были изучены в этом отношении. У них самка во время спаривания поедает предложенные ей самцом микросперматофоры, не содержащие спермиев. Такое поведение расценивалось как способствующее передаче спермы от самцов самкам и демонстрирующее некий дотоле неизвестный механизм репродуктивных усилий у сверчков. Мы обнаружили сходное поведение у видов рода *Prolaupala*. Самцы у видов рода *Trigonidium* не продуцируют микросперматофоры, но у них существуют дру-



гие стратегии, которые, как можно предположить, способствуют лучшей плодотворности самок (продолжительная копуляция и охрана самцами самок после нее). Наблюдали также уникальные особенности передачи сперматофоров и характера копуляции у других видов семейства Gryllidae. Разнообразие этих форм поведения на Гавайских о-вах отражает лабильность брачного поведения сверчков в ходе эволюции, а также случаи их конвергенции на почве полового отбора. Оказалось, что преподнесение самкам микросперматофора может быть явлением, широко распространенным в подсемействе Trigonidiinae.

**(30) Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., Postelnykh K.A. Voice breaking in adolescent red-crowned cranes (*Grus japonensis*). 505-524**

Ломка голоса у молодых японских журавлей.

Ломка голоса, имеющая место при наступлении половой зрелости у мужчин, наблюдается также при сходных обстоятельствах у некоторых птиц. Изучали скачкообразное изменение вокализации у молодых японских журавлей. В условиях неволи исследовали акустические параметры щелбета и трелей от момента вылупления до возраста полутора лет у 17 самцов и 31 самки и сравнивали полученные данные с дефинитивными сигналами 5 взрослых самцов и 8 самок. В процессе ломки голоса (с 7 до 11.5 месяцев) в изученных сигналах особей обоих полов присутствуют две не перекрывающиеся зоны частот: верхняя, в которой сохраняются частоты ювенильных сигналов, и нижняя, отвечающая вновь приобретенным компонентам вокализации. До ломки голоса сигналы представлены только верхней зоной, по ее окончании — только нижней. Проанализировано, в какой степени принадлежность к тому или другому полу, дата рождения и масса тела взаимосвязаны с ломкой голоса и действительно ли этот процесс ведет к разрушению связей между родителями и молодняком (либо к их укреплению). Возможны и другие трактовки.

**(31) Wilson D.R., Evans Ch.S. Female fowl (*Gallus gallus*) do not prefer alarm-calling male. 525-552**

Самки банкивских кур не отдают предпочтения самцам, издающим сигналы предупреждения об опасности.

Исследования выбора самками партнера у курообразных свидетельствуют о том, что они расценивают размер украшений самцов как наиболее надежный индикатор их качеств как производителей. Наиболее важные свидетельства следуют из экспериментов, в которых к самке подсаживают двух незнакомых ей и несходных по внешности самцов, между которыми она делает выбор и спаривается с избранником во временном промежутке 120 мин. При этой схеме эксперимента контролируется возможность предшествующего опыта самки и роль конкуренции между самцами, с тем, чтобы самка не получала информации, сходной с той, которой она пользуется в естественных условиях, имея долговременный опыт селекции партнеров. В естественных условиях курообраз-



ные держатся стабильными социальными группировками. Роль украшений самцов и их связь с репродуктивным успехом изучали в природе. Для каждого самца получены данные по морфологии и формам поведения, связанных с добыванием корма, реакцией на хищников, доминированием и брачным поведением. С использованием метода анализа главных компонент и множественной регрессии мы показали, что в естественных условиях лучшим индикатором успеха самца у самок и его репродуктивного потенциала является поведение, причем наиболее важными его формами признаны доминирование и частота подачи сигналов об опасности со стороны хищников. Роль доминирования как средства повышения доступа к самкам очевидно, но значение антихищнической вокализации требует дальнейших исследований.

### Vol. 147 (5-6)

**\*(32) Holzhaider J.C., Hunt G.R., Gray R.D. Social learning in New Caledonian crows. 553-586**

Социальное обучение у новокаледонской вороны.

Вороны *Corvus moneduloides*, обитающие на островах Новая Каледония, признаны наиболее искусными в животном мире изготовителями орудий, сопоставимыми в этом отношении с человеком. Диверсификация и характер распространения по островам трех типов орудий, изготавливаемых из листьев пандануса и различающихся конструктивными особенностями, а также отсутствие их корреляций с экологическими условиями, заставляет думать, что перед нами пример кумулятивных изменений в некоей начальной технологии. Чтобы оценить возможность высокоточной передачи навыков из поколения в поколение (культурная преемственность), изучали онтогенез развития этих навыков и социальную организацию ворон в природе. Было установлено, что для достижения мастерства взрослых особей в изготовлении орудий из листьев пандануса, молодой вороне требуется больше года. Хотя обучение методом проб и ошибок играет, бесспорно, важную роль, у молодняка есть все возможности учиться изготовлению этих орудий путем наблюдений за деятельностью родителей, и за счет манипуляции с объектами, уже измененными взрослыми особями. Можно думать, что социальная организация вида способствует достоверной передаче локальных навыков изготовления орудий в череде поколений при минимуме транслирования информации от данной социальной группировки к другим. Мы полагаем, что новокаледонские вороны развили свои навыки изготовления орудий из листьев пандануса в социальной среде, благоприятствующей поступательному накоплению технологических навыков.

О сути проблемы см., в частности, [http://www.cogsci.msu.edu/DSS/2004-2005/Kacelnik/Kacelnik\\_etal\\_Crows.pdf](http://www.cogsci.msu.edu/DSS/2004-2005/Kacelnik/Kacelnik_etal_Crows.pdf) (Е.Н. Панов)

**(33) Hazlett B.A., Bach C.E. Individuality in the predator defense behaviour of the crab *Heterozius rotundifrons*. 587- 597**

Индивидуальность в проявлении защитных реакций у крабов.

Когда краба *Heterozius rotundifrons* стимулируют тактильным прикосновением, он принимает статичную позу с выставленными вперед и вбок клешнями. Она удерживается на протяжении нескольких секунд. Поза эффективна в качестве антихищнической реакции. При тестировании таким образом многих особей оказывается, что время удержания позы различно, а постоянство этих различий устойчиво сохраняется при сравнении индивидов. Это справедливо, если особь тестируется 5 раз в течение дня с применением того же самого стимула (только тактильное прикосновение или оно же плюс запаховый сигнал тревоги), тремя разными стимулами (тактильный, он же с запаховым сигналом, то же плюс тень). Тот же эффект проявляется при тестировании краба тактильным стимулом один раз в день на протяжении 5 дней. Длительность этой антихищнической реакции не связана с половой принадлежностью или размерами особей.

**\*(34) Cogliati K.M., Corkum L.D., Douce, S.M. Role of male spatial distribution and condition-dependent colouration on female spawning behaviour and reproductive success in bluegills. 599-618**

Влияние распределения самцов в пространстве и их окраски на нерестовое поведение самок и репродуктивный успех у солнечных окуней.

Избирательность самок к самцам, обладающим яркой окраской, показана для животных из многих таксонов. То же продемонстрировано в лабораторных исследованиях и для рыб. Мы исследовали нерестовое поведение солнечного окуня *Lepomis macrochirus* в естественных условиях, учитывая местоположение самцов в размножающейся группировке и их окраску. Наблюдали брачную активность 76 самцов в озере Опиникон (Онтарио). Каждый самец был пойман, измерен и проанализирован спектрометрически в отношении окраски 6 участков тела. Показано, что нерестовое поведение самок не отличается значительно при их контактах с центральными и периферическими самцами, хотя согласно балльной оценке плодовитость (egg scores) была выше в центре группировки. Создается впечатление, что при икрометании самки распределяются между гнездами самцов случайным образом. Однако, результаты свидетельствуют о том, что окраска боков головы самца оказывает влияние на число самок, нерестящихся с ним. Кроме того, окраска груди самца оказывается важным предиктором его репродуктивного успеха, оцениваемого по балльной оценке плодовитости. В целом, наши наблюдения говорят о том, что самки могут полагаться при выборе самца на окраску его щек и груди, которые являются признаками, обусловленными конкретными средовыми условиями (condition-dependent sexual ornaments).

**(35) Odom K.J.; Mennill D.J. Vocal duets in a nonpasserine: an examination of territory defence and neighbour—stranger discrimination in a neighbourhood of barred owls. 619-639**

Вокальные дуэты у полосатой совы: защита территории и распознавание знакомых и незнакомых особей.

Половые партнеры в размножающихся парах у разных видов животных координируют свою вокальную активность в форме дуэтов, которые наиболее полно описаны для певчих птиц. Мы рассмотрели соответствующее поведение у полосатой совы (*Strix varia*), поставив перед собой следующие вопросы: (1) имеют ли значения дуэты у этого вида в территориальном поведении; (2) распознают ли совы дуэты своих соседей и пар, голоса которых они ранее не слышали; (3) играют ли дуэты какую-то роль во взаимоотношениях соседних пар. Совам проигрывали магнитофонные записи тех и других. Ответная вокализация фиксировалась автоматизированными записывающими устройствами на трансекте длиной 3.5 км. Для фокальной пары, ее соседей и сов, живущих на расстоянии от нее, отслеживали вокальную активность до сеансов проигрывания записей и после них. В последнем случае у фокальной пары дуэты были достоверно более многочисленны и протяженны во времени и включали в себя типы сигналов, иные, чем до сеанса проигрывания записей. Из этого сделан вывод, что дуэты — это компонент охраны территории. Создается впечатление, что фокальные совы не делают различия между дуэтами соседей и неизвестных им пар. В обычной обстановке вокальная активность сов не различается в периоды до сеансов проигрывания записей и после них. Сделан вывод, что у данного вида дуэты используются главным образом при конфронтациях с соседними парами.

**(36) Hutter M., Penn D. J., Magee S., Zala S. M. Reproductive behaviour of wild zebrafish (*Danio rerio*) in large tanks. 641-660**

Репродуктивное поведение данио рерио в большом аквариуме.

Данио рерио — детально исследованный в лабораторных условиях модельный вид рыб, однако их репродуктивное поведение в природе не описано. Мы изучали поведение этих рыб, пойманных в Индии, в большом аквариуме емкостью 1100 литров с гравием на дне и растениями, при низкой плотности населения. Исследовали поведение фокальных особей в группах из 8 рыб при равном соотношении полов (28 повторностей, 42 ч наблюдений), обнаружив в своих результатах сходство с тем, что было описано ранее для данио из аквариумных культур в малых по объему емкостях. Вместе с тем, мы обнаружили и заметные различия, в частности, рыбы обычно нерестились парами, а не группами. Кроме того, найдены свидетельства в пользу гипотезы полового отбора. Дополнительные наблюдения были проведены в аквариуме меньшего размера (17 литров) при высокой плотности его населения. В целом, полученные данные приводят к заключению, что высокая частота нереста группами есть артефакт содержания рыб в малых аквариумах. В этом случае эффект избирательности самок может элиминироваться, давая больше преимуществ самцам-оппортунистам (sneaky males) что препятствует самкам более тща-

тельно выбирать половых партнеров.

