Зрительное общение животных

Введение

Визуальный канал связи организмов с внешней средой формируется на самых ранних этапах филогенеза. Способность к направленным перемещениям в световом градиенте (положительный или отрицательный фототаксис) мы встречаем уже у одноклеточных организмов — жгутиковых и простейших. Однако лишь с появлением дифференцированного глаза, т. е. специализированного органа, воспринимающего сложно структурированные объекты и создающего их зрительные образы, визуальный канал связи со средой становится одним из главных или даже основным проводником поступающей извне информации.

Среди животных с хорошо развитым зрением известны такие, для которых оно служит доминирующей модальностью в сфере приема средовых сигналов дальнего действия. Речь идет о видах с ограниченными возможностями слуха и хеморецепции, к числу которых, в частности, относятся некоторые ящерицы. Однако правилом в животном мире является, вероятно, одновременное поступление средовой информации сразу по нескольким каналам связи, что обеспечивает формирование у особи приемника сложного полимодального образа воспринимаемого объекта. Примерами полимодальных сигналов дальнего действия, сочетающих в себе оптические и акустические стимулы, могут служить саморекламирующие полеты самцов у многих видов птиц (рис. 1).

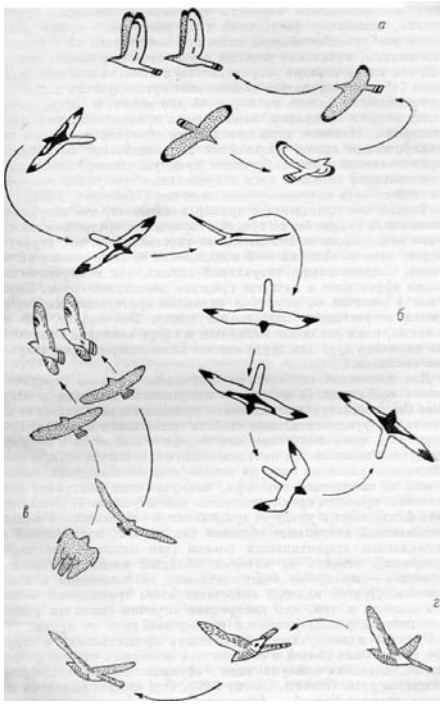

Рис. 1. Демонстративные полеты четырех видов хищных птиц (по: Панов, 1973).
а — хохлатый осоед; б — пегий лунь; *в* — сарыч, *г* — малый перепелятник.

Что касается сигналов ближнего действия, то здесь принцип полимодальности обнаруживается почти неизменно, причем во многих случаях информация к особи-приемнику поступает одновременно по визуальному, акустическому, химическому и тактильному каналам связи. У животных с развитым обонянием зрительный образ биологически значимого объекта ассоциируется с поступающими от него ольфакторными сигналами, которые несут информацию о прошедших событиях, не потерявших еще своего значения для особи-приемника.

Наряду с параллельным использованием разных модальностей при эманации и приеме коммуникативных сигналов возможна также быстрая смена доминирующих модальностей по ходу взаимодействия. Например, у дневных бабочек самцы обнаруживают потенциального полового партнера с помощью зрения. Однако, поскольку фасеточный глаз насекомого может давать четкое изображение объекта лишь при восприятии на небольших расстояниях, начальная реакция самца зачастую бывает ошибочной, так что он нередко устремляется в погоню за особями других видов бабочек. Адекватное опознавание преследуемого насекомого осуществляется только на короткой дистанции, и здесь, наряду с оптическими стимулами, важная роль принадлежит уже и ольфакторным. Наконец, если опознанным объектом оказалась конспецифическая самка, дальнейшее взаимодействие ее с самцом осуществляется с использованием преимущественно химического и тактильного каналов, хотя и зрительные стимулы в это время в какой-то мере сохраняют свое значение (Tinbergen, 1970).

Только что приведенный пример показывает, что визуальный канал связи организма со средой обеспечивает экстренное поступление информации со значительных расстояний (в чем, вероятно, состоит одно из отличий этой модальности от химического канала связи). Следовательно, визуальный сигнал, как и акустический, весьма эффективен в качестве средства дистантной связи. Вместе с тем в отличие от звуковых сигналов зрительные характеризуются отсутствием быстрого затухания. Это значит, что все то время, пока две особи находятся в сфере взаимной видимости, они являются друг для друга постоянными генераторами визуальных сигналов.

Две названные особенности визуального канала передачи и приема сообщений (а именно — экстренность действия и отсутствие быстрой затухаемости) имеют принципиальное значение для понимания фундаментальных свойств зрительного общения. Коль скоро уже само появление конспецифической особи в поле зрения другой оказывается началом коммуникативного акта, а дальнейшее его развитие идет на основе взаимонаблюдений каждой из них за поведением партнера, коммуникация выступает здесь в качестве процесса преимущественно континуального. Понимание этого факта ведет к уходу от традиционной этологической модели, описывающей визуальное

общение как диалог, построенный на сигнализации стереотипными позами (так называемыми демонстрациями), каждая из которых обладает своим собственным значением — наподобие содержательных высказываний в языке человека. Другой важный недостаток этого традиционного подхода состоит в том, что дискретные перечни сигналов разных модальностей рассматриваются независимо друг от друга.

Удачной иллюстрацией современных представлений о структуре визуальных связей в сообществах животных служат результаты исследования коммуникации у африканских красных обезьян *Eritrocebus patas* (Rowell, Olson, 1983). Эти авторы выделяют два класса взаимодействий — формализованные (основанные на обмене сигналами типа демонстраций) и неформализованные. К числу последних относится широкая группа явлений, которую можно определить общим термином «визуальный контакт» (Панов, 1978), а также случаи пребывания особей в тесной близости друг к другу, не сопровождаемые какими-либо специфическими позами. Роуэлл и Олсон (Rowell, Olson, 1983) пришли к выводу, что структура группы зиждется в основном на неформализованных взаимодействиях. Авторы подчеркивают важность постоянного сканирования каждой особью своего социального окружения, т. е. деятельности всех обезьян, находящихся в ее поле зрения. При этом каждый член группы и сам ориентируется на характер и на интенсивность зрительного сканирования пространства окружающими животными. На этой почве происходит постоянно идущее регулирование взаимного пространственного расположения каждого индивида относительно всех прочих. Что касается формализованных взаимодействий, то они отмечены лишь в 13 % всех тех случаев, когда две особи входили в непосредственный контакт друг с другом, причем исход этих контактов оказался наименее предсказуемым. Роуэлл и Олсон подчеркивают, что демонстрации наблюдались в основном в ситуациях напряженности (фрустрации), которые отнюдь не являются определяющими в жизни красных обезьян.

Итак, целостность группы и согласованность действий слагающих ее особей поддерживаются на основе непрерывных взаимонаблюдений. Постоянный зрительный контакт между особями к их взаимная ориентация на весь континуум поведения сочленов по группе было предложено называть «структурой внимания» (Chance, Jolly, 1970). В настоящей работе для данного круга явлений мы в дальнейшем будем использовать термин «зрительное сигнальное поле» (см.: Наумов, 1977; Наумов и др., 1981). Это понятие охватывает как непосредственные зрительные связи между особями, так и визуальные стимулы, поступающие от следов прошлой деятельности животных и от особо значимых для них точек в уже освоенной ими местности — так называемых «центров социальной активности» (Панов, 1978). Примерами последних могут служить закрепленные в ходе предыдущих взаимодействий места антагонистических контактов соседей на общей границе их территорий, традиционные пункты сбора особей разных

полов для копуляции и т. д.

Выделение видоспецифических зрительных сигналов из общего сенсорного фона ставит животное перед целым рядом проблем. Наряду с явлениями дифференциации стимулов здесь неизбежно имеют место и процессы генерализации. Последние в ряде случаев приводят к стиранию резких граней между внутривидовой и межвидовой коммуникациями. Примером может служить межвидовая территориальность, которая в смешанных популяциях близких видов функционирует наряду с территориальностью внутривидовой. Резкое снижение избирательности к оптическим релизерам[1] возникает в периоды половой депривации (например, у самцов перелетных птиц, занимающих будущие гнездовые участки задолго до прилета самок). В такого рода ситуациях у животных возникает устойчивое стремление к половым контактам с особями других видов и даже с неодушевленными предметами.

Все эти и многие другие факты заставляют признать плодотворность идеи, согласно которой внутривидовая коммуникация вообще и зрительная в частности рассматриваются в качестве одной из сторон единого процесса ориентации животного в пространстве, воспринимаемом как высоко гетерогенный мир стимулов,

Пространственно-временная организация процессов зрительного общения

Оптические сигналы могут быть подразделены на две категории: дистантные и действующие на коротких расстояниях. Простейшие физические соображения подсказывают, что первые обычно менее структурированы в своих деталях, чем вторые. Если на больших расстояниях сигнализация обеспечивается прежде всего силуэтом и характером локомоции особей-коммуникантов, то на короткой дистанции количество дифференциальных признаков резко увеличивается, поскольку в их число входят уже особенности окраски и тонкие детали двигательных реакций — такие, например, как движения глазного яблока у птиц (рис. 2) или мимика у млекопитающих.

Дистантные сигналы и сигналы ближнего действия обслуживают разные временные этапы тех событий, которые можно рассматривать в качестве коммуникативных актов. Они организованы таким образом, что первая фаза дальнего визуального контакта сменяется фазой тесных взаимодействий на коротких расстояниях — вплоть до прямого тактильного контакта. Примером может служить взаимодействие самца и самки в период размножения. Здесь выделяются этапы: 1) обнаружения полового

---

[1] В этологической теории инстинкта релизеры — стимулы, автоматически вызывающие определенный тип врожденных реакций у особи-приемника. Как выясняется (Rowland, 1982; Hailman, 1983), степень такого автоматизма оказалась сильно преувеличенной в работах ранних этологов.

партнера, 2) сближения, за которым следует процесс формирования интегрированной группировки из двух особей, и 3) копуляции. Функция дистантных визуальных сигналов состоит в данном случае прежде всего в обнаружении половыми партнерами друг друга, после чего эти сигналы в той или иной мере уступают место сигналам ближнего действия.

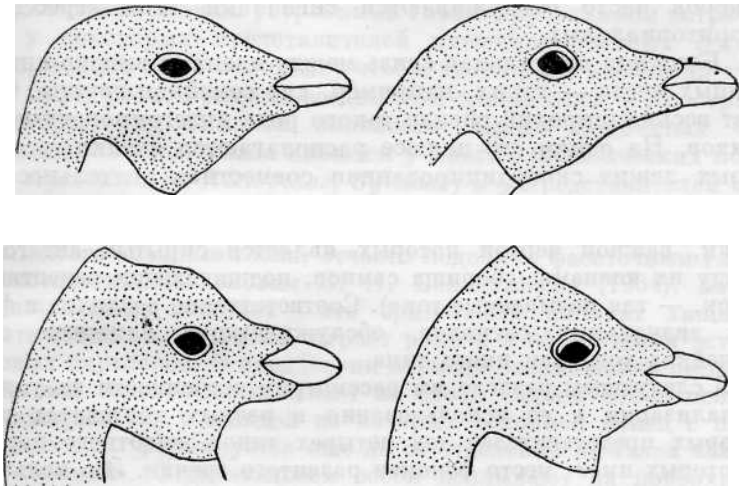

Рис. 2. Изменение контура головы и положения глаз у пингвина Адели при внутривидовых взаимодействиях (по: Ainley, 1975).

Однако роль дистантных визуальных сигналов ни в коей мере не ограничивается вышеназванной функцией. У видов, ориентирующихся в пространстве преимущественно с помощью зрения, дистантные сигналы оказываются главными, формирующими оптическое сигнальное поле, и в силу этого им принадлежит ведущая роль в становлении и поддержании пространственной структуры популяции. Дело в том, что у многих видов животных одним из важных условий «психологического комфорта» индивида является присутствие в сфере его восприятия других особей своего вида. Это одна из важных причин неслучайного, «пятнистого» распределения особей даже в относительно гомогенной среде. Такая тенденция к образованию агрегаций обычно находится в равновесии с другой, прямо ей противоположной, в основе которой лежит стремление индивида к сохранению относительной самоизоляции даже в пределах достаточно компактной группировки. В этом смысле дальняя визуальная связь между членами данной микропопуляции (или дема) служит постоянным регулятором пространственного взаиморасположения особей (а также их семей и других интегрированных ячеек) относительно друг друга. Конкретными средствами регулирования пространственных отношений могут служить как недифференцированные визуальные сигналы, обеспечивающие поддержание индивидуальных дистанций

(например, между особями в перемещающейся стае), так и более специализированные средства сигнализации, которые относятся к категории территориального поведения.

Таким образом, все многообразие способов визуального общения в популяции животных данного вида в самой общей схеме можно подразделить на три основные класса.

1. Дальняя визуальная связь, в которую перманентно вовлечены многие члены данного дема. Она осуществляется в основном на базе неспециализированных сигналов, порождаемых самим фактом присутствия особей в поле зрения друг друга (иногда такие сигналы называют «тоническими» — см.: Tavolga, 1974). При более тесных эпизодических контактах между особями (которые большую часть времени поддерживают свою пространственную разобщенность) в силу могут вступать более дифференцированные сигналы, именуемые «агрессивными», «агонистическими», «угрожающими» или «территориальными». Все они в действительности в той или иной мере используются и в двух других сферах визуального общения, относящихся к нижеследующим рубрикам.

2. . Дальняя визуальная связь, обеспечивающая обнаружение полового партнера. Характер сигнализации в принципе тот же, что и во взаимодействиях предыдущего типа. Однако сами события обычно достаточно кратковременны и быстро перерастают во взаимоотношения, рассмотренные ниже под рубрикой 3. Важно отметить, что начальные этапы тесного взаимодействия половых партнеров часто обслуживаются сигналами типа агрессивных и территориальных.

