

УДК 598.1123

МОТОРНЫЕ КООРДИНАЦИИ В ПОВЕДЕНИИ УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ (*PHRYNOCERPHALUS MYSTACEUS*; REPTILIA, AGAMIDAE): СИГНАЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ И ЭНДОГЕННЫЕ РИТМЫ

© 2004 г. Е. Н. Панов¹, А. Ю. Целлариус¹, В. А. Непомнящих²

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071

²Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Ярославская обл. 152742

e-mail: sevin@orc.ru

Поступила в редакцию 06.02.2003 г.

Методом длительных наблюдений за фокальными животными (с фиксацией материала на видеопленку) изучали временную организацию поведения взрослых самцов ушастой круглоголовки. Общее время видеосъемки составило 10.5 ч. Из них свыше 6 ч приходится на 9 протяженных фиксаций поведения 6 разных взрослых самцов. Анализировали характер распределения во времени сложно структурированных движений хвоста, которые казались стандартным элементом поведения вне социальных контекстов. Одноразовый ансамбль движений хвоста построен на ритмическом повторении их однотипных последовательностей ("циклов"), которые складываются в непрерывную "серию". Продолжительность цикла — около 7 с, а их количество внутри серии варьирует в большом диапазоне (1-20). Показано, что интенсивность движений хвоста снижается по мере следования циклов в составе серии, а сами серии прогрессивно укорачиваются. Вместе с тем временные промежутки между последовательными сериями удлиняются. Интенсивность движений хвоста затухает не только в последовательных циклах данной серии, но и с каждой следующей серией. Обнаруженная цикличность воспроизведения серий в стационарных условиях позволяет предположить, что эти движения находятся под контролем эндогенной ритмики. Этот вывод ставит под вопрос представления о ведущей сигнальной функции стереотипных движений хвоста у самцов изученного вида.

Одно из центральных положений этологической теории инстинкта - это представления о "фиксированных схемах действий" (fixed action patterns), именуемых также "врожденными моторными координациями". По определению, моторная координация есть выражение наследственно обусловленной программы, которая определяет строгую согласованность и последовательность в работе функциональных элементов мышечного ансамбля. Согласно теории, помимо ярко выраженной видоспецифичности и высокой стереотипности этих поведенческих конструкций, для них характерны другие важнейшие особенности. Речь идет, во первых, об их спонтанности и автоматизме: интересующие нас акции зачастую наблюдаются в обстановке, когда нет никакой видимой причины для их выполнения. Действие осуществляется просто потому, что внутренние часы индивида настоятельно требуют "выплескивания" данной формы поведения. Это так называемая вакуумная активность, или "реакции вхолостую", которые наблюдаются вне влияния соответствующей случаю внешней стимуляции. Кроме того, обращает на себя внимание отсутствие целенаправленности подобных форм поведения, которые, таким образом, воспринимаются нами как действия иррациональные. Примером могут служить те же самые реакции вхолостую.

Эти взгляды, составляющие квинтэссенцию раннего варианта концепций классической этологии, получили немало эмпирических подтверждений и в дальнейшем были методологически осмыслены с более современных позиций (Хайнд, 1963). В последние десятилетия идея спонтанности в осуществлении стереотипных актов оказалась в центре внимания многих исследователей, занятых анализом проблемы организации поведения во времени (Непомнящих и др., 1995; обзор см. Kortmulder, Feuth-de-Bruijn, 1993).

Особое место проблема спонтанности поведения занимает в сфере изучения механизмов коммуникации животных. Здесь традиционной схеме диалогового взаимодействия коммуникантов по принципу "конкретное сообщение - адекватный ответ" (в рамках концепции стимул - реакция) нередко противопоставляют совершенно иные трактовки происходящего. Предполагается, что поведение каждого из коммуникантов может быть в гораздо большей степени детерминировано их собственными предыдущими действиями, нежели "сигналами", поступающими от партнера по взаимодействию. Иными словами, линии поведения двух особей-коммуникантов трактуются с этих позиций как параллельные во времени последовательности событий, организованные по

принципу так называемых марковских цепей (подробнее см. Панов, 1978: 17).

Одним из способов верификации (либо фальсификации) идей о спонтанности коммуникативного поведения может служить анализ распределения во времени неких актов, которым мы априорно приписываем сигнальную функцию. Удобной эмпирической моделью для этих исследований оказываются такие виды, у которых непосредственные взаимодействия относительно редки, тогда как частота выполнения интересующих нас акций весьма высока (хорошим примером подобного положения вещей может служить, в частности, пение птиц).

Следует особо подчеркнуть, что столь резкое расхождение в частоте двух названных классов событий должно насторожить нас и даже заставить усомниться в том, что главная функция наблюдаемых стереотипных "демонстраций" относится именно к коммуникативной сфере. Совершенно не исключено, что их назначение состоит прежде всего в поддержании стабильности эмоционального состояния особи. Или, в другой системе понятий, они повышают расход "лишней" энергии, за счет чего осуществляется саморегуляция энергетического бюджета индивида (Дольник, 1986: 104). При этом сигнальный эффект может оказаться лишь побочным продуктом названных гомеостатических функций.

Имея в виду сказанное, мы сознательно избегаем называть "демонстрациями" (что есть синоним понятия "коммуникативный сигнал") те стереотипы в поведении модельного вида, которым посвящена настоящая работа. Речь идет о весьма дифференцированных и экстравагантных стереотипах движений хвоста у ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus mystaceus* Pall. 1776, которые мы в дальнейшем будем именовать функционально нейтральными терминами "стереотип" либо "моторные координации".

Ушастая круглоголовка была избрана в качестве объекта настоящего исследования в силу того, что этот вид достаточно хорошо удовлетворяет ряду необходимых требований. Прежде всего поведенческий репертуар этой ящерицы максимально ограничен в своем разнообразии, причем фактически лишь один его компонент (именно движения хвоста) наблюдается с очень высоким постоянством. В силу специфики пространственной структуры популяции центры активности особей разобщены, а характер ландшафта в районе исследований сильно ограничивает поле их зрения и минимизирует возможность дальних визуальных контактов между индивидами. В результате большую часть времени наблюдений возмущения во внешней среде были достаточно редкими, так что обстановка в месте пребывания фокального животного оставалась неизменной с

точки зрения наблюдателя. Отсюда вытекает допущение, что регулярное чередование движений хвоста ящерицы и периодов ее инактивности, фиксируемое в подобных ситуациях, может указывать на спонтанный характер этих акций. То есть можно полагать, что в данном случае они детерминируются эндогенными процессами, а не внешней стимуляцией.

Те же самые движения используются ящерицами при агонистических контактах с особями того же пола, а также при взаимодействиях разнополых животных. Все это позволяет обсуждать сигнальную (коммуникативную) функцию данной формы поведения.

