

Обзор публикаций в международном журнале Behaviour за 1990 год

Редакция журнала намерена предоставлять читателям обзоры публикаций журнала Behaviour за последние десятилетия в попытке проследить, произошли ли за это время изменения исследовательских тенденций в науках о поведении, и если да, то в чем они выражаются.

Мы начинаем проект с обзора выпусков журнала за 1990 год, посчитав, что материалы 20-летней давности ни в какой мере нельзя считать устаревшими. Приведены аннотации всех статей, независимо от того, насколько интересны выбранные авторами темы и насколько весомыми представляются выводы тех или иных исследований.

Трудно было бы ожидать, что все опубликованное окажется по настоящему ценным вкладом в науку. С нашей точки зрения, значительную часть статей можно отнести к категории «разгадывания головоломок» в рамках «нормальной науки» по Т. Куну. Типичный пример дает, как нам кажется, статья Тинбергена и Даана (см. Tinbergen J.M., Daan S. Tinbergen: V. 114, parts 1-4) «Планирование семьи у большой синицы: оптимальная величина кладки как интеграция приспособленности родителей и их потомства». Она показывает, в частности, что начиная с какого-то момента дальнейшее углубление в детали исследуемого объекта перестает давать ощутимые результаты. Та ли это, судить читателям.

Нам кажется показательным, что в публикациях Behaviour за 1990 год почти не используется «новомодная» социобиологическая терминология явно антропоморфического свойства, которая сегодня буквально захлестнула страницы западных журналов по поведению. Лишь в немногих статьях выводы лежат в русле наивного адапционизма. Статьи, наиболее интересные с нашей точки зрения помечены звездочками. К тем же, выводы из которых представляются нам сомнительными либо требуют дополнительных пояснений, приведены комментарии.

Переводы аннотаций выполнены В.И. Грабовским, В.А.Непомнящих, Е.Ю. Павловой и Е.Н. Пановым.

VOLUME 112 — PARTS 1-2 (февраль 1990)

Sherley G.H. Co-operative breeding in rifleman (*Acanthisitta choris*): benefits to parents, offspring and helpers (1-22).

Кооперативное размножение у новозеландских крапивников (*Acanthisitta*): выгоды родителей, потомков и помощников.

У исследованного вида обнаружены два типа помощников, способствующих родителям в выкармливании их птенцов в гнездах: регулярные (РП) и случайные (СП). Первые от-

личаются от вторых тем, что помогают выкармливать птенцов только в одном гнезде, тогда как вторые помогают выкармливать птенцов в разных гнездах. Регулярные помощники — это обычно взрослые одиночные самцы, часть из которых находят себе пару среди молодых из выводков, выкармливать которые они помогают. Среди СП взрослые самцы без пары встречаются лишь изредка, обычно это молодые особи из предыдущих выводков этого сезона, которые помогают родителям выращивать вторые выводки. Для того, чтобы оценить затраты и выгоды кооперативного размножения для кормящих и птенцов, была произведена оценка относительного вклада родителей и помощников в выращивание выводков. Найдено, что независимо от того, присутствовали помощники на гнезде или нет, вклад самок в размножение оставался неизменным. В противоположность этому, гнездовые заботы самцов существенно сокращались при наличии помощников, но даже в этом случае вклад размножающихся самцов был выше, чем вклад их супруг. То, что именно родители-самцы получают большую пользу от присутствия помощников, связано с тем, что в отсутствие помощников кормлением птенцов занимаются в основном самцы. Присутствие помощников не увеличивало ни продуктивность самцов родителей, ни их шансы на выживание. Однако самки на гнездах с регулярными помощниками выживают лучше, чем при их отсутствии. Вес птенцов, выкармливаемых помощниками, не превышал веса прочих слетков, не были они и более успешными в плане выживания. Интервал между первой и второй кладками родительской пары не отличался в парах с помощниками и без них.

Nonach P. Death in the distance: Mortality risk as information for foraging ants (23-35).

Сведения об опасности гибели во время сбора пищи: возможность риска транслируется муравьям-фуражирам.

Известно, что муравьи оповещают друг друга о наличии пищи на удаленных от гнезда участках, но могут ли они оповещать о возможности погибнуть на этих участках? В лабораторном эксперименте мобилизация семьи *Lasius pallitarsis* на участок с пищей зависела и от качества пищи на этом участке, и от того, встречались ли первые фуражиры на нем с опасностью (более крупными муравьями *Formica subnuda*). Если качество пищи было высоким, риск погибнуть не влиял на мобилизацию сколько-нибудь заметно. Если же качество было низким, то наличие опасности приводило к снижению числа мобилизованных особей. В другом эксперименте муравьям также предоставлялись участки с разным качеством пищи, но при этом фуражиры были вынуждены приходить на участок по одной дорожке, а возвращаться в гнездо — по другой. В разных вариантах эксперимента фуражиры 1) вообще не встречались с опасностью, 2) встречались с ней только на пути к участку, 3) только на обратном пути, или 4) встречались с опасностью как на пути к участку, так и на обратном пути. При низком качестве пищи мобилизация происходила, если опасность отсутствовала. При более высоком качестве пищи число мобилизованных особей снижалось при наличии опасности — независимо от того, где фуражиры встречались с опасностью. В частности, мобилизация снижалась и тогда, когда опасность

грозила фуражирам только на обратном пути. Это показывает, что именно поведение вернувшихся фуражиров влияет на мобилизацию других особей в гнезде. Когда качество пищи было средним, мобилизация существенно сокращалась только в том случае, если опасность грозила фуражирам на пути к участку. Если же качество пищи было высоким, мобилизация также была высокой, независимо от наличия опасности на любом участке пути. Сделан вывод, что *L. pallitarsis* передают информацию и о качестве пищи и об опасности, а также используют эту информацию при эксплуатации кормовых участков.

Комментарий 1

На основании данных, изложенных в резюме, можно было бы предположить, что муравьи способны передавать друг другу два качественно разных вида информации: о пище и об опасности. Тем не менее, этому нет прямых доказательств, что следует и из обсуждения результатов данной работы самим ее автором. Например, он указывает на возможность того, что муравьи, вернувшиеся в гнездо, выделяют феромон тревоги, если они подвергались опасности. Однако, он наблюдал только, как вернувшиеся фуражиры обмениваются пищей с другими особями, но не исследовал, зависит ли этот обмен и сопровождающее его поведение от наличия опасности качественно или количественно. Кроме того, автор указывает и на другую возможность: подвергавшиеся опасности муравьи менее активно мобилизуют других особей. Другими словами, влияние опасности на мобилизацию может происходить и без каких-либо специфических сигналов о ее наличии — просто в силу снижения активности фуражиров.

В резюме говорится также, что «когда качество пищи было средним, мобилизация существенно сокращалась только в том случае, если опасность грозила фуражирам на пути к участку». Автор объясняет этот факт следующим образом. Фуражиры, которые посещают участок не первый раз и «знают», что его качество не самое высокое, могут возвращаться обратно в гнездо, если встречаются с опасностью. В результате они не мобилизуют других особей. Если же они подвергаются опасности уже после того, как собрали корм, это не мешает им мобилизовать других особей. В противоположность этому, фуражиры готовы рисковать своей жизнью, если качество пищи на участке высокое. Поэтому они добиваются до участка и мобилизуют других особей по возвращении в гнездо. Данное объяснение выглядит правдоподобным, но оно не подкреплено наблюдениями: в статье не приведены данные о том, действительно ли фуражиры возвращаются в гнездо с полпути, если им грозит опасность. **В.А.Непомнящих**

Комментарий 2

По сути дела, в работе показано, что при плохой питательности корма (энергосодержание корма не достаточно для поддержания жизнедеятельности муравейника) и наличии риска его добычи муравьи отказываются кормиться. Если корм богатый, то муравьи кормятся независимо от риска. Автор делает вывод, что муравьи-разведчики передают дифференцированную информацию не только о

качестве корма, но и степени риска на пути к нему или на пути от места кормежки до муравейника. Предполагается, что именно после получения такой информации в муравейнике принимается коллегиальное решение — кормиться или нет. Однако автор упускает из вида возможность того, что «решение» о целесообразности кормежки принимается разведчиками уже до их контакта с рекрутами в муравейнике. Так, если предположить, что разведчики передают фуражирам некую простую информацию одной модальности, варьируя лишь один параметр, а фуражиры принимают решение идти к корму или не идти при величине этого параметра выше некоторого порогового значения, то этого будет достаточно, чтобы объяснить картину. Говоря о ситуации с использованием антропоморфных сравнений, встреча разведчиков с опасностью по дороге к дому убавляет у энтузиазма (варьируемый параметр) при вербовке рекрутов к корму и без того небогатому.. Прежде, чем делать заключение о способности животных передавать дифференцированные сообщения в символической форме необходимо тщательно исключить все возможные альтернативы, поскольку «не следует умножать сущности без необходимости» (правило бритвы Оккама). **В.И.Грабовский**

Fuller C.A., Blaustein A.R. An investigation of sibling recognition in a solitary sciurid, Townsend's chipmunk, *Tamias townsendu* (36-52).

Распознавание сибсов у одиночно живущего представителя беличьих, бурундука Таунсенда.

Молодых бурундуков исследовали с целью выяснить, чтобы определить 1) способны ли они распознавать родственников и неродственных особей и, если да, то 2) основана ли такая способность на опыте личного знакомства и последующего узнавания, либо она генетически детерминирована. Семьдесят три выводка в возрасте 55-62 дней были обследованы в 68 тестах парного сравнения. Частота (число на пробу) и продолжительность (длительность в секундах) 8 форм поведения, а также средние расстояния между детенышами регистрировались в 10 минутных сериях испытаний. Анализ показал, что частота форм поведения варьировала в зависимости от родства (родственники/не родственники), а продолжительность поведенческих актов не показала такой зависимости. Детеныши различали знакомых и незнакомых животных, что отражалось в различной частоте их контактов, а также наличием или отсутствием атак и погонь. Присутствие или отсутствие погонь управлялось врожденными представлениями о родстве. Как показал двухфакторный анализ ANOVA, как генетическое родство, так и личное знакомство играли роль в определении частоты обнюхиваний, чисток и средней дистанции между детенышами. Мы можем только спекулировать о функциях распознавания родичей у исследованного вида. Возможно, это позволяет животным избирательно протектировать родственников или же облегчает поддержание оптимальной степени аутбридинга.

Schiebel M.B.H. Interventions in a herd of semi-captive plains zebras (53-83).

Вмешательства особей во взаимодействия других в полувольном стаде равнинных зебр.

Чтобы понять причину вмешательства зебр во взаимодействия других особей своего вида исследовали этот феномен в гаремной группе. Подобные вмешательства представляют интерес, так как регулируют контакты между компаньонами и, в качестве корректирующей и заблаговременной меры воздействия, раскрывают основные принципы, лежащие в основе поведения, с помощью которого животные структурируют окружающую среду. Мы попытались выяснить 1) внутренние нормы побуждения (internal norms) животного, препятствующего взаимодействию; 2) его ближайшие цели; 3) его тактику; 4) его восприятие социальной среды.

Анализ показал, что в случае аффилиативных взаимодействий жеребята, годовики и взрослые кобылы начинают вмешиваться во взаимодействие, если их партнер контактирует с другой зеброй. Обзор их поведения привел к заключению, что вмешательство осуществлялось, чтобы прервать взаимодействие и что зебры стремятся к охране дружеских связей. Жеребята и годовалые зебры также вмешиваются в контакты своих матерей со взрослым жеребцом в случае угрозы, атаки или попыток половых взаимодействий с его стороны. В данном случае целью служит предотвращение возможного взаимодействия или прерывание уже идущего. Исходя из этого, можно предположить, что вмешательство имеет защитный характер. Поведение в обеих ситуациях оказывается схожим. Взрослые кобылы вмешиваются в парное взаимодействие в том случае, если их новорожденные, годовалые или взрослые дочери подвергаются угрозе или агрессии, или же если жеребец начинает ухаживать за их компаньоном («другом»). Это поведение также носит защитный характер. В гаремных группах с несколькими жеребцами у самцов наблюдается стойкая тенденция к прерыванию дружеских взаимодействий. Исходя из сходства в поведении при вмешательстве как в дружеские, так и в агрессивные взаимодействия, можно заключить, что, по крайней мере, в некоторых случаях, члены гаремной группы воспринимают дружеское поведение жеребцов в отношении кобыл как угрозу.

* Kummer H., Dasser V., Hoyningen-Huene P. Exploring primate social cognition: Some critical remarks (84-98).

Исследование опознавания социальных партнеров у приматов: некоторые критические замечания.

В статье изложены представления авторов в связи с возрастающим интересом этологов, занимающихся описанием поведения, к социальному опознаванию у приматов. Этологи надеются получить данные по опознаванию, интерпретируя отдельные полевые наблюдения, свободное использование языка умозрительных описаний и непроверенную,

да и непроверяемую идею о том, что интеллект приматов подвергался отбору в социальных контекстах. Мы уверены, что

1) понимание того, каким образом животное представляет себе структуру своей группы или местообитания, есть, возможно, самая этологическая этология из всех, и она заслуживает того, чтобы ею заниматься. Изучение опознавания социального партнера, в частности, долгое время игнорировали.

2). Это, однако, требует от этологов знания когнитивных наук и интегрирования понятий этих наук с их собственными. Это междисциплинарная деятельность.