3.. Ближняя визуальная связь между членами высоко интегрированных ячеек — таких, например, как семейная группа. Существует весьма широкий спектр такого рода интегрированных коллективов. На одном его полюсе располагаются ячейки, в основе которых лежит скоординированная совместная деятельность их членов (например, деятельность самца и самки, направленная на воспроизведение потомства); на другом полюсе — группировки, важной чертой которых является скрытый антагонизм между их членами (сборища самцов, поджидающих рецептивных самок, — так называемые тока). Соответственно различна и функция визуальных сигналов, обслуживающих ближнюю связь в ячейках того или иного типа.

В следующем разделе мы рассмотрим особенности визуальной сигнализации и ее использования в разных контекстах у некоторых представителей тех четырех типов животного царства, в которых имеет место феномен развитого зрения. Это кольчатые черви, моллюски, членистоногие и хордовые.

Зрительное общение в филогенезе

Чтобы обеспечить все те коммуникативные функции, о которых мы только что говорили, от органов зрения требуется не только способность давать адекватные изображения

объектов, позволяющие надежно отличать разные их классы друг от друга, но и возможность дифференцированного *дистантного* восприятия жизненно важных стимулов. В эволюции эти две задачи решались последовательно. Первым шагом было формирование рисующего изображение глаза из примитивных светочувствительных образований, отличающих свет от темноты и позволяющих ориентироваться в световом градиенте. Превращение зрения в инструмент экстренной дистантной связи организма со средой потребовало гораздо большего времени, так что среди беспозвоночных лишь сравнительно немногие группы оказались обладателями этого инструмента, столь широко представленного у позвоночных.

Можно думать, что первоначально развитие дистантного зрения диктовалось потребностями межвидовых отношений. Именно поэтому на самых ранних этапах филогенеза наиболее совершенные глаза мы обнаруживаем у хищников, вынужденных активно разыскивать свои жертвы. Не исключено поэтому, что использование зрения в качестве средства внутривидовой коммуникации у низших беспозвоночных оказалось вторичным по отношению к охотничьей и защитной функциям. Как мы увидим ниже, во многих случаях оно играет, по-видимому, лишь вспомогательную роль наряду с другими, главными модальностями (химической и тактильной), обслуживающими основные потребности внутривидовой коммуникации у низших беспозвоночных — в первую очередь встречу партнеров для полового размножения.

Достаточно сложно устроенный глаз с хрусталиком встречается уже у некоторых представителей кишечнополостных (гидромедузы), однако мало вероятно, чтобы этот орган выполнял какую-либо иную роль, кроме повседневной ориентации в пространстве и обнаружения близкой опасности. Среди кольчатых червей развитые головные глаза имеются у многих пелагических полихет (сем. *Aphroditidae, Alciopidae, Syllidae)* и у представителей одного семейства олигохет *(Naididae).* У ряда полихет глаз снабжен хрусталиком и даже способен к аккомодации. У некоторых видов имеют место сложные глаза, отчасти подобные фасеточным глазам членистоногих. По словам В. Н. Беклемишева (1964), парные головные глаза полихет — это зрительный аппарат хищника. Вместе с тем он, вероятно, играет роль и в обеспечении встречи половых партнеров. В преддверии периода размножения бесполый бентосный червь отпочковывает на своем заднем конце цепочку половых особей, у каждой из которых головной конец с парой крупных глаз формируется еще до ее отделения от такой «линейной колонии». Отделяющиеся особи всплывают на поверхность моря, где акту спаривания предшествуют своеобразные брачные танцы самцов вокруг самок. Можно предполагать, что яркая видоспецифическая окраска самцов может в какой-то степени выполнять функции видового опознавательного признака и полового релизера.

Следует, однако, заметить, что яркая окраска животных и присутствие у них

всевозможных структурных «украшений» совершенно не обязательно свидетельствуют о сигнальном значении этих признаков во внутривидовой коммуникации. В частности, среди моллюсков поразительное разнообразие форм и красок наблюдается как у видов с достаточно развитым зрением, так и у тех, которые практически лишены его. Своеобразные брачные игры, предшествующие копуляции у брюхоногих моллюсков (например, виноградной улитки *Helix pomatia*), визуально структурированы с точки зрения наблюдателя, хотя сами участники этого взаимодействия получают взаимную стимуляцию через химический и тактильный каналы связи. Находят друг друга партнеры тоже в основном без участия зрения (Lind, 1976), поскольку сильная «близорукость» улиток позволяет им различать очертание предметов всего лишь на расстоянии порядка 1 см. Даже бегство от специализированных хищников (таких, как моллюскоядный моллюск *Conus)* стимулируется у брюхоногих в основном химическими стимулами (Berg, 1974).

Некоторые брюхоногие моллюски в период размножения образуют тесные агрегации. У аплизии *(Aplysia californica)*, которая подобно виноградной улитке является гермафродитом, нередко можно наблюдать цепочки, включающие в себя до десятка и более копулирующих особей, большинство которых одновременно выступает и в роли самца, и в роли самки (Kandel, 1980). Показано, что формирование агрегаций у этих животных обязано не зрительным контактам, а действию химических сигналов феромонной природы, которые выделяются особыми железами ползательной подошвы (Chase, Bouhanger, 1978).

В отличие от растительноядных моллюсков с их слабым зрением хищные формы обладают гораздо более совершенным зрительным аппаратом (Беклемишев, 1964). Среди них головоногие дают удивительный пример конвергенции в строении глаз с позвоночными. О высоких возможностях зрения осьминогов свидетельствует их способность к различению шаблонов разной формы и ориентации — например, круга и треугольника или вертикального и горизонтального прямоугольников (Hinde, 1975). Эти и ряд других фактов свидетельствуют о реальности внутривидовой визуальной коммуникации у головоногих моллюсков. По мнению Мойнайна (Moynihan, 1975), в их поведении можно выделить стереотипные демонстрации, подобные таковым у позвоночных (рис. 3). Поскольку внутрипопуляционные взаимоотношения у головоногих в природе изучались лишь на весьма немногих видах (см., например: Moynihan, Rodaniche, 1982), вопрос о функциях таких сигналов пока что остается открытым. Большинство из них используется при конфликтах с себе подобными и в качестве защиты против хищников. Изменения окраски наблюдаются также в половых взаимодействиях. Однако, коль скоро это имеет место как у дневных форм, так и у видов с ночной активностью (в последнем случае лишь непосредственно в момент копуляции — Moynihan, 1983), ее роль в качестве релизера может быть в данном случае поставлена под сомнение.

Интересно, что у осьминогов с их внутренним оплодотворением половой акт часто происходит без сближения самца и самки вплотную: самец при помощи специального щупальца (гектокотиля) помещает сперматофор в мантийную полость самки. У других видов осьминогов гектокотиль отрывается от тела самца и разыскивает самку самостоятельно — вероятно, на основе явления, подобного хемотаксису (см.: Давиташвили, 1961).

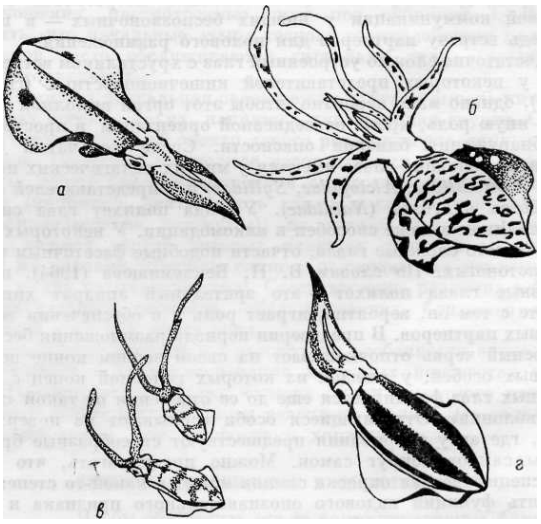

Рис. 3. Изменение окраски и положения щупалец у взрослых (а, *б, г)* и молодых *(в)* кальмаров *Sepioteuthis sepioidea* (из: Moynihan, 1975).

У членистоногих среди представителей хелицеровых предметное зрение, играющее существенную роль во внутривидовой коммуникации, развито у некоторых паукообразных (объединяющих, среди прочих, скорпионов, пауков и клещей).

Подавляющее большинство паукообразных обладает несовершенным зрительным аппаратом, который в лучшем случае улавливает движение крупных объектов, выделяющихся темным пятном на общем окружающем фоне (сигналы опасности). Скорпионы, например, узнают себе подобных лишь на расстоянии 2—3 см. При таких условиях рассредоточение особей (территориальность в широком смысле слова) не может регулироваться средствами дистантного зрения, а поиски полового партнера обеспечиваются в основном за счет обоняния. При встрече половых партнеров лицом к лицу дальнейшее развитие их отношений, приводящее к передаче сперматофора от самца к самке или к копуляции, регулируется главным образом за счет длительного обмена тактильными и химическими сигналами (см., например: Alexander, 1962).

Вместе с тем у некоторых хищных пауков, не строящих тенет, имеет место сравнительно хорошо развитое зрение. Например, пауки-крабы (сем. Thomisidae) замечают добычу на расстоянии до 20 см. Пара длиннофокусных «главных» глаз у

пауков-скакунов сем. Salticidae снабжены крупными хрусталиками и глазодвигательными мышцами, что позволяет хищнику следить за перемещениями жертвы, не меняя положения собственного тела. В этой обширной группе (около 3 тыс. видов) зрение играет важную роль и в обеспечении встречи половых партнеров: если самцуамазать глаза, он теряет способность опознавать самок своего вида (чего не происходит при той же операции с самцами тенетных пауков, разыскивающих самок в основном при помощи обоняния — см.: Ланге, 1969; Догель, 1975). Большинство пауков ведет одиночный образ жизни (хотя существуют и «социальные» виды — см.: Burgess, 1976; Беэр, 1983). Стремление к самоизоляции проявляют особи обоих полов. «Персональное пространство» у самцов паука-волка *Schizosoca crassipes* при встрече двух самцов на дистанции 3—-5 см они вступают в агонистические взаимодействия (Asprey, 1977). В такие моменты у них, как и у многих других видов, имеет место сигнализация движущимися конечностями (рис. 89). Она наблюдается, например, при столкновениях самцов, которые в период размножения собираются по нескольку на тенетах одной самки (Rovner, 1968). В первый момент встречи половых партнеров, когда самка проявляет открытую агрессивность к приближающемуся самцу, дифференцированные движения его брачного танца выступают, вероятно, в качестве стимулов, затормаживающих антагонизм самки. Наиболее известны брачные танцы у бродячих пауков-волков (сем. Lycosidae) и, особенно, пауков-скакунов (сем. Salticidae), но они описаны также у подстерегающих добычу пауков-крабов (Dondale, 1967) и у некоторых тенетных пауков, у которых самцы, в отличие от самок, не строят ловчих сетей (Rovner, 1968).

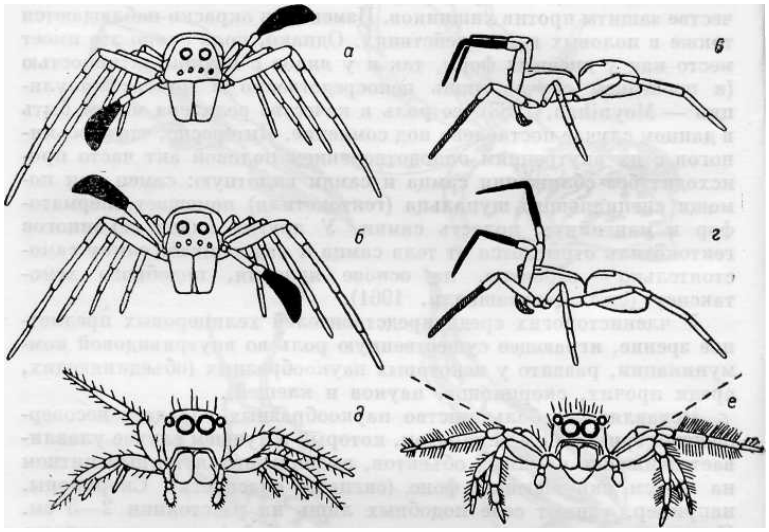

Рис. 4. Брачные (а, *б, д)* и угрожающие (в, *г, е)* демонстрации 2 европейских видов пауков семейства Lycosidae (*а—г*) и 2 южноамериканских видов семейства Salticidae (*д, е)* (из: Bristowe, Locket, 1926; Crane, 1949).

Парные фасеточные глаза у многих высших ракообразных сидят на подвижных стебельках, что обеспечивает их высокую мобильность (Fay, 1973). В

зрительных трактах имеется большое число сенсорных входов от статоцистов и механорецопторов (Pros-ser, 1977). Водные хищные формы (например, *Stomatopoda)* могут опознавать объекты, сопоставимые с ними по размерам, на расстоянии не менее 5—13 см и на такой дистанции вступают в агони-стические взаимодействия с себе подобными и с особями близких видов (Hazlett, 1972). Полусухопутные и сухопутные формы, относящиеся, в частности, к трибам Paguridea (некоторые раки-отшельники, пальмовый вор *Birgus latro)* и Brachygmata (сем. Ocypodidae и Graspidae*)*, способны к обнаружению крупных движущихся объектов с расстояния порядка 5—10 м. Многие такие виды образуют компактные поселения в приливно-отливной зоне, в пределах которых обладатели соседних нор находятся во взаимном визуальном контакте, но поддерживают известную степень рассредоточения и самоизоляции. Например, у краба-привидения *Ocypode ceratophtalmus* самец не позволяет другим особям своего вида и пола рыть жилую нору ближе чем в 70 см от своей собственной норы (Lighter, 1978). Такого рода элементы территориальности обнаружены и у ряда водных десятиногих из отделов Astacira и Апотira. Например, при содержании нескольких раков-отшельников *Petrochirus diogenes* в одном аквариуме наиболее сильный из них систематически уничтожает всех своих соседей (Hazlett, 1972). Поскольку раки-отшельники перемещаются вместе со своим убежищем (раковина моллюска), здесь мы имеем дело с явлением типа «подвижных территорий» (см.: Панов, 1983г). У крабов рода *Petrolisthes (*Anomura, триба Galateidea*,* сем. Porcellaniiudae) описана временная территориальность самцов, приуроченная к периоду размножения: самец охраняет участок радиусом в несколько сантиметров вокруг самки или гарема из нескольких самок, не подпуская сюда других самцов своего вида (Molenock, 1975).