Первая часть работы посвящена детальному описанию и структурному анализу стереотипа движений хвоста. Гипотеза, согласно которой эти акции могут служить отражением эндогенной ритмики, обсуждена во второй части публикации.

Своеобразные движения хвоста ушастой круглоголовки были впервые описаны в статье Полюновой (1982). К сожалению, подход, примененный автором, привел к неоправданному расчленению этой целостной поведенческой конструкции на ряд фрагментов, которые далее рассматривались в цитированной работе в отрыве друг от друга. Результатом явилась сильно искаженная картина происходящего. В оправдание автора названной работы следует сказать, что интересующий нас стереотип невозможно анализировать "на глаз", в отсутствие видеотехники и дорогостоящей аппаратуры для обработки видеозаписей.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с 7 по 13 июля 2002 г. в Дагестане, в окрестностях г. Махачкала. Плотная изолированная популяция ушастой круглоголовки обитает здесь на изолированном участке незадернованных песков площадью около 2 км², известном под названием Кумторкалинский бархан. Высота песчаного массива свыше 60 м, его центральная и наиболее высокая часть вообще лишена растительности, а песчаные котловины и долинообразные понижения, расчленяющие нижнюю часть склонов, покрыты сильно разреженными зарослями гигантоколосника, полыни и кандыма.

Ушастая круглоголовка отмечена как раз в таких местах с растительным покровом и на участках открытых песков, непосредственно примыкающих к ним. В средней и верхней части склонов эти ящерицы практически не селятся. Таким образом, по особенностям микрорельефа и растительности местообитания кумторкалинской круглоголовки резко отличны от типичных стадий данного вида. Обзор здесь ограничен, так что ви-

зуальные контакты между членами поселения носят эпизодический характер.

Зоны активности самок имеют округлую форму, их диаметр около 20 м. Центрами активности во всех случаях служили норы, которые животные выкапывают самостоятельно. В каждый момент времени у самки имеется только одна нора, которая располагается примерно в центре района активности. Поскольку норы в сыпучем грунте быстро разрушаются, каждые два-три дня самка изготавливает новое убежище, на расстоянии до 6 метров от предыдущего. Границы района активности смещаются, оставаясь все время в пределах участка диаметром около 30 м. Именно эта местность представляет собой индивидуальный участок особи. Районы активности самок практически не перекрываются, тогда как индивидуальные участки могут перекрываться в некоторой степени. Размер района активности самки таков, что почти вся его территория оказывается под визуальным контролем животного. Агонистических взаимодействий между самками мы не наблюдали, хотя владельцы соседствующих участков часто оказывались неподалеку друг от друга (дистанция менее 2 м).

У молодых самцов пространственная организация и размеры участков такие же, как у самок. При этом мозаика участков молодых самцов не зависит от мозаики участков самок. Драки между молодыми самцами случаются, но в целом они скорее избегают контактов друг с другом. Попытки контактов молодых самцов с самками наблюдаются лишь изредка.

Районы активности взрослых самцов имели диаметр более 100 м. Они широко перекрывались, и каждый такой участок включал в себя несколько участков самок и молодых самцов. Норы взрослые самцы практически не использовали, жаркое время дня и ночь они проводили, закопавшись в песок, причем постоянных мест дневки либо ночевки не выявлено. Перемещения самцов выглядели как патрулирование участка. Ящерица оставалась на одном месте от нескольких минут до часа, затем перемещалась на расстояние от 10 до 100 м. Здесь самец пребывал некоторое время, затем снова перемещался; подобные смены мест пребывания происходили на протяжении всего периода активности. Каких-либо постоянных центров активности или предпочитаемых маршрутов патрулирования выявить не удалось.

Большую часть времени взрослые самцы не видят друг друга. Визуальные контакты между ними имеют место лишь несколько раз за период активности. Практически все контакты между взрослыми самцами сопровождаются взаимной агрессией. Их реакции на молодых самцов не носят стандартного характера. Нам не удалось выявить факторы, вызывающие агрессию взросло-

го самца по отношению к молодому. Реакция взрослого самца на самку могла быть безразличной. Иногда самец оставался некоторое время в центре активности самки либо мог предпринять попытку спаривания.

Основным объектом наблюдений были взрослые самцы, у которых движения хвоста наиболее дифференцированы и воспроизводятся с гораздо большей частотой, чем у особей прочих половозрастных групп. Сегрегация половозрелых самцов в пространстве, обусловленная их ярко выраженной территориальностью, обеспечивала неизменность ситуаций во время протоколирования поведения. Дальние визуальные контакты между взрослыми самцами (а также между ними и представителями других половозрастных категорий) были значительную часть времени ограничены физическими преградами, которые в районе наблюдений определяются резкой расчлененностью рельефа и значительным развитием кустарниковой и травянистой растительности.

Для выполнения задачи, поставленной в настоящей публикации, потребовалось сплошная видеосъемка фокальных животных на отрезках времени, протяженность которых существенно превышала типичную длительность пауз, разделяющих две последовательные серии движений хвоста ящерицы.

Каждое событие в поле зрения фокального животного наблюдатель расценивал в качестве стимула, влияющего (либо способного повлиять) на последующее поведение особи. Поскольку при этом следует ожидать нарушения стационарности внутреннего состояния животного, каждое такое событие обозначает собой окончание сеанса непрерывного протоколирования. Событиями, о которых идет речь, были пробежки самца с целью поймать насекомое, нападения на пришлых самцов своего вида (когда те появлялись в поле зрения фокального животного) либо экскурсии в центр активности самки.

Фиксацию данных проводили с помощью видеокамеры Sony CCD TR570E с 12-кратным оптическим зумом и 48-кратным цифровым на протяжении всего периода активности ящериц, охватывающего утренние часы и первую половину дня (в разные дни начало и окончание активности варьировало в зависимости от показателей температуры воздуха и силы ветра). Общее время видеосъемки составляет 10.5 ч. Из них свыше 6 ч приходится на 9 протяженных фиксации поведения шести разных взрослых самцов. Длительность этих записей варьирует от 6 мин до 1 ч 25 мин. Более короткие периоды наблюдений (между "перерывами", вызванными перечисленными выше возмущениями во внешней среде) использованы для анализа предполагаемой эндогенной ритмики. Всего с этой целью проанализированы

Таблица 1. Число циклов в сериях, наблюдаемых в разных ситуациях

Ситуации	Число циклов в сериях	
	Максимально до 5	Свыше 5
Обход территории (патрулирование)	26	0
Агонистические взаимодействия самцов	9	0
Взаимодействия самца с самкой	16	0
Пребывание самца в одной точке*	44	35

* Встречаемость серий, состоящих более чем из 5 циклов, достоверно отличается от соответствующих частот во всех прочих контекстах ($p < 0.01$).