3). Традиционное индуктивное исследование начинается с эпизодов, замеченных при полевой работе (та называемые «анекдоты»). Они затем преобразуются в гипотезы, а те, в свою очередь, в эмпирические тесты, включающие эксперимент. Социобиологи начали публиковать гипотезы без тестов; изучение социального опознавания сейчас движется в сторону публикации анекдотов без гипотез, с сильнейшим уклоном в антропоморфические интерпретации в терминах социального манипулирования. Это не более, чем человеческие предубеждения. Филогенетические и когнитивные озарения решения возникнут в ходе тестирования альтернативных уровней организации социального знания животных об одних и тех же поведенческих взаимодействиях. Эксперимент в данном случае абсолютно неизбежен. Приводятся примеры.

4). Предположение о социальном происхождении интеллекта приматов осторожно толкуется в двух вероятных направлениях. Версия, основанная на взглядах Розина (Rosin, 1976), что в целом интеллект млекопитающих развился из контекстно-специфической «Адаптивной Специализации» кажется наиболее приемлемой для этологического мышления и методов.

* Vestergard K., Klaus J.A., Kruijt J.P. The development of a behavioral system: Dustbathing in the Burmese red junglefowl. I. The influence of the rearing environment on the organization of dustbathing (99-116).

Развитие поведенческих систем: купание в песке бирманской джунглевой курицы. 1. Влияние среды на организацию купания в пыли.

Целью данного исследования было установить, какую роль играет практический (functional) опыт в развитии поведенческой системы купания в пыли у джунглевых кур. Маленькие группы птиц выращивали как в обогащенной среде с пылью и землей, так и в обедненной, с металлическим сетчатым полом. Купание в пыли и остальные формы поведения фиксировали между 2-х и 9-тимесячным возрастом. Результаты показывают, что как форма отдельных поведенческих паттернов, так и организация длительных циклов купания в пыли нормально развивается у цыплят, выращенных в отсутствие этого субстрата. Более того, частота купаний и их дневная ритмика не отличаются в группах, выращенных в разных условиях. Практика оказалась необходима для развития узнавания пыли, но некоторые стимулы опознаются как «пыль» легче, чем прочие.

* Wulfften P., T. van Hopkins B., Vos J.E. Quantitative description of early mother-infant interaction using information theoretical statistics (117-148).

Количественное описание ранних взаимодействий между матерью и ребенком с использованием данных теоретической статистики.

Главная гипотеза о развитии парных взаимодействий, проверяемая в данном исследовании, состоит в том, что в первые шесть недель после рождения младенцы неспособны к активному участию в парных взаимодействиях и действуют относительно независимо от матери. По мере созревания подлежащих нервных механизмов в возрасте около двух месяцев происходят ключевые перемены, связанные с позными, двигательными и зрительными функциями (см. Prechtl, 1984). Эти изменения приводят к тому, что ребенок становится все более активным партнером в прямых (en face) взаимодействиях: двухсторонний процесс, в ходе которого мать и ребенок синхронизируют свое поведение.

В исследовании использованы шесть здоровых пар мать-дети, взаимодействия записывали на видео в ходе 15-минутных сессий в 3, 6, 9, 12, 15, и 21-недельном возрасте. Поведение детей подразделяли на категории: поза, движение, взгляд, улыбка, нытье, крихтенье, радостные звуки, зевание, хватание ручками впереди себя (in mid-line), руки во рту. Для материнского поведения: взгляд, движения тела, движения головы, прикосновения, речь, другие звуки и звуковые эффекты, манипуляции конечностями ребенка. Целью исследования было количественное описание изменений во взаимнообусловленном поведении в парах мать-дети. При этом использовали методы теоретического статистического анализа вариативности по Ван ден Беркен и Ван ден Беркен и Кулз (van den Bercken, 1979; van den Bercken, Cools, 1980). Методическая сложность, состоящая в том, чтобы учесть воздействие предшествующего собственного поведения каждого из партнеров (автокорреляции) при оценке текущего взаимодействия (кросс-корреляции) устранялась за счет успешного контроля различных факторов, влияющих на поведение в ходе парного взаимодействия.

В работе поставлены следующие вопросы:

1. Существуют ли вариации в использовании ребенком поведенческого репертуара в выбранном возрастном диапазоне (индивидуальная изменчивость у детей)?
2. Существуют ли аналогичные отличия в поведенческом репертуаре у матерей (индивидуальная изменчивость у матерей)?
3. Влияет ли предшествующее поведение ребенка на его текущее поведение, то есть возрастает ли на выбранном возрастном отрезке величина изменчивости, обусловленной предшествующим поведением?
4. Есть ли вариации в поведении ребенка, вызванные предшествующим поведением матери (перекрестная соизменчивость), то есть усиливается ли так называемая синергическая ковариабельность в исследуемом возрастном диапазоне?
5. Изменяется ли текущее поведение ребенка под влиянием комбинированного эффекта от его предшествующего поведения и предшествующего поведения матери, то есть, отражает ли возрастающая с возрастом согласованная изменчивость усиливающиеся взаимовлияния поведения партнеров?

И у матерей и у детей зафиксировано возрастание индивидуальной изменчивости и не обнаружено никаких авто- и кросс-корреляций. Полученные результаты интерпретированы следующим образом: в исследованном возрастном диапазоне мать и ребенок демонстрируют все возрастающую взаимозависимость (все более согласованную изменчивость), одновременно расширяется использование собственного поведенческого репертуара (возрастающая индивидуальная изменчивость), при этом поведение ребенка не становится ни менее зависимым от его собственного предшествующего поведения (авто-соизменчивость), ни более зависимым от предшествующего поведения матери (кросс-соизменчивость).

Таким образом, проверяемая гипотеза получила количественное подтверждение. Кроме того, продемонстрирована пригодность методов теоретической статистики для количественного описания парных взаимодействий матери и ребенка.

VOLUME 112 — PARTS 3-4 (март 1990)

Stevens E.F. Instability of harems of feral horses in relation to season and presence of subordinate stallions (149-161).

Нестабильность гаремов одичавших лошадей (*Equus caballus*) как результат сезонности и присутствия жеребцов низких социальных рангов.

Жеребцы охраняют гаремы самок круглый год и на протяжении всей своей жизни. Суммарный репродуктивный успех самца зависит от количества самок в его гареме. Ранее считали, что состав гарема остается стабильным многие годы. Однако в данном исследовании было показано, что за два года в островной популяции лошадей 30% взрослых самок переходят из гарема в гарем в зимнее время. Эта сезонная изменчивость в стабильности гарема объясняется изменениями в обилии и распределении кормовых ресурсов. Плотность размещения членов группировки относительно друг друга (spacing) и частота социальных взаимодействий зимой были ниже, чем в летнее время. Кроме того, время, затрачиваемое на кормежку, возрастает зимой из-за меньшей доступности корма в этот период. Стабильность гарема не зависит от возраста самок и его величины, как и от возраста гаремного жеребца. На этот показатель влияет присутствие подчиненных жеребцов, прибывающих в составе группировки. Все самки, которые эмигрировали, покидали те гаремы, где присутствовал только один самец. В то же время группировки включавшие нескольких самцов, оставались стабильными весь период исследований.

Mathis A. Territoriality in a terrestrial salamander: The influence of resource quality and body size (162-175).

Территориальность у наземных саламандр: роль качества ресурсов и размеров тела.

У красноспинной саламандры *Plethodon cinereus* внутривидовая интерференционная конкуренция, связанная с территориальностью, документирована в лабораторных исследованиях. В этой работе животных изучали в лаборатории и в природных условиях для выяснения роли качества ресурсов и размеров тела в конкурентных взаимоотношениях. Когда в местообитаниях вида в северо-восточной Виргинии экспериментатор удалял саламандру из-под ее постоянного укрытия (например, колоды), эти убежища оказывались занятыми другими особями чаще, чем не имевшие до этого хозяев. Это первое прямое доказательство существования территориальности у саламандр в природе. Пришлые особи были значительно мельче искусственно изъятых. Таким образом, крупные размеры благоприятствуют выигрышу в территориальных взаимодействиях. Коль скоро объекты, под которыми укрываются саламандры, есть важный ресурс, его особенности могут характеризовать качество территории. В эксперименте, поставленном при жаркой летней погоде, показано, что температура почвы под большими колодами была значительно ниже, чем под малыми или под опавшей листвой. Таким образом, первые могут обеспечивать более надежную буферную зону для предохранения животных от экстремальных температур воздуха. И в лаборатории и в природе саламандры всех размеров отдают очевидное предпочтение более крупным укрытиям. В смешанных лесах Виргинии в брачные сезоны и между ними обнаружены достоверные положительные корреляции между размерами самих саламандр и объектов, под которыми они укрываются. Таким образом, существует конкуренция между особями из-за качества укрытий, в которой выигрывают более крупные индивиды.

*Benus R.F., Daas S den, Koolhaas J.M, Oortmerssen G.A. van. Routine information and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice (176-193).

Рутинная информация и подвижность социального и несоциального поведения у агрессивных и неагрессивных самцов мышей.

Исследовали количественные показатели взаимосвязи между агрессией и рутинным (повседневным) поведением у самцов двух линий мышей, альтернативно селективированных на фактор латентности перед атакой при изменениях социального и несоциального окружения. Во втором случае уровень рутинного поведения измеряли в Y-образном лабиринте, только один рукав которого предоставлял доступ к месту кормления. Количество ошибок (движение по второму рукаву) рассматривали как показатель становления рутинного поведения. Самцы линии с коротким латентным периодом при атаке на соперника (КЛП) гораздо чаще ошибались, и потому рассматривались как более склонные к рутинному поведению по сравнению с самцами линии длительной латентности (ДЛП). Самцы линии ДЛП, которые тем не менее демонстрировали короткую латентность перед атакой (то есть были агрессивными), оказались обладателями подвижного (вариабельного) поведения, в чем были сходны с неагрессивными самцами ДЛП.

В социальных контекстах КЛП и агрессивные ДЛП особи были выбраны для анализа рутинного становления атакующего поведения. Самцам предоставлялась возможность привыкания к взаимоотношению с самцом-противником, после чего их ссаживали с собственными самками. Чем дольше испытываемые самцы КЛП пребывали в состоянии конфликта с оппонентом, тем чаще они затем атаковали самок-партнеров. Самцы ДЛП, напротив, адекватно изменяли свое поведение при ссаживании с самками. Таким образом, атакующее поведение становилось рутинным у самцов КЛП, но оставалось подвижным у самцов ДЛП.

Сделан вывод, что отбор на фактор латентности перед атакой в норме влечет за собой формирование рутинного поведения, что указывает на связь этих двух параметров с одними и теми же генами. Поскольку агрессивные самцы линии ДЛП демонстрируют латентное поведение, можно думать, что параллельно селекции на фактор латентности перед атакой идет отбор механизмов, определяющих организацию поведения вообще — рутинного либо подвижного.

Magurran A.E., Segner B.H. Risk sensitive courtship in the guppy (*Poecilia reticulata*) (194-201).

Ухаживание, чувствительное к риску извне, у гуппи

Исследовали различия между популяциями в брачном поведении самцов, в ситуациях присутствия и отсутствия хищников. Сравнивали популяцию нижнего течения р. Арипо на о. Тринидад (местообитания рыбадных рыб) и верхнего ее течения, где уровень хищничества на рыбах низок. Во втором локалитете у самцов выявлено пренебрежительное отношение к риску стать жертвой хищника и не снижали частоту брачных демонстраций (sigmoid displays) при опасности со стороны хищной рыбы *Astyanax bimaculatus*. Брачное поведение гуппи нижнего Арипо было, напротив, чувствительно к риску. У них наблюдалась меньшая доля названных демонстраций, и в присутствии хищника они чаще использовали попытки спаривания «изподтишка» (sneaky mating). Хотя самцы из обеих популяции используют обе тактики: спаривание с предшествующим ухаживанием и «изподтишка», обнаружены индивидуальные различия в частоте их использования.

* Keenleyside M.H.A., Bailey R., Young V.H. Variation in the mating system and associated parental behaviour of captive and free-living *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces, Cichlidae) (202-221).

Вариации в системе спаривания и связанных с ней формах родительского поведения у цихлид *Cichlasoma nigrofasciatum* в природе и в искусственных условиях.

У этих цихлид в норме размножаются моногамные пары, и оба родителя принимают участие в заботе потомстве на протяжении до 6 недель. На экспериментальном пруду в

южной Канаде и в водоемах Коста Рики были изучены два варианта такой системы: 1. самец оставляет самку, и она сама заботится о выводке; 2. самец имеет одновременно двух самок. На пруду, где соотношение полов было сдвинуто в пользу самок, самцы либо дезертировали, либо становились бигамами на всех стадиях от начальной (кладка) до времени хорошо плавающих мальков. Эти отклонения от моногамии не оказывали существенного воздействия на выживание выводков. Не выживали лишь выводки, оставленные самцами вскоре после икрометания. Те же, в которых молодь была по крайней мере в недельном возрасте, она доживала до независимости благодаря заботам одних лишь матерей.

Как на пруду, так и в естественных условиях самки, имеющие моногамных партнеров, проводили больше времени в стороне от своих выводков, нежели самки, оставленные партнерами. Но только на пруду такие самки-одиночки самки меньше времени уделяли кормежке. В природных условиях все самки-матери уделяли меньше времени фуражированию, чем самки без потомства, то есть явление не находилось в строгой зависимости от того, дезертировал самец или нет.

При защите выводка членами моногамной пары намечается некоторое разделение обязанностей между ними. На пруду самки атаковали полувзрослых особей своего вида чаще, чем это делали самцы. В природе самки, чаще чем самцы, атаковали рыб других видов (главным образом, харациновых и карпозубых), а также конспецифических самок и молодых. И на пруду, и в природе самцы чаще, чем самки, атаковали конспецифических самцов.