**(37) Strauss M., Von Helversen O., Knirnschild M. The ontogeny of courtship behaviours in bat pups (*Saccopteryx bilineata*). 661-676**

Онтогенез брачного поведения у детенышей двулинейного мешкокрыла.

У млекопитающих некоторые паттерны поведения взрослых особей наблюдаются на ювенильных стадиях онтогенеза. У рукокрылых многие формы социального поведения проявляются у особей, еще на стадии питания молоком матери, но это явление мало изучено. Мы исследовали социальное поведение детенышей, в особенности акты выпрашивания материнской заботы (solicitations for maternal care) у двулинейного мешкокрыла. Периоды этой активности растягивались до 25 мин и включали в себя ярко выраженные взаимодействия между детенышами и их матерью. Поскольку эти взаимодействия могли инициировать как детеныши, так и мать, они не должны были быть отражением одной лишь конкуренции между молодыми из-за доступа к матери. Эта активность занимала второе место в бюджете времени детенышей в периоды их активности. Некоторые формы их поведения, наиболее часто наблюдаемые в периоды данной активности, выглядели как зачаточный вариант актов, используемых в брачных играх взрослыми мешкокрылами. Длительность и дифференцированность периодов «выпрашивания внимания» со стороны матери заметно увеличивались в ходе онтогенеза. В этом не было существенных различий между самцами и самками, как и между их активностями за пределами рассматриваемых сессий (вопреки тому, что наблюдается у взрослых мешкокрылов). Описанные формы поведения можно уподобить играм у прочих млекопитающих, которые, по мнению авторов, выполняют функцию упражнений в использовании дефинитивного брачного поведения.

**(38) Machnik P., Markowski B., Kramer B. Intra- versus inter-sexual selection in the dimorphic electric organ discharges of the snoutfish *Marcusenius altisambesi* (Mormyriiformes, Teleostei). 677-704**

Разные варианты отбора в формировании особенностей электрических сигналов органов у рыбы-кляворыла *Marcusenius altisambesi*.

У рыб *Marcusenius pongolensis* (Южная Африка) и *M. altisambesi* (верхнее течение Замбези и Окаванго) неодинаковы половые различия в характере разрядов их электрических органов (РЭО). У первого вида эти разряды постоянны и континуальны, у второго сезонно диморфны. Четыре из шести самок *M. altisambesi*, использованных в эксперименте, показывали достоверно более интенсивный ответ на длительное проигрывание РЭО размножающихся самцов, чем на проигрывание коротких фрагментов. Четыре из семи экспериментальных самцов того же вида реагировали прямо противоположным образом (с одним лишь исключением за время опытов). При повторном тестировании самок спустя год реакция на длительные серии РЭО оказалась угасшей. Особи обоих полов по-разному реагировали на длинные и короткие серии РЭО (в противоположность тому, что наблюдается у *M. pongolensis*), с предельными показателями от 1420 до 2470 ми-

кросекунд (средний показатель для самок 350 микросекунд). Предъявление самцам сигналов других особей, содержащихся в аквариуме, не приводило к удлинению у трех серий РЭО (в противоположность наблюдаемому у *M. pongolensis*). Мы пришли к выводу, что у *M. altisambesi* диморфные РЭО сформировались в эволюции в результате селекции со стороны самок (inter-sexual selection), а у *M. pongolensis* помимо нее играл роль также внутривидовой отбор (intra-sexual selection). У *M. altisambesi* мы не нашли свидетельств конкуренции самцов (intra-sexual selection), обнаруженной у *M. pongolensis*. Предполагается также, что причиной описанных различий может быть экологическая дифференциация в местообитаниях двух видов: *M. altisambesi* обитает в пойменных водоемах, а *M. pongolensis* придерживается мест с более быстрым течением.

**\*(39) Mundinger P.C. Behaviour genetic analysis of selective song learning in three inbred canary strains. 705-723**

Генетический анализ избирательности моделей для обучения пению у трех инбредных пород канареек.

Тридцать три самца канареек были выращены поодиночке в звукоизолирующих камерах. Для каждого самца был описан его кариотип. Были проведены две серии экспериментов. В одной из них проверяли гипотезу, согласно которой низкочастотность песни у породы «waterslager» обусловлена частичным дефицитом слуха, вызывающим нечувствительность к звукам высокой частоты, за счет чего при становлении песни отсутствует научение высокочастотным компонентам. Гипотеза была опровергнута, а причины своеобразия этих песен исследовали во второй серии опытов. Самцов обучали с использованием магнитофонных записей шести песен: от трех разных пород канареек («roller», «waterslager», «border») их гибридов и бэккроссов. Выбор самцами песни, которую они усваивали, хорошо коррелировал с генетической конституцией каждого из них. Выяснилось, что породам «roller» и «waterslager» свойственны совершенно различные генетические механизмы научения песне. У второй из этих пород низкочастотная песня развивается в том случае, если рецессивный фактор, приуроченный к аутосомам, оказывается в гомозиготном состоянии. С другой стороны, низкочастотная песня у птиц породы «roller» детерминирована рецессивным фактором, сцепленным с полом. Самцы породы «border» были склонны к обучению высокочастотных элементов, с типом организации песни характерной для данной породы и других пород канареек.

**\*(40) Krasheninnikova A., Wanker R. String-pulling in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*). 725-739**

Манипуляции с нитками у воробьиных попугайчиков.

Задача этого исследования — оценить когнитивные возможности воробьиного попугайчика при решении проблем типа «цели и средства». Птицам, содержащимся в группе, предлагали решать в эксперименте задачи, требующие подтягивания объекта на



нитке. Полученные данные показали следующее. (1) Птицы в состоянии достать кормовой объект, подвешенный на нити. (2) Не обнаружено признаков того, что имело место научение по принципу проб и ошибок, поскольку распределение значения латентного периода при данной активности никак не было связано с предшествующим опытом. (3) Отвергнуто предположение о научении путем подражания, поскольку выполнение задачи не улучшалось со временем. (4) Не удалось показать, что изученная форма поведения относится к категории генетически запрограммированной реакции, поскольку птицы пользовались для достижения цели различными маневрами. Таким образом, воробьиные попугайчики способны понимать и решать задачи, относящиеся к категории «наивной физики», что расценивается как первый шаг к осмысливанию проблем типа «цели и средства», наблюдаемого у других видов птиц и млекопитающих.

**(41) Honza M., Prochazka P., Sicha V., Pozgayova M. Nest defence in a cuckoo host: great reed warblers risk themselves equally for their own and parasitic chicks. 741-756**

Отсутствие различий в риске, принимаемом на себя дроздовидными камышовками при защите ими гнезд с собственными птенцами и с птенцом кукушки.

Хозяева обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) несут значительные потери в приспособленности (fitness), воспитывая ее птенцов вместо своих собственных. Однако, как показывает неизбирательное кормление выводков, приемные родители не делают различий между своими птенцами и подкидышем. Мы впервые оценили готовность к риску у *Acrocephalus arundinaceus* по защите гнезда с собственными птенцами и с птенцами-паразитами. Изучали это поведение по отношению к трем типам нарушителей спокойствия, учитывая число птенцов в гнезде и длительность предшествующего периода заботы о них. Анализ данных с помощью наиболее правдоподобной линейной смешанной модели показал, что вариации в агрессивности хозяев существенно зависят от типа пришельца, посягающего на гнездо. Дроздовидные камышовки по-разному реагируют на особей, относящихся к двум безобидным для них видам, причем хозяева некоторых гнезд всегда более активны в их защите, по сравнению с другими конспецификами. В то же время интенсивность защитной реакции не зависит ни от характера содержимого гнезда (свои птенцы или подкидыш), ни от предшествующего родительского вклада. Это еще раз говорит о незначимости для приемных родителей видовой принадлежности птенцов в гнезде.

**\*(42) Patton T. B., Szafranski G., Shimizu T. Male pigeons react differentially to altered facial features of female pigeons. 757-773**

Реакции самца голубя на искаженное изображение головы самки.

Самец сизого голубя реагирует интенсивным брачным поведением на голову самки и в меньшей степени — на вид ее туловища. Неизвестно, какие детали головы самки служат триггером для стимулирования брачного танца самцов. Этот вопрос изучали, предъявляя самцам пары фотографий голов конспецифической самки. Это были серии натуральных

изображений и другие, где те или иные черты были изменены на компьютере. Предпочтения самцов к тем или другим изображениям оценивали по длительности воркования самца в ответ на предоставления ему картинки. Самцы оказывали предпочтение фотографиям интактной головы перед теми, где были удалены глаза и клюв. Реакцию меньшей интенсивности вызывали фотографии, где были оставлены только глаза и клюв. Отсюда следовало, что эти элементы важны, но оказывают максимальный эффект в контексте целостности. Значительное воздействие на поведение самца оказывало увеличение либо удаление клюва, и меньшее — манипуляции с глазами. Самцы не делали различий между изображением нормальной самки и такой, у которой глаза и клюв меняли местами. Полученные результаты говорят о том, что при опознавании конспецифической самки роль играют частные особенности ее головы, а не их пространственная конфигурация.

### Vol. 147 (7)

#### \*(43) Dunbar R.I. M., Shultz S. *Bondedness and sociality*. 775-803

Социальные связи и проблема социальности.

До недавнего времени при обсуждении феномена социальности внимание фокусировали либо на типологии групповых структур, либо на функциональных аспектах взаимосвязей (выбор полового партнера, родительский вклад и т.д.). Что касается природы социальных связей, начиная от их установления между индивидами и кончая принципами формирования группировок разного уровня организации, то этим вопросам практически не уделяли внимания. На наш взгляд, сегодня следует переключить усилия на исследования в этой области. К сожалению, небрежение указанной тематикой привело к тому, что мы не располагаем ныне каким-либо операциональным языком описания и классификации этих феноменов. Это отчасти является следствием эмоциональной природы социальных связей, так что они с трудом поддаются структурному анализу. Одна из задач на будущее состоит как раз в том, чтобы выявить некие категории, пригодные для сравнительно анализа событий, имеющих место на разных уровнях организации социального процесса.

#### (44) Dzieweczynski T.L., Gill C.E., Walsh M.M. *The nest matters: reproductive state influences decision-making and behavioural consistency to conflicting stimuli in male Siamese fighting fish, *Betta splendens**. 805-823

Значение гнезда: принятие решений в присутствии конфликтующих стимулов зависит у самцов бойцовой рыбки от стадии репродуктивного цикла.