Визуальная сигнализация, относимая к категории агрессивного, агонистического и территориального поведения, осуществляется у ракообразных разнообразными движениями ногочелюстей, хватательных ног, снабженных клешнями или подклешнями, и ходильных ног. Эти органы имеют нередко яркую или контрастную окраску. У манящих крабов резко выражен половой диморфизм в строении клешней: у самки обе клешни одинаково небольшой величины, а у самцов одна клешня по размерам соответствует таковой самок и используется во время кормления, тогда как вторая сильно увеличена и служит орудием нападения и защиты, равно как и инструментом дистантной сигнализации (визуальной и акустической). Наряду с функцией внутривидовой сигнализации демонстрирование ярко окрашенных клешней у некоторых видов несет также апосематическую функцию сигнала, отпугивающего хищников (Cott, 1950).

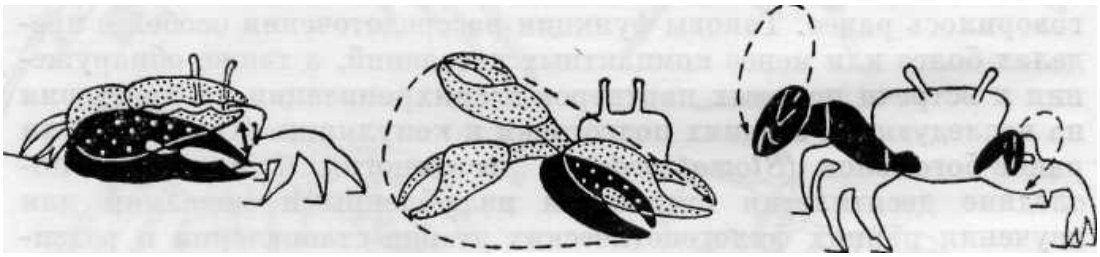

Рис. 5. Стереотипы размахивания клешней у 3 видов манящих крабов рода *Uca* (из: Heymer, 1977).

Существенно то, что одни и те же (или очень похожие) движения конечностей, используемые на расстоянии в качестве визуальных сигналов, при тесном сближении осуществляют тактильную сигнализацию либо служат средством приложения физического усилия — толчка, удара, схватывания и отбрасывания противника. В качестве дистантного визуального сигнала размахивание клешней у манящих крабов из сем. Ocypodidae *(Dotilla, Uca, lieloecious, Hemiplax)* и Graspidae служит одновременно элементом территориального (агонистического) поведения и обеспечивает привлечение самки демонстрирующим самцом. Показано, что самец по-разному ведет себя в отношении моделей, обладающих и не обладающих увеличенной клешней (Salmon, Stout, 1962). В момент приближения самки к демонстрирующему самцу интенсивность его сигнализации клешней резко увеличивается. У разных видов манящих крабов характер этой сигнализации неодина: клешня может совершать движения в горизонтальной или в вертикальной плоскости, выставляться вбок, вперед или вверх, далее оставаясь неподвижной и т. д. (Altevogt, 1972) (рис. 5). Внутри плотного поселения манящих крабов демонстрации каждого данного самца стимулируют аналогичную активность у его соседей.

Наряду с такого рода двигательными территориальными сигналами зрительное сигнальное поле может формироваться и совершенно иными средствами. У краба *Ocypode saratan* каждый самец сооружает около своей норы холмик из песка. Появление этого визуального сигнала стимулирует такую же «строительную» деятельность у живущих по соседству конспецифических самцов. Песчаные пирамидки служат также ориентиром для самки при поисках ею самца (Linsemair, 1967).

У ракообразных зрительная сигнализация может способствовать также синхронизации полового поведения самца и самки. Копуляции зачастую предшествует длительное совместное пребывание половых партнеров, во время которого самка готовится к линьке, поскольку у многих видов ракообразных нормой является спаривание самца с только что перелинявшей самкой, покровы которой в этот момент еще не затвердели. В период совместного пребывания самец или удерживает самку клешнями в так называемом положении рукопожатия (Бирштейн, 1968), или охраняет ее от других

самцов на временной территории (см. выше). В последнем случае взаимоотношения самца и самки регулируются за счет совместного действия тактильных (взаимные касания хватательными и ходильными ногами, пребывание в прямом телесном контакте), химических (похлопывание партнера антеннами) и визуальных сигналов. Например, у водных крабов *Petrollsthes* в качестве одного из визуальных сигналов со стороны самца выступает вибрация ногочелюстей, окрашенных у одних видов в красный, а у других — в синий цвет[2]. При этом клешни самца, украшенные яркими пятнами тех же цветов, занимают такое положение, при котором они не заслоняют собой его вибрирующие ногочелюсти. Вероятно, важным визуальным сигналом со стороны самки служат характерные движения почесывания с помощью особым образом видоизмененной пары ходильных ног. Эти движения связаны с подготовкой самки к линьке (Molenock, 1975). Интересно, что феромоны мочи самки стимулируют моторику поведения ухаживания у самца даже при отсутствии его зрительных контактов с самкой (Gleeson, 1980).

Помимо сигнализации, обслуживающей территориальное и половое поведение, у некоторых ракообразных обнаружено явление взаимной визуальной стимуляции особей в сфере питания (social facilitation — см.: Hazlett, 1972).

Среди трахейнодышащих представители многоножек характеризуются весьма несовершенным зрением, а внутривидовая коммуникация у.них базируется основном на сигналах химической природы. Что касается насекомых, то здесь для целого ряда групп зрение является чрезвычайно важным или даже ведущим инструментом ориентации в пространстве. Таковы, в частности, виды-антофаги (пчелы, шмели) и хищные насекомые, активно разыскивающие своих жертв. Среди облигатных хищников, широко использующих зрение при общении с себе подобными, прежде всего следует назвать стрекоз. Многие виды этого отряда проявляют ярко выраженное территориальное поведение (Pajunen, 1966; Campanella, 1975; Heymer, 1977). В отличие от ранее рассмотренных беспозвоночных территориальность у некоторых стрекоз во многом приближается к таковой у позвоночных животных, ибо здесь охраняется не убежище (как, скажем, у манящих крабов), а значительный участок пространства, предоставляющий его хозяину одновременно кормовую базу и гарантию невмешательства со стороны взаимодействия с половым партнером. У крупной африканской стрекозы *Platycypha caligata* хозяин территории при конфликтах с нарушителями границы демонстрирует на лету красные внутренние стороны поднятых и вибрирующих лапок, а при появлении самки — их белые наружные поверхности. После копуляции он не

---

[2] Мнения о возможности различения цвета крабами противоречивы (см.: Altevogt, 1957; Molenock, 1975).

допускает других самцов в пределы своей территории, где оплодотворенная им самка готовится к яйцекладке (Robertson, 1982). У этого и ряда других видов стрекоз описаны особые демонстративные полеты самца, направленные на привлечение самки к месту яйцекладки (Heymer, 1977). Показано, что у стрекоз, как и у позвоночных, территориальное поведение может служить эффективным регулятором плотности популяции (Kaiser, 1975). Сходные формы территориального поведения самцов существуют и у некоторых перепончатокрылых (Alcock, 1979).

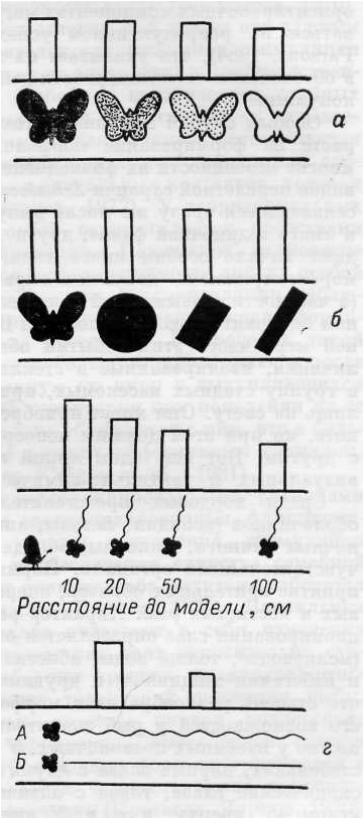

Рис. 6. Интенсивность реакции самцов бабочки *Satyrus semele* на модели разного цвета (*а*), разной формы (*б*), предъявляемые с разного расстояния (*в*) и движущиеся по волнистой или по прямой траектории (*г*) (из: Tinbergen, 1978).
Интенсивность реакции (погоня за моделью), показанная *столбиками,* мало зависит от цвета модели, не зависит от ее формы и увеличивается при сокращении дистанции и при движении модели по волнистой траектории.

У насекомых, лишенных дистантной акустической сигнализации, встреча половых партнеров не всегда обеспечивается с помощью зрения. Например, у блох самец и самка не реагируют друг на друга на расстоянии, так что обмен тактильными (и, вероятно, химическими сигналами) начинается только после того, как особи обнаружили присутствие друг друга в момент соприкосновения их антенн (Humpries, 1967). У многих двукрылых опознавание вида и пола происходит методом проб и ошибок путем многократных садок самца как на самок, так и на самцов (Thomas, 1950). В противоположность этому, во многих группах (например, у жесткокрылых — Michelsen,

1966) имеет место дистантное обнаружение полового партнера с помощью зрения. У светляков сем. Lampyridae это возможно даже в полной темноте — за счет обмена видоспецифическими световыми сигналами между готовыми к размножению самцом и самкой. У стрекоз *Leucorrhinia* самец с расстояния нескольких метров устремляется к самкам как своего, так и близких видов, но лишь на короткой дистанции опознает конспецифическую самку, руководствуясь формой ее брюшка (Pajunen, 1964). Эксперименты с моделями показывают, что в опознавании самцом самки играют роль и ее окрасочные признаки (Robertson, 1982). Сходная картина ступенчатости процесса обнаружения-опознавания описана у чешуекрылых и перепончатокрылых, причем генерализованные дистантные зрительные сигналы (рис. 6) не обеспечивают адекватного опознавания, так что ошибка часто обнаруживается лишь при тактильном контакте, во время попытки садки (Raw, 1976). В этот момент в действие вступают, помимо тактильных, также сигналы химической природы. У некоторых бабочек в момент сближения самца с самкой он опознает ее принадлежность к своему виду не только на основе химических сигналов, но и ориентируясь на характер окраски ее крыльев (Hidaka, Yamashita, 1976).

Взаимоотношения половых партнеров в период между их первой встречей и копуляцией наилучшим образом изучены, вероятно, у плодовых мушек *Drosophila.* После сближения мух на расстояние, с которого возможно предметное восприятие облика партнера, воспринимаемого в качестве «генерализованного зрительного стимула» (Brown, 1965), самец и самка обмениваются целой серией сигналов разных модальностей — визуальных (приподнимание самцом ног передней и средней пар, изменение положения крыльев), тактильно-химических (прикосновение ротовых органов самца к генитальной области самки) и акустических (вибрация крыльев у самца) сигналов. В качестве важных оптических регуляторов взаимодействия рассматриваются также действия, ведущие к изменению ориентации партнеров друг относительно друга: приближение, обход самцом самки, его остановки перед ней и т. д. Возникающие мутационные изменения в этих ориентировочных компонентах могут существенным образом сказываться на репродуктивном успехе мутантных самцов (Erman, Parsons, 1984), что указывает на важность такого рода факторов в обеспечении согласованности действий половых партнеров перед копуляцией.

Особый случай влияния зрительных контактов в раннем возрасте на формирование морфологического облика имаго и на многие особенности их физиологии на стадии имаго описан у ряда видов перелетной саранчи *Schistocerca, Locusta* и др. Личинки, рассеивающиеся сразу же после вылупления из яиц, превращаются в имаго «одиночной фазы»; другие, развивающиеся в скоплениях, дают начало особям иного типа, отличающимся от одиночных морфометрически, деталями окраски, особенностями поведения (в частности, повышенной двигательной активностью) и пониженной

плодовитостью. Как показал Шовен (Chauvin, 1970), по крайней мере часть этих событий обязаны зрительной стимуляции: личинки, изолированные в стеклянных пробирках, помещенных в группу стадных насекомых, приобретают стадную окраску, но лишь на свету. Они могут приобрести такой тип окраски и в темноте, но при этом должны непосредственно контактировать друг с другом. Вот еще один яркий пример комплексного действия визуальных и тактильно-химических стимулов.

Среди хордовых представители бесчерепных (ланцетники), оболочников (асцидии, сальпы, аппендикулярии), а также позвоночных (миноги, миксины) обладают лишь примитивными светочувствительными органами. Парные глаза, обеспечивающие восприятие зрительных образов, впервые появляются здесь у хрящевых и костистых рыб. Характер расположения, строения и функционирования глаз определяется особенностями их местообитаний (мелководье, толща воды, абиссаль), экологии (способы питания и избегания хищников) и другими особенностями биологии, так что степень разнообразия в морфологии зрительного аппарата и его возможностей у рыб значительно превышает все то, что известно у наземных позвоночных. У рыб описаны глаза на длинных стебельках, парные глаза с двумя хрусталиками в каждом, телескопические глаза, глаза с оптической осью, направленной под углом 45° кверху, и т. д. У видов, закапывающихся в грунт, глаза зачастую редуцированы, а у некоторых пещерных форм вообще отсутствуют (Протасов, Сбикин, 1970).

