Ритуализация и коммуникация животных

## Введение

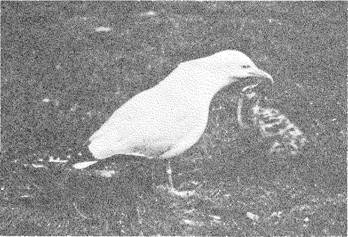
Ранние этологи добились больших успехов в понимании коммуникативных связей у животных. Чарлз Дарвин сделал важный шаг на этом пути, когда указал на роль, которую играют в коммуникации внешнего выражения эмоций у животных. Однако, как ни странно, в течение многих лет этим вопросом никто не занимался. Конрад Лоренц использовал термин *релизер* для обозначения "тех характерных реакций, проявляемых представителями данного вида животных, которые активируют существующие пусковые механизмы у особей этого вида и вызывают у них определенные последовательности комплексов инстинктивного поведения". Таким образом, Лоренц фактически заложил основы классической этологической теории коммуникации, которая получила дальнейшее развитие в трудах Нико Тинбергена.

Различные специфические черты морфологии животного могут использоваться в ритуализованном поведении и действовать как сигнальные раздражители, в ответ на которые другие особи данного вида будут реагировать соответствующим образом. В случае социальных отношений эти сигнальные раздражители называют *социальными релизерами.* Например, Тинберген описывает, каким образом птенец серебристой чайки получает пищу от родителей. Когда родители, добыв корм, прилетают к гнезду, они начинают вызывать птенцов из укрытия. Птенец приближается к родителю и начинает клевать красное пятно на его клюве. Это заставляет родителя отрыгнуть пищу, которую он затем собирает с земли и держит в кончике клюва.

Тинберген и др. тщательно проанализировали характер стимулов, которые вызывают у серебристых чаек реакцию "выпрашивания" пищи. Используя ряд картонных моделей головы чайки, исследователи измеряли реактивность птенцов, которую выражали числом клеваний модели в течение определенного времени. Форму, окраску и расположение пятен на модели систематически изменяли. Эксперименты показали, что наибольшую реакцию вызывало предъявление моделей, которые располагались достаточно близко к земле, слегка двигались и обладали длинным, заостренным книзу выступом. Обычно птенцы нацеливаются на кончик клюва; реакция существенно усиливается, если на нем есть красное пятно, контрастно выделяющееся на общем фоне. Оказалось, что цвет клюва и головы не оказывает никакого влияния на реакцию выпрашивания пищи.

Красное пятно на клюве серебристой чайки обладает всеми свойствами сигнального раздражителя. С точки зрения классической этологии оно "спускает реакцию выпрашивания пищи" у птенца. Этот тип социального релизера авторы рассматривали как основу социальной коммуникации у птиц:

"Насколько позволяют судить наши современные знания, социальная кооперация, по-видимому, зависит главным образом от системы релизеров. Стремление животного подавать эти сигналы имеет врожденную основу, равно как и реактивность воспринимающего их. Релизеры, вероятно, всегда очень выразительны и относительно просты. Это очень важно, поскольку из других работ мы знаем, что стимулы, запускающие врожденное поведение, - это всегда простые сигнальные раздражители.



**Рис.1.** Птенец серебристой чайки клюет красное пятно на клюве родителя.

Создается впечатление, таким образом, будто структуры и элементы поведения, выполняющие функции релизеров, приспособлены для того, чтобы служить сигнальными раздражителями".

С точки зрения классических представлений считалось, что социальные релизеры являются специфическими для каждого биологического вида и развиваются как результат процесса ритуализации. Точно так же и их распознавание посредством врожденного пускового механизма считалось видовой характеристикой. Существовало представление, что коммуникационная система должна была развиваться таким образом, чтобы механизмы, которые посылают и воспринимают данный сигнал, были постоянно настроены друг на друга. В этой главе мы увидим, каким образом последующие исследования изменили это основное представление.

## 1. Ритуализация

В процессе эволюции может происходить ритуализация смещенных действий и они, таким образом, начинают выполнять коммуникативную функцию. Однако не только смещенные действия, но и любые действия, которые являются потенциальным источником информации для других животных, могут превратиться в ритуализованные. Дарвин отмечал, что защитные мимические реакции у млекопитающих играют определенную роль в их коммуникации. Оборонительные рефлексы, в том числе сужение глаз, прижатие ушей и вздыбливание волос на шее, призваны защитить органы чувств в момент опасности. Такие реакции служат источником информации для других животных, которые могут интерпретировать ее как сигналы страха или гнева. Таким образом, примитивные мимические реакции дают хороший материал для отбора действенной коммуникативной системы. Эффективность этих выразительных реакций может быть повышена за счет их преувеличения, сопровождения специфической вокализацией и при помощи характерных отличительных "меток", привлекающих внимание к морде или подчеркивающих изменения мимики животных. Отсутствие волос на значительной части лица человека привлекает внимание к главным его чертам, которые используются при коммуникации.