В Коста Рике при большинстве самок, оставленных самцами, находились выводки состоящие из относительно крупных, подвижных мальков на пороге приобретения независимости. Все сказанное наводит на мысль, что потребность в охране родителями наиболее велика у молодежи в первые дни после выхода из яиц, когда они наиболее уязвимы для хищников. В это время оставление их родителями имеет более негативные последствия, чем позже, когда мальки хорошо плавают и могут самостоятельно избегать хищников.

* Poran N.S., Coss R.G. Development of antisnake defenses in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*): I. Behavioral and immunological relationships (222-245).

Развитие в онтогенезе поведения, связанного с защитой от змей, у калифорнийских земляных белок. I. Связь между поведением и иммунологией.

Эти вопросы были исследованы на рожденных в лаборатории земляных белках Калифорнии, где многочисленны гремучая змея (*Crotalus viridis oreganus*) и береговая гоферова змея (*Pituophis melanoleucus catenifer*). Ранее было показано, что взрослые земляные белки из этого региона обладают врожденной физиологической резистентностью к яду гремучей змеи, тогда как детеныши весьма уязвимы к хищничеству со стороны этих рептилий. Известно также, что детеныши из других регионов способны распознавать змей как хищников и проявляют антихищническое поведение, свойственное взрослым особям, при самой первой встрече со змеей. В настоящей работе

предстояло выяснить, 1) способны ли неопытные детеныши гремучую и гоферову змей, 2) какова роль матери в регулировании поведения детеныша при его первой встрече со змеей, 3) есть ли какие то факторы созревания, затрагивающие это антихищническое поведение и 4) определяют ли такого рода факторы становление резистентностью к змеиному яду, особенно в первые недели жизни детеныша.

Изучали поведение двух групп детенышей (тестируемых 1. поодиночке или 2. в компании с матерью) в возрасте 63-70 дней в ходе их первых встреч с гремучей и гоферовой змеями. Рептилий предъявляли детенышам по отдельности в зарешеченном отделении, расположенном в центре экспериментального помещения с песком на полу. Каждый сеанс длился 5 мин. Детеныши находились здесь или поодиночке или с матерью. Происходящее фиксировалось видеокамерой с зеркального потолка.

Спустя 2 года детенышей из группы 2, ставших к этому времени взрослыми, тестировали на присутствие змей двух видов и сравнивали их поведение с выросшими особями группы 1. У детенышей третьей группы прослеживали резистентность к яду гремучей змеи в возрасте 14, 30, 48 и 80 дней.

Полученные данные показали, что детеныши в самом деле распознают гремучую и гоферову змей независимо от того, происходит ли встреча с ней «с глазу на глаз» или в присутствии матери. Они больше времени проводят около рептилий первого вида. В присутствии матери они затрачивают значительно меньше времени на исследование рептилий того или другого вида вплотную, по сравнению с ситуацией встречи с ними с «с глазу на глаз». Мать почти не делает усилий охранять детеныша непосредственно, а лишь пытается не позволить ему приближаться к змее, что теоретически уменьшает его вероятность быть травмированным. В присутствии змеи детеныш и взрослая самка ведут себя сходным образом, демонстрируя исследовательские реакции на близкой дистанции от нее, бросание земли и движения хвостом из стороны в сторону. Правда, самка выглядит менее бдительной в слежении за действиями змеи. Анализ изменений в резистентности к яду показал, что она достигает уровня, свойственного взрослым в возрасте 30 дней, то есть примерно за 2 недели до того, как детеныши начинают выходить из норы. Несмотря на это, детеныши остаются уязвимыми к действию яда в силу своей меньшей массы и количества компонент крови, необходимых для нейтрализации яда. Иными словами, в популяции, где взрослые особи резистентны к яду змей, молодняк при первых выходах на поверхность уязвимы к хищничеству со стороны рептилий. Однако они загадочным образом проявляют антихищническое поведение наподобие взрослых особей, которое выглядит достаточно рискованным (исследование хищника с близкого расстояния, бросание в него земли лапами, и махание хвостом). Последнюю реакцию соблазнительно истолковать как адресованная матери, которая вмешается и обеспечит детенышу необходимую защиту. Раннее проявление у детенышей рискованного поведения, свойственного взрослым особям (исследовательские реакции и «запугивание» хищника) интерпретировано как побочный продукт эпигенетического процесса созревания поведения, которое оказывается адекватным лишь в более поздние периоды жизни особи, когда ее уязвимость к нападению змей снижается, а само поведение приобретает более отчетливую защитную функцию.

* Goldthwaite R. O., Coss R. G., Owings D. H. Evolutionary dissipation of an antisnake system: Differential behavior by California and arctic ground squirrels in above- and below-ground contexts (246-269).

Редукция антихищнической системы, направленной на защиту от змей: различия в поведении калифорнийской и арктической земляной белок на поверхности и под землей.

Арктическая земляная белка (*Spermophilus parryii ablusus*) не подвергалась хищничеству со стороны змей на протяжении примерно 3 миллионов лет. Для выяснения последствий этого обстоятельства сравнивали поведение родившихся в лаборатории арктических земляных белок и калифорнийских (*Spermophilus beecheyifisher*), не имевших опыта встречи со змеями двух видов (горемучая и гофероса), которые осуществляют существенный хищнический пресс на этих млекопитающих. В обоих случаях зверькам предъявляли гоферову змею (*Pituophis melanoleucus catenifer*) в 10 минутных сессиях в условиях близких к естественным на субстрате, а также в искусственной норе. Наблюдения фиксировали с помощью видеосъемки. В других экспериментах животным предъявляли в качестве контроля серую крысу, заключенную в эластичный нейлоновый футляр, который медленно двигали по земле, предоставляя ему возможность свободно двигаться в норе.

Не было найдено свидетельств того, что за время существования в отсутствие змей, арктическая земляная белка сохранила специализированный комплекс антихищнического поведения в противодействие этим рептилиям, присущий калифорнийской земляной белке. Хотя первоначально предполагалось, что нора с ее более ограниченными возможностями передвижения животных могла бы снизить редукцию рассматриваемого поведения в процессе эволюции, не удалось обнаружить свидетельств его проявления под землей. Арктической земляной белке свойственны те же самые моторные паттерны, что и у калифорнийской земляной белки, но первая не способна распознать гоферову змею и крысу ни на земле, ни в норе. Калифорнийская земляная белка, напротив, машет хвостом и бросает землю в норе при встрече и с о змеей, и с крысой, но пытается запугать змею вдвое чаще, чем крысу. На поверхности калифорнийская земляная белка была более сдержанной в отношении змеи и крысы, удерживая дистанцию от хищника и тем самым избегая опасности получить удар головой змеи. Под землей калифорнийская земляная белка с большей готовностью, чем арктическая, сближалась с обеими вторженцами и третиговала их. Хотя повторяющиеся выпады змеи иногда вызывали у арктической земляной белки бросание земли в ее сторону, этого никогда не случалось в норе.

По сравнению с калифорнийской, арктическая земляная белка при первой встрече с гоферовой змеей, как кажется, гораздо менее осознает и в меньшей степени демонстрирует представление о том, как вести себя в отношении этого животного. Сделано

заклучение, что 3 миллиона генетического дрейфа изменили всю когнитивную систему взаимодействия со змеями в различных контекстах.

SENAR, J. C.: Agonistic communication in social species: What is communicated? (270-283)

Агонистическая коммуникация у социального вида: какая информация транслируется?

У содержащихся в неволе чижей (*Carduelis spinus*) изучали взаимосвязь между демонстрациями, используемыми в агонистических взаимодействиях, ответными действиями реципиента и последующими акциями донора. Трехфакторный критерий независимости показал что разные действия донора вызывают различные ответные реакции реципиента. Анализ соответствий свидетельствует о том, что 76% вариаций в демонстрациях могут быть объяснены изменениями терпимости отправителя сигнала к присутствию конспецифика: некоторые его демонстрации ведут к реакциям подчинения и неагрессивным ответам со стороны приемника сигнала, которые, в свою очередь стимулируют неагрессивное поведение донора. В то же время другие демонстрации часто провоцируют атаку, вызывающую такое же ответное поведение. Степень настороженности в выборе ответных реакций выглядит как еще один фактор, модулирующий их. Представляется, что степень настороженности напрямую связана с доминантными статусами участников взаимодействия.

Полученные результаты подтверждают идею, что у высоко социальных видов цель агонистических демонстраций не обязательно состоит в том, чтобы изгнать оппонента, ибо это может быть невыгодно (costly) обоим. Агонистическая коммуникация в таких ситуациях не должна рассматриваться как торг за ресурсы, но есть предупреждение, содержащее информацию о том, насколько особь терпима к присутствию конспецифика на короткой дистанции и что она может ему позволить в зависимости от статуса и характера поведения отправителя сигнала, его оппонент может быть игнорирован им, но если он ведет себя рискованным образом (in a «dangerous» way), первый будет атаковать.

Комментарий

Эту статью часто приводят как свидетельство того, что демонстрации у птиц обладают неким дифференцированным значением (см., напр. Фридман, 2006, 2008 и мн. др.).

В статье прежде всего настораживает присвоение чижам статуса «социального» вида, что, разумеется, не так.

Статистические методы, которые использовал автор, выглядят корректными, а количественные результаты — надежными. Но главный вывод, которые он делает, по-моему, вовсе не вытекает из этих результатов. Однако из таблицы 1 видно, что «реципиент» отвечает на действия «донора» много чаще бегством, чем подчинением или другим поведением. Бегство оказывается самой частой реакцией даже при слабых демонстрациях донор — D1 и D2. Из этого вполне, по-моему, можно сделать вывод о том, что он как раз

старается прогнать реципиента, а не просто припугнуть его и делить с ним ресурс. Иными словами, из полученных автором результатов можно сделать вывод, противоположный его утверждениям.

Там же автор пишет: Следует ожидать, что животные стараются модифицировать поведение оппонента. Это намерение следует рассматривать не как манипуляцию (и том смысле как термин используют Dawkins, Krebs, 1987), но как предупреждение (warning — см. Rhijn, Vodegel 1980). Я утверждаю, что в своих агонистических демонстрациях донор сообщает другому, что именно тому позволено. То есть чиж не пытается прогнать оппонента, а только указать ему границы дозволенного. Однако автор не приводит данных о том, как действия донора и реципиента связаны или не связаны с конкретным местом (например, насестом), на котором происходит конфликт. Какими бы социальными не казались автору чижи, если они долго живут в вольере, то, по-моему, у них (или по крайней мере у доминантов) могут образоваться индивидуальные территории, с которых они прогоняют других особей. Если же донор все же не гонит реципиента, когда тот принимает позу подчинения, то это может, в принципе, происходить на нейтральной территории, где и сам донор не очень уверен в себе. Т.е., вывод автора о том, что демонстрация — это всего лишь предупреждение, не выглядят обоснованным без данных о существовании или отсутствии индивидуальных территорий и о наличии/отсутствии связи поведения с территорией. **В.А. Непомнящих**

Piper W.H. Exposure to predators and access to food in wintering white-throated sparrows *Zonotrichia albicollis* (284-298).

Пребывание на виду у хищника и доступность корма у зимующих белогорлых зонотрихий.

В полевых условиях изучали популяцию этих птиц с целью выяснить, какой из 11 переменных внешней морфологии, поведения и конкретной ситуации коррелирует с дистанцией от укрытия до места кормежки (предполагаемый показатель риска пасть жертвой хищника) и временем, затрачиваемом на кормежку в трех точках наблюдения. Время кормления коррелировало только с иерархическим статусом особи в том смысле, что доминанты имели больший доступ к кормам высокого качества. По иному выглядели факторы, имеющие отношение к дистанции от укрытия. Птицы показывали тенденцию кормиться дальше от него, если были (1) самцами, (2) молодыми или (3) имели подчиненный статус, а также если (4) находились в составе больших стай. Среднее расстояние до укрытия для популяции в целом увеличивалось в холодную и облачную погоду. То, что не удалось установить зависимость этого показателя только от иерархического статуса, могло стать результатом (по крайней мере частично) присутствия доминирующих гетероспецификов (таких как кардиналы *Cardinalis cardinalis*), которые проявляли очевидную тенденцию не обращать внимания в местах кормежки на маленьких, по сравнению с ними, зонотрихий. В итоге сделан вывод, что доминирование, с очевидно-

стью облегчающее доступ к кормовым ресурсом — это лишь один из нескольких факторов влияющих на риск пасть жертвой хищника.

Halloy M., Burghardt G.M. Ontogeny of fish capture and ingestion in four species of garter snakes (*Thamnophis*) (299-318).

Онтогенез поведения, связанного с охотой на рыб и их пожиранием, у змей рода *Thamnophis*.