Прежде чем исследовать наследственные основы стратегий принятия решений, а также их следствия в плане приспособленности (fitness), следует получить представление о мере вариативности между особями в осуществлении таких стратегий. Ситуация, которая прежде никем не была рассмотрена под таким углом зрения — это одновременное предъявление

особи альтернативных (conflicting) стимулов. Чтобы оценить устойчивость/пластичность актов принятия решения, самцам сиамской бойцовой рыбки одновременно предъявляли одну самку, одного самца и пару самец-самка в двух разных условиях: у тестируемого самца есть гнездо либо его нет. Обладание гнездом оказывает четкий эффект на поведение испытуемого в том смысле, что он при возможности такого выбора реагирует исключительно на самку. В момент одновременного предъявления стимулов конфликтной природы разные самцы ведут себя неодинаково. Некоторые из них фокусируют свое внимание на подсаженном самце, другие — на самке, третьи поочередно реагируют на особь одного и другого пола. Важнее всего то, что самцы, находящиеся в одной и той же фазе репродуктивного цикла, демонстрируют индивидуально устойчивое поведение, но разное для разных особей. Наконец, для некоторых самцов характерно постоянство в их варьирующих ответах на стимулы (consistent plasticity), что отмечается впервые. Таким образом, наше исследование показало устойчивые межиндивидуальные различия в тактиках принятия решений, что создает почву для дальнейшего изучения эволюции данной формы поведения.

**(45) Silva de S. Acoustic communication in the Asian elephant, *Elephas maximus maximus*. 825-852**

Акустическая коммуникация индийского слона.

Индийские слон (*Elephas maximus*) относится к числу угрожаемых видов, африканские (*Loxodonta spp.*) также находятся под угрозой. Предпринимаются меры к их сохранению, чем следует воспользоваться для понимания экологии и способов коммуникации у этих видов, относящихся к разным родам. О вокальном репертуаре индийского слона известно не так уж много. Наши знания об акустической коммуникации слонов базируются, главным образом, на данных по трем популяциям диких африканских слонов (Национальный парк Амбосели в Танзании; Национальный парк Этоша в Намибии; леса центральной Африки); двух живущих в неволе стад африканских слонов (Животный мир Диснея, Орландо, Флорида, США и Венский Зоопарк в Австрии); одной дикой популяции индийских слонов (Национальный парк Gal Оуа в Шри-Ланка); и одного стада индийских слонов, содержащихся в неволе (Орегонский, прежде Вашингтонский, Зоопарк в Портленде, штат Орегон, США). У африканских слонов саванны были зарегистрированы более 30 различных сигналов, но только 9 — у индийских. В отношении акустической коммуникации индийских слонов существует много неясностей. Индивидуальная изменчивость вокальных сигналов описана у многих видов млекопитающих, причем структурная вариабельность сигнала может выполнять коммуникативные функции. Но изучению этих явлений должна предшествовать дифференциация сигнального репертуара Африканские слоны способны распознавать сигналы в диапазоне от 5 Гц до 9 кГц Инфразвуковые сигналы (ниже 20 Гц) были зарегистрированы у индийских слонов в неволе, но полный частотный диапазон вокализации вида неизвестен. Кроме того, неясно, существует ли у индийских слонов вокализация, тесно связанная с мустом (гоном), как это свойственно африканским слонам. Изучая коммуникацию конкретных индивидов в контролируемых условиях неволи, можно выполнить более строгие исследования относительно изменчи-

востии сигналов в зависимости от индивидуальности отправителя, его репродуктивного статуса, эмоционального состояния, а также социального контекста. Количественное описание вокальной коммуникации у диких азиатских слонов может быть использовано как основа для изучения эволюции акустической коммуникации у хоботных. В репертуаре вида выявлены 8 простых («single») звуков, 5 «комбинированных» и один, свойственный исключительно самцам, всего по меньшей мере 14 хорошо различающихся сигналов, из которых некоторые не были описаны ранее. Некоторые низкочастотные сигналы индивидуально специфичны. Результаты данного проекта будут внесены в базу данных, опубликованных в Elephant Husbandry Resource Guide, где собраны сведения, полученные за многие годы разными исследователями и дрессировщиками слонов.

**(46) Colombelli-Negrel D., Robertson J., Sulloway F.J., Kleindorfer S. Extended parental care of fledglings: parent birds adjust anti-predator response according to predator type and distance. 853-870**

Родительская забота о слетках: антихищническое поведение родителей соответствует типу хищника и дистанции до него.

Предполагается, что у птиц родители, при появлении опасности в районе пребывания слетков, должны видоизменять свое тревожное поведение в зависимости от степени риска со стороны хищника. На примере австралийской славки *Malurus cyaneus* мы в эксперименте тестировали предсказания гипотезы, согласно которой тревожные вокальные сигналы несут информацию о степени риска (тип хищника, дистанция от него до слетков). Результаты показали, что поведение птиц видоизменяется в зависимости от трех факторов: вид хищника (лисица, змея, ястреб сидящий или в полете), расстояние до него (протяженное, малое) и отсутствие/присутствие слетков. Обнаружено, что реакция на лисицу значительно интенсивнее в присутствии слетков, независимо от дистанции до хищника. Однако присутствие слетков не отражалось на характере тревожной сигнализации на змею или ястреба. В этих случаях модифицирующим был только фактор расстояния. Сопоставление разных типов тревожной вокализации (сидя, в полете, песня) показало, что они в существенной степени отвечают типу хищника. Сделано заключение, что антихищническое поведение представляет собой динамический процесс, характер которого коррелирует со степенью риска для потомства и, таким образом, является отражением характера опасности для отпрысков. Обсуждаются прочие аспекты вокальной коммуникации у птиц.

**(47) Korpela K., Sundell J., Ylonen H. Density dependence of infanticide and recognition of pup sex in male bank voles. 871-881**

Зависимый от плотности инфантицид и распознавание пола детенышей самцами рыжей полевки.

Детубийство, направленное на особей своего вида (инфантицид), широко распростра-

нено у многих беспозвоночных и позвоночных, и вполне обычно у полевок. Оно ведет к увеличению ювенильной смертности и тем самым может воздействовать на рост популяции. Инфантицид со стороны самцов рассматривается адаптивным в представлениях о половом отборе, как устранение будущих потенциальных половых конкурентов. Такое поведение возможно лишь при распознавании самцами пола детенышей. Мы исследовали, действительно ли у полевки *Myodes glareolus* агрессия самцов направлена на детенышей того же пола, и в какой степени это зависит от плотности популяции. Вопреки сделанным предсказаниям оказалось, что при высокой плотности популяции самцы ведут себя более агрессивно в отношении детенышей-самок. Так впервые было показано, что самцы этих полевок способны распознавать пол детенышей. При низкой плотности популяции такая избирательность отсутствовала. Мы объясняем явление инфантицида в свете конкуренции из-за ресурсов. У видов, где самки территориальны, их следует рассматривать как пол, определяющий социальную структуру и, следовательно, ответственный за насыщение пространства возможностей в сфере репродукции. Таким образом, устранение самок-детенышей при высокой плотности популяции может иметь смысл как снижение в будущем конкуренции между самками и действовать в сторону увеличения итоговой приспособленности самца-детоубийцы (47).

**(48) Schausberger P., Walzer A., Hoffmann D., Rahmani H. Food imprinting revisited: early learning in foraging predatory mites. 883-897**

Пищевой импринтинг в новой трактовке: раннее научение выбору жертвы у клещей.

Запечатлевание на определенные кормовые объекты — это одна из форм научения, приуроченная к раннему периоду жизни. Несмотря на то, что термин существует уже 40 лет, уникальность пищевого импринтинга долгое время служила предметом споров из-за поверхностного его уподобления ассоциативному научению. Здесь речь идет о пищевом импринтинге у клеща *Neoseiulus californicus*, который кормится преимущественно на паутиных клещах, но может использовать в качестве альтернативной жертвы также трипсов. Достаточно краткого (24 ч) предъявления клещу трипса (контакт без кормления на нем) на ранней стадии жизни, чтобы взрослый клещ в дальнейшем устойчиво использовал этих насекомых в качестве жертв, нападая на них после короткой латентной фазы. Показатели частоты атак на трипсов положительно коррелировали с интенсивностью яйцекладки, но та не отличалась у девственных (naive) и взрослых самок. Полученные результаты говорят о том, что пищевой импринтинг не имеет ничего общего с ассоциативным научением, ибо не требует подкрепления, приурочен к определенной чувствительной фазе онтогенеза и удерживается на протяжении всей жизни клеща. Пищевой импринтинг представляется особенно выгодным в тех случаях, когда за время жизни одной генерации вида доступность его жертв не претерпевает существенных изменений, причем некий данный вид жертв труднодоступен молодяку хищника, но не взрослым его особям. Это явление может быть использовано для улучшения биоконтроля над паразитами типа *N. californicus*.



**\*(49) Bergstrom M.L., Fedigan L.M. Dominance among female white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*): hierarchical linearity, nepotism, strength and stability. 899-931**

Доминирование среди самок белолещего капуцина (*Cebus capucinus*): линейность иерархии, ее устойчивость и непотизм.

Исследование приматов Старого Света обеспечило основу понимания конкурентных стратегий, являющихся результатом социального и экологического давления. Социальное поведение белолещего капуцина, обитающего в Неотропической области, имеет много общего с тем, что характерно для подсемейства Мартышек (*Cercopithecinae*) Старого Света (например, филопатрия самок, расселение самцов), что может приводить и к сходству стратегий конкурентного поведения. Чтобы прояснить природу доминирования среди самок, мы исследовали линейную иерархию, принципы приобретения особью иерархического статуса, наследование статуса по материнской линии, силу иерархических отношений и их стабильность. Были получены данные наблюдений за 22 фокальными взрослыми самками (2008) и многолетние сведения о доминировании (1986–2008) среди 33 взрослых самок в Коста-Рике (секторе Санта-Роза). Отношения самок регулируются линейной иерархией, основанной на подчинении одной особи другой при парных контактах внутри диад. С наступлением половой зрелости самка быстро приобретает ранг, ниже того, который принадлежит ее матери и старшим сестрам. Иерархия очевидным образом базируется на антагонизме из-за доступа к кормовым объектам, коротком латентном периоде улавливания партнерами ранга самки (21 ч в среднем на самку) и низком направленном показателе несогласованности (<5%). Поскольку отсутствовали демонстрации подчинения между особями равного ранга, иерархия была признана стабильной. О том же говорит низкая частота смены рангов (0.510 в год), и долговременная устойчивость матрилинейного порядка ранжирования. Полученные данные способствуют пониманию социальной системы изученного вида и позволяют сопоставить его стратегии конкуренции в группе с таковыми у приматов Старого Света.

#### Vol. 147 (8)

**(50) Watters J.L. A test of optimal foraging and the effects of predator experience in the lizards *Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus virgatus*. 933-951**

Проверка оптимальности фуражирования и значение опыта поимки жертв у двух видов колючих игуан.

Эффективность кормодобывания у хищников может быть оценена с использованием моделей оптимальности или выгоды (*profitability*), которые включают поиск жертвы, время поиска, преследования и также поимки жертвы. Оптимальность рациона может быть различной в зависимости от возраста, пола, размера, риска хищничества или охотничьего опыта хищника. В этом исследовании протестировано влияние возраста хищника и опыта охоты (путем наблюдений за попытками поймать жертву) на показатели

успеха при этом, а также произведен расчет выгоды рациона для взрослых и детенышей *Sceloporus jarrovi* и взрослых *Sceloporus virgatus*. Доступность жертв оценивалась, чтобы установить предпочтения и выгоду. У детенышей отмечено возрастающее количество попыток поимки жертв, но показатели успеха были одинаковы у детенышей и взрослых обоих видов. Общая выгода диеты детенышей была ниже, чем у взрослых обоих видов, что могло быть результатом скудного выбора жертв или же лимитировалось размером челюстей (хотя размер тела не оказывает прямого влияния). Рационы всех трех групп неизменно казались менее «выгодными», чем можно было предположить, исходя из представленности жертв в окружающей среде, хотя возможно это связано с низкой доступностью (с точки зрения ящериц) высоко рентабельных объектов. Создается впечатление, что ящерицы поедают жертв в количестве, пропорциональном их численности в данном местообитании.