Дарвин заметил, что противоположные по значению сигналы зачастую передаются посредством выразительных реакций или поз, которые также противоположны по своему характеру. Мимические реакции человека, испытывающего удовольствие или гнев, осуществляются с помощью антагонистических комплексов мышц, а поза рассерженной собаки во многих отношениях противоположна позе дружелюбно настроенного животного

Дарвин назвал это *принципом антитезы.* Считается, что оборонительные реакции и их антитезы имели особенно важное значение в эволюции выразительной мимики у приматов.

Другой аспект поведения, который, по всей вероятности, обеспечил важное начало в развитии ритуализованных демонстраций, - это *движение намерения.* Оно представляет собой незавершенный поведенческий комплекс, который несет потенциальную информацию о том, что животное собирается совершить определенные действия. Так, например, когда птица собирается взлететь, она сначала приседает, поднимает хвост и вытягивает голову. Прежде чем взлететь, птица может сделать несколько приседаний или не приседать вовсе.



**Рис.3.** Иллюстрации из книги Ч. Дарвина "Выражение эмоций у человека и животных".



**Рис.4.** Дружелюбная и агрессивная позы собаки как иллюстрация дарвиновского "принципа антитезы".

Сколь важную роль играют движения намерения в качестве сигналов для других животных, можно понять из работы Девиса по изучению поведения полета у голубей. Он обнаружил, что голубь, покидающий стаю, не вызывает беспокойства у других птиц при условии, что он проделывает обычные движения, демонстрирующие намерение взлететь. Если же голубь взлетает внезапно, без каких-либо предварительных сигналов намерения, тогда и все птицы поднимаются в воздух. По-видимому, взлет, которому не предшествовали движения намерения, является своего рода сигналом тревоги.

Изучением ритуализованных движений намерения занимались многие этологи. Такие движения, например, проявляются во время ухаживания у американской зеленой кваквы и желтоглазой утки. Американская зеленая кваква, которую изучал Мейеррикс, строит гнезда на мертвых деревьях в соленых маршах. Самцы, прилетевшие весной с мест зимовки, начинают охранять гнездовые деревья от самцов-соперников. Пришельца встречают демонстративным поведением угрозы*,* которое, скорее всего, возникло как результат эволюции поведения, связанного с намерением нападения. При этом самец принимает горизонтальную позу, направляет клюв в сторону соперника, распушает перья и начинает вибрировать хвостом. Самок привлекают призывные сигналы самцов, но как только самки приблизятся к самцам, последние начинают угрожать и самкам. По мере проявления самками настойчивости поведение самца изменяется. О своей готовности принять самку он будет сигнализировать ей посредством особой позы, сопровождаемой специфическим щелканьем. Эта поза выражается в том, что клюв птицы по диагонали направляется вниз, и производит характерные щелкающие звуки. Такая демонстративная поза напоминает поведение, при котором самец отламывает от дерева веточки, необходимые ему для постройки гнезда. Не исключено, что эта демонстрация является ритуализованной формой смещенного гнездостроительного поведения.

После того как самец примет самку, он принимает демонстративную позу "вытягивания шеи", которая, по-видимому, представляет собой ритуализованную форму намерения взлететь.



**Рис.5**. Многие птицы приседают и приподнимают хвост перед тем, как взлететь.

Во многих отношениях эту позу можно рассматривать как своеобразную антитезу другого поведения, выражающегося в устремленной вперед позе угрозы. Если эта последняя сопровождается резкими звуками и распушением оперения, которое как бы увеличивает размеры птицы, то поза вытягивания шеи, напротив, сопровождается мягкими звуками и прижатием перьев. Во время демонстрации угрозы клюв - главное оружие птицы - направляется на соперника, в результате чего обнажается ярко-красное очертание рта. Когда самец вытягивает шею, он направляет клюв в сторону от самки. Если устремленная вперед поза означает угрозу, то поза вытягивания шеи символизирует умиротворение. За этой позой следуют взаимные демонстрации со стороны самки и самца, которые проявляются в виде "целования" клювами и взаимной чистки оперения. Очень скоро после установления такого контакта происходит копуляция.

## 2. Конфликт

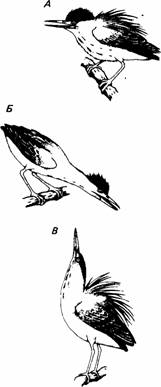
Как правило, отправной точкой для процесса ритуализации служит конфликт мотиваций. Он наблюдается в том случае, когда в регуляции поведения начинают конкурировать за доминирование две тенденции. Поскольку конфликтующие тенденции не могут проявиться в поведении одновременно, поведение во время конфликта очень отличается от обычного гладкого проявления поведенческой активности.

Исходя из логических соображений, можно представить себе три основных типа конфликта, хотя практическое значение из них имеет только один.

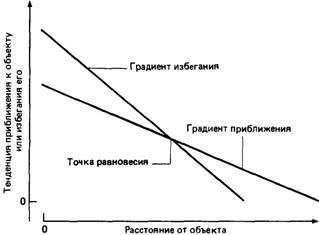
1. Конфликт *приближение-приближение* возникает тогда, когда две одновременные тенденции направлены на различные цели. Хотя у животного и может наступить такое состояние, когда эти тенденции будут выравнены, оно бывает очень непродолжительным, поскольку любое отклонение от точки равновесия приведет к усилению одной из тенденций приблизиться к своей цели. Такая нестабильность объясняется существованием *градиента цели*, благодаря которому тенденция приблизиться к цели возрастает по мере сокращения расстояния до нее.