Наблюдали кормовое поведение 4 видов подвязочных змей (*Thamnophis butleri*, *T. melanogaster*, *T. radix*, *T. sirtalis*) с целью обнаружить различия между ними в способах поимки добычи (рыба крупная и мелкая), операциях с ней и ее заглатыванием у особей разного возраста. Принадлежа к одному роду, эти виды, тем не менее, заметно различаются по предпочитаемым местообитаниям и выбору кормовых объектов (*T. butleri* оказался специализированным по поеданию земляных червей, *T. melanogaster* специализирован к охоте в воде, а два другие вида являются генералистами в отношении питания). При охоте на рыб у всех четырех видов обнаружены достаточно сходные паттерны в последовательности действий при поимке жертвы, в движении челюстей при ее заглатывании с головы или с хвоста. Чем крупнее рыба, тем больше вероятность, что заглатывание ее начнется с головы. При более детальном рассмотрении выявляются различия между видами и разными возрастными группами. У взрослых змей все операции проделывались более эффективно, чем у не достигших половозрелости. Эти различия были в меньшей степени выражены у видов-специалистов, нежели у генералистов. Показано, что особи *T. melanogaster* почти одинаково часто ловят крупную и мелкую рыбу, *T. butleri sirtalis* значительно чаще охотятся на крупную, тогда как у *T. radix* и *T. sirtalis* чаще всего кормятся мальками крупных рыб. Сходство в кормовом поведении обнаружено не только между двумя видами-генералистами, но также между *T. butleri* and *T. Radix*, которые считаются близкородственными

VOLUME 113 — PARTS 1-2 (май 1990)

Byle Ph.A.F. Brood division and parental care in the period between fledging and independence in the dunnoek (*Prunella modularis*) (1-20).

Деление выводка родителями и их поведение в период между вылетом птенцов и достижением ими самостоятельности у лесной завирушки.

1. Деление выводка родителями отмечено у 12 из 21 репродуктивных ячеек у завирушек. Ситуация оставалась стабильной с момента вылета птенцов до достижения ими самостоятельности.
2. Деление выводков значительно реже наблюдается не в начале сезона, а позже по его ходу.

3. Размер выводка не сказывается на возрасте, в котором молодые становятся независимыми.
4. В неразделенных выводках вес птенцов в возрасте 6 дней влияет на время достижения ими независимости, но значимой зависимости не было найдено для разделенных выводков.
5. Искусственная подкормка птенцов существенно уменьшает возраст достижения ими независимости, что говорит о возможном влиянии качества территории на этот показатель. Не ясно, влияет ли на него Искусственная подкормка
6. Не обнаружено различий в ходе процесса расщепления выводков в полиандрических и полигинно-полиандрических ячейках (с доминантным самцом), с одной стороны, и у моногамных пар, с другой. Самцы и самки кормили птенцов со сходной частотой.
7. -самцы, которые участвовали в кормлении птенцов в гнезде, с большей вероятностью продолжали кормить слетков в крупных выводках.
8. У родителей наблюдалась тенденция кормить преимущественно потомков того же пола (сыновей — самцами, и дочерей — самками).

* Berridge K.C. Comparative fine structure of action: Rules of form and sequence in the grooming patterns of six rodent species (21-56).

Сопоставление тонких деталей поведения: правила для формы и последовательностей паттернов груминга у 6 видов грызунов.

Филогенетическое постоянство набора синтаксических правил в организации груминга рассмотрено на примере морской свинки, земляной белки Белдинга, песчанки, хомяка, крысы и мыши. Подбор видов осуществлялся с целью сравнить характер этого поведения в трех подотрядах грызунов (*Hystricomorpha*, *Sciuromorpha*, *Muomorpha*) и двух семейств внутри подотряда (*Cricetidae* and *Muridae*). Для каждого вида описаны синтаксические паттерны цепей акций, транзитивная реципрокность, стереотипы последовательностей акций и иерархическая кластеризация. Все это было зафиксировано видеосъемкой, подвергнутой затем количественному анализу, графической записи с помощью символов и обработке с использованием различных компьютерных техник.

Каждый синтаксический паттерн (или правило построения последовательностей акций) обнаружен у всех 6 видов. Это обстоятельство отражает фундаментальные черты неврологической организации поведения, которая сформировалась сравнительно рано в эволюции грызунов. Синтаксическая организация выглядит как базовое свойство системы акций, управляемых головным мозгом.

Методология, примененная в исследовании, позволяет дать количественное сопоставление мощности синтаксических паттернов, их формы, стереотипности и временных параметров. Сравнительный анализ показал, что многие межвидовые различия в паттернах

можно объяснить на основе одного или двух принципов. Первый из них состоит в том, что сходство тем выше, чем теснее филогенетическое родство видов. Второй принцип, приложимый в особенности к временным параметрам, состоит в программировании аллометрического контроля, согласующегося с размерами животных. Временная организация паттерна (например, продолжительность циклов некоторых высокостереотипных чисток морды передними лапами) связан со средними размерами особей данного вида отчетливой аллометрической функцией. Обсуждается природа этих синтаксических паттернов и правил, которые они генерируют, а также источники межвидовых различий в рассмотренных параметрах.

Petersen Ch.W. The relationships among population density, individual size, mating tactics, and reproductive success in a hermaphroditic fish, *Serranus fasciatus* (57-80).

Взаимосвязь между плотностью популяции, размерами особей, тактик репродукции и репродуктивного успеха у гермафродитной полосатой рифовой рыбы

У этих рыб существуют три типа социальных систем. Размер социальных группировок коррелирует с локальной плотностью конспецификов. При очень низкой плотности изолированные пары особей реципрокно нерестятся друг с другом, что приводит к их равному репродуктивному успеху. Когда группировки не малы и не велики, формируются гаремы, в которых наиболее крупная особь в типичном случае утрачивает все женские функции и становится функциональным самцом. В таких гаремах гермафродиты с подчиненным статусом добиваются очень небольшого успеха, придерживаясь тактики спаривания «изподтишка» (streaking). Единственный истинный функциональным самцом почти полностью монополизирует Сексуальный доступ ко всем прочим членам гарема за счет агрессивного доминирования над ними. При высокой численности группировок эта способность самца осуществлять все спаривания снижается, и некоторые из наиболее крупных гермафродитов присваивают некоторые самцовые функции, нерестясь с мелкими подчиненными гермафродитами, но при нересте с функциональным принимают роль самок. Партнеры по нересту образуют мелкие «суб-гаремы», остающиеся более или менее постоянными во времени.

Все это согласуется с гипотезой, согласно которой у данного вида доминантная особь повышает свой репродуктивный успех за счет ограничения самцовых репродуктивных потенций конспецификов. Подчиненные особи ведут себя при нересте как самцы в тех случаях, если доминант не в состоянии ограничить активность гермафродитов как потенциальных самцов. Повышение самцового репродуктивного успеха в пространственно изолированных парах гермафродитов и в гаремах, по сравнению с таковым у гермафродитов в гаремах представляется важным для поддержания подчиненного гермафродитного фенотипа у данного вида.

* Colmenares F. Greeting behaviour in male baboons, I: Communication, reciprocity and symmetry (81-116).

Манифестация приветствия у самцов павианов. I. Коммуникация, реципрокность и симметрия.

Матрилинейные структуры группировок типичны для многих видов обезьян Старого Света, включая павианов. В однополых диадах самок и в разнополых парных альянсах достижение стадии полной социальной совместимости знаменуется взаимодействиями на почве груминга. В диадах самцов эта стадия наступает очень редко, здесь господствует заметная взаимная нетерпимость и конкуренция, обслуживаемая открытой агрессивностью. Груминг и прочие формы телесного контакта вполне обычны в патрилинейном сообществе у шимпанзе. Этот тип организации свойственен также гамадрилу, где самцы, однако, не вступают в отношения груминга, но часто обмениваются приветствиями, особенно при высоком возбуждении, спровоцированном социальной напряженностью. Для бабуина и гамадрила были описаны межвидовые различия в морфологии взаимодействий с использованием приветствий. Целью данной работы было изучить природу и функции этой категории неагрессивных взаимодействий в устойчивой группировке гамадрила *Papio hamadryas*, бабуина *P. cynocephalus* и их гибридов, живущей в обширной открытой выгородке Мадридского зоопарка. Данные получены на 20 самцах, находившихся под наблюдением 9 лет.

Приветствие определено в качестве взаимодействия, то есть каждая акция одного из участников рассматривается как связанная с таковой другого. Описание и качественный анализ проведены в отношении морфологии акций (выражение лица, вокализация, позы и их ориентация, локомоция, и др.) и таких категорий как реципрокность и ее отсутствие, симметрия/асимметрия. Наиболее значимая особенность этих взаимодействий есть их трехстадийный характер (фазы сближения, пребывания на короткой дистанции, уход). Каждой из фаз свойственен характерный для нее паттерн. Некоторые из них четко стереотипны, другие, как кажется, модифицируются персональной идентичностью и социальными позициями взаимодействующих самцов, а также социальным контекстом взаимодействия.

Количественно исследованы 1583 взаимодействия и 1039 агрессивных ситуаций с участием 20 самцов. Выделены следующие классы социо-сексуального статуса особи: полувзрослые (ПВ), аутсайдер (follower) (А), новый лидер (НЛ), главный лидер (ГЛ), бывший лидер (БЛ), старый аутсайдер (old follower) (СА). Обнаружены корреляции между принадлежностью самца к тому или иному классу и частотой, с которой он выполняет ту или иную роль в церемониях приветствия и агрессивных взаимодействиях. Церемонии приветствия были типичны для взрослых самцов, особенно находящихся в статусе производителей. Частота их участия во взаимодействиях (в качестве инициатора и/или реципиента) была положительно связана с размерами их гаремов (например, ГЛ) и с потенциями его увеличения за счет присоединения новых самок (например, ГЛ и НЛ).

Самцы на пике репродуктивного потенциала демонстрировали максимальную частоту участия в симметричных приветствиях, а те, что только что вступают в эту стадию (НЛ) чаще других отказывались отвечать на приближение других с жестами приветствия. В асимметричных церемониях приветствия (с телесным контактом) по крайней мере один из участников был ПВ-самец или молодой А-самец. ГЛ и НЛ чаще других оказывались как инициаторами, так и реципиентами и приветствий и агрессивных взаимодействий.

Анализ морфологии взаимодействий приветствия, в частности симметричных и односторонних (unreciprocated) greetings, которые были типичными для ГЛ и НЛ, а также контекстов с эпизодами приветствия и агрессии, показал, что обе эти категории поведения могут иметь в своей основе общие причинные факторы. Таким образом, их можно рассматривать как альтернативные стратегии решения похожих проблем, именно, разрешения конфликта. Во многих случаях приветствие можно рассматривать не в качестве аффилиативного или дружеского поведения, но как субститут агрессии (quasi-aggressive behavior), служащей для тестирования потенциальных либо реальных намерений оппонента в ситуации неявной конкуренции.

Приветствия у павианов дают прекрасный пример нестереотипного поведения высших млекопитающих, причинность, функции и становление которого в онтогенезе заслуживает пристального внимания, особенно в плане анализа ситуационной составляющей.

Nöe R., Sluiter A.A. Reproductive tactics of male savanna baboons (117-170).

Репродуктивные тактики у павиана *Papio cynocephalus*.

Репродуктивная тактика, которой будет придерживаться самец, зависит от таких его качеств, как ранг, возраст и время пребывания в данном месте, которые строго взаимосвязаны друг с другом. В своей жизни самец проходит следующие фазы, по мере того как он взрослеет, живя в составе группы и до того как он, как правило, утрачивает свой ранг: Фаза 1. Существование на периферии группы, сравнительно редкие социальные контакты, низкий репродуктивный успех, формирование социальных связей с немногими самками.

Фаза 2. Высокий репродуктивный успех, базирующийся на индивидуальной способности постоять за себя в драках, социальные связи с теми самками, которые уже стали (или скоро станут) сексуально привлекательными.

Фаза 3, вариант *a* — для самцов, которые оказались очень успешными в фазе 2. Сексуальная активность резко падает по сравнению с тем, что мы видели в фазе 2. Значительное время затрачивается на охрану отпрысков, произведенных на свет в фазе 2.

Фаза 3, вариант *b* — для самцов, которые оказались высоко успешными в фазе 2. Низкий репродуктивный успех, как и прежде, скорее периферийное положение в группе.

Фаза 4. Относительно высокий репродуктивный успех, частично за счет кооперации с дру-

гими самцами. Значительное время уделяется заботе о потенциальных потомках и их матерях.

Фаза 5. Уменьшение участия в активности, направленной в группе на репродукцию. Поддержка отпрысков распространяется на довольно значительное число тех, что зачаты после иммиграции в группу.

Социальные контакты с большим числом самок.

Полученные данные не подтверждают связи между рангом, приобретенным в ходе агонистических взаимодействий, как это предсказано моделью приоритета-доступа (priority-of-access model) Альтмана. Предложена ее модификация, которая допускает возможность для самцов с очень низким рангом формировать коалиции и тем самым добиваться индивидуального успеха. Эта модель не способна, однако, объяснить необычайно высокий репродуктивный успех некоторых самцов с промежуточным (не низким и не высоким) рангом. Здесь может помочь теория кооперативных игр (Coalition games),

Отсутствие согласия между моделью Альтмана и полученными данными не может быть объяснено одним лишь высоким статусом доминантных самцов. Единственный обнаруженный в данной работе качественный параметр процесса приобретения полового партнера — это время дня, на которое приходится половая активность. Альянсы самец-самка формируются на «спальном» дереве ночью или рано утром. В такой ситуации одиночный сильный самец имеет преимущества в конфликте с коалицией низкоранговых самцов, тогда как те могут быть более успешными позже, в дневное время, когда стычки происходят на земле.

VOL. 113 — PARTS 3-4 (июнь 1990)

Wolfgramm J. Tetradic encounters of wistar rats (*Rattus norvegicus*) after social deprivation: Spatial, social, and non-social behaviour (171-186).

Результаты ссаживания крыс линии Вистар, подвергшихся социальной депривации: пространственная организация социального и повседневного поведения.