17 фрагментов видеозаписи длительностью от 8 до 33 мин (суммарно чуть более 5 ч). Они дают материал для анализа 130 эпизодов движений хвоста (плюс еще 23 в периоды влияния на фокальные животных внешней стимуляции).

Для анализа движений хвоста в ходе социальных взаимодействий запечатлены на видеопленку 3 эпизода агонистических контактов между самцами и 4 взаимодействия (2, 1 и 1 соответственно) трех разных самцов с самками (всего 1 ч 15 мин). Кроме того, получен видеоматериал по поведению трех неполовозрелых особей в ситуациях одиночества (суммарно 2 ч 9 мин). Зафиксированный на видеопленку контакт взрослого самца с одной из этих неполовозрелых ящериц мог быть нормальной либо гомосексуальной копуляцией.

Компьютерная обработка видеозаписей проведена в Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации ИПЭЭ РАН с использованием компьютерной программы Pinnacle Studio.

Изученная моторная координация представляет собой сложно структурированный ансамбль движений (именуемый далее "серией"), построенный на ритмическом повторении однотипных их последовательностей ("циклов") (см. ниже). При обработке данных мы анализировали корреляции между 1) интенсивностью влияний хвостом в данном цикле и его порядковым номером в серии, 2) числом циклов в серии и ее порядковым номером в протоколе, 3) продолжительностью серии и ее порядковым номером в протоколе, 4) продолжительностью промежутка между сериями и его порядковым номером в протоколе. При этом учитывали только непрерывные серии и протоколы, т.е. не прерывавшиеся посторонней активностью, например охотой. Кроме того, из анализа были исключены серии, состоящие менее чем из 8 циклов, а также протоколы, включающие менее 8 се-

рий. Поскольку интенсивность влияний (и циклов, соответственно) оценивалась глазомерно в баллах, распределение этой величины (как и ряда других) отличается от нормального. По тем же причинам для анализа использован непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (R).

Значения всех перечисленных выше величин значительно различались не только у разных особей, но даже в поведении у одной и той же особи. Число серий в протоколе варьировало от 4 до 12, число циклов в сериях от 2 до 20, а продолжительность серий соответственно от 9 до 194 с. Поэтому корреляции вычисляли отдельно для каждого протокола (и для каждой серии), не объединяя данные, полученные для разных особей.

Для одной из ящериц (самец № 1) удалось получить достаточно продолжительный протокол длительностью свыше 24 мин (7 июля 2002 г., 11 ч 12 мин 00 с до 11 ч 34 мин 24 с). Это дало возможность провести двухфакторный дисперсионный анализ зависимости интенсивности циклов от их номера в серии (первый фактор) и от номера серии в протоколе (второй фактор). Были использованы серии с первой по четвертую. Анализировали только первые 6 циклов в каждой из этих серий.

Для сравнения распределений числа и интенсивности циклов в сериях, наблюдающихся в разных ситуациях, использовали критерий точной вероятности Фишера. Все статистические сравнения выполнены с помощью пакета программ Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Стереотип движений хвоста ушастой круглоголовки: временная организация и закономерности изменчивости

Одноразовый ансамбль движений хвоста построен у изученного вида на ритмическом повторении однотипных их последовательностей (каждая именуется далее "циклом"), которые складываются в непрерывную "серию". Продолжительность каждого цикла составляет около 7 с, а их количество внутри серии варьирует в большом диапазоне. В предельном случае наблюдается лишь один цикл (который подчас заканчивается как бы на полпути). Во время социальных взаимодействий серии состоят не более чем из 5 циклов (обычно же из меньшего их количества). Длинные серии (6 и более циклов, максимально до 20) наблюдаются только у взрослых самцов в ситуациях, когда ящерица подолгу остается на одном месте при видимой неизменности внешней обстановки (табл. 1). В самых длинных сериях циклы часто бывают разделены короткими всплесками локомоторной активности (повороты ящерицы на месте, проходы либо пробежки вперед).

Если говорить о взрослых самцах, то у них (в грубой схеме) один такой цикл включает в себя три движения закручивания хвоста, сопровождаемого в каждом случае его распрямлением. Как правило, наиболее дифференцированы движения в первом цикле серии (рис. 1). Здесь после первого (очень быстрого) закручивания можно видеть слабое латеральное покачивание туго свернутой дистальной частью хвоста. Затем ящерица выпрямляет хвост, отводит его назад и довольно долго (в масштабах длительности цикла в целом) держит его под углом около 45° относительно субстрата. После второго закручивания, которое прodelывается в два этапа (закручивание - частичное ослабление силы скручивания - тугое закручивание), хвост короткое время остается почти в вертикальном положении. После третьего закручивания дистальная половина хвоста оказывается направленной вперед. Сразу же следуют его быстрые движения вправо и влево ("виляние"), которые повторяются несколько раз одновременно с отведением хвоста назад - до того момента, когда он движется из стороны в сторону уже параллельно субстрату. Наиболее эффектно происходящее выглядит в средней фазе этих виляний, когда хвост, отклоняясь назад, принимает вертикальное положение и прodelывает латеральные качания с амплитудой до 180° (рис. 2).

В последующих циклах серии движения хвоста постепенно становятся все более скупыми, сходящими на нет в последних циклах наиболее протяженных серий. Если к первому циклу серии приведенное выше описание применимо в полном объеме, то уже во втором нередко сохраняются только три "простых" закручивания, а боковые движения конца хвоста можно видеть лишь в конце последнего из них. Это виляние далее утрачивает свою интенсивность от цикла к циклу: снижается число качаний кончика хвоста и особенно их амплитуда. По ходу циклов уменьшается также интенсивность закручиваний - вплоть до того, что вся последовательность движений сводится к трем вялым приподниманиям почти полностью выпрямленного хвоста над субстратом. Наиболее ярко это угасание проявляется в протяженных сериях, когда самец длительное время не меняет места своего пребывания и чередует интересующие нас движения с периодами инактивности.

Изменчивость стереотипа движений хвоста.

Когда вся последовательность движений выполняется в полном объеме (часто - лишь в первом цикле серии), не удается найти очевидных различий в характере этих поведенческих ансамблей между разными самцами. Иными словами, моторная координация при ее максимальной выраженности строго видоспецифична. В то же время, как уже было сказано, скорость закручивания и распрямления хвоста, а также интенсивность виляния закономерно уменьшаются по ходу подавляющего

большинства серий (за редкими исключениями). Мы применяли балльную оценку интенсивности этих движений со значениями от 4 (до 6 полных взмахов хвостом вправо-влево с амплитудой порядка 180°) до нуля (виляния отсутствуют полностью). С использованием этой методики затухание интенсивности виляний в четырех наугад взятых последовательных сериях, воспроизведенных утром 7.VII одним и тем же самцом при отсутствии внешней стимуляции, выглядело следующим образом:

Начало активности 11 ч 56 мин (7 циклов общей длительностью 50 с: 4, 3, 3, 3,4, 3,0); период инактивности 1 мин 14 с.