2. Конфликт *избегание-избегание* возникает в том случае, когда одновременно наблюдаются две тенденции избегания. Поскольку тенденция избежать каких-либо объектов обычно усиливается пропорционально близости к объекту, животное стремится занять такое положение, где эти тенденции избегания выравниваются, а затем оно старается выйти из этой ситуации, удаляясь под прямым углом к линии, соединяющей эти два объекта. Поэтому ситуация избегание-избегание является нестабильной.

3. Конфликт *приближение-избегание* возникает тогда, ко гда у животного одновременно появляются тенденции приблизиться к объекту и убежать от него.



**Рис.6.** Демонстрационное поведение у зеленой кваквы*. А.* Агрессивная демонстрация устремления вперед. *Б*. Демонстрация "щелканье клювом". *В*. Демонстративная поза с вытянутой шеей.



**Рис. 7.** Целевые градиенты для реакций приближения и избегания.

Как видно из рис. 7, в такой ситуации градиенты приближения и избегания обычно пересекаются. Это означает, что около объекта тенденция избегания сильнее тенденции приближения, а когда животное находится вдали от объекта, наблюдается обратная ситуация. Где-то между этими позициями находится точка равновесия, в которой тенденции приближения и избегания одинаковы. Таким образом, конфликт приближение-избегание имеет четкую тенденцию к стабильности, поскольку животное будет двигаться по направлению к точке равновесия, где бы оно ни находилось изначально.

Конфликт приближения и избегания - очень распространенное явление в поведении животных. Так, например, самец трехиглой колюшки пытается справиться с таким конфликтом, когда находится вблизи границы своей территории. При ухаживании также возникает конфликт приближения и избегания, поскольку каждое животное сначала испытывает чувство настороженности по отношению к другому животному, хотя и привлекающему его в сексуальном отношении. Теоретически в точке равновесия конфликтной ситуации животное должно оказаться в тупике, поскольку, куда бы оно ни двигалось, тенденции приближения и удаления будут приводить его обратно к точке равновесия. Однако практически в конце концов побеждает какая-то одна тенденция, либо потому что будет уменьшаться страх животного перед новым объектом, либо потому что будет усиливаться его стремление приблизиться к этому объекту, либо потому что в дело вмешается какой-то другой мотивационный фактор. Тем не менее можно наблюдать, как во время конфликта приближение-избегание животное то приближается к объекту, то удаляется от него или подолгу остается в амбивалентной позе. Поведение, которое состоит из отдельных компонентов конфликтующих тенденций, называется *компромиссным поведением.* Конфликт может проявиться и в том, что животное принимает амбивалентную позу, в которой смешиваются элементы этих конфликтующих тенденций. Так, например, когда люди в парке предлагают утке хлеб, она может приблизиться, а затем остановиться, вытягивая шею вперед, чтобы схватить хлеб, и в то же время поворачивать тело назад. Для конфликтных ситуаций типична смещенная активность; считается, что такая активность возникает в точке равновесия конфликтующих тенденций.

Мотивационное состояние животного в конфликтной ситуации обычно проявляется очень наглядно. Таким образом, это идеальный материал для ритуализации. Многие демонстрации, по-видимому, состоят из ритуализованных компонентов конфликтного поведения, и многие из них анализировались с этой точки зрения. Например, у серебристой чайки вертикальная поза угрозы содержит элементы и страха, и агрессивности. С одной стороны, прижатые перья, вытянутая вверх шея и поворот боком к противнику - это признаки страха. С другой, направленный вниз клюв и поднятые карпели крыльев - это уже признаки агрессивности.

Интерпретировать демонстрационные позы, исходя из их эволюционной природы и значения, в настоящее время очень трудно. Тем не менее этологи добились поразительных успехов при анализе различных типов поведения, проявляемого при угрозе и ухаживании, с точки зрения противоборства относительно небольшого числа поведенческих тенденций. Обычно исходят из того, что существуют три основные тенденции, одна из которых, если действует изолированно, приводит к половому поведению, другая - к атаке, а третья - к убеганию. Эти виды активности очень редко проявляются в чистом виде. Наблюдаемое поведение интерпретируют как результат смешения этих трех основных тенденций. Так, например, поза угрозы обычно представляет собой определенную комбинацию тенденций атаки и бегства. Такой подход был использован для анализа различных видов активности, например ухаживания, церемонии смены родителей на гнезде и поведения группового отпугивания хищников, наблюдающегося у мелких птиц. Признание того факта, что в поведении проявляется конфликт, и анализ этого поведения с точки зрения лежащих в его основе несовместимых тенденций составляют сущность подхода, который получил известность как "конфликтная теория демонстраций". Наиболее отчетливо этот подход проявился в работах Тинбергена и его коллег.