**\*(51) Benedict L. California towhee vocal duets are multi-functional signals for multiple receivers. 953-978**

Вокальные дуэты у калифорнийских тауи — это полифункциональный широкоовещательный сигнал.

Вокальные дуэты птиц представляют собой удачную модель для исследования продуцирования и эволюции комплексных сигналов, используемых согласованно несколькими особями. Дуэты обслуживают разнообразные коммуникативные функции у множества разных видов. При изучении функций антифонального пения у калифорнийского тауи (*Pipilo crissalis*), были собраны данные по поведению в меченой популяции и поставлены эксперименты с проигрыванием звуков. Кроме того, я изымал самцов из сформированных пар для последующих наблюдений за поведением новых партнеров. Результаты показывают, что эти птицы используют дуэты при коммуникации между половыми партнерами, а также при взаимодействиях разных пар. В сезон размножения частота дуэтного пения достигает пика в период выкармливания птенцов и минимальна в периоды высокой фертильности самок. Проигрывание звуков вызывает агрессивные реакции одинаковых уровней обоим обладателям территории (самцов и самок). Половые партнеры поют дуэтом в ответ на симуляцию вторжения самцов, самок и других пар своего вида. Частота дуэтов быстро возрастает после формирования пар, а их характер, как кажется, не изменяется за счет научения. Антифональное (дуэтное) пение обеспечивает пространственную и поведенческую координацию половых партнеров, что позволяет им проявлять наиболее эффективное поведение, обеспечивающее им обоюдный репродуктивный успех. Ни одна из гипотез сама по себе не объясняет наличие вокальных дуэтов у данного вида. Напротив, дуэты многофункциональны и обеспечивают множественный потенциальный выигрыш (benefits).

**(52) Hayward, M. W., Hayward, G. J. Potential amplification of territorial advertisement markings by black-backed jackals (*Canis mesomelas*)**

Потенциальное усиление рекламирования территории у черноспинных шакалов.

Теория оптимальности предполагает, что территориальные пахучие метки находятся под давлением отбора, поскольку несут информацию, о конкурентоспособности и репродуктивном статусе отправителя сигнала. Следовательно, они должны размещаться таким образом, чтобы максимизировать возможность их обнаружения для извещения конспецификов о вторжении на территорию резидента. Таким образом, согласно теории, факторы, которые увеличивают заметность метки, выгодны как для резидента, так и для пришельца, заставляя последнего отказаться от вторжения на чужую территорию, и, таким образом, снижая риск возникновения конфликта. Мы попытались выяснить, демонстрируют ли черноспинные шакалы предпочтения к маркировке разных субстратов (скалы или помет крупных млекопитающих) в двух разных участках Национального парка слонов Аддо в Южной Африке. В обоих местах шакалы явно предпочитали оставлять свои фекалии на кучах помета слонов *Loxodonta africana*. Там, где были достаточно многочисленны черные носороги (*Diceros bicornis*), шакалы также предпочитали оставлять свои метки также и на их экскрементах. В то же время шакалы метили пометом возвышенные поверхности, в частности, скалы, где носорогов было мало. Мы предполагаем, что запах экскрементов носорогов усиливал заметность меток, оставляемых шакалами, добавляя к ним дополнительный ольфакторный стимул, тогда как мечение слоновьих куч и скал усиливали визуальный компонент маркировочного сигнала. Эта гипотеза может быть проверена путем манипулирования метками в полевом эксперименте.

**\*(53) King B.H. Which sex controls the duration of postcopulatory courtship and to what effect in the parasitoid wasp *Spalangia endius*. 993-1007**

Кто из половых партнеров у паразитоидной осы *Spalangia endius* контролирует длительность предкопуляционного ухаживания и с какой целью?

Сопротивление, которое оказывают самки в ходе репродуктивных взаимодействий, можно трактовать как отражение межполового конфликта в процессе, приводящем к оптимальному исходу. У паразитоидных ос *Spalangia endius* самка пытается сбросить самца со спины задними лапками в первые секунды фазы посткопуляторного ухаживания. Хотя самцы и не уступают немедленно, этот сигнал оказывается достаточно эффективным. Удаление задних лапок у самки приводит к удлинению стадии посткопуляторного ухаживания, хотя нормальной длительности вполне достаточно для того, чтобы самка полностью утратила рецептивность. Для самцов немедленная реакция на этот сигнал самки невыгодна (not advantageous). Когда в эксперименте посткопуляторное ухаживание останавливали, как только самки начинали подавать сигнал, они иногда оставались рецептивными и сохраняли привлекательность для других самцов.

Однако более ранние исследования показали, что у большинства, если не у всех самок, второе спаривание не приводит к увеличению числа дочерей или общего количества потомков и перекрывается во времени с откладкой яиц. Поэтому нормальная длительность посткопуляторного ухаживания ограничивается как самкой, так и самцом. Таким образом, такая регуляция, как правило, более благоприятна для обоих партнеров, нежели ограничения, накладываемые только одним из участников взаимодействия. Коэволюция полов приводит к смягчению конфликта, существовавшего ранее, и наличие сопротивления служит отражением этого противоречия в прошлом.

**(54) Pangle W.M., Holekamp K.E. Age-related variation in threat-sensitive behavior exhibited by spotted hyenas: observational and experimental approaches. 1008-1034**

Возрастные изменения в поведении, связанным с распознаванием угрозы, у пятнистой гиены: наблюдения и эксперимент.

Исследовали онтогенетическое изменение (*Crocuta crocuta*). Животные проявляют стандартную бдительность на протяжении всего онтогенеза. Для выявления ее изменений во времени использовали эксперименты с проигрыванием магнитофонных записей рева львов и контрольных звуков. Мы задались вопросом, реагируют ли детеныши на звуки, издаваемые львами, более тревожно, чем взрослые гиены. Полевые наблюдения показали, что подростки менее бдительны, чем взрослые, когда никакой непосредственной угрозы нет, но, по-видимому, должны быть более бдительны, в присутствии льва. Эксперименты показали, что и взрослые гиены, и детеныши перемещаются в ответ на рев льва, но не делают этого в ответ на контрольные звуки. Реакции были сильнее в ответ на рев льва, чем на вокализацию львицы. Однако детеныши должны более интенсивно, чем взрослые, реагировать на присутствие льва, поскольку они тратили больше времени на избегание после начала рева, и демонстрировали более короткий латентный период перед началом перемещения. Таким образом, детеныши, подобно взрослым гиенам, распознают определенные сигналы как манифестацию опасности, и в ответ ведут себя соответствующим образом. Впрочем, полученные данные говорят о том, что молодяк на раннем этапе жизни, возможно, нуждается в непосредственном опыте встречи с опасностью, чтобы усвоить, в каких именно ситуациях при отсутствии непосредственной угрозы следует проявлять повышенную осторожность.

**\*(55) Casalini Mara., Reichard M., Smith C. The effect of crowding and density on male mating behaviour in the rose bitterling (*Rhodeus ocellatus*). 1035-1050**

Влияние агрегированности и плотности на брачное поведение самцов горчача.

Плотность самок и доступность ресурсов — две ключевые переменные, определяющие тип системы спаривания. Исходя из теории репродуктивный перекокс увеличивается с возрастанием плотности самцов и снижением доступности ресурсов, хотя ограниченные эмпирические данные заставляют предположить, что так бывает не всегда. В дан-

ной работе мы делаем различие между «средним значением агрегированности» (mean crowding), определяемым как количество самцов на единицу ресурса, и плотностью как таковой, определяемой как количество особей на единицу площади. Изучали влияние этих параметров на систему спаривания у розового горчака *Rhodeus ocellatus*. Эти рыбы характеризуются промискуитетной системой спаривания, зависимой от состояния ресурсов. Самцов испытывали при разных комбинациях высоких и низких уровней агрегированности и плотности, в то время как операциональное соотношение полов оставалось постоянным. Высокие уровни агрегированности достоверно влияли на относительные размеры нерестовых участков с мидиями, охраняемых самцами, и на пропорцию мидий, в которые выделена их сперма. В противоположность теоретическим ожиданиям, ни скопление, ни плотность не оказали очевидного влияния на агрессивное поведение самцов. Плотность, но не агрегированность достоверно влияла на частоту ухаживания у самцов. Здесь мы видим вероятный компромисс между конкуренцией между особями одного пола и межполовым сексуальным поведением. Результаты обсуждаются в контексте эволюции систем спаривания.

**\*(56) Kondo N., Izawa E.-I., Watanabe S. Perceptual mechanism for vocal individual recognition in jungle crows (*Corvus macrorhynchos*): contact call signature and discrimination. 1051-1072**

Перцептивный механизм индивидуального узнавания у большеклювой вороны: сигнатуры контактного крика и их распознавание.

В сообществах животных особи опознают друг друга с помощью аудиовизуальных сигналов дистантного действия. Система вокальных сигнатур представляет собой хорошо известный механизм, включающий в себя как индивидуальные особенности акустического сигнала определенного типа, так и возможности его распознавания. В предыдущих исследованиях индивидуального опознавания у птиц придавали особое значение роли сигнатур в контексте репродуктивного поведения, в плане узнавания партнера, родителя и птенца или соседа. Меньше внимания уделялось опознаванию неразмножающихся членов стаи, вопреки существованию социо-экологической потребности в этом с учетом сложности процессов общения у социальных видов птиц, к которым относятся и врановые. Здесь мы приводим данные о системе сигнатур у большеклювой вороны и о способности распознавать их. На первом этапе мы провели дискриминантный анализ контактных «ка»-сигналов пяти особей для определения потенциала их дискриминации птицами и демонстрации индивидуальных различий в сигналах. Затем использовали оперантное обучение, чтобы выявить перцептивные возможности узнавания неразмножающихся знакомых особей на основе этих «ка»-сигналов. Четыре из пяти особей успешно перенесли результаты обучения на различение новых «ка»-сигналов. Наши данные дают первое свидетельство роли системы индивидуальных сигнатур как перцептивного механизма индивидуального опознавания знакомых индивидов в неразмножающихся скоплениях ворон.



Vol. 147 (9)

(57) Rymer T., Pillay N. Female mate choice for paternal care behaviour in African striped mice *Rhabdomys pumilio*: the role of experience. 1101-1119

Избирательность самок африканской полосатой мыши в отношении отцовского поведения самцов.