В целом, однако, для большинства дневных рыб зрение является важнейшим инструментом ориентации в пространстве. Его возможности в сфере межвидовых отношений и внутривидовой коммуникации во многом определяются степенью прозрачности воды и, разумеется, уровнем освещенности. Такие рыбы, как кефаль и ставрида длиной 5.5 см, четко различают партнеров одного с ними размера на расстоянии около 0.5 м при освещенности 0.01 лк и за 1.0—2.7 м при 100 лк (Протасов, 1978). Иногда дают и гораздо более высокие оценки дальности видения (до 25 м), полагая, что для крупных рыб здесь единственным лимитирующим фактором служит прозрачность среды (Богатырев, 1970).

Ведущая роль зрения в жизни многих рыб делает его важным регулятором их совместной деятельности (взаимная стимуляция в сфере питания, синхронный уход от опасности) и пространственной организации группировок особей. У пелагических стайных рыб важнейшим фактором поддержания целостности так называемой ходовой стаи является оптомоторная реакция, заставляющая рыб следовать в одном направлении примерно с одинаковой скоростью. К ночи, с потерей рыбами визуальных контактов, ходовая стая рассеивается до утра (Радаков, 1972). У территориальных видов рыб рассредоточение особей осуществляется средствами дистантной визуальной сигнализации. Подвижное равновесие между стремлением обосноваться в сфере

видимости других особей своего вида и стремлением к эффективной самоизоляции наблюдается у тех видов, самцы которых в период размножения формируют компактные колониальные поселения. В пределах такой колонии каждый самец охраняет небольшую территорию, а после посещения ее самкой — отложенную ею икру и вылупляющихся из нее мальков. Хозяин каждой территории при появлении на ее границе другого самца стремительно сближается с ним, что в большинстве случаев само по себе служит эффективным сигналом, вызывающим бегство пришельца (Colgan et al., 1981).

Наряду с такого рода недифференцированными сигналами у рыб описаны и гораздо более специализированные, функционирующие в качестве сигналов угрозы, подчинения, стимуляции половой активности партнера и обеспечения единства семейной группы у тех видов, у которых один или оба родителя заботятся о потомстве (обзор см.: Протасов, Дарков, 1970). Визуальные компоненты такого рода сигналов включают в себя изменения окраски (обычно у самцов), положения тела относительно субстрата, отдельных органов (жаберных крышек, плавников) относительно оси туловища, а также траекторий движения рыбы, ориентированного на значимые объекты внутри оптического сигнального поля (граница территории, выстроенное самцом гнездо и т. д.) (рис. 92). У глубоководных форм внутривидовая и межвидовая коммуникация зачастую осуществляются с использованием биолюминисцентного свечения (Протасов, Дарков, 1970).

Адекватное поведение особи по отношению к другим членам стаи, территориальным соперникам или половому партнеру во многом определяется врожденными реакциями на обобщенные конфигурации зрительных стимулов — так называемые релизерные схемы. Такова жестко запрограммированная реакция орального контакта самки с анальным плавником самца, несущим контрастные глазчатые пятна (рис. 7), у тех видов *Haplochromis,* где самка вынашивает оплодотворенную икру во рту. Сразу после икрометания она забирает икру в рот и как бы в продолжение этого действия начинает прикасаться губами к имитирующим икринки пятнам на анальном плавнике самца. Тот выпускает молоку, и икра оплодотворяется непосредственно во рту самки.

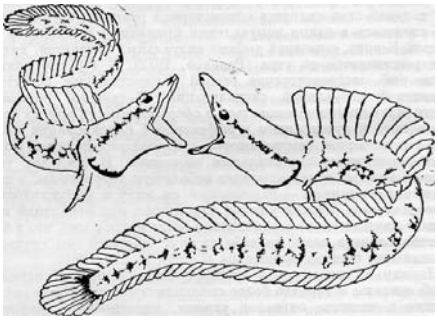

Рис. 7. Территориальный конфликт между самцами *Chaenopsis ocellata* (Blennidae) (из: Wilson et al., 1973).

Многочисленные опыты с предъявлением рыбам грубых моделей показывают, что те или иные особенности внешнего облика «компаньона» существенны для прочих особей в одних ситуациях и не существенны в других. Например, у меченосца *Xiphophorus helleri* сильно удлиненный анальный плавник самца (гоноподиум), как ни странно, не является значимым визуальным стимулом для самок, но весьма значим во взаимоотношениях самцов, выступая в качестве главного релизера их взаимных агрессивных реакций (Hemens, 1966). Пигментированное пятно вблизи урогенитального отверстия у самок ряда видов *Gambusia* является для самца своего рода мишенью, куда он направляет кончик гоноподиума в момент копуляции. Этот стимул обладает настолько мощным релизерным эффектом, что в случае предъявления самцу грубой модели с темным пятном в грудной, а не в анальной области самец меняет обычное направление подхода к «самке» на обратное и направляет гоноподий в нетипично расположенное пятно (рис. 94). Другие примеры реагирования рыб на сильно схематизированные релизеры показаны на рис. 7.

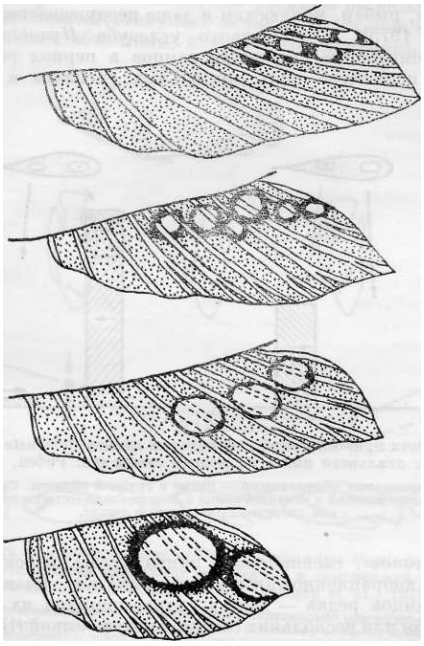

Рис. 8. Глазчатые пятна на анальном плавнике 4 видов африканских цихлидовых рыб (из: Heymer, 1977).

В контрасте с подобным автоматизмом реагирования на простые релизерные схемы стоит способность рыб соотносить их с общими размерами объекта. При демонстрации самцу сильно уменьшенного фотографического изображения другого самца того же вида последний воспринимается как жертва. То же изображение, сопоставимое с размерами «зрителя», вызывает у него агрессивную реакцию. Наконец, сильно увеличенное изображение расценивается в качестве хищника и обращает самца в бегство.

Отметим также, что у мальков, возможно, отсутствует запечатление на окраску, существенное в явлении полового импринтинга у птиц (Weber, Weber, 1976).

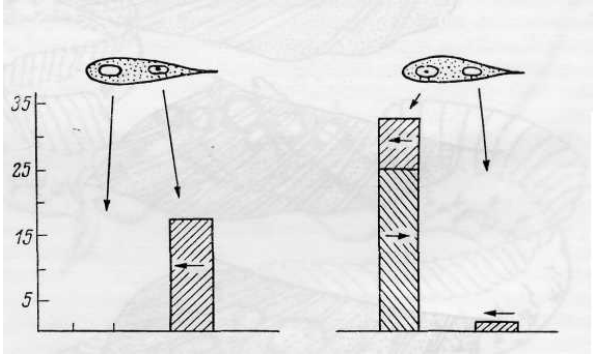

Рис. 9. Частота прикосновений гоноподиума самцов *Gambusia aurata* к имитации анального пятна на модели самки (из: Peden, 1973).
а — пятно в нормальном положении; б — пятно в грудной области. Столбиками показана частота прикосновений и подходов самца к модели сзади (естественнjt направление) или спереди. Объяснения в тексте.

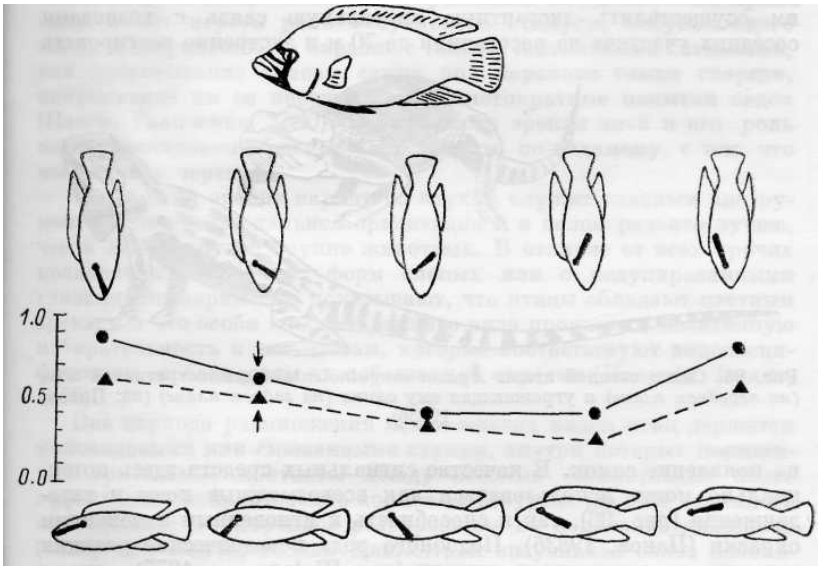

Рис. 10. Частота агрессивных реакций самцов цихлиды *Haplochromis burtoni* на модель с естественным (показано стрелками*)* и измененным положением черной головной полосы (по: Heilihenberg et al., 1972).
Реакция более интенсивна в ответ на предъявление вертикально ориентированной модели *(кружки),* нежели горизонтальной *(треугольники),* поскольку во время конфликтов самцы этих рыб обычно обращены головой вниз. Максимальна реакция на модели, отличаюоиеся по расположению головной полосы от оригинала *(верхний рисунок).*

Среди амфибий у представителей безногих зрение вторично утрачено в связи с их роющим образом жизни. У хвостатых (тритоны, саламандры и др.) у ряда видов хорошо развит половой дихроматизм, что косвенно свидетельствует в пользу возможности узнавания конспецифического полового партнера с помощью зрения. Однако доминирующими модальностями в сфере половых отношениq являются здесь обоняние и

тактильная чувствительность (Марголис, Мантейфель, 1978). У саламандр опознавание пола при встрече двух особей происходит лишь при непосредственном телесном контакте — по способу проб и ошибок (Joly, 1966). Самцы обыкновенного тритона *Triturus vulgaris* при содержании отдельно от самок адресуют брачные демонстрации другим самцам своего вида, рыбам, моллюскам и даже неодушевленным объектам (Halliday, 1975). У сибирского углозуба *Hynobius keiserlingi* описаны компактные скопления самцов в период размножения. Хотя не исключена роль зрительных сигналов в формировании этих «токов», главная роль принадлежит, вероятно, обонятельным и вибрационно-тактильным стимулам. Взаимная агрессивность самцов редка — даже в случае попыток их спаривания друг с другом или нескольких самцов с одной самкой (Берман и др., 1983). У совершенно слепых форм (таких, как *Proteus anguensis*) границы территорий обозначаются химическими метками (Briegleb, 1962).

Территориальность, поддерживаемая средствами акустической и визуальной сигнализации, сравнительно широко развита среди бесхвостых амфибий, в частности — у полуводных и древесных лягушек. Самцы охраняют или небольшие территории диаметром порядка 1 м в скоплениях типа токов (см.: Панов, 1983а), или значительно более обширные участки вдоль берега водоема. Например, самцы *Rana catesbiana* способны контролировать береговые «линейные» территории протяженностью до 9—25 м (Wiewandt, 1969). Вторжение конкурентов отражается стремительным продвижением хозяина в сторону нарушителя границы. Специфическне сигналы угрозы при этом отсутствуют. В брачном поведении бесхвостых зрение играет роль лишь в момент сближения с потенциальным половым партнером, после чего дальнейшие взаимодействия осуществляются с помощью тактильных, вибрационных и акустических стимулов. Самец в состоянии полового возбуждения проявляет позитивную реакцию на весьма широкий диапазон зрительных стимулов, начиная от самцов своего вида и кончая такими объектами, как красная мыльница или шарик для игры в пинг-понг. Необходимым условием реакции амплексуса (обхватывания самцом объекта влечения) является определенный характер движения такого объекта (Мантейфель, 1977).

В отличие от амфибий у многих рептилий зрение является главным каналом связи со средой и ведущим инструментом ориентации в пространстве и при взаимодействии с себе подобными (Madison, 1977). В частности, у тех видов ящериц, которые обитают в открытых ландшафтах (например, относящиеся к обширному роду *Agama*), мы наблюдаем высоко развитые формы территориальных отношений среди самцов, отличающиеся от территориальности у птиц лишь отсутствием акустической сигнализации. У *Agama sanguinolenta* самцы охраняют индивидуальные участки диаметром до 50 м, причем действенность такой охраны обеспечивается регулярным патрулированием границ территории (Панов, 1983а). Такое поведение является новоприобретением рептилий,

сближающим их территориальное поведение с наиболее высокоразвитыми его формами у птиц и млекопитающих. Самцы степной агамы обладают прекрасным зрением. В сочетании с тенденцией занимать наиболее высокие точки в пределах своих территорий (так называемый hilltoping — Shields, 1967) это позволяет им осуществлять дистантную визуальную связь с хозяевами соседних участков на расстоянии до 70 м и экстренно реагировать на появление самок. В качестве сигнальных средств здесь потенциально могут использоваться как всевозможные позы и телодвижения (рис. 96), так и способность к мгновенным изменениям окраски (Панов, 19836). Подобного рода поведенческие реакции описаны у многих видов ящериц (см.: Biology..., 1977), однако их сигнальное значение требует дальнейших углубленных исследований (Jenssen, Hover, 1976). Вполне очевидно, что ящерицы решают сложные задачи по распознаванию цветов и конфигураций (Dücker, Reush, 1973). Вместе с тем в опытах было показано, что перекрашивание горловой складки кожи, используемой самцами многих видов в демонстративном поведении (рис. 96), мало сказывается на привлекательности самца для самок, тогда как хирургическая операция, не позволяющая самцу растягивать горловую складку в виде мешка, резко снижает его успех у самок (Crews, 1975).