Рассматривая демонстрации животных с точки зрения конфликта тенденций, необходимо учитывать четыре категории данных:

1. *Ситуация.* Например, вблизи границы своей территории животное, скорее всего, будет и испытывать страх, и про-

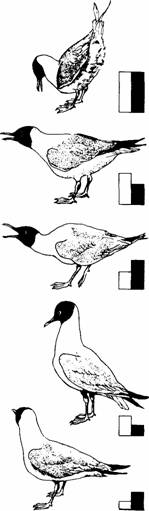
являть агрессивность, а в присутствии потенциального полового партнера в конфликте может участвовать и половая мотивация.

2. *Поведение животного во время демонстрации.* Это может быть явное конфликтное поведение, например попеременное приближение к сопернику и удаление от него. Но это могут быть и изменения окраски животного, коррелированные с его мотивацией. Так, например, изменения характера окраски самца гуппи указывают на выраженность его половой мотивации.

3. *Поведение, которое непосредственно предшествует демонстрации или же следует за ней.* Мойниган использовал этот метод для оценки относительной силы тенденций атаки и убегания, которые проявлялись в различных демонстрациях у обыкновенной чайки. Однако при использовании этого метода возникает целый ряд трудностей. Во-первых, поведение, которое проявляется сразу после демонстрации, может оказаться реакцией на ответ другого животного на эту демонстрацию. Эту трудность можно обойти, если анализировать только то поведение, которое проявляется при неизменном поведении соперника. Можно также проверять теории, касающиеся демонстраций, используя неподвижные модели животных-соперников. Во-вторых, поведение, которое предшествует демонстрации и сразу следует за ней, может быть результатом действия целого комплекса мотивационных факторов, а не выражением одной простой тенденции.



**Рис. 8.** Вертикальная поза угрозы у серебристой чайки.



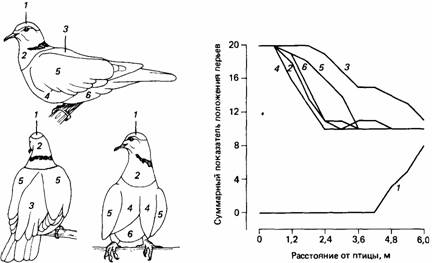
**Рис. 9.** Позы угрозы у обыкновенной чайки. Различные позы связаны с различным соотношением тенденций к атаке и избеганию.

И наконец, в-третьих, поведение может быть мотивационно не связано с данной демонстрацией, как это бывает в случаях смещенной активности и при организации поведения по принципу разделения времени.

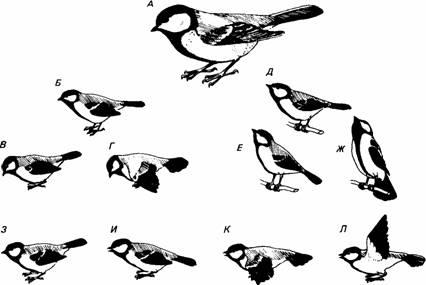
4. *Природа демонстрации.* Каждую позу можно проанализировать с точки зрения ее компонентов. Например, Тинберген, исследуя поведение серебристой чайки, проводит различие между позой агрессивной угрозы и позой угрозы у испуганной птицы; в этом последнем случае клюв располагается более горизонтально. Эдвина Баер и я показали, что положение перьев на различных участках тела агрессивно настроенных или защищающихся горлиц были типичны именно для таких состояний и отличались от положения перьев, вызванных изменениями температуры. Для подтверждения данных такого рода иногда может быть полезен сравнительный анализ поведения животных различных видов. Например, во время драки серебристые чайки бьют крыльями своих соперников; элементом их угрожающей вертикальной позы является приподнимание карпелей крыльев, как будто птицы готовятся к драке. Поморники, напротив, во время драк не ударяют соперников крыльями, и поэтому в их вертикальной позе угрозы нет демонстрации карпелей.

Данные этого типа зачастую можно использовать для того, чтобы дать достоверное объяснение мотивации, лежащей в основе демонстраций. Однако иногда в этой процедуре есть элемент "движения по кругу". Обстоятельные данные, полученные в полевых исследованиях, в ряде случаев нашли экспериментальное подтверждение. Хайнд описал различные позы угрозы, которые он наблюдал во время территориального конфликта на границе территорий у большой синицы*.* Все эти позы представлены на рис. 11. Хайнд сформулировал гипотезу о том, что демонстрации угрозы возникают при одновременном действии побуждений к атаке и бегству. Блёртон-Джонс попытался проверить эту гипотезу в экспериментах, где можно было независимо друг от друга регулировать тенденции атаки и бегства.

Сначала Блёртон-Джонс наблюдал за птицами, находящимися в неконтролируемых ситуациях, и использовал методы анализа, которые были описаны выше. В результате весьма тщательного анализа он пришел к выводу, что демонстрации угрозы возникают по тем же причинам, что и атака, и что факторы, обычно вызывающие бегство, оказывают мало влияния на характер этой демонстрации.