Начало активности 11 ч 58 мин (9 циклов, 67 с: 4, 3,3, 3,2, 2,1,1,0); период инактивности 9 с.

Начало активности 11 ч 59 мин (3 цикла, 23 с: 1, 1,0); период инактивности 27 с.

Начало активности 12 ч 00 (3 цикла, 22 с: 1,1,0); период инактивности 1 мин 20 с, после чего самец бегаёт.

Результаты статистической обработки данных по временной организации поведения этого самца приведены в табл. 2.

Из этой таблицы следует, что в сериях, состоящих из 8 и более циклов, наблюдается статистически значимая отрицательная корреляция между интенсивностью цикла и его порядковым номером в серии. Другими словами, интенсивность виляния в цикле снижается по мере следования циклов в составе серии. Аналогичная отрицательная зависимость связывает как число циклов в серии, так и общую продолжительность серии с ее порядковым номером в протоколе: по мере повторения серий они становятся короче. В то же время промежутки между последовательными сериями возрастают, о чем говорит положительная корреляция между продолжительностью промежутка и его порядковым номером. Как показал дисперсионный анализ движений этого же самца, интенсивность виляний затухает не только в последовательных циклах данной серии, но и с каждой следующей серией:

Порядковый номер цикла в серии: $df = 3$ $F = 7.35$
 $F_{crit} = 2.90$ $p = 0.006$

Порядковый номер серии в протоколе: $df = 5$
 $F = 5.12$ $F_{crit} = 3.27$ $p = 0.003$

Приведенные описания применимы лишь к стереотипу движений хвоста у взрослых самцов. У взрослых самок наблюдается только приподнимание хвоста над субстратом со слабым закручиванием самого его кончика. Боковых движений хвоста (виляний) у самок мы не наблюдали ни разу. То же в значительной степени относится и к неполовозрелым самцам, у которых, однако, очень редко можно видеть слабые виляния (балл 2). Отсюда напрашивается предположение, что данная

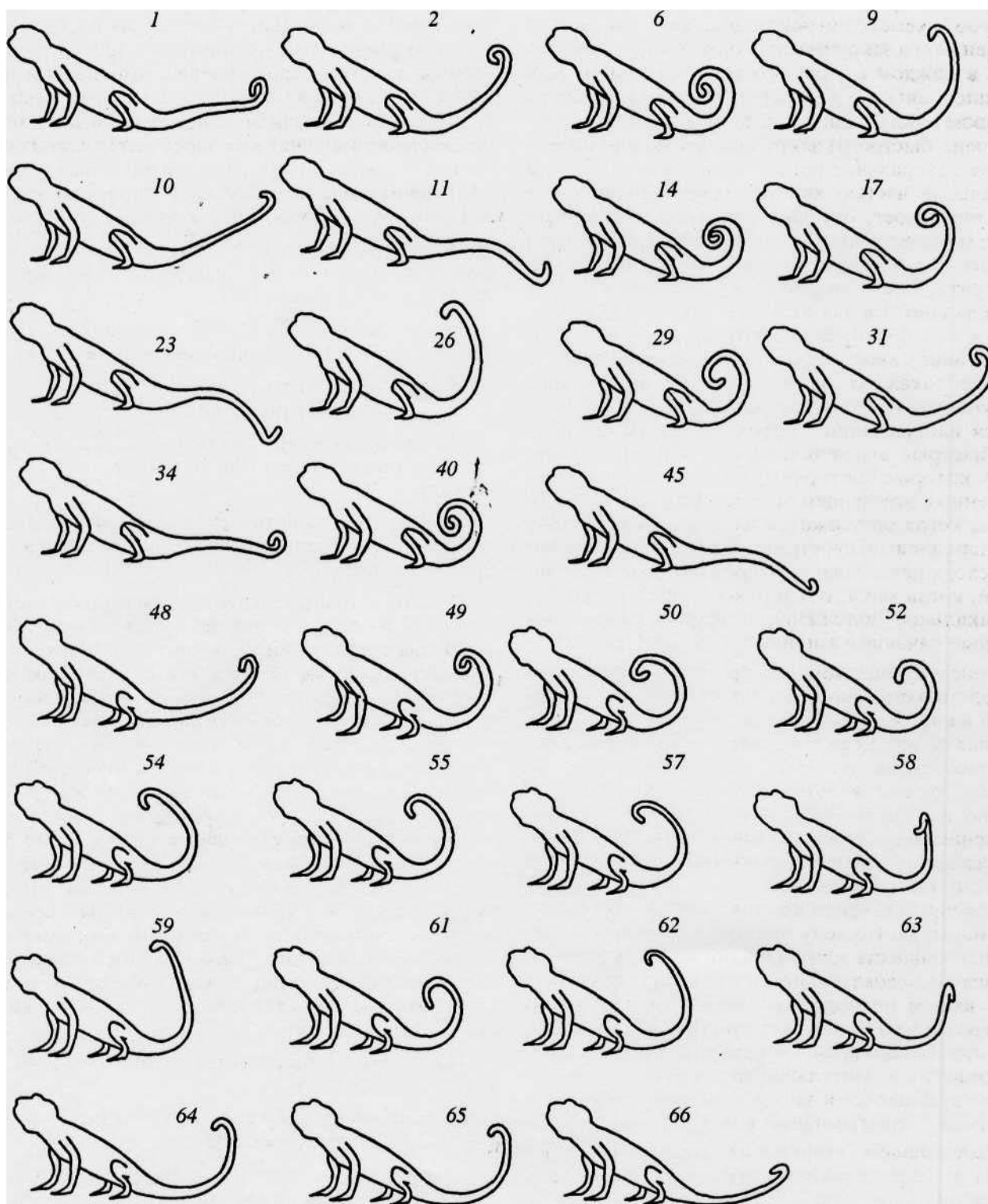


Рис 1. Цикл движений хвоста у самца ушастой круглоголовки (без завершающих интенсивных виляний). Цифры обозначают номера кадров непрерывного сеанса видеосъемки (скорость съемки - 25 кадров в 1 с). После первого закручивания (1-6) выпрямленный хвост удерживается под углом к субстрату (10). Затем следуют еще два полных закручивания (11-17, 31-40) и два неполных (26-28, 49-50). Цикл заканчивается латеральным покачиванием хвоста (56-65). На пропущенных кадрах (например, 7-9) положение хвоста остается постоянным либо меняется незначительно по сравнению с изображением, предшествующим пропуску (например, на кадре 6).