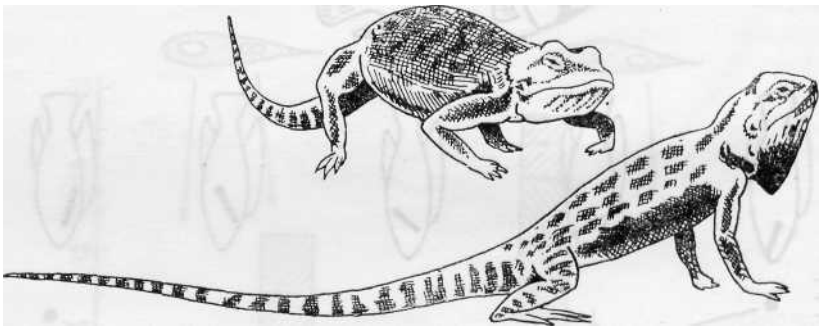

Рис. 11. Самец степной агамы *Agama sanguinolenta* в демонстративной позе *(на переднем плане)* и угрожающая ему самка *(на заднем плане)* (из: Панов, 1983*б*)

Важную роль зрение играет, по-видимому, и во внутривидовых отношениях у крокодилов, но гораздо менее значимо в коммуникации у наземных черепах. Так, у *Testudo horsjieldii* территориальное поведение в строгом смысле слова отсутствует, а поиски самцом самок основаны главным образом на систематическом прочесывании им местности и на восприятии звуков, генерируемых при перемещениях самки (шуршание травы, стук панциря о субстрат).

С помощью зрения самец способен обнаружить самку (и то лишь движущуюся) в совершенно открытой местности с расстояния не более 10 м. Самец, которого нерецептивная самка сбросила с себя при его попытке сделать садку, испытывает трудности в повторном обнаружении партнерши и при этом пытается копулировать с камнем или с носком сапога стоящего рядом наблюдателя. При ухаживании самца

за самкой при попытках копуляции он производит непрерывные, более или менее ритмичные покачивания головой в вертикальном направлении. Это движение в принципе может играть роль визуального стимула, побуждающего самку к спариванию — наравне с такими тактильными сигналами, как просовывание головы самца под карапакс самки спереди, покусывание им ее передних лап, многократные попытки садок (Панов, Галиченко, 1980). Возможности зрения змей и его роль во внутривидовом общении сопоставимы, по-видимому, с тем, что мы видим у черепах.

Среди птиц зрение наряду (вместе со слухом) служит главным инструментом ближней и дальней ориентации и в целом развито лучше, чем в любой другой группе животных. В отличие от всех прочих позвоночных здесь нет форм слепых или с редуцированными глазами. Эксперименты показывают, что птицы обладают цветным зрением и что особи каждого данного вида проявляют позитивную избирательность к тем цветам, которые соответствуют видоспецифическим особенностям их собственной окраски (Ильичев, Вилкс, 1978).

Вне периода размножения особи многих видов птиц держатся моновидовыми или смешанными стаями, внутри которых постоянные зрительные контакты между особями обеспечивают более эффективное использование кормовых ресурсов (за счет взаимного подражания) и экстренное реагирование на появление хищников (обзор см.: Панов, 1983а). Дистантная визуальная связь используется также во время протяженных сезонных миграций. Вместе с тем немало видов придерживаются территориального способа существования как в период размножения, так и во время пролета и зимовок. Рассредоточение семейных групп в сезон гнездования, равно как и особей, мигрирующих и зимующих в одиночку, в значительной степени регулируется дистантной визуальной сигнализацией. У оседлых территориальных видов, обитающих в открытых ландшафтах, рассредоточение особей или их преемственных группировок поддерживается средствами визуально-акустической сигнализации на протяжении круглого года.

У многих видов, особенно из числа тех, которые привязаны к открытым местообитаниям, важным элементом территориального поведения являются специфические демонстративные полеты, одновременно выполняющие и функцию привлечения полового партнера. Эффектные воздушные демонстрации, служащие той же цели, а также способствующие синхронизации половой активности самца и самки в формирующейся паре, описаны и у видов, лишенных истинной территориальности (рис. 1). Как правило, демонстративный полет представляет собой комплексный визуально-вокальный сигнал.

Многие виды птиц в период размножения формируют компактные скопления. Таковы, во-первых, колониальные виды, для каждого из которых существует свой оптимум

плотности гнездования, построенный на компромиссе двух противоположных тенденций: стремления находиться в постоянных визуальных контактах с себе подобными и взаимного антагонизма между ближайшими друг к другу соседями (рис. 12). Тот же принцип сохраняется внутри группировок сексуально активных самцов, коллективные демонстрации которых служат источником визуальных и вокальных сигналов, привлекающих сюда готовых к спариванию самок.

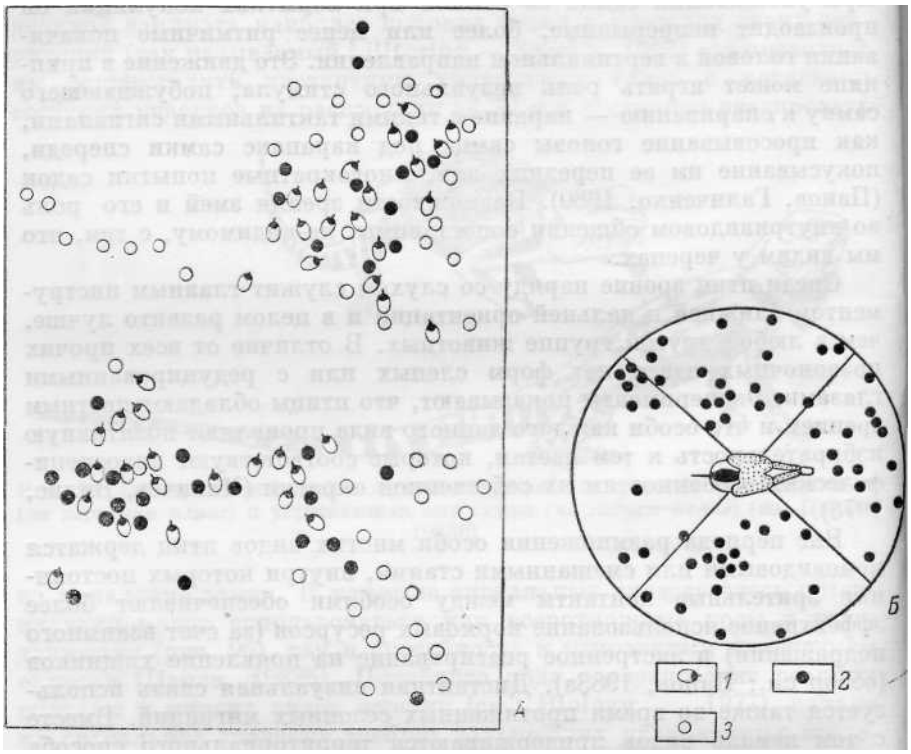

Рис. 12. Порядок заселения пестроносыми крачками *Thalasseus sandvicensis* участка местности, на котором выставлены чучела птиц этого вида *(А),* и суммарная картина расположения гнезд относительно чучел *(Б)* (по: Veen, 1977).
1 — чучела; *2* — гнезда, яйцекладка в которых началась до 26 мая (верхняя *группа)* и до 5 июня *(нижняя группа); 3* — гнезда, в которых яйцекладка началась позже указанных сроков. В огромном большинстве случаев гнезда закладываются по бокам и сзади, но не спереди чучела.

Для ряда видов, у которых самцы собираются на такого рода токах, характерны любопытные формы так называемой предметной деятельности, за счет которой место тока приобретает роль весьма значимого элемента зрительного сигнального поля. Например, в местах сборищ самцов черно-белого манакина *Manacus manacus* (из неотропического сем. *Pipridae)* каждый из них регулярно производит очистку от листьев и растительной ветоши своей индивидуальной площадки, посреди которой возвышается вертикальный стволик куста, с которого самец также обрывает все листья. Синхронные демонстрации самцов заключаются в том, что они крутятся в горизонтальной плоскости вокруг этих стволиков и время от времени перескакивают на соседние прутики, производя при этом особые механические звуки с помощью своих крыльев (Snow, 1962). Расчистка самцом места своих постоянных демонстраций описана и

у видов, у которых самцы не образуют компактных токов, например у фазана-аргуса *Argusianus argus*. По мнению Девисона (Davison, 1982), чрезвычайно экстравагантные позы самца аргуса, демонстрирующего самке сотни глазчатых пятен на своих крыльях и хвосте, являются своего рода суперстимулом, имитирующим присутствие одновременно многих особей, как это имеет место на типичных токах у других видов птиц (рис. 13).

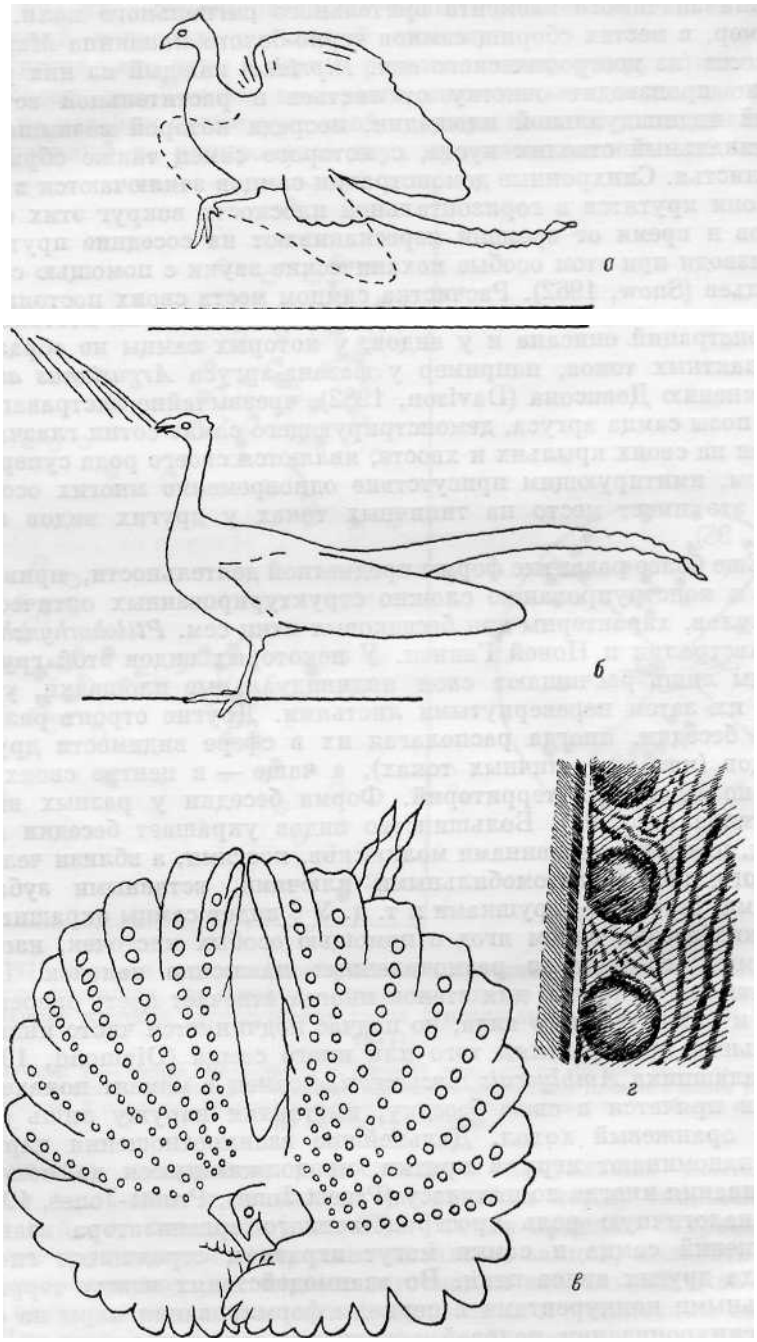

Рис. 13. Самец фазана-аргуса *Argusianus argus,* расчищающий свою токовую площадку взмахами крыльев при взлете (в) или выбрасывая ветки за ее пределы *(б)* и демонстрирующий перед самкой (в) (из: Davison, 1982); г — глазчатые пятна на крыльях самца (из: Darwin, 1871).

Еще более развитые формы предметной деятельности, приводящей к конструированию сложно структурированных оптических стимулов, характерны для беседковых птиц сем. *Ptilohorhynchidae* из Австралии и Новой Гвинеи. У некоторых видов этой группы самцы лишь расчищают свои индивидуальные площадки, украшая их затем перевернутыми листьями. Другие строят разного рода беседки, иногда располагая их в сфере видимости других самцов (как на типичных токах), а чаще — в центре своих довольно обширных территорий. Форма беседки у разных видов различна (рис. 14). Большинство видов украшает беседки плодами, цветами, раковинами моллюсков, костями, а вблизи человеческого жилья—автомобильными ключами, вставными зубами, очками, детскими игрушками и т. д. У 6 видов самцы окрашивают стенки беседки соком ягод с помощью особых кисточек, изготовляемых птицами из размочаленных на конце палочек. Цвет украшений и краски для стенок иногда отвечает цвету оперения, глаз и клюва данного вида, но подчас подчиняется чисто индивидуальным пристрастиям того или иного самца (Diamond, 1982). У *Amblyornid mackgregoriae* самец в момент появления самки прячется в свою беседку, выставляя наружу лишь свой ярко оранжевый хохол. Дальнейшие взаимоотношения партнеров напоминают игру в прятки, продолжающуюся до момента спаривания иногда по получасу (Pruett-Jones, Pruett-Jones, 1983).