**Рис. 10.** Положение перьев у горлицы*.* Чтобы получить показатель положения перьев, тело птицы разделяли на ряд областей и один раз в минуту отмечали положение перьев в каждой области. Разным положениям перьев приписывали разные оценки, и эти оценки суммировали по десяти тестам, так что в итоге могло получиться от 0 до 20 баллов. Исследование проводили, когда птица сидела на гнезде. Во время эксперимента деревянную палочку каждые 2 мин пододвигали примерно на 50 мм ближе к птице. Горлица реагировала на это оборонительной позой, для которой были характерны вполне определенные изменения положения перьев на различных областях тела: 1-верхняя часть головы; 2-шея; 5-область спины; 4-область живота; 5-крыло; 6-грудь.



**Рис.11.** Позы большой синицы*,* которые можно наблюдать во время территориальных конфликтов. *А -* обычная расслабленная поза, которая постепенно переходит в демонстрацию угрозы с опущенной головой или в демонстрацию угрозы с поднятой головой*.* Горизонтальная демонстрация иногда сопровождается демонстрацией с раскрыванием крыльев*.*

Он постулировал, чтодемонстрации угрозы наблюдаются у животных тогда, когда налицо преобладание факторов, вызывающих атаку, но осуществлению атаки препятствуют тенденция к бегству или какие-либо другие факторы. В том случае, когда у птицы наблюдалась тенденция оставаться на одном месте, связанная со стремлением получать там пищу, это проявлялось в увеличении количества "горизонтальных" демонстраций в отличие от демонстраций с поднятой или опущенной головой. Таким образом, создается впечатление, что характер демонстрации угрозы определяется обстоятельствами, препятствующими осуществлению атаки. При проведении экспериментов избирательно изменяли величину тенденций к атаке, бегству и питанию. Атака, которую вызывали у птицы легкими ударами кончиком карандаша, сопровождалась следующими позами: позой с опущенной головой, позой с горизонтально вытянутой головой, позой с поднятой головой, раскрыванием крыльев. Бегство птицы можно было вызвать с помощью маленькой лампочки; при этом птица поднимала "хохолок" и распушала перья. Когда птице предлагали пищу, она делала прыжок вперед, тянулась к пище и схватывала ее. Предъявляя эти стимулы одновременно. Блёртон-Джонс имел возможность искусственно создавать конфликтные ситуации. Одновременное предъявление стимулов для атаки и бегства создавало конфликт атака-бегство, в котором движения атаки были существенно редуцированы, а поза угрозы с поднятой головой и другие угрожающие позы были заметно более выражены. Таким образом длительные атаки можно было трансформировать в демонстрации угрозы, предъявляя птице стимулы бегства с внешней стороны клетки, находясь в которой птица не могла спасаться бегством. Эти данные подтверждают выводы, сделанные на основе наблюдений за поведением птиц в природе: любой сигнал, который останавливает атаку при наличии стимула атаки, будет вызывать у животного демонстрацию угрозы. Блёртон-Джонс пришел к заключению, что такого результата нельзя было ожидать, если бы демонстрации угрозы представляли собой неритуализованные комбинации компонентов атаки и бегства. Вместе с тем демонстрации могут быть ритуализованы до такой степени, что на них уже не будет сказываться влияние тенденции к бегству; они будут связаны только с тенденцией к атаке. Вполне возможно, что какая-то демонстрация может полностью потерять связь с обусловившими ее изначально факторами и у нее появится свой собственный причинный фактор. Однако в демонстрациях угрозы большой синицы этого, по-видимому, не наблюдается. Как результаты наблюдений, так и экспериментальные данные показывают, что демонстрации угрозы имеют по существу ту же мотивацию, что и поведение атаки, хотя форма проявления демонстрации зависит от конкретных обстоятельств.

## 3. Коммуникация между животными различных видов

Животные, которые находятся в тесном контакте с человеком, зачастую ведут себя так, как будто люди принадлежат к их собственному виду. Тот, кто держит дома животных, неоднократно убеждается в этом. Одному владельцу черепахи понадобилось некоторое время, чтобы понять, что черепаха делала многократные попытки ухаживать за его башмаками. В зоопарках самцы кенгуру нередко ведут себя так, как будто вертикальная поза служителя является вызовом на драку. Если служитель наклонится к земле, что означает у кенгуру позу миролюбия, то конфликта можно избежать. Точно так же многие люди относятся к животным, как к себе подобным. Они разговаривают со своими любимцами и даже могут их украшать как человека, например полировать им когти. Тенденция приписывать животным некоторые человеческие свойства - так называемый *антропоморфизм, -* вероятнеевсего, берет начало от инстинктивного распознавания сигнальных раздражителей, играющих важную роль в социальном поведении человека. Например, форма головы ребенка - это важный фактор, вызывающий родительские чувства у взрослого человека.



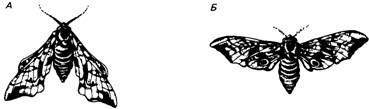
**Рис. 12.** Общие особенности головы животных и человека в период младенчества: укороченная лицевая часть, округлая форма головы и высокий лоб.