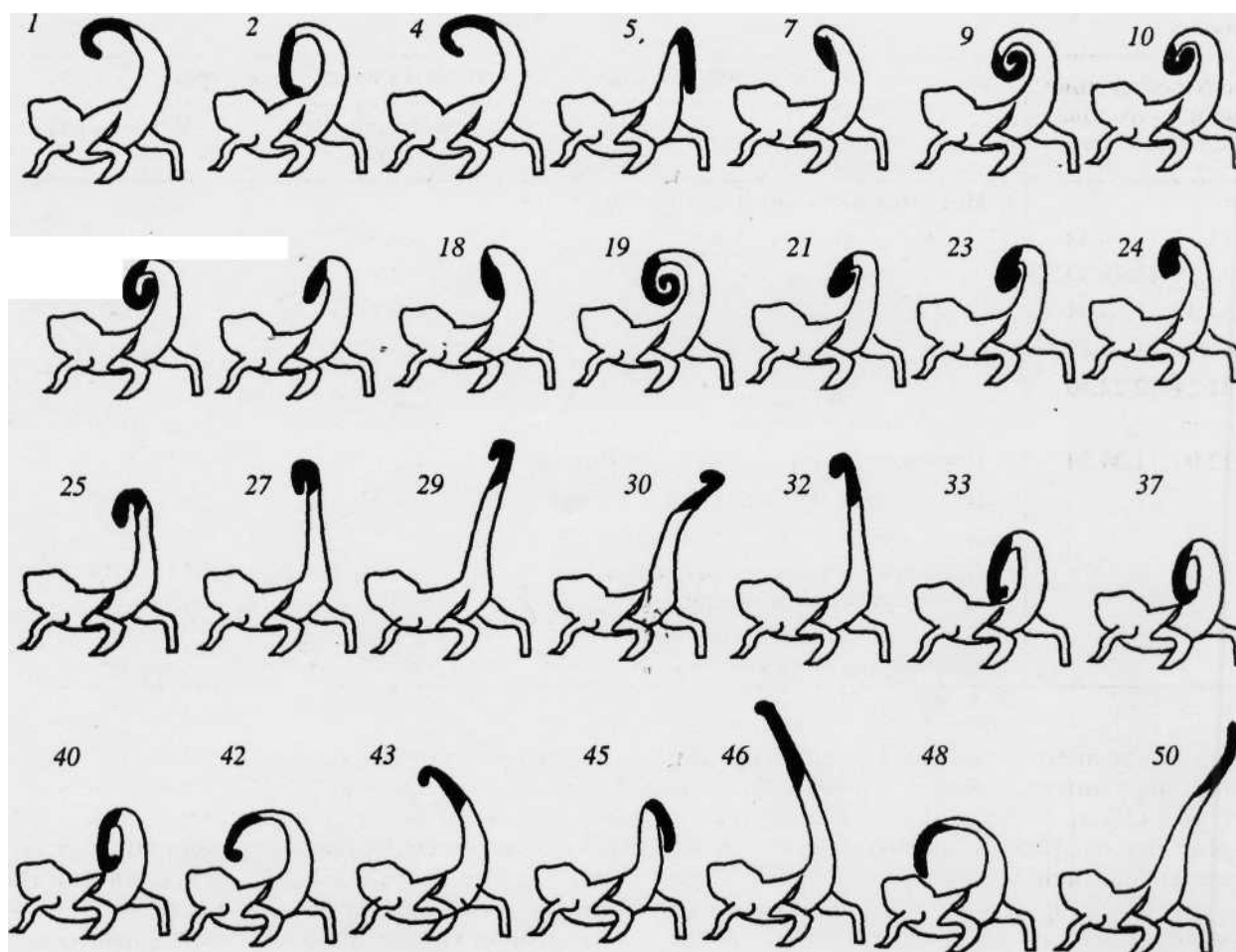


Рис 2. Визуальный эффект движений контрастно окрашенного хвоста (его вентральная поверхность чисто белая, концевая часть угольно-черная). Цикл состоит из неполного закручивания хвоста (1-4) и двух полных (7-24, 33-37). После первого полного закручивания хвост удерживается высоко над субстратом (27-32). После второго полного закручивания следуют интенсивные виляния (43-50). Хорошо видно покачивание закрученной дистальной частью хвоста (7-10, 15-18, 21).

моторная координация находится под гормональным контролем.

Стереотип движений хвоста в связи с прочими компонентами поведения ушастой круглоголовки. Описанные ансамбли движения хвоста никак не связаны с позой ящерицы в момент их воспроизведения. Животное может проделывать их стоя (все четыре конечности выпрямлены), сидя "пособачьи" и лежа. В последнем случае движения хвоста иногда наблюдается даже у самца, почти полностью закопавшегося в песок (свободными остаются только голова и дистальная часть хвоста).

Во время наиболее острых конфликтов между самцами движения хвоста часто сочетаются с копательными движениями ног. Назад резко движутся, отбрасывая струйки песка, обе конечности одной стороны тела (обычно по два раза кряду), затем - конечности другой стороны. Другой ком-

понент агонистического поведения - приподнимание и опускание передней части туловища за счет сгибания и выпрямления передних конечностей. В нижней позиции подбородок ящерицы касается земли. Эти движения, вполне подобные киванию агам (push-ups англоязычных авторов - см. Panov, Zyкова, 1999), наблюдаются у взрослого самца перед стремительным бегом в сторону противника, который завершается атакой на него. В то время как копательные движения ног и кивания однозначно связаны с мотивацией агрессии, того же нельзя сказать о стереотипе движений хвоста, который оказывается инвариантом для агрессивного, полового и повседневного поведения. Иными словами, этот стереотип принадлежит, вероятно, иной мотивационной системе, нежели два только что описанные компонента агонистического поведения.

Таблица 2. Снижение интенсивности движений хвоста у самца ушастой круглоголовки при отсутствии внешней стимуляции

Начало и окончание серий и протокола наблюдений в целом	Статистическая оценка зависимости в парах параметров		
	Параметры	Коэффициент Спирмена, R	Вероятность ошибки, p
Серии	1. Интенсивность виляний в цикле		
11.13.47-11.16.32	2. Порядковый номер цикла	-0.96	<0.001
11.48.54-11.49.53		-0.96	<0.001
11.52.31-11.54.04		-0.73	0.007
11.58.16-11.59.23		-0.97	0.007
12.21.24-12.22.50		-0.83	0.002
Протокол	1. Число циклов в серии	-0.66	0.070
11.12.00-11.34.24	2. Порядковый номер серии в протоколе		
	1. Продолжительность серии	-0.71	0.047
	2. Порядковый номер серии в протоколе		
	1. Продолжительность временных промежутков между сериями	+0.86	0.014
	2. Порядковый номер данного промежутка в протоколе		

Наиболее тесную связь интересующий нас стереотип обнаруживает с общей двигательной активностью. Очень часто серии движений хвоста непосредственно предшествует короткий проход или проползание ящерицы вперед (нередко - с одновременным поворотом животного вокруг вертикальной оси). Те же акты локомоторной активности (либо более длинные пробежки на расстояние до десятка метров) могут вклиниваться между последовательными циклами внутри серии. В подобных случаях уместно говорить о так называемых "составных" сериях. Примером может служить следующая последовательность действий: 4,3 - проход вперед - 4 - пробежка - 3 2 2 - пробежка - 3 3 3 2 - проход вперед с поворотом на 90° - 211 (наблюдение от 14.VII 02). Нередко одновременно с движениями хвоста (как правило, наиболее интенсивными) самец "топчется" на месте, переступая всеми четырьмя конечностями.