Исследовали влияние социальной депривации на молодых самцов белых крыс линии Вистар. Для последующего изучения влияния разных сроков депривации на моторные и сенсорные компоненты поведения крысы содержались четырьмя разными способами: группами по 4 особи (Г), в условиях кратковременной изоляции (8 ч; КИ), долговременной (3-4 недели ДИ) и в клетках, отделенными сетками одна от другой («контакт» - К). Спустя 3 недели крыс ссаживали по 4 в открытом поле на 15 мин. Временные бюджеты во время этих сессий существенно различались у групп КИ и Г, с одной стороны, и ДИ и К, с другой. Между группами, как и между ДИ и К оказались незначительными. Особи групп ДИ и К были почти вдвое чем те, что принадлежали к группам КИ и Г и предпочитали держаться в близости к конспецификам, чаще оказывались в центре

арены, были более склонны к отдыху и играм, а также с большей вероятностью проявляли агрессию во время игрового поведения. Меньше различий было выявлено в исследовательском поведении (повседневном и социальном). Поскольку способ содержания особей группы К не должен был препятствовать обмену коммуникативными сигналами (как в случае особей из группы ДИ), был сделан вывод, что за возрастание социальных мотиваций у К более ответственен моторный, нежели сенсорный компонент. Более низкий уровень мотивации у крыс, не подвергшихся депривации или подвергшихся в слабой форме интерпретирован как результат отрицательной обратной связи, связанной социальной активности.

Wolfgramm J. Tetradic encounters of wistar rats (*Rattus norvegicus*) after social deprivation: Sequential and temporal organisation of behaviour (187-204).

Результаты ссаживания крыс линии Вистар, подвергшихся социальной депривации: временная организация поведения и порядок следования разных активностей.

Молодые крысы линии Вистар содержались тремя разными способами (по 4 особи, поодиночке на протяжении 3-4 недель и в клетках, отделенными сетками одна от другой) для последующего изучения того, как разная степень социальной депривации влияет на последующее поведение животных. Для выполнения этой задачи крыс затем ссаживали по 4 особи. Каждая сессия ссаживания длилась 15 мин. Оказалось, что при заметных изменениях локомоторного, социального и несоциального поведения подопытных крыс характер последовательности их акций во времени почти не зависел от способа предыдущего содержания. Порядок следования поведенческих ансамблей был таков: покой — двигательная активность (взаимосвязанная с исследовательскими реакциями) — социальная исследовательская активность — игра — агрессия и агрессивная игра). Временные затраты на предпочитаемый тип активности были характерными для всех особей данной группы. Кроскорреляции между временными характеристиками разных подтипов поведения не показали различий между группами испытуемых. Две формы поведения, относящиеся к одному классу (например, игре) проявлялись во временной близости друг к другу. Формы, относящиеся к разным классам, неизменно были разделены во времени. Такое избегание соседства тех или иных категорий было симметрично во времени в тех случаях, когда соответствующие классы не принадлежали к предпочитаемой последовательности поведения, и асимметричными для тех форм, которые осуществлялись предпочтительно вслед друг за другом. Иными словами, исследование показало отсутствие влияния способа содержания на временную организацию поведения. Это было истолковано таким образом, что условия содержания не отменяют контроля стереотипов видоспецифического устройства нервной системы. Выдвинута гипотеза, согласно которой такой контроль управляет последовательностью «фаз» поведения.

* Wolfgramm J, Heyne A. Tetradic encounters of wistar rats (*Rattus norvegicus*) after social deprivation: Individual behavioural features (205-222).

Взаимодействия в группах из 4 особей крыс линии Вистар (*Rattus norvegicus*) после социальной депривации: особенности индивидуального поведения.

Анализировали поведение молодых половозрелых крыс линии Вистар при ссаживании их по 4 особи в открытом поле после трехнедельного содержания в разных условиях: группами (Г), в клетках, отделенными сетками одна от другой («контакт» - К), и поодиночке длительное время (ДО). Задача исследования состояла в том, чтобы оценить влияние социальной депривации на распределение социальных ролей в этих тетрадах. Оценивались такие характеристики поведения, как бюджет времени, параметры локомоции и использования пространства и характер ответов на акции других участников взаимодействий. Наиболее очевидной особенностью, выявленной в повторяющихся ссаживаниях, оказалась социальная рецептивность с межсессионными корреляциями у групп Г, К, и ДО. Наиболее высокий уровень межсессионных корреляций в отношении почти всех параметров наблюдался у особей группы К. Социальные роли выявлялись методом корреляционного анализа. Обнаружены «кластеры» параметров, которые достоверно коррелировали друг с другом. Они позволили обнаружить как сходство, так и различия между группами. Каждая социальная роль характеризовалась определенным кластером. Выделили 3 социальные роли: социальная активность, социальная аттрактивность и обследование окружения (environment). Последняя роль и присущий ей кластер присутствовали только у крыс группы Г. Социальная активность характеризовалась высоким уровнем игрового социального исследовательского поведения, а также пространственной близостью (proximity) к конспецификам. Для социальной аттрактивности характерна социальная рецептивность, которая положительно коррелировала с проявлениями агрессии и агрессивной игры. Среди особей группы ДО распознавание привлекательных и непривлекательных для конспецификов было возможно же примерно через 3 мин после процедуры ссаживания. Социально активные крысы предпочитали находиться поблизости от привлекательных и проявляли тенденцию выполнять те же поведенческие акции, что и эти их партнеры проделывали на протяжении предыдущих 30 с. Крысы группы К вели себя похожим образом, но в первые минуты после ссаживания выявлялась лишь умеренная их дифференциация на подклассы. У особей группы Г различия в ролях были слабо выражены. В частности, поведение активных крыс было в меньшей степени ориентировано на привлекательных индивидов. Обсуждается вопрос, в какой степени социальное доминирование во взаимодействиях типа игры и в обстановке социальной привлекательности (по сравнению с контекстом агонистических столкновений) может быть характерным для процесса формирования групп с возрастающим уровнем индивидуального распознавания.

* Theraulaz G., Pratte M., Gervet J. Behavioural profiles in *Polistes dominulus* (Christ) wasp societies: A quantitative study (223-250).

Поведенческие профили в сообществах ос *Polistes dominulus* (Christ): количественное исследование.

Межиндивидуальные различия изучали в 9 общинах с фиксацией поведения каждой особи. Методы многомерного статистического анализа использовали для выявления взаимосвязей между различными поведенческими характеристиками, которые можно было бы использовать в описании индивидуального поведения. Наиболее характерные профили были выявлены посредством алгоритма классификации «динамических облаков» (dynamic clouds). Выделили 4 основных профиля: пребывание в глубине гнезда, общая активность на соте, охота и строительная активность. По-видимому, следующие 2 фактора определяют формирование профилей. Порядок перехода в стадию имаго предопределяет характер активной интеграции особи в жизнь общины. Возрастной фактор служит основой выработки у осы того или иного профиля. Тот из них, для которого был характерен высокий уровень активности на соте, был, как оказалось, основой развития фуражировочной активности.

* Alcock J. Oviposition resources, territoriality and male reproductive tactics in the dragonfly *Paltothemis lineatipes* (Odonata: Libellulidae) (251-263).

Места яйцекладки самок как ресурс при территориальности и репродуктивная тактика самцов у стрекозы *Paltothemis lineatipes*.

У исследованного вида самцы охраняют территории, в границах которых находятся потенциальные места яйцекладки самок. Поймав самку в полете, самец доставляет ее к такому месту. Удастся манипулировать доступностью таких мест (ресурса) на территории самца, либо прикрывая эти участки, либо добавляя в воду мелкий гравий. Тем самым возникает возможность тестировать предсказания теории систем спаривания, определяя влияние вмешательств на репродуктивный успех самца. Оказалось, что, вопреки этим предсказаниям, успех спариваний не зависит от количества мест с субстратом, удобным для яйцекладки, поскольку самка захватывается самцом до того, как она получает доступ к месту яйцекладки. Его оценка может быть сделана ею лишь после того, как самец отпускает ее по окончании спаривания. Самки, отпущенные на там, где участки, удобные для яйцекладки, велики, с большей вероятностью будут откладывать яйца в пределах территории самца-партнера, чем при противоположных обстоятельствах (когда ключевой ресурс невелик). Однако самцы, которые могут выбирать между этими двумя опциями на искусственно измененных территориях, демонстрируют лишь умеренное предпочтение к обширным участкам адекватного субстрата. Более того, полное их устранение не ведет к отказу самца от охраны его территории. Эти результаты отличаются от полученных для других видов стрекоз со стратегией территориальной защиты ресурсов. Эти различия определяются временем, когда самки получают доступ к

таким ресурсам и степенью готовности самки использовать для откладки яиц субоптимальные участки на территориях самцов.

* Schino G., Maestripieri D., Scucchi S., Turillazi P.G. Social tension in familiar and unfamiliar pairs of long-tailed macaques (264-272).

Социальная напряженность в парах знакомых и незнакомых особей длиннохвостого макака.

При попарном ссаживании взрослых самок *Macaca fascicularis* на два часа сформировали 10 пар из знакомых особей (З) и 20 — из незнакомых друг с другом (НЗ группы). Целью экспериментов было выяснить, действительно ли различия в социальной напряженности связаны с фактором знакомства-незнакомства. Уровень социальной напряженности оценивали по частоте актов смещенной активности. НЗ группа была разделена на две подгруппы в зависимости от уровней установления доминирования внутри пары [оценка производилась с ориентацией на демонстрацию оскаливания (bared-teeth displays)]. Те пары, в которых устанавливалось четкое доминирование (НЗд подгруппа), не отличалась по проявлениям груминга и смещенной поведению от группы З. В парах незнакомых особей без четкого доминирования (НЗнд подгруппа) было больше взаимодействий на почве груминга и реже наблюдалась смещенная активность. Ответственным за различия в социальной напряженности между разными парами оказались задержки в инициации актов аллогруминга из-за неясности в иерархических отношениях. Полученные результаты говорят о том, что отсутствие предварительного знакомства между индивидами не есть четкий предиктор социальной напряженности, если не принимаются во внимание паттерны взаимодействий между ними.

Karsmeijer G.J, Vos D.v., van Hoof J.A.R.A.M. The effect of some non-social factors on mother-infant contact in long-tailed macaques (*Macaco fascicularis*) (273-291).

Влияние некоторых несоциальных факторов на взаимоотношения самок и их детенышей у длиннохвостого макака.

Поведение в парах самка-детеныш изучали в естественной популяции обезьян в северной части о. Суматра (Индонезия). В первые 5 мес. жизни детенышей оценивали роль фактор облесенности местности и активности самок по отношению к ним. Оба эти фактора Both factors were found to be contingent on the contact probability. Во время пребывания обезьян в верхних частях кроны деревьев самка-мать осуществляет ярко выраженное поведение по обеспечению безопасности детеныша, всячески предохраняя его от возможности падения. Хотя случаи оставления детеныша самкой без присмотра очень редки, тот, судя по наблюдениям, научается осознавать, ориентируясь на активность матери, что может оказаться в определенное время вне контакта с ней. Обсуждаются факторы, лежащие в основе развития такой способности у детеныша.

Severinghaus L.L., Lin H.-Ch. The reproductive behaviour and mate choice of the fiddler crab (*Uca lactea lactea*) in mid-Taiwan (292-306).

Репродуктивное поведение манящих крабов на о. Тайвань.

Репродуктивные циклы у этого краба совпадают с полу-лунными приливными циклами. Пик активности, связанной с копуляциями, наблюдается обычно в течении двух дней после весеннего прилива, но может запаздывать из-за неподходящей погоды. Ни сам демонстративный орган (крупная клешня), ни боковые его покачивания не оказывают влияния на успех самцов в спариваниях, значимы для которого оказываются постукивания клешней у входа в нору самки. Самцы, которые настойчивы в этих действиях и в ухаживании за самками, осуществляют больше копуляций. Особи обоих полов стремятся спариваться по несколько раз — с разными партнерами. Ими оказываются, особи, норы которых локализованы неподалеку друг от друга, но не обязательно в тесном соседстве. Самцы часто вмешиваются в процесс ухаживания за самкой другого претендента. Копулирует тот, которому удастся прогнать соперника. В таких столкновениях важную роль играет размер самца. Часто наблюдались смены хозяев нор, которые обычно инициировались более крупными самцами. Захваты чужих нор могут оказаться проявлением усилий особи переместиться в такое место, где шансы к спариванию более высоки. Несмотря на все это, самцы с разными размерами карапакса не различаются по частоте успешных спариваний.

VOL. 114 — PARTS 1-4 (сентябрь 1990)

Симпозиум по поведенческой экологии (21 Международная этологическая конференция; Утрехт, 9-17 августа 1989)

Trillmich F. The behavioral ecology of maternal effort in fur seals and sea lions (3 — 20).

Поведенческая экология и материнское по ведение котиков и морских львов.

Ушастые тюлени (Otariidae) распространены от приполярных до тропических морских акваторий. Суммированы сравнительные данные по влиянию меняющихся кормовых условий на стратегии выращивания потомства у разных видов. Рассмотрены воздействия изменений в обилии пищи на кормовое поведение и энергетику самок, состояние их молока, перспективы их последующей репродукции, а также на темпы роста детенышей и сроки их отлучения от матери.