Неоднократно отмечалось, что люди так же реагируют на подобные особенности молодых животных. Такие привлекательные черты часто преувеличивают и акцентируют на них внимание в дружеских шаржах и рекламных плакатах.

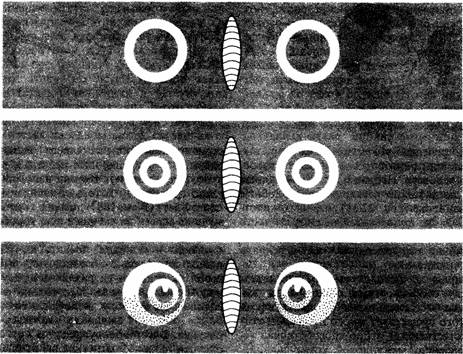
Наряду с чисто случайным сходством между особенностями одного вида животных и сигнальными раздражителями другого существует много примеров, когда естественный отбор способствовал установлению межвидовой коммуникации. Это, в частности, проявляется в возникновении специальных приспособлений, помогающих животным спасаться от хищников. Многие животные, когда их обнаруживает хищник, принимают позы, которые предназначены для того, чтобы испугать его. В некоторых случаях такая демонстрация - это чистый обман. Так, например, многие виды ночных и дневных бабочек, если потревожить их во время отдыха, внезапно обнажают похожие на глаза пятна на задних крыльях. Такие пятна-глаза также обнаружены у каракатиц, жаб и гусениц. Некоторые исследователи экспериментально доказали, что внезапное появление яркой окраски может испугать птицу, что дает бабочке шанс спастись.

Пятна-глаза, находящиеся на виду постоянно или обнажающиеся внезапно, оказывают устрашающее действие, вероятно, еще и потому, что они напоминают глаза хищников, которые нападают на птиц. Блеет помещал мертвых мучных червей на специальную коробку и давал возможность птицам - зябликам, овсянкам и синицам - поедать их. Когда птицы освоились с обстановкой, он проверил их реакции на различные рисунки, напоминающие глаза. Как только птица садилась на коробку, включался ток и по бокам от червя начинали светиться два рисунка. Блеет обнаружил, что круговые рисунки сильнее отпугивали птиц, чем крестообразные, и чем больше рисунки были похожи на глаза, тем эффективнее вызывали они поведение избегания. Блеет обнаружил также, что птицы быстро привыкали к предъявляемым им пятнам-глазам; и отсюда, по-видимому, следует, что насекомым имеет смысл скрывать такие пятна до тех пор, пока не появится в них нужда.

Демонстрация пятен-глаз - это форма имитации сигнальных раздражителей, используемых животными других видов. Во многих типах демонстраций используется мимикрия характерных примет или поведенческих реакций других животных. Саблезубая морская собачка имитирует определенный цветовой рисунок губана-чистильщика и таким образом имеет возможность обмануть большую рыбу, которая позволяет ей приблизиться. Однако вместо того, чтобы удалять паразитов, как это делает губан-чистилыцик, морская собачка откусывает кусок от большой рыбы и быстро уплывает.



**Рис. 13.** А.Бражник в позе покоя. Б. Потревоженный хищником бражник обнажил пятна-глаза.



**Рис.14.** Три модели, которые использовал Блеет в своих экспериментах с рисунками в виде пятен-глаз. Когда птица садилась на аппарат, чтобы съесть мучного червя, включался ток и с обеих сторон загорались два кружка, или два пятна-глаза. Меньше всего птицы пугались модели, представленной в верхней части рисунка, а больше всего - модели, изображенной внизу.

Некоторые змеи имитируют цветовые рисунки и предупреждающие демонстрации своих ядовитых сородичей. Так, например, у безобидной *Lampropeltis elapsoides* имеются характерные полосы красного, желтого и черного цвета, свойственные ядовитому арлекиновому аспиду. У африканской ковровой гадюки есть угрожающая демонстрация: змея складывает тело в полукольца и производит скрежет или шипение, потирая примыкающими полукольцами друг о друга. Этой демонстрации подражают некоторые безобидные змеи рода *Dasypeltis.* Некоторые птицы - дуплогнездники шипят подобно змеям, если потревожить их, когда они находятся в гнезде. Поскольку в дупле темно, хищные млекопитающие могут испугаться такой демонстрации, несмотря на то что внешне эти птицы нисколько не напоминают змей. У гусениц некоторых бражников на голове имеется особый рисунок, и когда гусеница раздувает голову, она очень напоминает голову змеи. Если гусеницу потревожить, то она раздувает свою змееподобную голову и качает ею из стороны в сторону. Она даже может нанести удар хищнику.

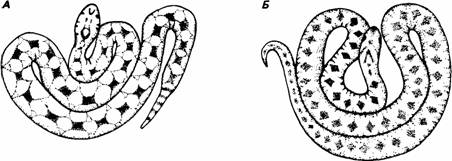
Мимикрия - это форма обмана. Демонстрация пятен-глаз или стимулов, ассоциирующихся со змеями, защищает животных в той степени, в какой могут вызывать у хищника поведение, соответствующее воздействию опасных сигналов. Если потенциальная жертва на самом деле не опасна, хищник оказывается обманутым. Другой пример обмана можно видеть у европейского удильщика*;* у этой рыбы на конце луча-удилища колеблется "приманка", напоминающая червя.