Тесная связь изученной моторной координации с локомоторной активностью особенно явно проявляется при так называемом "патрулировании" территории (см. ниже), когда самец проделывает короткие серии движений хвоста после каждого перемещения бегом с места на место, во время мимолетных остановок длительностью не более 1-3 с.

Очень интенсивные движения хвоста (с высокими балльными оценками виляний) неизменно наблюдаются после охотничьей вылазки и броска на жертву - в момент ее поимки и поедания.

Особенности движений хвоста в разных контекстах. У взрослых самцов стереотип движений

хвоста практически одинаков (вопреки мнению Полюновой, 1982) в агонистических конфликтах между ними и при взаимодействиях самца с самкой. Одно из существенных различий состоит в том, что перед атакой самца на противника нормой оказываются серии, начинающиеся не с закручивания хвоста, а с очень интенсивного виляния (балл 4), при котором самец переступает задними конечностями с одновременными боковыми движениями крупа. Обычно эти действия совершаются агрессором лежа: он припадает к земле грудью и бросает песок назад резкими движениями конечностей (см. выше). В следующем за этим цикле (который часто оказывается и последним в серии) закручивания хвоста часто прерываются, не переходя в виляния. В результате такие короткие ("незавершенные") серии состоят как бы из двух неполных циклов: первый лишен начальных закручиваний хвоста, а второй - виляний. Нечто подобное изредка можно иногда наблюдать и в действиях самца, адресованных самке, хотя интенсивность виляний здесь обычно несколько ниже (балл 3), чем при агрессивном поведении.

В тех ситуациях, когда самец периодически проделывает движения хвостом, оставаясь на одном месте при видимом отсутствии внешней стимуляции, стереотип практически не отличается от того, который сопровождает оба типа социальных взаимодействий. Различие состоит прежде всего в том, что в данном случае интенсивность виляния большей частью несколько ниже даже в самом первом цикле серии, чем в первых циклах серий при агонистических контактах самцов, где

этот показатель достигает максимума (табл. 3). Кроме того, в очень длинных сериях (которые никогда не приходится видеть в социальных контекстах) интенсивность всех типов движений хвоста может достигать абсолютного минимума (о чем уже было сказано выше).

Полученные данные показывают, что именно контекст, в котором наблюдается интересующее нас поведение, во многом определяет также столь важный параметр, как количество циклов внутри серии. Как видно из табл. 1, при обоих вариантах прямых социальных взаимодействий (будь то агонистические контакты между самцами или поведение самца в присутствии самки) определенно преобладают короткие серии, состоящие из 1-3 циклов. Сходную картину дает поведение самца во время всплеск его двигательной активности, когда он систематически перемещается в пределах своей территории. Эти перемещения можно условно назвать "патрулированием" участка, хотя здесь определенно отсутствует функция охраны его границ, как мы видим это у других видов агамовых ящериц (см. Зыкова, Панов, 1986).

Создается впечатление, что во время перемещений самца по территории и в социальных взаимодействиях число циклов в серии редуцировано за счет того, что животное как бы "экономит" время, необходимое для таких форм целенаправленного поведения, как преследование противника, нападение на него, сближение с самкой и пр.

Совершенно иную картину дает поведение самца, когда он периодически проделывает движения хвостом, оставаясь на одном месте при видимом отсутствии внешней стимуляции. В такой ситуации серии нередко включают в себя столь значительное число циклов (до 12, 14 и даже 20), которое никогда не наблюдается в ситуациях социальной активности. Иными словами, длительность серий в среднем заметно выше при отсутствии внешней стимуляции (когда движения хвоста носят, как мы полагаем, спонтанный характер), нежели при любых вариантах поведения, которым выполняют очевидную коммуникативную (сигналы агрессии либо те, что адресуются самке) или предполагаемую социальную функцию (когда речь идет о "патрулировании").

Различия между длительностью серий для ситуации отсутствия социальной стимуляции и тех, где так или иначе присутствует социальный контекст, высоко достоверны, как показано в табл. 1. Что касается трех других выборок (агонистические контакты, взаимодействия самца с самкой, "патрулирование"), то они по существу не различаются.

Явление цикличности воспроизведения серий движений хвоста в стационарных условиях (самец остается на одном месте при неизменности внешних условий) позволяет предположить, что на-

Таблица 3. Интенсивность (%) влияний в первых циклах серии в разных ситуациях

Ситуации	Баллы первого цикла в сериях		
	4 или 3	менее 3	число серий, <i>n</i>
Обход территории (патрулирование)	51.4	48.6	37
Агонистические взаимодействия самцов*	87.2	11.8	13
Взаимодействия самца с самкой	46.1	53.9	26
Пребывание самца в одной точке	60.6	39.4	71

* Интенсивность влияний в начальных циклах серий заметно выше, чем во всех прочих контекстах ($p < 0.02$).

наблюдаемый ход событий в данном случае определяется преимущественно эндогенной ритмикой (см. также Роговин, 1989: 106).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные служат прекрасной иллюстрацией справедливости тех воззрений классической этологии, которые касаются специфики определенного класса поведенческих стереотипов. Их единственной (или, по крайней мере, главной) функцией принято безоговорочно считать функцию сигнальную. Между тем, если в соответствии с этой последней точкой зрения интересующие нас стереотипы есть адаптации социального порядка (обеспечивающие интересы особи как члена популяции), то в классической этологии такие акции рассматривали в первую очередь в контексте суждений о структуре индивидуального поведения. Здесь им приписывали гомеостатическую, "антистрессовую" функцию, служащую систематическому "сбросу" напряжения в нервной системе. А поскольку эти действия в данной системе взглядов расценивают как внешнюю проекцию циклических процессов в нервной системе животного, то нормой оказывается их выполнение в отсутствие соответствующей внешней стимуляции, т.е. в качестве спонтанных актов (так называемая вакуумная активность).

Основные предсказания энергетической модели мотивации, лежащей в основе этих воззрений (см. Хайнд, 1963), сводятся к следующим двум главным положениям. Во-первых, готовность к действию возрастает тем сильнее, чем больше времени прошло с момента предыдущего выполнения такого же действия. Во-вторых, в ряду последовательных действий интенсивность их прогрессивно снижается (как полагают, в результате сброса нервных напряжений в ходе этих акций).