В период выращивания потомства самка в промежутках между периодами лактации кормится в море. У видов приполярных акваторий кормление детенышей прекращается по достижении ими возраста 4 мес., что выглядит как адаптация к резкой сезонности этих регионов. Виды умеренных широт и тропиков способны изменять длительность заботы о потомстве в зависимости от обилия корма в данный сезон размножения. В ответ на изменения этого фактора меняется масса тела самок (при снижении доступ-

ности корма — до неких предельных значений). У большинства видов кормление происходит только по ночам (исключение составляют морской слон и северный морской котик, которые могут кормиться и днем, на больших глубинах). У самок некоторых видов при дефиците кормовых ресурсов время кормления фиксировано с учетом максимально возможной затраты энергии, у других оно может заметно увеличиваться (что, вероятно, связано с их большей пищевой специализацией на определенных видах жертв). Когда самки больше времени проводят в море, рост детенышей замедляется, а при дальнейшем увеличении времени отсутствия матери возможно их голодание. Детеныши могут влиять на временной бюджет самок, уменьшая периоды их пребывания на берегу тем, что стимулируют большую отдачу молока и/или сосут мать, не получая пищевого вознаграждения. С удлинением охотничьих экскурсий жирность молока повышается, что, однако, не полностью компенсирует энергетические потери детенышей при таком режиме. У оседлых видов частичная компенсация замедления роста детенышей осуществляется путем удлинения периода лактации. У галапагосского котика (*Arctocepalus galapagoensis*) это влечет за собой значительные потери в отношении последующих перспектив размножения самок. Уменьшается вероятность беременности, а в случае ее наступления ожидается конкуренция сиблингов за доступ к молоку матери.

В этой конкуренции обычно выигрывает старший сиблинг, часто ценой гибели новорожденного. При высокой скорости роста детеныша вероятность того, что он будет опекаем матерью до возраста года, выше, чем при замедленном его развитии. Поэтому высокие энергетические затраты на выращивание детеныша в год «а» уменьшает потери репродуктивного потенциала в год «а+1». Гибкость стратегии выращивания потомства у видов умеренных и тропических регионов позволяет матери регулировать свое поведение в соответствии с изменениями кормовых условий. Это обстоятельство частично маскирует теоретически ожидаемые компромиссы (trade-offs) в репродуктивной биологии таких ластоногих.

* Visser M.E., Alphen J.M. van, Nell H.W. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: The influence of the number of parasitoids depleting a patch (21-36)

Адаптивный суперпаразитизм и распределение времени между местами яйцекладки у одиночных паразитоидов: влияние числа особей на снижение перспективности места яйцекладки.

Согласно предсказаниям концепции эволюционно стабильной стратегии (ESS), с увеличением числа самок-паразитоидов в данном месте они дольше пребывают здесь и чаще откладывают яйца в хозяев, уже использованных другими самками. Эта гипотеза была проверена в экспериментах с *Leptopilina heterotoma*, паразитирующих на личинках дрозофилы.

Временные показатели и характер распределения яиц оказались в согласии с гипотезой. Эти параметры определенно зависят от количества конспецификов в данном месте.

И в разработанной модели и в эксперименте число особей-хозяев и площадь, приходящаяся на каждого из них, удерживались постоянными. Модель предсказала, а эксперименты подтвердили, что при совместном использовании места яйцекладки несколькими самками их репродуктивный успех на единицу времени снижается за счет интерференции между индивидами.

Когда самки разыскивают хозяев поодиночке, повторная яйцекладка в того же самого хозяина (self-superparasitism) не наблюдается в том случае, если самок держать в изоляции друг от друга несколько дней до начала опытов. Но он имеет место, если самки в это время пребывают в группах по 4 особи. Это заставляет предполагать способность паразитов оценивать вероятность суперпаразитизма со стороны конспецификов в будущем.

Davis D.G.S., Stradon J.E.R. Memory for reward in probabilistic choice: Markovian and non-markovian properties (37-64)

Запоминание подкрепления при вероятностном выборе

Голубей обучали в разных вариантах экспериментальной установки, где они должны были делать альтернативный выбор (*например, клевать правую или левую педаль, причем нажатие каждой педали подкрепляется с некоторой вероятностью, разной для разных педалей* — В.Н.). Проведено два эксперимента, каждый из которых состоял из большого числа ежедневных сессий. Средний за день выбор (S) голубями правой (R) и левой (L) альтернатив определялся по формуле $S = R/[R + L]$. Его величина хорошо объясняется линейной марковской моделью, в которой предсказанный на сегодня средний выбор $s(N+1)$ зависит от предсказанного выбора на вчерашний день $s(N)$ и того, какой выбор подкрепляется сегодня: $S(N+1) = aS(N) + (1-a)A(N+1)$, где $A(N+1)$ равен 1 если подкрепляется всегда выбор только правой альтернативы, и 0 — если только левой; «a» - параметр, определяющий долговременную память.

Эта линейная модель объясняет некоторые внешне парадоксальные данные о влиянии памяти на результаты экспериментов с альтернативным выбором. Тем не менее, более тщательный анализ показал, что изменения выбора с каждой сессией объясняются несколькими видами немарковских зависимостей. Самая важная из этих зависимостей — это возвращение в начале каждой сессии к тому выбору, который был типичен в предыдущих сессиях (спонтанное восстановление реакции). Эта зависимость (а не слабый и ненадежный немарковский эффект припоминания) описывается очень простым правилом:

Каждая отдельная награда за выбор правой или левой стороны в прошлом влияет на текущий выбор обратно пропорционально времени, прошедшему между этой наградой и текущим выбором. Таким образом, голуби обучаются в течение дня делать правильный выбор, потому что подкрепление этого выбора — недавнее. Однако на следующее утро они возвращаются к тому, что они выбирали раньше — потому что самые недавние подкрепления становятся со временем уже относительно не новыми.

Комментарии:

Немарковская зависимость — такая, в которой текущее событие зависит не только от предыдущего события, но и от более ранних.

Текст курсивом — это мое объяснение термина «двурукий бандит». В русской литературе, этот термин, по-моему, не используется).

Правильно ли записана формула $s(N+1) = as(N) + (1-a)A(N+1)$? Не должно ли быть $s(N+1) = [as(N) + (1-a)A(N+1)]/2$, то есть не сумма, а средняя из двух слагаемых: в английском тексте говорится о средней сумме.

Английский текст написан на профессиональном жаргоне, я, возможно, не все правильно понял. Например, я не понял, чем отличается «спонтанное восстановление» от «немарковского эффекта припоминания» (**spontaneous recovery** vs non-markovian reminiscence effect)

Создается впечатление, что эта статья старая. Восстановление вчерашних навыков наустро, хотя они уже не подкрепляются — вещь известная, в том числе у пчел. Например, пчелы перестают посещать кормушки, которые с утра содержали нектар, а к вечеру опустели. Однако на следующее утро они снова летят к этим кормушкам.

В.А. Непомнящих

Roitberg B.D. Optimistic and pessimistic fruit flies: Evaluating fitness consequences of estimation errors (65-116).

Оптимистические и пессимистические плодовые мушки: оценка влияния на приспособленность предвидения ими возможных ошибок.

У самок паразитического двукрылого *Rhagoletis pomonella* наблюдается устойчивая изменчивость в характеристиках поведения, направленного на поиск хозяина. Среди них есть особи «оптимистические» и «пессимистические» в их отношении к перспективе обнаружить новое место, обильно населенное видом-хозяином. Для ответа на вопрос, как такая ситуация может сохраняться во времени, была разработана формальная модель, в которой решение особи переместиться в новое место поиска зависит от: (1) качества данного места, (2) среднего качества доступных мест, (3) плотности таких мест в пространстве, (4) времени дня, и (5) запаса яиц для откладки. Затем модель была преобразована с учетом оптимистической и пессимистической оценки пригодности мест яйцекладки. В результате удалось построить схему оптимального поведения.

Сделан вывод, что оптимисты чаще перемещаются в пределах одного дерева, а пессимисты — между деревьями. Вычисление параметров дневного репродуктивного успеха показало, что поведение обеих категорий мух примерно таково, как оно было бы у особей с безошибочной оценкой пригодности места яйцекладки при том условии, что как его переоценка, так и недооценка имеют умеренный эффект. Причина этого в компромиссе между ограничениями, накладываемыми на расход яиц и на время, имеющееся распоряжении особи, с учетом доступности жертв. В случае, если ошибка значительна (например, 90%), успех оптимиста выше, чем пессимиста. Выведены кривые приспособ-

собственности (fitness) для обеих категорий мух. Эти кривые были затем использованы для предсказания поискового поведения мух в природе. Прогноз оправдался в том смысле, что в выборке число оптимистов оказалось выше, чем пессимистов.

Daan S., Dijkstra C., Tinbergen J. M. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariation of laying date and clutch size (83-116).

Планирование семьи у пустельг (*Falco tinnunculus*): конечные детерминанты сопряженности даты откладки яиц и величины кладки.

Согласно теории, у птиц особь максимизирует свою приспособленность (fitness), принимая два кардинальные решения: когда приступить к откладке яиц (старт ее) и сколько их должно быть отложено (финиш). С этих позиций изучали репродуктивное поведение пустельг вычисляя значения репродуктивного потенциала Фишера для кладок ($V_c = c \cdot V_0 / 2$) и для птиц-родителей (V_p).

Показано, что репродуктивная ценность одного яйца (V_0) монотонно уменьшается по ходу сезона размножения (с увеличением даты яйцекладки — d) из-за достоверной связи этого фактора с компонентами S_0 (вероятность, что яйцо даст слетка), S_j (вероятность того, что такой слеток выживет от вылета из гнезда до возраста 1), S_2 (то же, от возраста 1 до возраста 2) и P_j (вероятность его размножения в возрасте 1).

V_p уменьшается по ходу сезона незначительно, хотя выявлена значимая связь d (дата откладки) с параметрами N (вероятность того, что гнездо даст хотя бы одного слетка), P_T (вероятность повторной кладки при гибели гнезда) и L_a (вероятность выживания родителей по окончании сезона размножения).

В экспериментах с изменениями величины выводка (увеличение или уменьшение) на X день после вылупления птенцов было показано, что конечный показатель репродукции ($V = V_c + V_p$) не изменяется такими процедурами. Это свидетельствует о том, что V максимизируется в широких значениях величины кладки.

Весной, с увеличением плотности популяции полевков, эффективность охоты пустельг возрастает, как и число потомков, которые в принципе могут быть выращены родителями при стандартных репродуктивных усилиях с их стороны. При этом, однако, репродуктивная ценность кладок постепенно уменьшается. В некоторых конкретных условиях доступности корма это приводит к ситуации, при которой сочетание величины кладки и даты откладки яиц максимизирует V . Как следует из рис. 12, оптимальным сочетанием оказывается меньшая величина кладки и сравнительно поздняя дата откладки яиц. 59.4% всех кладок подчиняются критерию максимизации. Более того, с использованием данных по эффективности охоты самцов, с одной стороны, и показателями репродукции их самок, с другой, показана обоснованная связь между предсказанной датой яйцекладки и величиной кладки. На качественном уровне любой метод предсказывает уменьшения оптимального размера кладки по ходу сезона размножения, при параллельном улучшении условий существования птиц и снижении репродуктивной

ценности яиц. Представлены также предварительные результаты влияния d на V_0 , полученные в опытах с выпуском на свободу молодых пустельг, выращенных в неволе при искусственном освещении.

* Meijer T., Daan S., Hall M. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): The proximate control of covariation of laying date and clutch size (117-136).

Планирование семьи у пустельг (*Falco tinnunculus*): ближайший контроль сопряженности даты откладки яиц и величины кладки.

Дата откладки первого яйца самкой определяется временем резкого усиления эффективности охоты самца весной, когда количество корма, доставляемого им самкой, резко увеличивается. Это подтверждается экспериментами с манипуляцией количества корма, доступного свободно живущим пустельгам и содержащимся в неволе. Такого рода вмешательства не меняют устойчивый тренд уменьшения размера кладки по ходу сезона размножения. Эти результаты согласуются с другими экспериментами того же характера. Искусственное сохранение постоянства светового дня не меняет обозначенный выше тренд. Создается впечатление, что устойчивое уменьшение размера кладки генетически запрограммировано применительно к годовому «репродуктивному окну». Предложена модель ближайшего контроля над сезонным уменьшением величины кладки (модифицирующая предшествующую, предложенную Хавторном, 1985). Она подчеркивает возрастание по ходу сезона времени насиживания первого яйца (до 50%). Контакт с ним самки активизирует петлю положительной обратной связи, что ведет к резорбции других фолликулов в яичнике. Этот процесс детерминирует размер кладки за 4 дня до откладки последнего яйца. 50% уровень инкубирования первого яйца достигается раньше у поздно размножающихся самок, что ведет к более ранней резорбции фолликул и, соответственно, к уменьшению размера их кладок. Результаты экспериментов с изменением размера кладки у пустельг и с учетом количественных характеристик времени инкубации обсуждаются применительно к выдвинутой модели. Предполагается также, что важная роль в процессе регулирования величины кладки принадлежит пролактину плазмы крови самок.

Hardy I.C., Goodfray H.C.J. Estimating the frequency of constrained sex allocation in field populations of Hymenoptera (137-147)

Оценка частоты ограничений, налагаемых на соотношение полов в естественных популяциях перепончатокрылых.

1) В теории, имеющей дело с соотношением полов, предполагается, что в случае гаплодиплоидии некоторые самки способны продуцировать только самцов (ограничение принципа равного соотношения полов ОРСП), например, потому что они девственны. Считается, что присутствие таких самок в популяции влияет на оптимальное соотно-

шение полов в потомстве «нормальных» самок. Это предположение остается фактически непроверенным.

2) У трех видов паразитоидов, использующих в качестве хозяев дрозophil, оценена частота самок, ограниченных в возможности продуцировать потомков обоих полов. Такие самки выявлялись по отсутствию спермы в их сперматеках. Они были редки либо вообще отсутствовали.