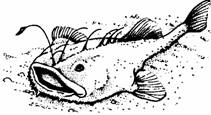
**Рис. 15.** Ядовитый арлекиновый аспид и безобидный *LampropeltLf elapsoides,* который его имитирует.

Когда рыба-жертва приближается к этой приманке, удильщик ее тут же хватает. С эволюционной точки зрения такой обман должен наблюдаться в тех ситуациях, где естественный отбор благоприятствует развитию таких приобретений у особей одного вида, которые вводят в заблуждение особей другого вида, вызывая у них поведение, оказывающееся для них вредным. Конечно, естественный отбор будет стремиться обострить дискриминационные способности жертвы, однако этому может противодействовать эволюция более эффективной мимикрии. Если модель, которая служит образцом для мимикрии, оказывается более распространенной, чем подражающее ей животное, то тогда виду-жертве очень трудно избежать обмана. Так, например, поскольку червеобразные объекты - это распространенная форма добычи, удильщик может легко использовать систему распознавания добычи, которая имеется у его жертв. Чтобы иметь возможность отличить истинную добычу от замаскированной приманки, жертва должна была тратить много времени на обследование каждого потенциального объекта добычи, что снизило бы эффективность пищевого поведения. При условии, что грозящая опасностью добыча не слишком распространена по сравнению с истинной добычей, естественный отбор приводит к компромиссу. Это означает, что если риск повстречать опасную добычу невелик, то он может быть уравновешен выгодами эффективного питания. Тем не менее, важно понимать, что в случае межвидовой коммуникации, когда один вид животных обманывает другой, силы естественного отбора, воздействующие на каждый из видов, стремятся к достижению противоположных результатов.

Ситуации, в которых межвидовая коммуникация оказывается взаимовыгодной, обозначают обычно понятием *симбиоз.* Одна из форм симбиоза, известная как *комменсализм,* характеризуется тем, что один вид извлекает пользу из такого рода взаимоотношений, а для другого такие взаимоотношения нейтральны.



**Рис. 16.** Демонстрационные позы свернувшейся ядовитой африканской ковровой гадюки и имитирующей ее безобидной *Dasypeltis.*



**Рис. 17.** Европейский удильщик*.*

Например, флейторыл иногда присоединяется к косяку желтых осетров и с выгодой использует этот камуфляж, приближаясь к мелким рыбам, которые служат ему пищей. Он выскакивает из стаи осетров и хватает свою добычу. Осетры же не извлекают никакой пользы из этих взаимоотношений, и, по всей вероятности, между этими биологическими видами не существует никакой коммуникации. Подобным же образом жизнь египетской цапли тесно связана с крупным рогатым скотом: цапля питается насекомыми, которых вспугивает скот. Эти птицы не удаляют паразитов с крупного рогатого скота, как это делают клещевые птицы. Коммуникации между крупным рогатым скотом и египетской цаплей не наблюдается, и, по-видимому, коровы не извлекают никакой пользы из таких взаимоотношений.

Что же касается истинного симбиоза, или *мутуализма,* то он выгоден обоим видам животных, и между ними обычно существует коммуникация. Например, медоед живет в симбиозе с маленькой птичкой, которая называется медоуказчиком*.* Обнаружив гнездо диких пчел, медоуказчик разыскивает медоеда и ведет его к этому гнезду с помощью особых сигналов-демонстраций. Защищенный толстой кожей медоед с помощью мощных когтей вскрывает гнездо и съедает мед из сотов. Медоуказчики поедают воск и личинок пчел, до которых они сами не смогли бы добраться без посторонней помощи. Если медоуказчик не может найти медоеда, он пытается привлечь людей. Туземцы понимают такое поведение птицы и следуют за ней к пчелиному гнезду. По неписаному закону птице позволяют съесть личинок пчел.

## 4. Управление поведением других животных

В последние годы исследователи пытались объяснить коммуникацию животных с точки зрения эволюционной теории. Например, Доукинс и Кребс пишут: "Существует мнение, что коммуникация имеет место в тех ситуациях, когда одно животное совершает какое-либо действие, которое, по-видимому, является результатом отбора, чтобы воздействовать на органы чувств другого животного таким образом, что поведение последнего изменяется к выгоде действующей особи". Другими словами, поведение действующей особи отобрано эволюцией для того, чтобы регулировать поведение реагирующей особи. Сигналы, посылаемые действующей особью, - это средства, которые формируются естественным отбором, для того чтобы с выгодой управлять соперниками или особями другого вида. Так, например, когда бабочка демонстрирует пятна-глаза, она использует тот факт, что небольшие птицы пугаются при виде пары уставившихся на них глаз, а когда европейский удильщик использует свою похожую на червя приманку, он эксплуатирует сигнальные раздражители, на которые реагируют маленькие рыбки, когда они кормятся. В случае коммуникации между особями различных видов легко видеть, как одно животное может обмануть другое или управлять его поведением. Однако Доукинс и Кребс полагают, что те же рассуждения приложимы к анализу коммуникации между двумя особями одного и того же вида. Например, они отмечают:

"Если собака всего лишь оскалом зубов может заставить своих соперников отступить, то отбор будет благоприятствовать тем собакам, которые используют эту способность. Оскаливание зубов станет ритуализованным, преувеличенным для усиления пугающего воздействия, а губы могут оттягиваться назад дальше, чем это необходимо для того, чтобы просто были видны зубы. После длительного периода эволюции зубы могут стать более крупными, даже если это сделает их менее пригодными для поедания пищи."