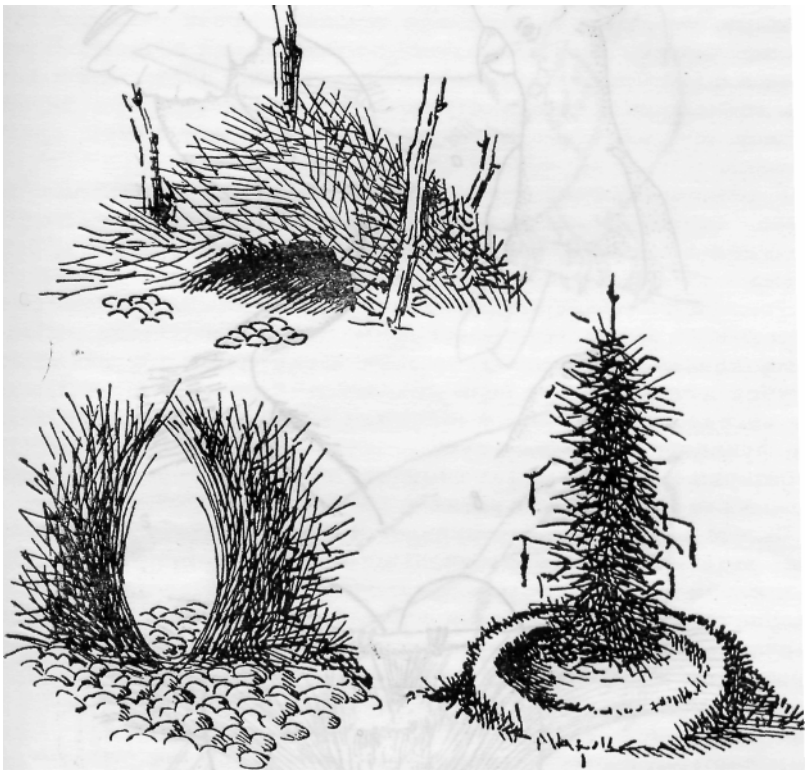

Рис. 14. «Беседки» трех видов птиц-шалашников (из: Diamond, 1982)

Аналогичную роль пространственного организатора взаимоотношений самца и

самки могут играть и строящиеся гнезда у ряда других видов птиц. Во взаимодействиях между территориальными конкурентами в периоды формирования пары на стадии синхронизации половой активности самца и самки при их подготовке к копуляции и непосредственно в момент спаривания для каждого вида птиц характерны специфические позы, в которых демонстрируются характерные покровные структуры (рис. 15) и особенности окраски. Сигнальная роль этих визуальных признаков в ряде случаев показана экспериментально. Например, закрашивание красных «эполет» у самца *Agelaius phoeniceus* (Icteridae) сильно снижает его шансы удержать за собой территорию, чего не происходит даже при лишении самца способности петь (Smith, 1972, 1976).

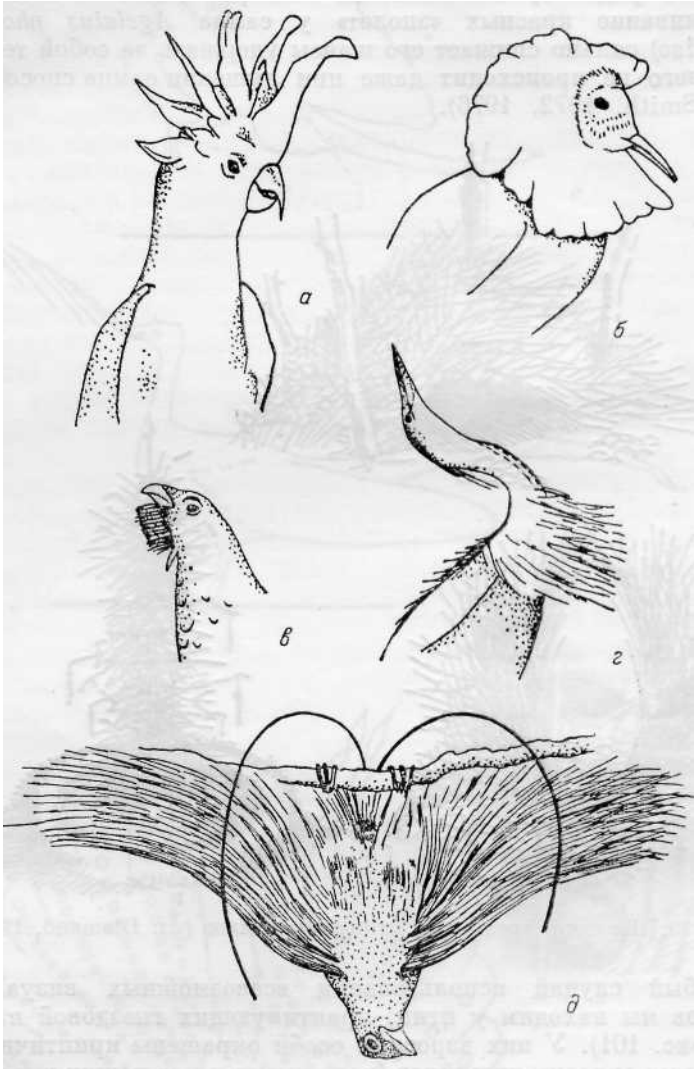

Рис. 15. Использование украшений из перьев в демонстративном поведении птиц (из: Morris, 1956).
а — попугай-какаду; б — турухтан; *в* — глухарь; *г* — серая цапля; 9 — райская птица

Особый случай использования всевозможных визуальных сигналов мы находим у птиц, практикующих гнездовой паразитизм (рис. 16). У них взрослые особи окрашены

криптично или имитируют окраску хищников (как, например, у наших кукушек), а полость рта птенцов удивительно сходна с таковой у птенцов их хозяев (Payne, 1967).

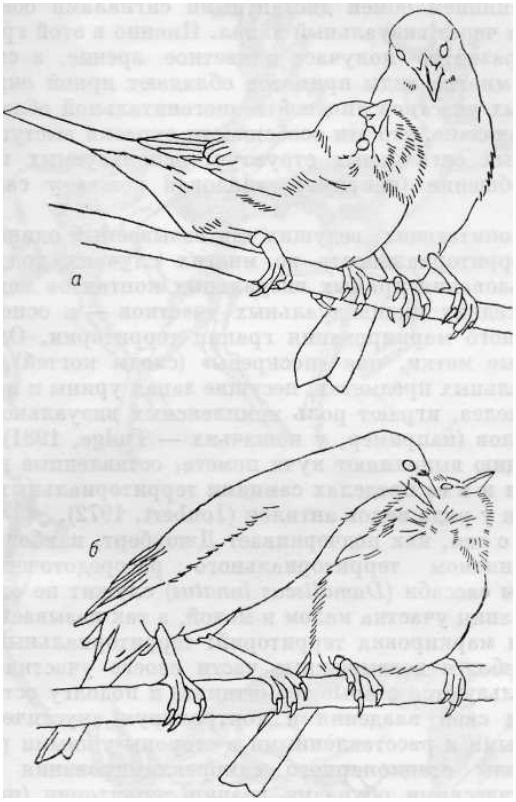

Рис. 16. Позы приглашения к чистке оперения, принимаемые паразитической воловьей птицей *Molothrus badius (а* — слева, *б* — справа) перед трупиалом *Agelaius ruficapillus* (из: Selander, 1964).
Предполагают, что эти позы блокируют агрессивность вида-хозяина, позволяя паразиту отложить яйца в его гнездо.

При всей важности зрения для большинства млекопитающих — как с дневным, так и с ночным образом жизни — во многих группах этого класса ведущей сенсорной системой является все же обоняние. В тех случаях, когда роль зрения достаточно велика в обеспечении функций добывания пищи и дистантной связи между особями, значительная часть внешней информации поступает за счет комплексных визуально-ольфакториых сигналов, а на коротких расстояниях — также с использованием стимулов визуально-тактильной природы. Вместе с тем в качестве весьма важного канала связи со средой и с себе подобными выступает зрение у обитателей открытых пространств и (или) у видов, которым свойствен групповой образ жизни. Например, у беличьих *Spermophilus* особь, помещенная в закрытое помещение посреди колониального поселения своего вида, быстро вырабатывает инструментальный рефлекс «открывания окна», причем единственным подкреплением при этом служит возможность наблюдать происходящее снаружи (Steineger et al., 1972). Среди млекопитающих зрительное общение выполняет важную роль у сумчатых, китообразных, хищных, копытных и приматов.

Фундаментальные характеристики зрения при сравнении этих групп друг с другом могут быть существенно различными, поскольку в каждой из них визуальный канал связи зачастую призван обслуживать принципиально разные биологические потребности.

Например, у ряда ластоногих, образующих в период размножения компактные лежбища, зрение развито относительно слабо, будучи ориентированным в основном на обмен визуальными сигналами ближнего действия. С другой стороны, у высших приматов с их менее развитым обонянием обмен дистантными сигналами обеспечивается в основном через визуальный канал. Именно в этой группе максимальное развитие получает и цветное зрение, в связи с чем, вероятно, многие виды приматов обладают яркой окраской меха или кожных участков лицевой и аногенитальной области. В ряде случаев показано, что эти особенности окраски выступают в качестве важных сигнальных структур, используемых при внутривидовом общении (например, «половая кожа» у самок многих обезьян).

У млекопитающих, ведущих так называемый одиночный образ жизни, территориальность во многих случаях поддерживается без использования прямых визуальных контактов между обладателями соседних индивидуальных участков — в основном путем ольфакторного маркирования границ территории. Однако такие пограничные метки, как «поскребы» (следы когтей) на земле и на вертикальных предметах, несущие запах урины и подошвенных пахучих желез, играют роль комплексных визуально-ольфакторных сигналов (например, у кошачьих — Tudge, 1981). Аналогичную функцию выполняют кучи помета, оставленные на границах территории и в ее пределах самцами территориальных копытных, в частности у ряда видов антилоп (Joubert, 1972).

Вместе с тем, как подчеркивает Джоуберт, наиболее действенным механизмом территориального рассредоточения самцов у антилопы сассаби (*Damaliscus lunatus*) служит не ольфакторное мечение границ участка калом и мочой, а так называемая статико-оптическая маркировка территорий: территориальный самец выбирает наиболее возвышенные части своего участка (для этого часто используются старые термитники) и подолгу остается здесь, осматривая свои владения и контролируя акустическую среду приподнятыми и расставленными в стороны ушными раковинами. Эти периоды стационарного саморекламирования чередуются с систематическими обходами границ территории (патрулирование), во время которых живущие по соседству самцы нередко вступают в ближний визуальный контакт и обмениваются всевозможными демонстрациями или же вступают в агонистические взаимодействия (рис. 17). Важными визуальными сигналами служат позы дефекации и уринации.

Такого рода взаимное демонстрирование территориального статуса занимает основную часть времени и у тех видов антилоп, самцы которых формируют тока. Двигательная

активность самцов в этом случае одновременно выполняет функции территориального сигнала и служит средством привлечения самок.

Рис. 17. Территориальный конфликт самцов косули *Capreolus capreolus* (а) и бегство одного из соперников в ответ на угрожающую позу второго *(б)*(из: Смирнов, 1977).

При этом визуальные сигналы, поступающие от группы демонстрирующих самцов, действуют вместе с акустическими (хоровой свист) и ольфакторными (концентрированный запах мочи и кала) (Buechner, 1974). Принципиально сходную картину являют собой лежбища таких ластоногих, как морские котики, морские львы и сивучи из сем. Ушастых тюленей и морские слоны из сем. Обыкновенных тюленей. Лежащие по соседству территориальные самцы постоянно обмениваются угрожающими демонстрациями, в силу чего каждый удерживает за собой индивидуальный участок с находящимся здесь гаремом самок.

Визуальные сигналы, используемые во внутривидовом общении млекопитающих, чрезвычайно разнообразны. Например, у парнокопытных Гайст (Geist, 1966) выделяет категорию так называемых демонстративных органов. Они могут быть рассредоточены по

всему телу, придавая специфические очертания контуру животного (удлиненная бахрома шерсти на груди, передних ногах, брюхе), или сосредоточены на голове («бороды», рога всевозможной формы). Согласно гипотезе Гайста, можно говорить об эволюционном преобразовании формы рогов, которые лишь на начальных этапах этого процесса выполняют функцию нападения и защиты, а затем через ряд промежуточных стадий приобретают значение демонстративного органа и турнирного оружия (рис. 18). Эксперименты показывают, что утрата рогов самцами оленей сильно снижает их иерархический ранг в системе доминирования и соответственно привлекательность для самок (Lincoln, 1972). Подвижность хвоста у многих видов млекопитающих также определяет его возможные сигнальные функции (Kiley-Worthington, 1976).

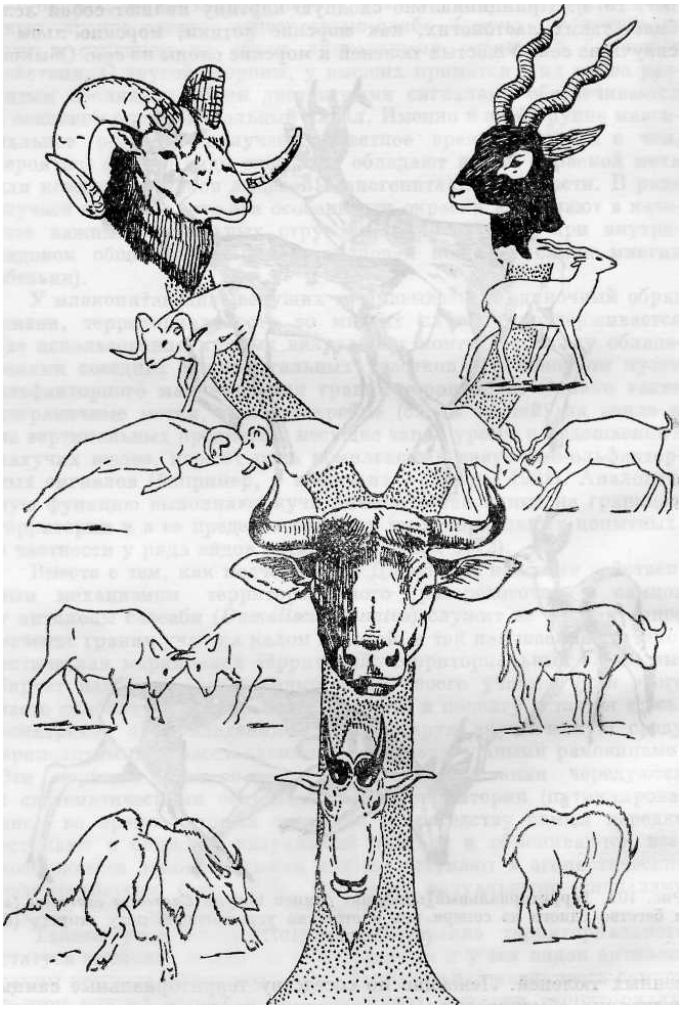

Рис. 18. Эволюция рогов и агрессивного поведения у копытных. Первая стадия — колющие рога, боковая стойка при встрече соперников, нападение сбоку. Через промежуточную стадию происходит переход к встрече соперников лицом к лицу, рога становятся средством утяжеления головы (*вверху слева*) или турнирным оружием борьбы (*вверху справа*) (из: Geist, 1966).