3) Обзор литературы позволяет оценить долю таких самок в естественных популяциях перепончатокрылых. Данные позволяют заключить, что хотя явление ОРСП встречается нечасто, у некоторых видов практикующие его самки достаточно обычны, чтобы их доля поддерживалась отбором ради их влияния на соотношение полов в потомстве «нормальных» самок.

* Putters F., Vonk M. The structure-oriented approach in ethology: Network models and sex-ratio adjustments in parasitic wasps (148-160).

Структурно-ориентированный подход в этологии: нейросетевые модели и регуляция соотношения полов у паразитоидов

Защищается тезис о том, что коннекционистские модели (нейронные сети, параллельно-распределенные вычислительные системы) могут существенно изменить наше понимание поведения животных. Коннекционистский подход в большей степени отражает структуру поведения, чем общепринятые способы его объяснения. Этот подход использован для анализа принципов, на которых основано поведение откладки яиц паразитоидами.

Преамбула

Этологическая теория стремится систематизировать наши знания о том, как организм строит внутреннюю модель своего окружения, и как он использует эту модель чтобы связать свои восприятия со своими действиями. Принципы, объясняющие эти процессы, проверяются путем построения на их основе математических моделей и сравнения поведения этих моделей с экспериментальными данными.

Как правило, общепринятый в этологическом анализе «нисходящий» подход: от общих принципов поведения к его деталям — не выходит дальше построения предварительных моделей общего характера. Так происходит потому, что в «деталях», во взаимодействии элементов модели, которое предположительно и порождает наблюдаемое поведение, очень трудно разобраться. Возможности математически вывести окончательный сложный результат таких взаимодействий, простых, но нелинейных взаимодействий, ограничены. В результате «нисходящий» подход чаще всего приводит к созданию моделей, состоящих из чрезмерно усложненных компонентов, без понимания того, как последние взаимодействуют между собой. Это рискованный подход, особенно когда он применяется к системам, внутри которых едва ли можно заглянуть. Фактически, такие этологические модели стремятся объяснить поведение (например, целенаправленное и адаптивное) с помощью таких понятий как обратная связь, рассогласование, го-

меостаза, антиципация, память и т.д., путем приписывания им произвольно сложных свойств. При таком подходе достаточно ввести в модель «модуль сравнения» и «управляющий модуль». С их помощью можно «объяснить», что рассогласование между «целевым состоянием» организма и его реальным состоянием порождает в «модуле сравнения» сигнал об ошибке, и что этот сигнал заставляет «управляющий модуль» выбрать правильное поведение.

Общепринятый подход бесполезен (is of no avail) для моделирования поведения паразитоидов из сем. Pteromalidae (Hymenoptera), которых мы изучаем. То, каким образом они решают откладывать оплодотворенные или неоплодотворенные яйца (что принципиально важно для соотношения полов в их потомстве), поможет разъяснить нашу точку зрения. Паразитоиды способны оптимизировать соотношение полов их потомства в поколении F1: оно оказывается таким, что в поколении F2 представлено максимальное число генокопий. Это соотношение зависит, помимо прочих факторов, от пространственной и временной структуры популяций хозяина и паразитоида: от количества неродственных самок паразитоида, присутствующих на участке с хозяином (Wetgen, 1983), и/или от количественного соотношения хозяев большого и малого размера (там же). Для моделирования откладки яиц паразитоидами нам требуется система, которая способна достигать определенных целей без явного представления этих целей в самой системе. Эта система должна также адаптироваться к внешнему миру без явного представления этого мира внутри системы. Мы считаем также, что эти требования могут быть обобщены для моделирования поведения других организмов (McFarland, 1989).

Последние разработки в области искусственного интеллекта предоставляют новые возможности для построения этологически осмысленных моделей. Это так называемые нейронные сети, состоящие из полу-автономных элементов, взаимодействующих согласно набору простых правил. Такие сети не содержат правил, определяющих поведение всей системы в целом. Вместо этого наблюдаемое поведение системы и его сложная динамика оказываются эмергентными свойствами, которые возникают из взаимодействия элементов (Langton, 1989). Мы использовали нейронную сеть для моделирования поведения откладки яиц паразитоидами. Мы называем такое моделирование структурно-ориентированным (Hogeweg, 1989). Оно начинается с априорного выбора структуры сети и свойств элементов, ее составляющих. После этого с помощью компьютерного моделирования подбираются параметры модели (качественные и количественные свойства связей между элементами) до тех пор, пока поведение модели не будет соответствовать поведению живого прототипа. После этого можно выяснить, какие именно связи порождают это целостное поведение. (Другими словами, речь идет о «восходящем» подходе к моделированию поведения — в противоположность «нисходящему» подходу, упоминавшемуся в начале статьи — **В.А. Непомнящих**).

Комментарий

Данная работа представляет собой один из первых примеров применения т. н. искусственных нейронных сетей (ИНС) для моделирования поведения животных. ИНС пред-

ставляет собой компьютерную программу, имитирующую взаимодействие простых элементов («нейронов»), соединенных между собой возбуждающими и тормозными связями. Создание ИНС начинается с выбора структуры сети и свойств элементов, ее составляющих. Затем, с помощью компьютерного моделирования подбираются веса связей между элементами — до тех пор, пока поведение модели не будет соответствовать поведению живого прототипа. После этого можно провести анализ связей и выяснить, каким образом они порождают это целостное поведение. Преимущество ИНС состоит в том, что отпадает необходимость приписывать модели или ее элементам способность принимать решения, обучаться или хранить в памяти картину окружающего мира — другими словами, ИНС позволяют избежать антропоморфизма при истолковании поведения животных. Вместо этого наблюдаемое поведение модели, каким бы сложным оно ни было, оказывается эмергентным, вытекающим из взаимодействия ее элементов. Авторы применили ИНС для имитации поведения откладки яиц самками *Lariophagus distinguendus* (Forster) — паразитоидами из сем. Pteromalidae (Hymenoptera). Самки могут откладывать на личинку амбарного долгоносика *Sitophilus granarius* (L.) оплодотворенные яйца, из которых выходят самки; неоплодотворенные яйца, из которых выходят самцы; вообще не откладывать яйца на личинку. Оплодотворенные яйца откладываются чаще на самых крупных личинок, что важно для выживания потомства, но при разном соотношении числа крупных и мелких личинок наблюдаются отклонения от этого правила. ИНС позволила имитировать поведение самок, а ее анализ показал, что наблюдаемое разнообразие поведения можно объяснить всего двумя факторами: размером личинок, найденных самкой в недавнем прошлом и временем, прошедшим с момента последней кладки.

В настоящее время ИНС успешно применяются для моделирования разных форм поведения, включая поиск корма (Coleman et al., 2005), выбор брачных партнеров (Pfenning, Ryan, 2007), миграции (Dalziel et al., 2008) и распознавание сигналов при коммуникации (Nickerson et al., 2006). Достижения в этой области обобщены в книге (Enquist, Ghirlanda, 2005).

С другой стороны, практика продемонстрировала и недостатки моделирования с помощью ИНС. Модель поведения паразитоидов состоит всего из девяти элементов, что и позволило авторам найти факторы, объясняющие поведение самок. Однако многие модели состоят из большого числа «нейронов», что делает анализ взаимодействия последних крайне затруднительным. В результате модели часто оказываются «черным ящиком»: они успешно имитируют поведение животного, но каким образом это достигается — остается неизвестным.

Coleman S. L., Brown V. R., Levine D., Mellgren R. L. A neural network model of foraging decisions made under predation risk // Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience. 2005. V. 5. P. 434-451.

Dalziel B. D., Morales J. M., Fryxell J. M. Fitting probability distributions to animal movement trajectories: using artificial neural networks to link distance, resources, and memory // American Naturalist. 2008. V. 172. P. 248-258.

Enquist M., Ghirlanda S. Neural Networks and Animal Behavior // Monographs in behavior and ecology / Princeton University Press, 2005, 253 pp.

Nickerson C., Bloomfield L. L., Dawson M. R. W., Sturdy C. B. Artificial neural networks that discriminate notes from the 'chick-a-dee' call of *Poecile atricapillus*: The effect of pitch transformations. Journal of the Acoustical Society of America. 2006. V. 120. P. 1111-1117.

Pfennig K. S., Ryan M. J. Character displacement and the evolution of mate choice: an artificial neural network approach // Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Ser. B. 2007. V. 362. P. 411—419.

В.А. Непомнящих

Tinbergen J.M., Daan S. Family planning in the great tit (*Parus major*): Optimal clutch size as integration of parent and offspring fitness (161-190).

Планирование семьи у большой синицы: оптимальная величина кладки как интеграция приспособленности родителей и их потомства.

В популяции больших синиц исследовали вариабельность приспособленности (fitness), обусловленную изменчивостью величины первой кладки и времени ее инициации, с использованием значений репродуктивного потенциала Фишера для кладок (V_c) и для родителей (V_p). Для проверки предположения, что особь максимизирует свой репродуктивный потенциал за счет выбора величины кладки, ее искусственно меняли. Максимальное значение V_c , вычисленное с учетом естественной изменчивости величины первой кладки, оказалось равным 15.2 яйца, и немного увеличивалось по ходу сезона. V_p увеличивалось в соответствии с изменчивостью величины первой кладки и уменьшалось во времени. Общий репродуктивный потенциал $V (= V_c + V_p)$ был максимальным при величине кладки 15.4 яйца, что значительно больше, чем средняя величина кладки в популяции (9.2 яйца).

Искусственное изменение величины кладки отрицательно влияло на выживание птенцов и пополнение популяции молодым. Репродуктивный потенциал родителей (V_p) уменьшался только при вероятности второй кладки.

Максимальное значение V_c , вычисленное на материалах искусственной вариации величины кладки 10.0, и также возрастало по ходу сезона. При искусственном варьировании величины кладки V_p уменьшалось, приводя максимальное значение V в соответствие с величиной кладки 9.4, что очень близко к ее среднему значению для популяции. Сделано заключение, что большинство самок максимизируют свою приспособленность, откладывая 9-10 яиц. При этом самый высокий репродуктивный потенциал в данной популяции имеют самки, откладывающие 15 яиц.

Этот последний факт указывает на направление отбора в сторону увеличения размера кладки. Однако, в данной популяции она не увеличилась за последние 30 лет. Таким образом, можно думать, что генетический фактор изменчивости величины кладки отсутствует, или же имеет место комплексный полиморфизм.

Perrigo G. Food, sex, time, and effort in a small mammal: Energy allocation strategies for survival and reproduction (191-205).

Пища, пол, время и усилия у мелких млекопитающих: стратегия распределения энергии для выживания и репродукции.

Для мелких млекопитающих, таких как домовая мышь (*Mus domesticus*) критическим оказывается соотношение между энергией, поступающей из корма и усилиями на его добывание. Процесс распределения энергии изучали в клетке, где для получения 45 мг корма животное должно было двигаться в беличьем колесе. Требовалось найти ответы на два вопроса:

1) Когда молодая самка мыши, только что утратившая связь с матерью, была вынуждена больше работать за меньшее пищевое вознаграждение, наибольшая доля энергии шла на поддержание жировых резервов; следующим по важности было увеличение размеров тела, а достижение половозрелости оказывалось наименее приоритетным. Повышенная интенсивность накопления жира при высоких затратах на кормление есть стратегия выживания, посредством которой расселяющееся животное сохраняет аварийный запас жира ценой замедления роста и полового созревания. У самцов, напротив, репродуктивное развитие и рост независимы. Таким образом, стратегии распределения энергии у особей разных полов на ранних стадиях независимого существования фундаментально различны. Некоторые из различий определяются гонадами, другие — нет.

Время, затрачиваемое на кормление при неблагоприятных низких температурах также оказывается критическим фактором на этой стадии развития, и он, возможно, определяет, будут ли мыши размножаться за пределами жилья человека. непрерывно или сезонно

2) Хомячков *Peromyscus maniculatus* и домашних мышей заставляли приносить приплод при очень высокой физической нагрузке. Выводки у хомячков были больше, как и выживание молодняка до отделения от матери, в основном за счет более эффективного использования ими корма. Циркадный ритм у этого вида таков, что почти вся локомоторная активность приходится на темное время суток, тогда как у мышей, особенно во время лактации, такая строгая закономерность отсутствует. В зависимости от уровня дефицита пищевых ресурсов хомячки доводят до самостоятельности 5 или 6 детенышей. Однако, если самка выполняет большую работу и получает меньше, детеныши прогрессивно чахнут. У домовой мыши, напротив, при рождении выводки крупнее, чем у хомячков, но самка убивает и поедает детенышей в течение первых 12 дней лактации. Поэтому большинство выживших детенышей в момент отделения от матери имеют примерно равные массы тела. Эти дивергентные различия в паттернах распределения энергии могут быть отражением стратегий оппортунизма (домовая мышь) и сезонности существования (*Peromyscus maniculatus*).

Brockmann H.J. Mating behavior of horseshoe crabs, *Limulus polyphemus* (206-220).

Брачное поведение меченосцев.

У меченосцев брачное поведение имеет много общего с тем, что наблюдается у лягушек и жаб. Оно синхронизировано таким образом, что приурочено весной к высоким приливам при полной луне и занимает ежедневно несколько часов. Когда самки появляются в определенных местах побережья, самец, найдя партнершу, хватается ее клешнями особого строения и удерживает, иногда неделями. Самка откладывает в песок несколько порций яиц, которые оплодотворяются наружно. Это единственный случай подобной системы спаривания среди ныне живущих членистоногих.