Может показаться, что такая точка зрения не очень отличается от традиционных представлений этологов. Однако Доукинс и Кребс утверждают, что тот, кто воспринимает сигнал, оказывается обманутым и реагирует на сходство между ритуализованным сигналом и другими сигнальными раздражителями, на которые бы он обычно реагировал. Все происходит как раз так, как мы описывали при рассмотрении межвидовой коммуникации. Именно здесь эти авторы отходят от традиционной точки зрения этологов, которые всегда полагали, что эволюционный процесс в деле коммуникации должен затрагивать как действующую, так и реагирующую сторону. Другими словами, в процессе ритуализации взаимодействия животных при демонстрациях или в ходе эволюции любого специализированного вида коммуникации каждое изменение сигнала должно сопровождаться соответствующими изменениями в механизме распознавания этого сигнала.

Доукинс и Кребс могли бы возразить, что в вышеупомянутом случае с оскаливающейся собакой преувеличенный или ритуализованный сигнал все еще остается значимым для воспринимающей стороны. Однако это вряд ли типично для большинства ритуализованных коммуникативных систем. Например, ритуализованная смещенная активность чистки перьев у самца мандаринки или демонстрации у самца зеленой кваквы едва ли могли развиться в процессе эволюции без соответствующей эволюции механизмов распознавания у самки. Точно также причудливые папоротниковидные антенны, с помощью которых самец шелкопряда улавливает феромоны самки, вряд ли могли возникнуть для выполнения какой-либо другой функции. Таким образом, для формирования коммуникативных систем часто требуется комплексная совместная эволюция передающей и воспринимающей сторон. Это случай, допускающий не одно возможное объяснение с позиций эволюционной теории.

С эволюционной точки зрения трудно понять, какую пользу может извлечь животное из того, что будет информировать другое животное о своем истинном мотивационном состоянии или о том, что оно намерено сделать в следующий момент времени. Представляется наиболее правдоподобным, что животное будет пытаться обмануть других животных, чтобы получить для себя какое-то преимущество. Основной довод в пользу такого теоретического заключения состоит в том, что популяция "правдивых" животных открыта для вторжения "нечестных разбойников", и трудно понять, каким образом это вторжение могло бы быть остановлено. Так, например, если человек краснеет, то в этом проявляется невербальная коммуникация, по всей вероятности ритуализованная. Эта реакция обычно не поддается произвольному контролю; краснеют люди, которые смущены или слегка испуганы. Обычно краснеют лицо и шея, т.е. те области, на которые во время коммуникации обращено внимание. А это совершенно противоречит тому, что можно было бы ожидать с точки зрения элементарных законов физиологии. Ведь обычно легкий испуг приводит к возбуждению симпатической нервной системы, что вызывает отток крови от кожи и других периферических областей тела. Если покраснение - это ритуализованная активность, которая информирует других людей о том, что человек испытывает смущение, то трудно понять, каким образом она могла сформироваться в процессе эволюции. Какую пользу извлекает человек, когда сообщает эту информацию? Почему популяция "краснеющих" людей не оказалась "оккупированной" "некраснеющими" мошенниками?

Другой интересный пример дает нам исследование воробья Харриса. Эти птицы зимой собираются в стаи, где доминантные особи имеют первоочередное преимущество над подчиненными птицами в получении доступа к пище. У доминантных самцов оперение темнее, чем у

самцов более низкого ранга, хотя у всех самцов, когда они надевают брачный наряд, весной отрастают черные перья. Остается загадкой, почему у светлых самцов просто не отрастают черные перья, что было бы этим самцам весьма полезно, так как они приобрели бы таким образом внешность доминанта. Роуверсы окрашивали самцов более низкого ранга, придавая им вид доминантов, однако ранг этих птиц не повышался. Светлые птицы, которым вводили гормон тестостерон, становились агрессивнее, но во время конфликтов их соперники не отступали. Однако птицы, которых перекрашивали и одновременно вводили им тестостерон,

оказались способными отстоять свои права доминанта. Итак, не исключено, что комбинация темной окраски и доминантного поведения является необходимым условием для достижения статуса доминанта, который признают другие птицы. Если подчиненный самец своим темным оперением попытается ввести в заблуждение других птиц, это ему успеха не принесет. Однако трудно понять, почему этот "обманщик" оказывается неспособным секретировать больше тестостерона. По-видимому, цена высокого уровня тестостерона столь велика, что подчиненная птица не в состоянии ее заплатить.