Считается, что самка может напрямую улучшить свой репродуктивный успех, выбирая в качестве партнера «хорошего» отца и, таким образом, повысить качество своих сыновей. Мы исследовали подобную избирательность самок у африканской полосатой мыши, у которой в естественных условиях забота о выводке осуществляется обоими родителями в опытах с альтернативным выбором ольфакторного сигнала от самцов с разным уровнем родительской заботы, их опытности в этой сфере и при формировании пар. Было предсказано, что избранные самками самцы: (1) продемонстрируют наивысшее качество заботы о потомстве; (2) опытные проделают это лучше неопытных; и (3) опытные в сексуальной сфере покажут лучшие результаты, чем неопытные. Самки не делали различия между самцами с разными уровнями опыта и качества заботы о потомстве. Однако самки, имевшие опыт в воспитании потомства, отдавали предпочтение сексуально опытным самцам перед сексуально неопытными. Это возможно потому, что предпочитаемые самцы более способны к защите территории. Мы приходим к заключению, что отцовская забота о потомстве селективно выгодна и дает выигрыш в приспособленности. Однако это исследование показывает, что отцовская забота эволюционирует независимо от избирательности самок в отношении самцов, поскольку самка не демонстрирует избирательности в отношении самцов с разными способностями к родительской заботе.

\*(58) Sandre S.-L. Stevens Martin., Mappes J. The effect of predator appetite, prey warning coloration and luminance on predator foraging decisions. 1121-1143

Роль отпугивающей окраски жертвы и степени потребности в пище у хищника в принятии решения атаковать или не атаковать.

Апосематические жертвы демонстрируют свою защищенность от хищников, охотящихся с помощью зрения, полагаясь на свою предупреждающую окраску. Устоявшаяся теория предсказывает, что апосематический сигнал должен развиваться в процессе эволюции в сторону усиления заметности, способствуя тем самым выработке у хищников избегания таких жертв. Однако вопреки этим предсказаниям часто можно видеть значительную внутри- и межвидовую вариабельность в апосематических сигналах у животных, для которых общими являются экологическая ниша, филогения и хищники. Это можно объяснить тем, что изменчивые реакции хищников ослабляют давление отбора на выработку устойчивого сигнала. Мы предоставляли большим синицам различным об-

разом раскрашенных мучных червей и проверяли, действительно ли разные паттерны раскраски неодинаково воздействуют на первоначальную защищенность жертв и обучение хищников избегать их. Кроме того, выясняли, насколько широко могут синицы генерализовать ответ на те или иные паттерны окраски. Исследовали также относительную роль в этих процессах цвета и его яркости. Кроме того, анализировали, в какой степени уровень голода влияет на реакции птиц в отношении апосематически окрашенных жертв. Было обнаружено, что сходство их в окраске не было критическим для выживания, поскольку цвет как таковой не влияет на обучение синиц избеганию. Дело в том, что у хищника происходит генерализация заученного цвета на многие другие цвета, так что избегание распространяется на весь этот широкий спектр цветов. Что касается первоначальной реакции избегания, то она, как мы полагаем, обусловлена контрастом яркостей. Интересно, что уровень голода синиц оказался более важным, чем окраска жертвы, в принятии птицами решения атаковать или не атаковать химически защищенную личинку. Обсуждается важность этого фактора в эволюции отпугивающих сигналов и защищенности насекомых. Кроме того, предложен методологический подход к эффективному контролю уровня сытости хищников в лабораторном эксперименте.

**\*(59) Verdolin J.L., Slobodchikoff C.N. Male territoriality in a social sciurid, *Cynomys gunnisoni*: what do patterns of paternity tell us? 1145-1167**

Территориальность самцов у социального вида беличьих: что о ней говорят нам особенности отцовства.

У многих видов территориальность самцов обеспечивает им существенные преимущества в доступе к самкам. Мы оценили степень отцовства резидентных самцов у колониальной луговой собачки Гуннисона, у которой территорию защищают совместно самцы и самки. Вопреки тому, что говорилось ранее относительно других социальных беличьих, наши данные показали отсутствие значительных преимуществ в репродукции у резидентных самцов. Только на протяжении 10.5% времени они оказываются отцами большинства детенышей. В течение 71.2% времени одиночный нерезидентный самец становится отцом большего числа детенышей, чем любой самец-резидент. Хотя взрослые самцы с большей вероятностью производили большее число детенышей, ни уровень их гетерозиготности, ни масса тела, ни обладание территорией не были показателями, достоверно предсказывающими, насколько много потомков он произведет. Более того, число прочих самцов, присутствующих [на участке обитания? — Е.П.] никак не отражалось на количестве потомков, произведенных данным резидентом. В то же время, величина территории достоверно коррелировала как со средней величиной выводка, так и общим числом детенышей самки, что говорит о важности для нее обитания на крупной территории высокого качества. Предыдущие исследования показали важность совместной защиты территории самцом и самкой для обеспечения семьи кормовыми ресурсами и ее выживания в зимний период. Наши результаты указывают на важность разграничения между системой спаривания и социальной системой. В самом деле, ин-

дивидуальная стратегия получения доступа к половому партнеру может быть отлична от той, которая направлена на обеспечение себя материальными ресурсами.

**(60) Goff G.J.L., Mailleux A.-C., D.C., Deneubourg J.-L., Clotuche G., Hance T. Group effect on fertility, survival and silk production in the web spinner *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) during colony foundation. 1169-1184**

Эффект группы и его роль в плодовитости, выживаемости и продукции шелка у паутинного клеща в момент основания колонии.

Для паутинного клеща *Tetranychus urticae* характерны коммунальная организация и некоторые формы кооперативного поведения (формирование агрегации и совместное плетение паутины). Чтобы оценить потенциальные преимущества и/или потери от жизни в группе, мы исследовали влияние такого способа существования на некоторые поведенческие и демографические характеристики (продукция шелка, плодовитость, смертность, интенсивность кормления). Ежедневно на протяжении 5 дней сравнивали эти показатели для девственных одиночных самок и самок, живущих в группах, включающих в себя от двух до 6 особей. Клещи в группах продуцировали за день значительно больше, чем одиночки, паутины в расчете на особь (начиная со второго дня эксперимента) и больше яиц на особь (с четвертого дня). Более того, темп смертности был выше у одиночных клещей. Однако не было обнаружено различий в темпе кормления. Мы предполагаем, что клещи могут получать выгоду от продуцирования паутины другими особями и способствуют друг другу в повышении других типов активности, например, в продукции яиц. Эти эффекты были обнаружены в малых группах. Легко допустить, что они еще более значительны в естественных условиях, где размеры групп больше и способствуют там основанию новых колоний.

**(61) Marquez R., Bosch J., Eekhout X. Intensity of female preference for call source level in midwife toads *Alytes cisternasii* and *A. obstetricans*. 1185-1199**

Интенсивность предпочтения самок двух видов жаб к уровню силы звука в призывных сигналах самцов.

Мы задались вопросом, действительно ли самки жаб отдают предпочтение тому или другому самцу, полагаясь на силу издаваемых им звуков. Речь идет о том, что брачные крики самцов различной силы при восприятии их самками могут оказаться звучащими сходно (за счет фактора расстояния от самцов до самки). Самкам проигрывали пары идентичных синтезированных звуков, записанных в одном и том же локалитете при одинаковой силе звука при входе его в микрофон (69 dB). Стимул «высокий уровень звука» был записан с расстояния 2 м от его источника и воспроизводился с большей интенсивностью. Стимул «низкий уровень звука» записан в метре от его источника и воспроизводился с пониженной интенсивностью. При воспроизведении не выдвигалась какая-либо гипо-

теза о возможных результатах эксперимента. У самок двух видов жаб не обнаружено какого-либо предпочтения тому или иному уровню звуков. Самки *A. obstetricans* изменяли первоначально выбранное направление к источнику звука на другое в том случае, когда интенсивность звуков была ниже. Это говорит о меньшей избирательности в фазе приближения к кричащим самцам. Мы приходим к заключению, что какой-либо выбор с ориентацией на интенсивность криков самцов мало реален из-за фактора расстояния между самкой и самцами и помех при прохождении звука.

**\*(62) Digweed S.M., Rendall D. Are the alarm calls of North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) functionally referential? 1201-1218**

Являются ли тревожные крики американской красной белки референтными сигналами?

Североамериканская красная белка — зверек небольшого размера, живущий одиночно и подверженный опасностям со стороны разнообразных хищников. У вида есть два различных варианта сигналов тревоги. Недавние исследования подняли спорный вопрос о том, являются ли они специфичными для оповещения о разных хищниках и, таким образом, не несут ли они референтного содержания о конкретном источнике опасности. Мы предприняли систематическое исследование с использованием экспериментов с проигрыванием звуков, чтобы проверить количественно, каковы ответы особи на сигналы тревоги других особей во время их встречи с разными видами хищников. Опыты были ориентированы на тестирование основного требования к функционально референтному сигналу опасности, в том смысле, что разные сигналы такого качества должны вызывать различные и функционально оправданные реакции бегства. Результаты показали, что белки фиксируют тревожные сигналы других особей и отвечают на них. Однако эти ответы не были дифференцированы соответственно характеру сигнала и, таким образом, не подтверждали идею о том, что разные варианты тревожного крика несут референтную информацию о типе хищника. Этот вывод обсуждается в свете более широкой перспективы образа жизни данного вида. Дискутируется вопрос о факторах необходимых и достаточных для эволюционной выработки референтных звуковых сигналов у животных.

Vol. 147 (10)

**(63) Foote J.R., Fitzsimmons L.P., Mennill, D.J., Ratcliffe L.M. Black-capped chickadee dawn choruses are interactive communication networks. 1219-1248**

Предутренний хор пухляка есть интерактивная коммуникативная сеть.

Предутренний хор певчих птиц обеспечивает идеальную возможность изучать коммуникативную функцию, так как множество певцов находятся в зоне слышимости друг друга, что обеспечивает перехват сообщений как самцами, так и самками. С использованием системы акустической локации мы исследовали хор живущих по соседству сам-

цов пухляка (*Poecile atricapillus*), чтобы выяснить, согласуется ли явление с моделью сетевой коммуникации. Был вычислен уровень согласованности пения для 19 фокальных самцов и всех их соседей. Наблюдаемый уровень согласованности оказался более высоким, чем ожидаемый при случайных совпадениях. Все самцы были вовлечены в многостороннюю утреннюю переключку, причем нередко два или три соседа переключались согласованно. Индивидуальность особей, вовлеченных в трехстороннюю переключку, соответствовала как членству в зимних стаях, так и иерархическому рангу самцов-участников. Было показано, что предутренний хор самцов пухляка представляет собой коммуникативную сеть, внутри которой они взаимодействуют акустически с множеством соседей, как одновременно, так и последовательно. Кроме того, сам факт многосторонней согласованности пения при возможности идентифицировать участников хора по голосу говорит о том, что самцы могут реально обмениваться информацией. Это первое количественное исследование предрасветного пения птиц как коммуникативной сети.

**(64) Bertram S.M., Rook V.L.M., Fitzsimmons, L.P. Strutting their stuff: victory displays in the spring field cricket, *Gryllus veletis*. 1249-1266**

Держи голову выше: демонстрация победы у полевых сверчков.