Именно это мы и видим при анализе распределения во времени стереотипных движений хвоста у самцов ушастой круглоголовки. Интенсивность виляний снижается в ряду их следования внутри серии, а также при повторении серий. Снижается также число циклов в сериях и их продолжительность по мере повторения серий, а промежутки между ними, напротив, увеличиваются (табл. 2). Все это позволяет предположить, что при повторении движений хвоста снижается мотивация, лежащая в их основе. Мы видим, что эти движения возникают периодически при, видимом отсутствии внешней стимуляции. Более того, число циклов в сериях, воспроизводимых самцами круглоголовок при отсутствии стимуляции, оказывается существенно выше, чем в ситуациях, где эти движения хвоста можно считать компонентом целенаправленного коммуникативного поведения (табл. 1). Следует отметить также высокую готовность к воспроизведению интересующих нас акций в ответ на неспецифические стимулы (например, при поимке и поедании добычи). Явлением того же порядка оказывается воспроизведение данной моторной координации в качестве обязательного компонента локомоторной активности. Все сказанное позволяет предположить, что интересующие нас ансамбли служат внешним выражением повышения общего уровня возбуждения (так называемой неспецифической активации, *arousal* англоязычных авторов - см. Панов, 1978). Сходная точка зрения высказана в работе Роговина (1989, с. 106). Иными словами, напрашивается вывод, что эти движения во многом находятся под контролем эндогенной ритмики.

В свете всего сказанного правомерно поставить под вопрос кажущееся самоочевидным представление о ведущей сигнальной функции стереотипных движений хвоста у самцов ушастой круглоголовки. На первый взгляд, такие сомнения выглядят абсолютно необоснованными. Действительно, причудливый рисунок этих движений и производимый ими визуальный эффект как будто бы полностью противоречат мысли, что эта акция может быть в принципе безадресной, являясь не более чем неустрашимым отражением динамики нервных процессов.

И все же немало доводов можно привести в пользу идеи, что сигнальная функция имеет здесь абсолютно подчиненный характер (см. также Роговин, 1989). Из многих десятков серий движений хвоста лишь очень малая их доля приурочена к реальным социальным взаимодействиям. При этом сами взаимодействия с успехом протекают без предшествующих им "сигнальных" движений хвоста. Так, копуляция осуществляется самцом насильственно, так что от него требуется лишь быстрота бега и ловкость в удержании самки. Зато интенсивные серии движений хвоста наблюдаются сразу по завершении спаривания, когда в

этих действиях, казалось бы, уже нет особой необходимости.

То же самое можно сказать и об агрессивном поведении самцов. Агрессор проделывает движения хвостом, находясь часто в десятках метров от противника, что само по себе не приводит к бегству последнего. Именно это последнее обстоятельство дает возможность нападающему в следующий момент настичь неприятеля. Самому акту нападения движения хвоста не предшествуют. Они воспроизводятся агрессором все то время, пока он кусает поверженного врага, а также непосредственно после его бегства с места конфликта. В обеих этих ситуациях сигнализация хвостом представляется абсолютно излишней. В первом случае поверженная ящерица просто не может видеть движений хвоста агрессора, а во втором "сигнал" оказывается явно запоздавшим. В итоге можно сказать, что и при агонистических и при половых взаимодействиях стереотип движений хвоста выглядит не как сигнализация активного партнера о его намерениях, а как результат нарастания общего возбуждения особи в момент непосредственного контакта с другой.

Что касается движений хвоста, периодически воспроизводимых самцом в то время, когда он пребывает в одиночестве, то сама собой напрашивается мысль, что эти акции есть своего рода маяковый сигнал, указывающий другим претендентам на участок, что он уже занят. В этом отношении эти действия кажутся во многом аналогичными по функции (как и по временной организации) пению птиц. Однако здесь нельзя не упомянуть об одном забавном обстоятельстве. В изученной популяции, населяющей пески со значительным развитием растительного покрова, самцы обычно воспроизводят серии движений хвоста в основании куста либо среди высокой травы, где их действия трудно заметить со стороны. В этих условиях надежная сегрегация самцов поддерживается, вероятно, в основном за счет описанной выше активной охраны территорий. В любом случае оптические сигналы гораздо менее эффективны в сфере дистантной коммуникации, нежели акустические, используемые в пении птиц.

Наиболее сильный аргумент в пользу предположения о ведущей сигнальной функции изученной моторной координации носит, к сожалению, сугубо косвенный характер и потому остается полностью недоказуемым. Он вытекает из концепции ритуализации, согласно которой эксцессивные формы поведения формируются в ходе эволюции на базе более простых структур, становясь в конечном итоге компонентами видоспецифических коммуникативных систем. В данном случае, как и во многих других, напрашивается мысль о сопряженной эволюции окраски хвоста (контрастная черно-белая, бросающаяся в глаза

на фоне блеклых тонов пустыни) и движений, акцентирующих эти окрасочные (т.н. видовые опознавательные) признаки.

В пользу подобного хода мысли говорит, в частности, факт существования резких боковых движений выпрямленного хвоста у представителей рода горных агам *Laudakia*, близко родственного круглоголовкам *Phrynocephalus*. Эти слабо дифференцированные влияния хвостом наблюдаются у агам в состоянии общего возбуждения и представляют собой как бы резервный элемент поведенческого репертуара - подобно упоминавшимся "поклонам" ушастой круглоголовки. Если следовать предлагаемой логике, у круглоголовок эволюция коммуникативных сигналов пошла по пути усложнения движений хвоста (см. Роговин, 1989; Семенов, 1997), а у агам - по линии дифференциации "поклонов" (push-ups) и таких "сопряженных" с ними морфологических структур, как горловой мешок, по-разному броско окрашенный у самцов разных видов (см. Panov, Zyкова, 1997, 1999). Этот сценарий, сформулированный в столь общей форме, выглядит привычным для эволюциониста и потому - вполне правдоподобным. К сожалению, конкретные механизмы подобных эволюционных преобразований представляются сегодня совершенно необъяснимыми (если не прибегать к пресловутой теории полового отбора, которая во многом фантастична, с нашей точки зрения).

Подводя итог сказанному, можно сделать вывод, что в эволюции агамовых ящериц определенно имел место имманентный процесс дивергенции поведения, первичной и главной функцией которого является противодействие перегрузке нервной системы. И хотя эти формы поведения обладают с точки зрения наблюдателя всеми атрибутами коммуникативных сигналов (броскость, иерархическая организация движений и пр.), их трудно расценивать в качестве таковых, поскольку они воспроизводятся в подавляющем большинстве случаев в отсутствие очевидной схемы коммуникации, предполагающей наличие не только отправителя сигнала, но и адресата, а также согласованности действий коммуникантов. Последние два условия в нашем случае, как правило, не соблюдаются.