Значительное развитие лицевой мускулатуры у млекопитающих предоставляет им еще один, совершенно новый источник визуальной коммуникации — именно, мимические сигналы (рис. 19). В сигнальном репертуаре у ряда видов приматов (в том числе — у человекообразных обезьян) важное место занимают действия с использованием объектов окружающей обстановки. Таковы, например, сигналы угрозы у шимпанзе, состоящие в интенсивном раскачивании рукой ветви дерева, или же особые пробежки, когда животное тащит за собой толстый сук, оторванный им от древесного ствола. Аналогичные демонстрации описаны и у макак (Wolfe. 1981).

И, наконец, у высших приматов обнаружена способность передавать себе подобным информацию о направлении и расстоянии до жизненно важных объектов, а также об их качестве и количестве, с использованием столь эфемерных визуальных сигналов, что исследователь не в состоянии обнаружить их и понять их специфику (Menzel, 1971). Можно предполагать, что по самой своей сути эти сигналы во многом родственны некоторым трудно регистрируемым, бессознательным формам невербальной коммуникации у человека (см., например: Hess, 1977).

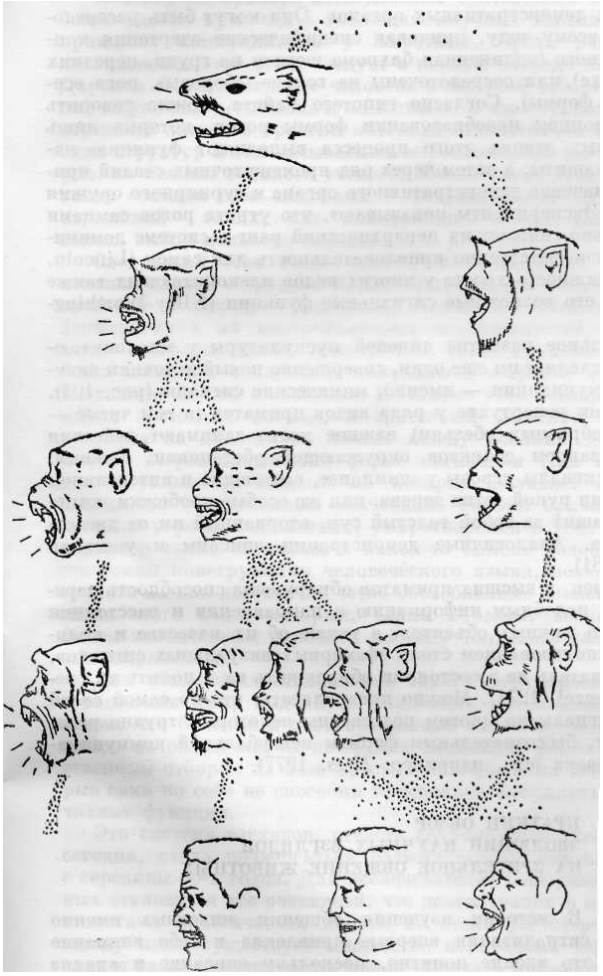

Рис. 19. Эволюция мимически-акустических сигналов у приматов от стадии гипотетического примитивного млекопитающего до человека (по: van Hooff, из: Hinde, 1974).

Краткий обзор научных взглядов на зрительное общение животных

В истории изучения общения животных именно оптическая сигнализация впервые привлекла к себе внимание ученых. И это вполне понятно, поскольку описание и анализ визуальных сигналов на первых порах не требовали применения специальной аппаратуры — такой, скажем, как звукозаписывающие устройства, без которых невозможна адекватная фиксация акустических сигналов.

Поэтому на примере исследований зрительного общения наиболее удобно проследить эволюцию научных взглядов на общие принципы коммуникации у животных. Среди ранних работ, посвященных этой теме, следует в первую очередь назвать книги Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» и «Выражение ощущений у человека и животных». В этих трудах был собран огромный для того времени материал относительно морфологических структур и так называемых выразительных движений, которые, по мнению великого ученого, обеспечивали взаимное опознавание особями себе подобных и регулирование внутривидовых отношений — таких, как конкуренция между самцами из-за самок, выбор полового партнера и т. д.

Следующий этап более пристального изучения такого рода явлений связан с трудами предшественников и основателей классической этологии — Юкскюля, Хейнрота, Гексли, Лоренца, Тинбергена и их многочисленных последователей, работавших в 40—50-х годах нашего века (Панов, 1975). Трудами этих ученых была заложена концепция, получившая широкое хождение под названием «языка животных». В системе этих взглядов коммуникация животных вообще, и зрительное общение в частности, основана на диалоговом обмене между особями данного вида жестко стереотипными по форме сигналами (так называемыми демонстрациями), каждый из которых обладает собственным, достаточно определенным значением. Таковы брачные сигналы, сигналы угрозы, подчинения, умиротворения и т. д. Дискретный характер таких сигналов, в каком-то смысле подобных лингвистическим конструкциям человеческого языка, позволял рассматривать их как достаточно четко обособленные элементы видового сигнального кода, который, таким образом, возможно задать неким законченным перечнем по типу толкового словаря языковых выражений.

Для объяснения становления такого рода сигнальных кодов в эволюции была выдвинута концепция ритуализации. Суть ее в том, что броские и экстравагантные сигналы, четко выделяющиеся из общей канвы поведения индивида, формируются' естественным отбором на базе простых повседневных действий, которые сами по себе не способны эффективно выполнять коммуникативные функции.

Эта система взглядов, отчасти сохраняющая свое значение и сегодня, стала подвергаться разносторонней критике примерно с середины 60-х годов. Для

исследователей коммуникации животных становится все очевидней, что демонстрации в их понимании этологами классической школы не столь уж стереотипны, что между ними существует множество переходных вариантов, что одна и та же демонстрация может обладать множеством значений (например, и брачного, и агрессивного сигнала), что схема коммуникации как диалогового обмена демонстрациями сильно уязвима во многих звеньях и, наконец, что эффективная коммуникация возможна и при отсутствии в поведении взаимодействующих особей каких-либо броских, ритуализованных сигналов (подробнее см.: Панов, 1978, 1983в).

В короткий период увлечения новой методологией, основанной на применении к изучению коммуникации животных методов теории информации, в качестве важных коммуникативных сигналов стали рассматриваться, наряду с демонстрациями, и многие акты так называемого повседневного поведения — такие, как характер локомоции в присутствии партнера, изменение положения коммуникантов в пространстве друг относительно друга и даже сам факт отсутствия каких-либо активных действий.

Одновременно с этим концепции дискретных ритуализованных сигналов противопоставляется идея так называемой градуальной сигнализации, в соответствии с которой структура коммуникативного сигнала может плавно меняться по мере преобразований физиологического состояния его отправителя — обязано ли оно изменениям уровня специфической мотивации (например, половой или агрессивной) или суммарной интенсивности возбуждения (неспецифической активации). В рамках этого подхода ранние представления о коммуникативном коде, слагающемся из неких смысловых сигналов дискретной природы, уступают место взгляду на коммуникацию, как на континуальный процесс взаимной настройки всей системы поведения одной из взаимодействующих особей на поведение партнеров-коммуникантов. Изучение визуальной сигнализации с имманентно присущей ей континуальностью (обязанной отсутствию свойства затухаемости сигнала) дает наиболее очевидные подтверждения именно этой позиции.

В данной системе взглядов подчеркивается способность животных реагировать на длинные ряды сигналов (с потерей индивидуальности самого сигнала), как бы аккумулируя в своем восприятии цепи предшествующих событий. Акценты переносятся с анализа специфики одиночных сигналов на изучение их длительных последовательностей. В этой связи особую важность приобретает явление повторяемости тех или иных актов в цепях поведения особей-коммуникантов. Такая повторяемость рассматривается в качестве избыточности, способствующей повышению надежности трансляции.

Новое понимание коммуникации, как процесса параллельного развертывания во времени целостного поведения особей-коммуникантов, существенным образом отличается

от ранних воззрений, согласно которым общение животных уподоблялось диалоговому обмену ритуализованными демонстрациями, вкрапленными в аморфный поведенческий континуум, сам по себе лишенный информационных свойств. Анализ коммуникации, как длительного процесса, развертывающегося в негомогенном пространстве зрительного сигнального поля, в последние годы все шире используется в самых разных областях этологии, намечая тем самым пути плодотворного синтеза между изучением общения животных, с одной стороны, и этологической структуры популяции — с другой.

В данной главе мы ограничились в основном темой внутривидового общения у животных, оставив в стороне многие интересные вопросы использования визуального канала связи в межвидовых отношениях (проблема покровительственной и апосематической окрасок и поведения, роль видоспецифических визуальных сигналов в поддержании репродуктивной изоляции между близкими видами — см.: Панов, 1968) и т. д. Практически вне поля зрения оказались и некоторые другие явления — в частности, связанные с феноменом запечатления (импринтинга) на оптические стимулы в онтогенезе особи. Можно было бы назвать и другие не затронутые здесь аспекты зрительного общения животных, дальнейшее изучение которого открывает широкие перспективы для плодотворных контактов между зоологическими дисциплинами и физиологией.

Литература

Беклемишев В. II. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. М., 1964. 446 с.

Вермап Д. И., Бойко Е. А., Михайлова Е. И. Брачное поведение сибирского углозуба. — В кн.: Прикладная этология: Мат. III Всесою з. конф. по поведению животных. М., 1983, с. 167—169.

Беэр С. А. Формирование социальных взаимоотношений у пауков. — В кн.: Поведение животных в сообществах: Мат. III Всесоюз. конф. но поведению животных. М.. 1983, с. 283—284.

Бирштейн Я. А. Подтип Жабродышащие *(Branchlata).* — В кн.: Жизнь животных. М., 1968, т. 2, с. 367—529.

Богатырев П. Б. Некоторые элементы пространственного зрения рыб. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970, с. 150—160.

Давиташвили Л. III. Теория полового отбора. М., 1961. 538 с.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1975. 559 с.

Ильичев В. Д., Вилке Е. К. Пространственная ориентация птиц. М., 1978. 284 с.

Ланге А. Б. Подтип Хелицеровые (C*helicerata*). — В кн.: Жизнь животных. М., 1969, т. 3, с. 10—134.

Мантейфелъ Ю. Б. Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий. М., 1977. 262 с.

Марголис С. Э., Маитейфель Ю. Б. Сенсорные системы и поведение хвостатых амфибий. М., 1978. 161 с.

Наумов Н. П. Сигнальные биологические поля и их значение для животных.— В кн.: Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М., 1977, с. 93—110.

Наумов И. П., Голъдмаи М. Е., Крученкова Е. П., Овсянников II. Г., Попов СВ., Смирин В. М. Социальное поведение песца па острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временнбй режим активности. — В кн.: Вопроы териологии. Экология, структура популяции и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М., 1981, с. 31—75.

Панов Е. Н. Этологпческие механизмы изоляции. — В кн.: Проблемы эволюции, т. 1. Новосибирск, 1968, с. 142—168.

Панов Е. Н. Птицы южного Приморья. Новосибирск, 1973. 376 с.

Панов Е. Н. Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М., 1975. 63 с.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978. 302 с.

Панов Е. II. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 1983а. 423 с.

Панов Е. И. Знаки, символы, языки. М., 19836. 246 с.

Панов Е. Н. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. — В кн.: Проблемы этологии наземных позвоночных. Итоги науки и техники. Сер. Зоол. позв., т. 12. М., 1983в, с. 5—70.

(Панов Е. Н.) Panow E. N. Die Wurger der Palaarktis. Die Neue Brehm-Biicherei, N 557. Wittenberg; Lutherstadt, 1983г. 196 S.

Панов Е. Н., Галичвнпо М. В. О пространственной организации популяций среднеазиатской черепахи *Testudo hersfieldii* в Бадхызе. — Зоол. жури., 1980, т. 59, с. 875—884.

Протасов В. Р. Поведение рыб. М., 1978. 296 с.

Протасов В. Р., Дарков А. А. Зрительная сигнализация у рыб. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970, с. 161—190.

Протасов В. Р., Сбикин Ю. П. Морфологические и функциональные особенности зрения рыб. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970, с. 115—149.

Радаков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972. 174 с.

Смирнов М. Н. Очерк поведения косули *{Capreolus capreolus pygargus* Pall.) в западном Забайкалье. — В кн.: Вопросы териологии. Поведение млекопитающих. М., 1977, с. 221—238.

Ainley D. C. Displays of Adelie penguins: a reinterpretation. — In: Biology of penguins / Ed. B. Stonehouse. London, 1975, p. 503—534.

Alcock J. The behavioural consequences of size variation among males of the territorial wasp *ffemipepsis ustulata.*— Behaviour, 1979, vol. 71, p. 322— 335.

Alexander A. J. Biology and behavior of *Damon variegatus* Perty of South Africa and *Admetus barbadensis* Pocock of Trinidad, W. I. (Arachnida, Pedipalpi). — Zoologica, 1962, vol. 47, p. 25—37.