Победитель в агонистическом противостоянии может воспроизводить демонстрацию победы (victory display) в момент его окончания. Можно предположить, что демонстрация победы выполняет функцию запугивания или саморекламирования. Этой демонстрации уделяли мало внимания. У нескольких видов сверчков по окончании столкновения наблюдается агрессивная песня и подергивание туловищем в переднем и заднем направлениях. Проанализированы 20 агонистических противостояний между взрослыми самцами полевого сверчка. Описаны агрессивная песня и подергивание туловищем с целью выяснить, действительно ли эти проявления можно отнести к категории «демонстрация победы». Агрессивная песня и подергивание туловищем наблюдаются на протяжении всего противостояния, но также строго по его окончании. Частота этих актов у победителя схватки была выше вслед за окончанием конфликта, нежели во время него. Хотя оба этих акта выполняет как победитель, так и побежденный, у первого их частота в период после конфликта в 5 раз больше, чем второго. Мы приходим к выводу, что агрессивная песня и подергивание туловищем должны рассматриваться как демонстрация победы с функцией запугивания и саморекламирования.

**\*(65) Calbacho-Rosa L., Cyrdoba-Aguilar A., Peretti A.V. Occurrence and duration of post-copulatory mate guarding in a spider with last sperm precedence. 1267-1283**

Охрана самки самцом после копуляции у пауков

Одна из стратегий самца с целью воспрепятствовать самке спариваться с другими самцами — это охрана самки после копуляции с ним. У паука *Holocnemus pluchei* успех оп-



лодотворения при последнем спаривании самца составляет около 74%, так что самка остается еще рецептивной. Поэтому резонно предположить, что самцы должны охранять самку по окончании спаривания. Наше исследование сфокусировано на решении следующих вопросов. (1) Выяснить, действительно ли постоянство пребывания самца возле самки в этот период равноценно ее охране. С этой целью другого самца («вторженца») помещали вместе с первым и его самкой. Оказалось, что при этом ни дистанция первого самца от самки, ни его поведение никак не изменились в присутствии второго самца. (2) Изучить длительность пребывания самца около самки (здесь: «mate guarding»<sup>1</sup>) и дистанцию между собой и самкой, которую он удерживает в разные отрезки времени после копуляции. Самцы остаются рядом с самками (дистанция менее 15 см) на протяжении 14 ч.; (3) Выяснить, действительно ли на длительность охраны [опять утвердительно — Е.П.] влияет рецептивность самки. Было установлено, что через 24 ч после первого спаривания, когда резидентный самец был снова помещен с самкой, он снова пытался спариваться с ней; (4) Исследовать различия в характере отцовства в зависимости от того, охраняет ли резидент самку. Отцовство второго самца было выше, когда он спаривался в течение первых 6 ч и ниже, если это имело место через 24 ч после спаривания первого самца.

**(66) Gonzalez-Santoyo I., Cyrdoba-Aguilar A., Gonzalez-Tokman D. M., Lanz-Mendoza H. Phenoloxidase activity and melanization do not always covary with sexual trait expression in *Hetaerina damselflies* (Insecta: Calopterygidae). 1285-1307**

Между активностью фенолоксидазы и пигментацией крыльев как полового признака у стрекозы-красотки связи может и не быть.

Согласно теории полового отбора самцы используют половые признаки как сигнал качества своей иммунной системы (гипотеза, известная как принцип иммунокомпетенции). Однако позитивная связь между признаками, выработанными на основе полового отбора (sexual traits) и иммуноустойчивостью выявляется не всегда. Здесь мы иллюстрируем это на примере пяти видов равнокрылых стрекоз рода *Hetaerina*. Предыдущие исследования документировали положительную корреляцию между выраженностью полового признака (размер пятна на крыле) и иммуноустойчивостью у видов этого рода. В этих работах показано также, что продуцирование пигментации крыльев энергетически затратно и влияет (costs) на приспособленность (fitness) ее обладателей. Пять исследованных нами видов *Hetaerina* были использованы для выяснения корреляции между величиной крылового пятна и активностью фенолоксидазы (главный компонент иммунной системы у насекомых). Исследования проводили в два сезона, контрастирующих по своим условиям. Кроме того, мы экспериментировали с самцами двух видов того же рода, чтобы проверить корреляции между размером крылового пятна, с одной

<sup>1</sup> Здесь — попросту «охрана самки», хотя из предыдущей фразы скорее следует, что «охраны» как таковой нет.

стороны, и активностью фенолоксидазы и способности к меланизации, с другой. В результате оказалось, что между пигментацией крыльев и компонентами иммунной системы возможны положительные, отрицательные связи и, чаще всего, отсутствие каких-либо связей. Характер сезона также никак не влиял на результаты.

**(67) Martin III A.L., Moore P.A. The influence of reproductive state on the agonistic interactions between male and female crayfish (*Orconectes rusticus*). 1309-1325**

Влияние стадии репродуктивного цикла на агонистические взаимодействия у рака.

Анализ социальной динамики показал, что системы могут быть структурированы внутри популяции особями разного возраста, пола и репродуктивного статуса. Длительное исследование межсамцовых взаимодействий у речного рака демонстрирует механизм, лежащий в основе агонизма и социальных взаимодействий, развивающихся между конспецификами. Несмотря на обширные знания о межсамцовых взаимодействиях, неизвестно, какую роль играет репродуктивный статус в регулировании межполовой агрессии у речного рака. Целью данного исследования было изучить агрессивные взаимодействия между разными полами и репродуктивными формами у речного рака. Самцов формы 1 и 2 ссаживали с готовыми к размножению и нерепродуктивными (glair and non-glair) самками в агонистических раундах. Фиксировали исход драки, интенсивность и наличие спаривания. Самцы формы 1 выиграли достоверно больше раундов с самками, нежели самцы формы 2. К тому же готовые к размножению самки выиграли больше раундов, чем нерепродуктивные самцы. Таким образом, репродуктивный статус особи оказывает достоверное влияние на исход взаимодействия и уровень агрессии при попарных ссаживаниях в агонистических контекстах. Это означает, что особи вступают во взаимодействие с определенной мотивацией (потребность в размножении либо овладение ресурсом).

**(68) Mott C.L., Sparling D.W. Seasonal trends in aggression among sympatric larval salamanders: the roles of habitat-mediation and behavioural conservatism. 1327-1353**

Сезонные тренды в агрессии между личинками симпатрических видов саламандр: роль структуры местообитания и поведенческого консерватизма.

На поведение представителей симпатрических видов одного рода влияет конкуренция в силу поведенческого консерватизма или сохранения сходного поведения у близких видов, а также условия видоспецифической среды, способствующие поведенческой дивергенции. Виды, населяющие временные водоемы, представляют собой идеальную модель для изучения сетевых эффектов этих противоположно действующих факторов, поскольку население пруда формируется из близкородственных видов, демонстрирующих разную степень дивергенции. В результате каждый из них по-своему использует разнообразие экологических условий внутри водоема. Для выявления количественных межвидовых различий в реакции на температуру, доступности жертв и риске хищничества, а также, чтобы установить взаимосвязаны ли эти параметры или же они зависят

от временных изменений условий обитания, мы наблюдали внутривидовую агрессию личинок саламандр *Ambystoma opacum*, *A. tigrinum* и *A. maculatum*. Несмотря на фундаментальное сходство, эти виды по-разному отвечают на изменение условий в лабораторных экспериментах. Эти черты экологического несходства находят отражение и в характере онтогенетических трендов во внутривидовом агонистическом поведении *in situ*. Онтогенетические тренды агрессии у видов, размножающихся весной, работают в пользу предсказаний, касающихся временных колебаний уровня хищничества и пересыхания водоемов. В целом, различия в воздействиях на местообитание со стороны близких видов оказываются важнее поведенческого сходства, заданного филогенетической инерцией. Наши результаты указывают также на возможности варьирования экологических функций у видов, которые считаются функционально эквивалентными в этом плане.

**(69) Michler S.P.M., Bleeker M., Van der Velde M., Both C., Komdeur J., Tinbergen J.M. Parental provisioning in relation to offspring sex and sex ratio in the great tit (*Parus major*). 1355-1378**

Снабжение кормом птенцов у большой синицы в зависимости от соотношения полов в выводке.

Различия в родительской заботе, направленной на потомков того или иного пола, следует ожидать, если самцы и самки потомков различаются по их энергетическим требованиям или по-разному воздействуют (affect) на репродуктивный успех родителей, становясь самостоятельными (after independence). Более того, родители должны (should) приспосабливать темп кормления молодняка и размеры доставляемых ему кормовых объектов к нуждам конкретных птенцов и выводка в целом. Мы исследовали в эксперименте, действительно ли родительская забота у больших синиц варьирует в зависимости от половой принадлежности птенцов и от соотношения полов в выводке. Мы формировали выводки со сдвинутым соотношением полов и прослеживали поведение родителей, связанное с доставкой корма птенцам. Учитывали количество и размер жертв, доставляемых в гнездо. Мы обнаружили, что птенцов обоих полов кормили одинаковое число раз и жертвами одинакового размера, независимо от соотношения полов в выводке. Участие самца-родителя в выкармливании молодых не изменялось с изменением пола птенцов и соотношения полов в выводке. В то же время, родители доставляли жертв значительно большего размера выводкам с преобладанием самцов. При этом однако, немного уменьшалось число прилетов к гнезду, так что общий объем доставленного в гнездо корма не изменился. Наши данные свидетельствуют о том, что родители отвечают на манипулирование соотношением полов выводке, не распознавая при этом половую принадлежность птенцов. Доставка более крупных жертв выводкам с преобладанием самцов при снижении общего темпа кормления может уменьшать потери (cost), вытекающие из повышенных затрат птенцов на выпрашивание корма у родителей (solicitation activities) или удовлетворять возросшие потребности выводка после изменения его полового состава.

Vol. 147 (11)

**(70) Massen J.J.M., Sterck E.H.M., De Vos H. Close social associations in animals and humans: functions and mechanisms of friendship 1379-1412**

Тесные социальные связи у животных и у людей: функции и механизмы дружбы.

Как люди, так и животные, живущие в группах, формируют более тесные связи с вполне определенными партнерами. Дружбу у людей долгое время поднимали на щит, но теперь те, кто занимается поведением животных, начали использовать это понятие и в приложение к ним. Однако биологи приписывают такого рода партнерству у животных роль в повышении приспособленности партнеров («дружба» — «социальный инструмент, работающий в этом направлении»). Социологи же рассматривают явления как не ограниченное какими-либо условиями. Мы анализируем, действительно ли эти разные подходы отражают истинное различие между двумя феноменами, дружбой людей и тесными социальными связями у животных, или же здесь есть лишь разница в научных традициях гуманитариев и биологов. Социологи концентрируют внимание на ближайших (proximate) причинах явления, а биологи — на конечных (ultimate). Мы настаиваем, прежде всего, на важности единообразия и точности оценки (similar measures) тесных социальных связей, пристального рассмотрения конечной выгоды и непосредственных мотиваций и обсуждаем новейшие данные по регуляции социальных связей в работе центральной нервной системы. Мы приходим к заключению, что и дружба людей, и тесные социальные связи у животных в конечном счете выгодны партнерам. В то же время с точки зрения ближайших причин, мотивации, лежащие в основе обоих явлений, не обязательно устремлены к некоей выгоде и часто совершенно непосредственны (unconditional). Более того, физиологические базисы социальности имеют много общего у людей и животных. Таким образом, биологи и социологи говорят об одном и том же феномене, так что применение понятия «дружба» к животным представляется нам оправданным.