В то же время мы не утверждаем, что изученные акции в принципе не могут обладать побочным сигнальным эффектом. Последний в отдельных случаях способен, вероятно, оказывать некоторое воздействие на поведение конспецифических особей, находящихся на небольшом расстоянии от конспецифика, который проделывает стереотипные движения хвоста. Каково это воздействие, сказать трудно, поскольку сама эта акция содержит информацию лишь о половой принадлежности "отправителя сигнала", но никак не о его намерениях. Напомним, что сам по себе стереотип прак-

тически одинаков в репертуарах агрессивного и полового поведения.

В любом случае можно утверждать, что характер следования во времени серий движений хвоста у ушастой круглоголовки хорошо укладывается в общие принципы организации так называемого сериального поведения, представленного в наиболее отчетливой форме в песне птиц. Аналогичное явление описано также у ящериц, именно у степной агамы, *Trapelus sanguinolentus*, самцы которой периодически проделывают серии поклонов в отсутствие социальной стимуляции (Панов, Зыкова, 1986: 237-238). У самцов кавказской агамы, *Laudkia caucasia* полный стереотип видоспецифических поклонов наблюдается преимущественно при отсутствии социальной стимуляции (когда особь пребывает в постоянно используемом месте баскинга). При социальных взаимодействиях этот стереотип выглядит "усеченным", вероятно, в силу того, что приоритетными формами действий самца здесь оказываются целенаправленные формы поведения (такие как сближение с партнером), а не "сигнализации о намерениях" (Panov, Zyкова, 1999: 228). Здесь прослеживается полная параллель с сокращением длины серий движений хвоста в социальных контекстах у ушастой круглоголовки.

В заключение необходимо отметить замечательную особенность изученного двигательного ансамбля, которую мы интерпретируем как однозначное соответствие между уровнем неспецифической активации (arousal) и интенсивностью наблюдаемых движений. По сути дела перед нами идеальный континуум - от действий минимальной интенсивности (вялое приподнимание дистальной части хвоста над субстратом и удержание ее в таком положении) - через однократное закручивание хвоста (как элемента статической позы) - к сложнейшей моторной координации, которая оканчивается влиянием, оцениваемым максимальным балом 4. Как мы уже упоминали, весь этот континуум (а чаще - его фрагменты) можно наблюдать в динамике даже в ходе одной серии движений хвоста, когда их интенсивность плавно снижается от максимальной до близкой к минимуму. Это явление замечательно в том отношении, что служит, как мы полагаем, идеальной иллюстрацией справедливости энергетической модели мотиваций. Кроме того, оно заслуживает специального рассмотрения в рамках важного вопроса о степени стереотипности врожденных моторных координаций и о природе их изменчивости (см. Schleidt, 1974).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы пользуемся случаем принести благодарность сотруднику Дагестанского университета Л.Ф. Мазановой за помощь в организации полевых исследований и за консультации в процессе

сбора данных. При сборе полевых материалов большую помощь нам оказал студент того же ВУЗа Н. Мамаев. Мы также признательны сотруднику ИПЭЭ РАН Е.Г. Потаповой за существенную помощь в подготовке компьютерных версий иллюстраций.

Исследование финансировалось РФФИ (02-04-48230, 02-04-63048).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дольник В.Р., 1986. Изучение поведения животных с помощью анализа их бюджетов времени и энергии // Методы исследования в экологии и этологии. Пушкино. С. 95-106.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., 1986. Заметки о поведении степной агамы (*Agama sanguinolenta*). 1. Общие черты биологии, пространственная структура популяции и социальное поведение // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 1. С. 99-109.
- Непомнящих В.А., Гремячих В.А., Подгорный К.А., 1995. Цикличность и оптимизация поведения животных // Успехи современной биологии. Т. 115. № 4. С. 432-438.
- Панов Е.Н., 1975. Этология - ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М.: Знание. 64 с. -
1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., 1986. Заметки о поведении степной агамы (*Agama sanguinolenta*). 2. Повседневное и коммуникативное поведение // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 2. С. 235-246.
- Полынова Г.В., 1982. Демонстрационное поведение ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 5. С. 734-741.
- Роговин К.А., 1989. Коммуникативное поведение песчаной круглоголовки (*Phrynocephalus interscapularis*) // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 7. С. 97-109.
- Семенов Д.В., 1997. Пестрая круглоголовка, *Phrynocephalus versicolor* Strauch, 1876 / Ананьева Н.Б. и др. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: КМК Лтд. С. 71-123.
- Хайнд Р.А., 1963. Энергетические модели мотивации // Моделирование в биологии. М.: Наука. С. 273-298.
- Kortmulder K., Feuth-de-Bruijn E., 1993. On some generative orders of behaviour // Acta Biotheoretica. V. 41. №4. P. 329-344.
- Panov E.N., Zyкова L.Yu., 1997. Differentiation and interrelations of two representatives of *Laudakia stellio* complex (Reptilia: Agamidae) in Israel // Russian J. of Herpetology. V. 4. № 2. P. 102-114. -1999. Social behavior and communication in rock agama *Laudakia caucasia* // Russian J. of Herpetology. V. 6. № 3. P. 215-230.

MOTOR COORDINATIONS IN BEHAVIOR OF THE TOAD-HEADED AGAMA (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*; REPTILIA, AGAMIDAE): SIGNAL FUNCTIONS AND ENDOGENOUS RHYTHMS

E. N. Panov¹, A. Yu. Tsellarius¹, V. A. Nepomnyashchikh²

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

²Institutefor Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl oblast 152742, Russia
e-mail: sevin@orc.ru

Temporal organization of adult males' behavior was studied by means of observations of focal animals with fixation of data on a videotape. The total time of video-recordings made up 10.5 hs, including more than 6 hs of 9 lengthy fixations of the 6 different males' behavior. The aim of the study was to analyze temporal distribution of elaborated tail movements, which turned out to be standard element of male behavior even outside the social contexts. The single ensemble of such a fixed action pattern is a sequence of a number of similar "series" of tail movements. The series as such can be divided into several (2-30) "cycles", each of them being a stereotype pattern. The latter consists usually of 3 alternating tail curling and a final tail wagging. The duration of a single cycle is ca. 7 s. The intensity of these movements is shown to decrease in successive cycles within series, while the very series become more and more short. On the contrary, the duration of pauses separating series progressively increases. The intensity of tail movements decreases not only in consecutive cycles of the given series, but also as performance of series is progressed. The recurrence of the series performance under stationary conditions permits us to suppose that these movements are under constant endogenous control. This conclusion calls in question a widely accepted view of the primarily communicative function of the stereotype tail movements in the toad agamas.