Altevogt R. Untersuchungen zur Biologie, Okologie und Physiologic indischer Winkerkrabben. — Z. Morphol. und Okol. Tiere, 1957, Bd 46, S. 1—110.

Altevogt R. Physiological interrelations of display and locomotion in i'idler crabs: an evolutionary aspect. — J. mar. biol. India, 1972, vol. 14, p. 456—467.

Asprey W. P. Wolf spider sociobiology. II. Density parameters influencing agonistic behavior in *Schizocosa crassipes.* — Behaviour, 1977, vol. 62, p. 142-163.

Berg C. J. A comparative ethological study of strombid gastropods. — Behaviour, 1974, vol. 51, p. 274—322.

Biology of reptilia, vol. 7. Ecology and behaviour / Ed. C Gens, D. W. Tinkle. London, 1977. 736 p.

Briegleb W. Zur Biologie und Okologie des Grottenholms *Proteus anguineus* Laur. 1768. — Z. Morphol. und Okol. Tiere, 1962, Bd 51, S. 271—344.

Bristowe W. S., Locket G. H. The courtship of British *Lycosid spiders* and its probable significance. — Proc. Zool. Soc. Lond., 1926, part 2, p. 317— 347.

Brown R. G. B. Courtship behaviour in the *Drosophila obscura* group. Part II. Comparative study. — Behaviour, 1965, vol. 25, p. 281—323.

Buechner H. K. Implications of social behaviour in the management of Uganda kob. — JUCN Publs New ser., 1974, N 24/2, p. 853—870.

Burgess J. W. Social spiders. — Sci. Amer., 1976, vol. 234, p. 101—106.

Campanella P. J. The evolution of mating systems in temperate zone dragon-flies. II. *Libellula luctuosa* (Burmeister). — Behaviour, 1975, vol. 54, p. 278-310.

Chance M. R. A., Jolly C. J. Social groups of monkeys, apes, and men. New York, 1970. 224 p.

Chase R., Boulanger C. M. Attraction of the snail *Achatina fulica* to extracts of conspecific pedal glands. — Behav. Biol., 1978, vol. 23, p. 107—111.

(*Chauvin R.*) *Шовен Р.* Мир насекомых. М., 1970. 236 с.

Colgan P. W., Nowell W. A., Stokes N. W. Spatial aspects of nest defence by pumkinseed sunfish *(Lepomis gibbosus*): stimulus features and application of catastrophe theory. — Anim. Behav., 1981, vol. 29, p. 433— 442.

(*Cott H. B.*) *Комм Х.* Приспрсобительная окраска животных. М., 1950. 543 с.

Crane .1. Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part IV. An analysis of display. — Zoologica, 1949, vol. 34, p. 159—214.

Crews D. Effect of different components of malo courtship behaviour on environmentally induced ovarian recrudestcence and mating preference in the lizard. *Anolis carolinensis.* —-Anim. Behav., 1975, vol. 23, p. 349— 356.

(*Darwin Ch.,* 1871) *Дарвин Ч..* Происхождение человека и половой отбор. — Собр. соч. т. 2. Спб., 1899. 427 с.

Davison G. W. H. Sexual displays of the groat argus pheasant *Argusianus argus.*— Z. Tierpsychol., 1982, Bd 58, S. 185—202.

Diamond J. M. Evolution of bovebirds' bowers: animal origins of the aesthetic sense. — Nature, 1982,

vol. 297, p. 99—102.
Dingle H. Aggressive behaviour in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication. — In: Behavior of marine animals. New York, 1972, vol. 1, p. 126—156.
Dondale C. D. Sexual bahavior and the classification of the *Pliilodromus rufus* complex in North America (Araneidao: Thomisidae). — Canad. .1. Zool., 1967, vol. 45, p. 453—459.
Diicker G., Reusch B. Die visuelle Lernkapazitat von *Lacerta viridis* und *Agama agama.* — Z. Tierpsychol., 1973, vol. 32, S. 209—214.
(*Ehnnan L., Parsons P.*) *Эрман Л., Парсонс П.А.* Генетика поведения и эволюция. М., 1984. 566 с.
Fay R. R. Multincsory interactions in control of eye-stalk rotation response in the crayfish (*Procambarus clarkii*). — J. Comp. and Physiol. Psycho]., 1973, vol.' 84, p. 527—533.
Geist V. The evolution of horn-like organs. — Behaviour, 1966, vol. 27. p. 175— 214.
Gleeson R. A. Pheromone communication in the reproductive behavior of the blue crab, *Gallinectes sapidus.* — Mar. Behav. and Physiol.. 1980, vol. 1, p. 119—134.
(*Hailman J. P.*) *Хейлмен Дж.* Как птицы обучаются инстинктивному поведению. — В кн. «Птицы». М. 1983, с. 137—147.
Halliday T. R. An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia. Salamandridae). — Anim. Behav., 1975, vol. 23, p. 291—372.
Hazlett B. A. Ritualization in marine Crustacea. — In: Behavior of marine animals. New York, 1972, vol. 1, p. 97—125.
Hazlett B. A., Estabrook G. F. Examination of agonistic behavior by character analysis. I. The spider crab *Microphyres bicornutus.* — Behaviour, 1974, vol. 48, p. 131—144.
Heiligenberg W., Kramer U., Schulz V. The angular orientation of black •eye-bar in *Haplochromis burtoni* (Cichlida, Pisces) and its relevance to "aggressivity. — Z. vergl. Physiol., 1972, Bd 76, S. 168—176.
Hemens 1. The ethological significance of the sword-tail in *Xiphophorus helleri* (Haekel). — Behaviour, 1966, vol. 27, p. 290—315.
Hess E. H. The role of pupil size in communication. — In: Heading about the social animal Ed. E. Aronson. San Francisco, 1977, p. 350—362.
Heymer A. Ethological dictionary. Berlin; Hamburg, 1977. 237 p. *Hidika T., Yamashita K.* Change of meaning of color in the Uniwelt of butterflies. — Physiol. Ecol. Japan, 1976, vol. 17, p. 15—21.
Hinde R. A. Biological bases of human social behaviour. New York etc., 1974. 462 p.
(*Hinde R. A.*) *Хайнд Р.* Поведение животных. М. , 1975. 855 с.
Humpries D. A. The mating behaviour of the ben flea *Ceratophyllus gallinae* (Schrank) (Siphonoptera: Insecta). — Anim. Behav., 1967, vol. 15, p. 82—90.
Jenssen T. A., Hover E. L, Display analysis of the signature display of *Anolis limifrons* (Sauria: Iguanidae). — Behaviour, 1976, vol. 57, p. 225—240.
Joly J. Sur l'ethologie sexuelle de *Salamandra salamandra* (L.) — Z. Tierpsychol., 1966, Bd 23, S. 8—27.
Joubert S. C. J. Territorial behaviour of the tsessebe *(Damaliscus lunatus lunatus* Burchell) in the Kruger National Park. — Zool. Afr., 1972, vol.7, p. 141—156.
Kaiser H. Populationsdynamik und Eigenscha.ften einzelner Individuen. — In: Verhandlungen der Gesellschaft Mr Okologie Erlangen 1974 / Ed. P. Muller. Hague, 1975, S. 25—38.
(Kandel E. R.) Кэндел Э. Клеточные основы поведения. М., 1980. 598 с.
Kiley-Worthington M. The tail movements of undulates, canids and felids with particular reference to their causation and function as display. — Behaviour, 1976, vol. 56, p. 69—115.
Lighter F. J. The social use of space: aspects of ecology, ethology and endocrinology in the ghost crabs *Ocypode ceratophtalmus* (Pallus) and *Ocypode laevis* Dana. — Dissertation Abstr. int. (B), 1978, vol. 31, p. 116—117.
Lincoln G. A. The role of antlers in the behavior of red deer. — J. Exp. Zool., 1972, vol. 182, p. 233—250.
Lind H. Causal and functional organization of the mating behaviour sequence in *Helix pomatia* (Pulmonata, Gastropoda). — Behaviour, 1976, vol. 59, p. 162—202.
Linsemair K. E. Konstruction und Signalfunktion der Sandpymide der Reiterkrabbe *Ocypode saratan* Forsk. (Decapoda, Brachyurn, Ocypodidae).— Z. Tierpsychol., 1967, Bd 24, S. 403—456.
Madison D. M. Chemical communication in amphibians and reptiles. — In: Chemical signals in vertebrates. New York; London, 1977, p. 135—168.
Menzel E. W. Communication about environment in a group of young chimpanzees. — Folia Primatol., 1971, vol. 15. p. 220—232.
Michelsen A. The sexual behaviour of some longhorned beetles (Col., Cerambycidae). — Entomol. medd.,

1966, vol. 34, p. 329—355.
Molenock J. Evolutionary aspects of communication in the courtship behavior of four species of anomuran crabs (Petrolisthes). — Behaviour, 1975, vol. 53, p. 1—30.
Morris D. The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. — Behaviour, 1956, vol. 9, p. 75—113.
Moynihan M. Conservatism of displays and comparable stereotyped patterns among cephalopods. — In: Function and evolution of behaviour. Oxford, 1975, p. 276-291.
Moynihan M. Notes on the behaviour of *Euprymna scolopes* (Cephalopoda: Sepiolidae). — Behaviour, 1983, vol. 85, p. 25—41.
Moynihan M., Rodaniche A. F. The behaviour and natural history of the Carribean reef squid *(Sepioteuthis sepioidea).* Fortschritte der Verhaltennsforschung. Bd 25. Hamburg; Berlin, 1982. 151 S.
Pajunen V. I. Mechanisms of sex recognition in *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind, with notes on the reproductive isolation between *L. dubia* and *L. rubicunda* L. —Ann. Zool. Fenn., 1964, vol. 1, p. 55—71.
Pajunen V. I. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx vitgo* L. (Odon., Calopterydidae). — Ann. Zool. Fenn., 1966, vol. 3, p. 201—214.
Payne R. Interspecific communication signals in parasitic birds. — Amer. Naturalist, 1967, vol. 101, 921, p. 363—375.
Peden A. E. Variation in anal spot expression of gambusiin females and its effect on male courtship. — Copeia, 1973, N 2, p. 250—263.
(*Prosser C. L.*) *Проссер Л.* Сравнительная физиология животных. М., 1977, т. 2. 569 с.
Pruett-Jones M., Pruett-Jones S. The bowebirds' labor of love. — Natur. Hist., 1983, vol. 92, p. 49—54.
Raw A. The behaviour of males of the solitary bee *Osmia rufa* (Megachilidae) searching for females. — Behaviour, 1976, vol. 56, p. 279—285.
Robertson H. M. Mating behaviour and its relationship to territoriality in *Platycypha caligata* (Odonata: Chlorocyphidae). — Behaviour, 1982, vol. 79, p. 11—27.
Rovner J. S. Territoriality in the sheet-web spider *Linyphia triangularis* (Clark) (Araneae, Linyphidae). — Z. Tierpsychol., 1968, Bd 25, S. 232—242.
Rowell T. E., Olson D. K. Alternative mechanisms of social organization in monkeys. — Behaviour, 1983. vol. 86, p. 31—54.
Rowland W. J. The effect of male coloration on stickleback aggression a reexamination. — Behaviour, 1982, vol. 80, p. 118—126.
Salmon M., Stout J. F. Sexual discrimination and sound production in *Uca pugilator* Bosc. — Zoologica, 1962, vol. 47, p. 15—20.
Selander R. K. Behavior of captive South American cowbirds. — Auk., 1964, vol. 81, p. 394—402.
Shields 0. Hilltoping. — J. Res. Lepid., 1967, vol. 6, p. 69—178. *Smith D. Y.* The role of the epaulets in the red-winged blackbird *(Agelaius phoeniceus)* social system. — Behaviour, 1972, vol. 41, p. 251—268.
Smith D. Y. An experimental analysis of the function of red-winged blackbird song. — Behaviour, 1976, vol. 56, p. 136—156.
Show D. W. A field study of the black and white manakin *Manacus manacus* in Trinidad. — Zoologica, 1962, vol. 47, p. 65—107.
Steinger A. L., Murie J. 0., Hoefer J. Y. Appetence for and reinforcing effects on visual investigation in confined ground squirrels: a preliminary report. — Rev. Сотр. Animal, 1972, vol. 6, p. 165—174.
Tavolga W. N. Application of the concept of levels organization to the study of animal communication. — In: Nonverbal communication. Advances in the study of communication and affect. New York; London, 1974,vol. 1, p. 51—76.
Thomas H. T. Field notes on the mating habits of *Sarcophaga meigen* (Diptera). — Proc. Roy. Enthomol. Soc. Lond. (A), 1950, vol. 25, p. 93—98.
(*Tinbergen N.*) *Тинберген Н.* Осы, птицы, люди. М., 1970. 333 с.
(*Tinbergen N.*) *Тинберген Н.* Поведение животных. М., 1978. 191 с.
Tudge C. The wild cats of England. — New Sci., 1981, vol. 90, p. 154—155.
Veen J. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna sandivicensis* Lath.) — Behaviour, 1977, Suppl. 20, p. 1-193.
Weber P. Y., Weber S. P. The effect of female color, size, dominance and early experience upon mate selection in male convict cichlids, *Cichlasoma nigrofcsciatum* Giinther (Pisces, Cichlidae). — Behaviour, 1976, vol. 56, p. 116-135.

Wiewandt T. A. Vocalization, aggressive behavior, and territoriality in the bullfrog, *Rana catesbiana.* — Copeia, 1969, N 2, p. 276—285.

Wilson E. O., Eisner T., Briggs W. R., Dicherson R. E., Metzenberg R. L., O'Brien R. D., Susman M., Boggs W. E. Life on earth. Sunderlang, 1973. 1053 p.

Wolfe L. D. Display behavior of three troops of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). — Primates, 1981, vol. 22, p. 24—32.