**(71) Neto J.M. Hansson B., Hasselquist D. Low frequency of extra-pair paternity in Savi's Warblers (*Locustella luscinioides*). 1413-1429**

Низкая частота внебрачного отцовства у соловьиного сверчка.

Хотя внебрачное отцовство (ВО) описано у многих видов птиц, относительная важность различных факторов, привлекаемых для объяснения варьирования этого явления от вида к виду остается предметом дискуссий. В данном исследовании обнаружены 11 полиморфных микросателлитных локусов и 9 из них использованы для анализа отцовства 392 птенцов из 102 выводков. Частота ВО составляла 4.1% среди птенцов и 5.9% среди выводков, что на удивление мало, если принимать во внимание имеющиеся сведения об образе жизни и экологии этого малоизученного вида. Цифры дают самую низкую оценку по сравнению с другими моногамными видами Воробьинообразных. Сравнение с видами, близкими экологически, не позволяет найти причины этих отличий в ранней эволюции или жизненной стратегии соловьиного сверчка. Наши наблюдения говорят о том,

что плата (costs) для самки за участие во внебрачных спариваниях высока. Более крупные самцы (в частности, обладающие крупными клювами и цевками) становятся с большей вероятностью жертвами измены. Немногие доступные нам сопоставления между такими самцами и теми, что практикуют внебрачные копуляции, выявили признаки сходства. Мы показали, что длины клюва и цевки коррелируют с датой прилета на места гнездования, что принято считать показателем индивидуального качества самцов у многих перелетных видов.

**\*(72) James C. C. II, Martin R.E., Deaton R. Short term changes in sex ratio and density alter coercive male mating tactics. 1431-1442**

Краткосрочные флюктуации операционального соотношения полов и плотности популяции меняют тактику полового поведения самцов.

Кратковременные флюктуации в операциональном соотношении полов (ОСП), а также плотность популяции могут жестко влиять на характер полового поведения самцов, что часто обостряет конфликт между самцами, с одной стороны, и самками, с другой. Живородящие рыбы рода *Gambusia* представляют собой идеальный объект для изучения такого сексуального конфликта, поскольку самцы всех размеров осуществляют насильственное спаривание. В этом исследовании мы оценивали, как именно кратковременные флюктуации ОСП и плотности населения влияют на эту форму поведения самцов. В частности, тестировалось предсказание, согласно которому при сдвиге ОСП в пользу самок самцы будут входить в половые контакты со всеми доступными им (available) самками. При сдвиге же ОСП в пользу самцов, их агрессивность будет приводить к снижению частоты половых контактов. Как и предсказывалось, при увеличении числа самок самцы вступают в половые контакты с большим их числом. Более того, агрессивность самцов снижалась при увеличении доли самок в ОСП и возрастала при увеличении доли самцов. Тем самым показана обратная зависимость между частотой половых контактов и агрессией при разных состояниях ОСП и плотности. Самцы, практикующие насильственные половые контакты, пытаются максимизировать свой репродуктивный успех путем спаривания со всеми доступными самками, что согласуется с классической теорией относительно влияния ОСП и плотности на репродуктивную активность.

**(73) Rios-Cardenas O., Darrah A., Morris M.R. Female mimicry and an enhanced sexually selected trait: what does it take to fool a male? 1443-1460**

Мимикрия самцов под самок и яркий вторичнополовой признак: что служит для обмана самцов?

Мимикрию самцов под самок (сходство первых со вторыми) обычно рассматривают в контексте альтернативных тактик доступа к самкам, полагая, что такие самцы могут избегать конкуренции с другими самцами, получая тем самым преимущества в доступе к самкам. Здесь описана ситуация, при которой одним из преимуществ самцов с признаками самок может быть увеличение выразительности признака, выработанного поло-



вым отбором, который должен, в конечном итоге, уменьшать способности мимикрирующих самцов вводить в заблуждение (fool) самцов-потенциальных конкурентов. У рыбы-меченосца *Xiphophorus nezahualcoyoti* небольшая доля самцов обладает постоянным окрасочным признаком, известным под название «ложного полового пятна» (false brood spot, ЛПП) сходного с пигментным паттерном обычным у самок. Вместе с тем, эти самцы имеют и длинный хвостовой вырост (выработанный половым отбором). В природе самцы с ЛПП не практикуют насильственных половых контактов с самками. Самки в лаборатории не делают различий между ними и нормально окрашенными самцами. Однако в природе самцов с ЛПП другие самцы гоняют реже, они тратят больше времени на кормление и имеют больший доступ к самкам. Мы делаем вывод, что самцы с ЛПП, обладающие выростом хвостового плавника, способны заставлять других самцов думать, что они самки (fool into thinking they are females), поскольку истинное половое пятно (ИПП) остается информативным лишь до тех пор, пока доля самцов с ЛПП в популяции низка.

**\*(74) Sulikowski D., Burke D. When a place is not a place: encoding of spatial information is dependent on reward type. 1461-1479**

Когда местоположение объекта не представляет важности: кодирование информации о пространстве зависит от типа вознаграждения.

В адаптационистской парадигме (perspective) обсуждается, как именно познавательные способности животных формируются на базе информационных свойств окружающей среды. Полезная информация может изменяться в зависимости от контекста. Мы анализировали, каким образом искусственная манипуляция с комовым контекстом (тип потребляемого пищевого ресурса) может влиять на характер информации о пространстве, используемой фуражирами. Всеядные пернатые — черношапочная манорина (*Manorina melanocephala*, сем. Медососовые Meliphagidae) тестировались на выполнение задачи, связанной с пространственной памятью. Они должны были посещать известные им кормушки, содержащие либо не содержащие прикормки в данный момент. Прикормкой служили нектар в одних кормушках, беспозвоночные — в других. Мы предполагали, что птицы должны запоминать местоположение активных и неактивных кормушек одинаково хорошо, когда прикармливались нектаром (расположение всех цветов, содержащих либо не содержащих нектар в данное время, птицы удерживают в памяти). В случае же прикормки животной пищей птицы, как мы полагали, не будут запоминать местонахождение неактивных кормушек столь же успешно, как и активных (при охоте на беспозвоночных в природе нет возможности отличить место, где добыча не была поймана, от всех прочих). Как и предсказывалось, при поисках беспозвоночных птицы чаще посещали неактивные кормушки, чем активные, чего не происходило во время поисков ими источников нектара.

**\*(75) Kazahari N., Agetsuma N. Mechanisms determining relationships between feeding group size and foraging success in food patch use by Japanese macaques (*Macaca fuscata*). 1481-1500**

Механизмы, детерминирующие взаимосвязь между величиной кормящихся групп и успешностью кормления у японских макаков.

Мы изучали влияние социального мониторинга и конкуренции из-за корма на успех кормежки в группах японского макака разной численности. Под социальным мониторингом понимается визуальное сканирование обстановки со стороны тех членов группы, которые ассистируют прочим не отставать от нее. В группах малого размера особи часто сканируют обстановку во время кормежки, поскольку здесь риск отстать от группы выше. Таким образом, социальный мониторинг может быть связан с платами (cost) для животных, кормящихся группами. Было выдвинуто четыре предположения: (1) особи в малых кормящихся группах имеют тенденцию покидать место с доступным кормом, чтобы следовать за другими ее членами; (2) частота социального мониторинга выше в малых кормящихся группах; (3) с увеличением частоты социального мониторинга темп кормления уменьшается; и (4) темп кормления по мере увеличения величины группы первоначально растет, поскольку важность социального мониторинга, хотя и снижается, но, тем не менее, перевешивает важность возрастающей конкуренции из-за корма. Однако после того, как размер кормящейся группы достигает определенного предела, дальнейшее его увеличение ведет к уменьшению темпа кормления из-за роста потерь от межиндивидуальной конкуренции. Полученные результаты подтвердили эти предсказания. Таким образом, взаимосвязь между размером кормящейся группы и темпом кормления может иметь три варианта (позитивная связь, нейтральный вариант, негативная связь), как следствие баланса между стоимостью (costs) для особей от социального мониторинга и отрицательным влиянием межиндивидуальной пищевой конкуренции.

**Vol. 147 (12)**

**(76) Eldakar O.T, Dlugos M. J., Holt G. P., Wilson D.S., Pepper J.W. Population structure influences sexual conflict in wild populations of water striders. 1615-1631**

Структура популяции влияет на ход сексуального конфликта в естественных поселениях водяных пауков.

Агрессивные самцы, в попытках получить кратковременное преимущество над соперниками, часто снижают долговременный репродуктивный успех самок. Такое кратковременное преимущество может способствовать отбору таких преуспевающих самцов. Но так же как сверхэксплуатация ресурсов может вести к локальному вымиранию, излишняя эксплуатация самок в форме домогательств со стороны агрессивных самцов, возможно, влечет за собой снижение плодовитости самок, повышение их смертности и снижение общей активности при сексуальных контактах. Всему этому может противостоять отбор на разных уровнях биологической организации. Отбор, способствующий

агрессивной эксплуатации самок в данной популяции, может уравниваться межгрупповой селекцией. Она была недавно продемонстрирована при лабораторном изучении водяных пауков. Именно, расселение особей увеличивает степень различий между группами, что приводит к сбалансированному отбору на снижение агрессивности самцов. Такой многоуровневый отбор позволяет сделать предсказания при исследовании естественных популяций, которые различаются по относительной силе отбора внутри них и между ними. У водяных пауков следствием локальной эксплуатации (самок) оказываются различия в приспособленности (fitness), благоприятствующие менее агрессивным самцам. Пересыхающие водотоки распадаются на изолированные друг от друга водоемы, что препятствует агрессивным самцам избегать последствий локальной (пере)эксплуатации (самок). Мы предсказываем, что такие местообитания должны способствовать эволюции в сторону менее агрессивных самцов, в противоположность тому, что происходит в непересыхающих водотоках, где самцы имеют возможность свободно перемещаться и тем самым избегать отрицательных для группы следствий своей собственной агрессивности. При сравнении двух водотоков в сезон размножения пауков, мы установили, что самцы много чаще переселяются из одного локального водоема (pool) в другой в непересыхающих водотоках, чем в пересыхающих. Как и было предсказано, самцы в непересыхающих водотоках были значительно агрессивнее, чем в пересыхающих. Было также обнаружено, что в каждом из них расселяющиеся самцы были агрессивнее резидентных. Эти полевые результаты иллюстрируют важность нашей гипотезы многоуровневого отбора для понимания эволюции сексуального конфликта.

**\*(77) Huyvaert K.P., Parker P.G. Extra-pair paternity in waved albatrosses: genetic relationships among females, social mates and genetic sires. 1591-1613**

Внебрачное отцовство у галапагосского альбатроса: генетические связи между самками, отчимами и генетические отцы.

Принято считать, что у колониально гнездящихся видов птиц взаимодействия между близкими родичами должны быть обычным явлением. То же относится к видам с узкими ареалами (в частности, к островным эндемикам) и к тем, для которых характерно ограниченное нательное расселение и дисперсия половозрелых особей. Альбатрос *Phoebastria irrorata* — это колониально гнездящийся эндемик Галапагосских о-вов (Эквадор), который может служить адекватной моделью для детального изучения связи между генетической близостью половых партнеров и внебрачным отцовством. Система размножения вида характеризуется многолетней устойчивостью брачных пар и их привязанности к месту расположения гнезда, а также высокой частотой внебрачного отцовства. Вероятность выдупления птенцов из яиц в гнездах партнеров с высокой степенью генетического сходства была ниже нормы, что указывает на отрицательное влияние инбридинга. Несмотря на это обстоятельство, данные показывают, что генетическое сходство отчасти негативно коррелирует с вероятностью внебрачного осеменения (анализ многолокусных сателлитов) — факт, противоречащий предсказаниям гипотезы

генетического сходства (ГГС), согласно которым члены пар, чье потомство включает в себя отпрысков от внебрачных копуляций, должны быть более сходны генетически, нежели партнеры, не имеющие потомков со стороны. Мы обнаружили, что модель, основанная на сравнении генетических параметров партнера самки и ее генетического отца, также не согласуется с ГГС. Согласно нашим данным самцы, ставшие жертвой измен со стороны их самок, были более сходны генетически с самцами, полученными путем случайной выборки, нежели с генетическими отцами их «приемных» птенцов. Это вывод не согласуется с выдвинутой нами гипотезой «терпимости к внебрачному осеменению», которая гласит, что самцы могут смириться с появлением внебрачных потомков, если их отец близкородственен отчиму. Все эти данные обсуждаются в свете имеющейся информации о расселении. Предложены некоторые альтернативные объяснения явления внебрачного отцовства у изученного вида.

**\*(78) Eikenaar C.-B., Lyanne-Komdeur J.-R., David S. Sex biased natal dispersal is not a fixed trait in a stable population of Seychelles warblers. 1577-1590**

Сдвиг соотношения полов приnatalном расселении у сейшельской славки не является устойчивым параметром.

Половые различия в реализации natalного расселения не являются устойчивым поведенческим признаком в стабильной популяции сейшельской славки. На протяжении 20 лет исследовали изменения в видоспецифическом характере отложенного natalного расселения в стабильной популяции сейшельской славки *Vebrornis sechellensis*. Показано, что самки более склонны к отложенному расселению, по сравнению с самцами в первый год жизни, хотя в более поздние периоды такие различия не прослеживаются. Сходным образом большая склонность самок выполнять роль помощников, а самцов — к бродяжничеству слабеют с возрастом особей. Эти изменения могут быть связаны с уменьшением вариаций в качестве территорий, что также имело место в период исследования. Полученные данные поддерживают точку зрения, согласно которой отложенное расселение является высоко пластичным ответом на локальную экологическую и социальную обстановку и ни в какой мере не должно рассматриваться в качестве видовой или популяционной константы. Подчеркнута важность многолетнего накопления фактов для понимания столь сложных поведенческих феноменов, каковым является natalное расселение.

**(79) The effects of isolation and experience on preference for large shoals in juvenile fish 1567-1576**

Влияние изоляции и индивидуального опыта на предпочтение крупных стай молодым рыб.

Стайное поведение рыб создает им преимущества в выживании, которые определяются принятием решения индивидом в поисках конспецифических партнеров. Было пока-

зано, что некоторые решения такого рода зависят от индивидуального опыта. Возникает вопрос, все ли эти поведенческие реакции определяются индивидуальным опытом. В статье показано, что молодняк трех видов (данио-рерио *Danio rerio*, перламутровый данио-рерио *Danio albolineatus* и гуппи *Poecilia reticulata*) способны, без какого-либо предварительного опыта общения с другими рыбами, делать различие между стаями различного размера и стремятся плавать вблизи более крупных агрегаций. Особи обоих близкородственных видов данио-рерио, выращенные в изоляции до возраста 40 дней, проводят достоверно больше времени вблизи групп из 4 конспецификов, нежели рядом с одиночными рыбами. Гуппи, выращенные в изоляции до возраста 50 дней, достоверно предпочитают группы из 4 рыб их парам. Эти результаты говорят о существовании врожденной способности молодняка этих видов к дискриминации более крупных и более мелких агрегаций. Однако когда гуппи выращивались в группах из 3 особей, они не демонстрировали достоверного предпочтения более крупных агрегаций. Это, по мнению авторов, свидетельствует о том, что индивидуальный опыт также может играть известную роль в становлении стайного поведения в онтогенезе.

**\*(80) Dijk van R.E.-B., Dusan M.- S., Tamas-Komdeur J. Parental care strategies in Eurasian penduline tit are not related to breeding densities and mating opportunities 1551-1565**

Стратегии родительской заботы у евразийского ремеза не зависят от плотности гнездящейся популяции и перспективности приобрести полового партнера.

Размер и плотность популяции могут влиять на различные аспекты систем размножения. Например, число потенциальных партнеров может влиять на систему спаривания и стратегию родительской заботы о потомстве. Система размножения евразийского ремеза (*Remiz pendulinus*) представляет собой последовательную полигамию обоих полов и одностороннюю заботу о потомстве либо со стороны самки, либо со стороны самца. Кроме того, приблизительно одна треть птенцов (выводков) бывают брошены родителями. Перспективность приобретения полового партнера и репродуктивное поведение были изучены в двух популяциях с разными уровнями плотности: невысокой в Нидерландах и высокой в Венгрии. Мы ожидали, что более высокая плотность гнездящейся популяции будет благоприятствовать более высокой частоте полигамии. Однако вопреки существенным различиям в плотности популяции и в перспективности приобретения полового партнера в Нидерландах и Венгрии, не удалось обнаружить различий в относительной частоте разных типов систем размножения. По литературным данным мы оценили пластичность системы размножения у ремезов, используя данные по пяти гнездовым популяциям в Европе, и также не обнаружили каких-либо различий по этим характеристикам. Мы приходим к заключению, что тип родительской заботы у данного вида не зависит от локальной плотности популяции. Ближайшие (proximate) детерминанты, ответственные за вариации в системах размножения (например, экспрессия соответствующих генов) могут быть ригидными, что не позволяет системе адаптироваться к локальным условиям. С другой стороны, протяженные перемещения особей в попу-



ляциях ремезов могут выливаться в перемешивание генных пулов, что сводит на нет возможность локальных адаптаций к существующим здесь демографическим ситуациям.

**\* (81) Hoi H.-D., Alzbeta-Kristofik J. Conspecific brood parasitism and anti-parasite strategies in relation to breeding density in female bearded tits 1533-1549**

Гнездовой паразитизм на парах своего вида и стратегии противостояния ему у самок усатых синиц.

В животном мире паразитизм на выводках, принадлежащих конспецифическим семейным ячейкам (ПВСЯ), особенно часто встречается у птиц, причем паразитирующие особи, как правило, помогают родителям уменьшать затраты на выращивание молодняка. Стратегии хозяина, направленные против паразитизма, а также их эффективность, могут находиться под влиянием экологических или социо-экологических факторов, таких как плотность гнездящейся популяции. В частности, этот параметр может влиять на саму возможность паразитизма и на численности паразитов. Были исследованы частота и эффективность паразитизма относительно плотности размножения у моногамных усатых синиц *Panurus biarmicus*. Мы разграничивали попытки ПВСЯ и реализованный ПВСЯ, на который указывает генетическая представленность птенцов-паразитов в выводке, и анализировали эти данные в связи с плотностью гнездящейся популяции. Кроме того, были исследованы стратегии самок, направленные против паразитизма, такие как удаление яйца, отказ от гнезда и манипулирование расположением яиц относительно друг друга. Почти 40 % самок страдают от ПВСЯ, но эта доля увеличивается с увеличением плотности гнездящейся популяции. Только половина попыток затаптывания чужих яиц в подстилку оказалась успешной, что указывает на высокие потери от паразитизма. Таким образом, исследованный вариант паразитизма означает «выбор наилучшей стратегии из худших», но отнюдь не ведет к увеличению репродуктивного успеха популяции. Самки бросают гнезда главным образом в тех случаях, когда размер кладки превышает характерный для вида. Выбрасывание яйца наблюдается реже. Самки-хозяева гнезд не перемещают яйца паразитов в положения, где те страдали бы от худшей инкубации.

**\*(82) Ewen J.G., Armstrong D.P., Hauber M.E. Sex-specific shifts in natal dispersal dynamics in a reintroduced hihi population. 1517-1532**

Сдвиг соотношения полов в расселяющейся части реинтродуцированной популяции медососов.

Сдвиг в соотношении полов среди расселяющейся части популяции обычен среди птиц, причем самки, как правило, мигрируют на большие расстояния, чем самцы. Здесь рассмотрен характер natalного расселения растущей реинтродуцированной популяции новозеландского медососа (*Notiomystis cincta*) на острове Тиритири Матанги (Новая Зеландия). Птицы гнездятся почти исключительно в скворечниках, вешенных по всему острову. Гнездование регистрируется начиная с сезона 1997-1998 годов. За 10 лет (с 1995 г.) популяция выросла с 16 до 170 особей, и за это время претерпела заметные изменения в

соотношении полов среди взрослых птиц. Для выяснения динамики нательного расселения с учетом полового состава мигрантов, плотности популяции, а также влияния на него других факторов (материнского и среднего), мы получили данные о расстояниях от точки рождения до мест гнездования. Самки мигрируют дальше, чем самцы, причем дистанция их расселения в среднем значительно выше той, при которой гнездовые ящики выбирались бы случайным образом. В отношении самцов картина обратная, то есть их миграции в среднем короче, чем ожидаемые при случайном выборе мест гнездования. Моделирование процесса выявляет также изменения во времени в этих межполовых различиях, коррелирующих, как выяснилось, с изменениями плотности популяции и соотношения полов. Показано также сильнейшее влияние характеристик самок-родительниц. Средняя дистанция расселения самцов уменьшается с возрастанием плотности популяции. Мы полагаем, что при низкой плотности популяции самцы способны мигрировать дальше, чтобы приобрести территории наилучшего качества. Но при высокой плотности дистанция расселения сокращается из-за усиления конкуренции за территории, а также, возможно, в силу изменений в стратегии формирования пар. У самок, напротив, обнаруживается слабая зависимость от фактора плотности популяции, но в большей степени определяется характером соотношения полов: дистанция расселения уменьшается с возрастанием сдвига в нем в пользу самцов. Мы также обнаружили, что сильное влияние фактора качества матери не может быть объяснено исключительно расположением выбранного ею скворечника. В целом, полученные данные указывают на критическую роль социального контекста (размер популяции, ее плотность и соотношение полов) в динамике нательного расселения замкнутой островной популяции медузососов. Мы предпринимаем усилия для сохранения и дальнейшего роста местной популяции этого угрожаемого вида.