Самцы, не успевшие захватить самку, скучиваются вокруг пары, толкая и иногда замещающая самца из нее. Эксперименты показали, что эти сателлитные самцы способны оплодотворять самок, что указывает на существование конкуренции спермы, которая и объясняет присутствие таких самцов в скоплении. Самцы в поисках самок нередко хватают неадекватные объекты и конкурируют между собой за доступ к партнершам. Самцы не различаются по размерам, так что вероятность ассортативных спариваний невелика. При подобных системах взаимоотношения полов отбор благоприятствует наиболее активным самцам, так что у самок нет возможности делать выбор между конкурирующими самцами.

Hoglund J., Alatalo R.V., Lundberg A. Copying the mate choice of others? Observations on female black grouse (221-231).

Подражание поисковому поведению других? Наблюдения за самками тетерева.

Известно, что в силу конкуренции самцов и активного выбора их самками у видов, практикующих тока, спаривание носит неслучайный характер. Приведены данные трехлетних наблюдений на токах тетерева, показывающие резкие отклонения от теоретически ожидаемого случайного выбора половых партнеров. Мы утверждаем, что причиной этого было копирование самками поведения себе подобных. Аргументы в пользу этого предположения таковы. В течение нескольких дней самки многократно посещали ток. Они прилетали и перемещались на току группами, что позволяло каждой видеть, территории каких самцов посещают другие и с кем они копулируют. На главном току в районе наблюдений самцы часто спариваются раз за разом. Это указывает на увеличение привлекательности самца по мере посещения его многими самками и спаривания его с ними. Впрочем, такое наблюдали лишь в один год из трех, и только на самом крупном току, посещавшимся в это время чрезвычайно большим числом самок. На токах, посещаемых немногими самками, этот эффект, если и присутствует, его трудно зафиксировать, поскольку почти все они копулируют с одним самцом самого высокого ранга.

¹ См. Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.

Zuk M. Johnson K., Thornhill R., Ligon J.D. Parasites and male ornaments in free-ranging and captive red jungle fowl (232-249).

Паразиты и «украшения» самцов у джунглевых кур (*Callus gallus*), диких и живущих при полувольном содержании

Самцов из полувольной популяции зоопарка Сан Диего сравнивали пойманными в природе петухами (которых ранее использовали в экспериментах по половому отбору) на предмет внешней морфологии и зараженности паразитами. Предполагалось проверить, совпадут ли результаты, полученные на клеточных птицах, тому, что наблюдается в более естественных условиях. У зоопарковских птиц обнаружили три вида кишечных гельминтов: *Ascaridia galli*, солитер и *Heterakis*. Зараженность была неравномерной: у большинства особей паразиты присутствовали в небольшом числе либо отсутствовали, другие были сильно заражены. Картина соответствовала полученной в искусственной индуцируемой ситуации в экспериментах с клеточными птицами. По внешнему облику петухи обеих групп также были сходны. При высокой зараженности птиц из зоопарка красная окраска длинных перьев была менее яркой, гребень короче а объем семенников значительно меньше. Эти данные обсуждаются в свете вопроса о взаимосвязях между уровнем тестостерона, половым отбором и иммунной системой. Проведенный анализ выбора самок между незараженными (контрольными) и экспериментально инфицированными свидетельствует о том, что самки отдают предпочтение многомерным совокупностям признаков, которые воспринимаются ими скорее как континуально связанные, чем в качестве дискретных категорий.

Комментарий

В качестве комментария к направлению такого рода исследований, базирующихся на пресловутой «гипотезе Гамильтона и Зука»¹, мы приводим выдержки из статьи: Hamilton W. J., Poulin R. 1997. The Hamilton and Zuk hypothesis revisited: a meta-analytical approach (Behaviour V. 134, 3-4: 299-320).

Вот аннотация к ней:

Гипотезу Гамильтона и Зука (Hamilton, Zuk, 1982) о роли паразитизма в процессах полового отбора проверяли на отдельных видах и при межвидовых сопоставлениях. Обзоры проведенных исследований базировались на принципе «голосования», путем сравнения количество работ, подтверждающих гипотезу и противоречащих ей. Здесь мы пересматриваем оценки главного предсказания гипотезы, используя технику так называемого метаанализа. В целом, при этом подходе подтверждается идея, что паразиты оказывают значительный негативный эффект на внешний вид самцов. Однако интенсивность этого эффекта варьирует в зависимости от вида-хозяина и видов эндо- и эктопаразитов. В итоге приходится утверждать, что на внутривидовом уровне корреляции между степенью зараженности паразитами и яркостью (showiness) самцов дают очень

² Обратите внимание на синхронность появления этих гипотез.

слабую поддержку гипотезе Гамильтона и Зюка. Ее предсказания оправдываются только в отношении рыб. Более значимой на кажется на базе межвидовых сопоставлений (главным образом представленных в 1982 г. самими авторами гипотезы). При этом, однако, исследования на других видах птиц не дают убедительных подтверждений гипотезы. Эти данные скорее ставят под сомнение претензии гипотезы дать некий принцип общего значения. Впрочем, у некоторых видов роль паразитов в системе хозяин-паразит выглядит важной, и именно эти случаи заслуживают дальнейших исследований в попытках связать явления паразитизма с концепцией полового отбора.

Чтобы продемонстрировать аргументацию точки зрения, высказанной в этом резюме, мы приводим выдержки из статьи У.Дж. Гамильтона (не автор гипотезы W.D. Hamilton!) и Р. Поулина, важной, с нашей точки зрения, в методологическом плане.

Введение

Почему самки отдадут предпочтение самцам с изощренными, яркими вторично половыми признаками? Этот вопрос занимал исследователей поведения с того момента, как явление было замечено Дарвином (Darwin, 1871). Было выдвинуто множество гипотез, начиная с неконтролируемого полового отбора (runaway sexual selection - Fisher, 1930) и «эксплуатации самцами восприятия самок» (sensory exploitation - Ryan *et al.*, 1990) и кончая семейством гипотез, основывающихся на представлениях о «хороших генах» (Trivers, 1972; Borgia, 1979; Andersson, 1982; Kodric-Brown & Brown, 1984), куда входит и гипотеза Гамильтона и Зюка (Hamilton, Zuk, 1982)².

Эта последняя гипотеза оказалась одной из наиболее спорных с точки зрения других исследователей (см. Read, 1988, 1990; Endler & Lyles, 1989; Moller, 1990; Clayton, 1991; McLennan & Brooks, 1991; Folstad & Karter, 1992; Zuk, 1992). В двух словах, суть ее в том, что ярко выраженные вторично половые признаки самцов (в частности, яркая окраска их оперения) — это сигнал самкам о резистентности носителя признаков к паразитам, что позволят им оценить такого самца как качественного полового партнера. Согласно гипотезе, самцы с броской внешностью не только устойчивы против паразитов, но также, по сравнению с другими самцами, более изощрены в брачных демонстрациях, и/или обладают более разнообразным репертуаром вокализации, используемой при межполовых взаимодействиях. Отсюда, поскольку резистентность к паразитам детерминирована генетически, самка, остановившая выбор на таком самце, может повысить жизнеспособность своих потомков. Гипотеза предсказывает также, что должна существовать положительная связь между степенью яркости вторичных половых признаков у данного вида и устойчивостью особей против заражения паразитами. Предполагается, что виды, проявляющие тенденцию к большей зараженности паразитами, находились под большим давлением отбора на ярость окраски и на более дифференцированные демонстрации и песенные репертуары, чем те, которые не прошли строгий отбор посредством паразитов.

Первоначально авторы гипотезы продемонстрировали соответствие между яркостью окраски у североамериканских воробьиных птиц и присутствием (prevalence) у них па-

разитов крови (haematozoan). Затем Рид (Read, 1987) подтвердил существование такой взаимосвязи у европейских воробьиных, тем самым поддержав гипотезу. Однако вскоре он же в соавторстве с Гарвеем (Read, Harvey, 1989) пересмотрели сравнительные данные с учетом филогении птиц и нашли только слабые корреляции между паразитами и броскостью наряда птиц. Последующий анализ данных авторов гипотезы, проведенный Джоном (John, 1995), был в ее пользу. Более поздние исследования на отдельных видах из разных таксономических групп, а также межвидовые сравнения либо поддерживали гипотезу, либо противоречили ей (см Borgia, 1986; Kennedy et al, 1987; Zuk, 1987, 1988, 1991; Weatherhead, 1990; Zuk et al. 1990; Weatherhead et al., 1991). Так что вопрос оставался спорным.

Преыдушие оценки правдоподобия предсказаний гипотезы базировались на принципе «голосования», путем подсчета соотношения выступлений в печати «за» нее и «против» (см., например, Moller, 1990a; Clayton, 1991). Этот простой метод становится уязвимым, когда количество сравниваемых источников сильно увеличивается. В этом случае возможной становится ошибка типа II (подробнее см. Mann, 1994).

Здесь возможны два главных источника недоразумений (Hunter et al., 1982). Так, даже при большом сходстве между результатами двух сравнительных исследований, в одном из них, в отличие от другого, может присутствовать экспериментальное вмешательство (Hedges & Olkin, 1985). Таким образом, одни только оценки статистической значимости недостаточны для решения, дают ли сравниваемые исследования один и тот же результат. К тому же, эти оценки зависят от размера выборки и силы исследуемого эффекта. Метаанализ предлагает статистические методы, позволяющие дать количественную оценку результатов анализируемых работ без пересмотра их первичных данных (см. Hedges, Olkin, 1985; Gurevitch et al., 1992; Fernandez-Duque, Valeggia, 1994; Mann, 1994; Arnqvist, Wooster, 1995). В данном случае «единицей наблюдения» оказывается одна статья, а целью — выявления неких регулярностей во всей выборке, составленной из публикаций достаточно различного характера. Они стандартизируются таким образом, что по всем параметрам, включая размеры выборок, весьма неоднородные от исследования к исследованию.

Некоторые результаты

Работы на птицах дают очень мало подтверждений тому, что уменьшение яркости самцов из-за присутствия паразитов может рассматриваться как некое общее правило. Любопытно, что окраска, которой Гамильтон и Зук придавали наибольшее значение, в наименьшей степени работает в пользу их гипотезы. Впечатление, что отрицательная корреляция реальна, может проистекать из метода сравнений, когда в них используется не весь континуум степени зараженности паразитами, а лишь инфицированные и не инфицированные самцы. Искомый эффект может маскироваться и тем обстоятельством, что слишком много особей берется из того фрагмента континуума, где они не заражены или слабо заражены.

Предсказания гипотезы оказываются значимыми только для рыб, хотя и по материалам единственного следования (Wedekind, 1992). Такая картина несоответствия данных

предсказаниям гипотезы явно противоречит многим оценкам, базирующимся на «голосовании» (Moller, 1990a; Clayton, 1991; Zuk, 1992). Только обзор Рида (Read, 1990) свидетельствует о том, что экспериментальные исследования не дают полного подтверждения гипотезе.

Что касается исследований на птицах, большинство объектов ограничивается воробьинообразными. Искомые корреляции фактически не найдены в других отрядах птиц. Работа на гусеобразных (Scott, Glutton-Brock, 1990) предоставляет только слабую поддержку гипотезе. Интересно было бы узнать, как обстоит дело в прочих таксонах птиц.

Заключение

Существование многих переменных, способных замаскировать корреляции между степенью зараженности особи паразитами и ее внешним обликом требует работы с достаточно большими выборками. Пока Гамильтона и Зук остается под вопросом. Слишком мало таксонов охвачены исследованиями. Данные в пользу гипотезы в значительной степени ограничены несколькими высоко специфичными системами хозяин-паразит (например, береговые ласточки и клещи).

Таким образом, мы приходим к выводу, что гипотеза Гамильтона и Зук как некий общий принцип не подтверждена необходимым количеством данных. Она наиболее применима к высоко специфичным системам хозяин-паразит у воробьиных птиц. К тому же необходимо подчеркнуть, что вопрос об эволюции саморекламиривания самцов столь сложен и многопланов, что не может быть объяснен с позиций какой-либо единой гипотезы.

Nevo E. Evolution of nonvisual communication and photoperiodic perception in speciation and adaptation of blind subterranean mole rats (249-276).

Эволюция коммуникации посредством модальностей, иных чем оптическая, и восприятие фотопериодизма в видообразовании и адаптации у лишенных зрения слепышей.

Эволюция коммуникации посредством вокальных и вибрационных сигналов и восприятие фотопериодизма в надвиде *Spalax ebrenbergi* рассматривается в контексте адаптации к подземному образу жизни и интенсивного видообразования. Прогрессивная эволюция акустической системы и регресс за счет атрофии зрения сочетается с прогрессивной эволюцией восприятия фотопериодизма и системы биоритмов. Предложена программа дальнейших исследований координированных процессов адаптации и видообразования на молекулярном, анатомическом и организменном. Слепыши представляются уникальной моделью для изучения эволюции структурного регресса и гипертрофии путем функциональных сдвигов. В частности, здесь есть богатый полевой и экспериментальный материал для критического рассмотрения бытующих ныне сомнений в весомости синтетической теории эволюции в той ее части, которая касается гра-

дуализма в видообразовании, «адаптационистской программы» и творческой роли отбора в эволюции.

VOLUME 115 — PARTS 1-2 (ноябрь 1990)

Nowak R., Lindsay D.R. Effect of genotype and litter size on discrimination of mothers by their twelve-hour-old lambs (1-13).

Влияние генотипа и размера выводка на распознавание матерей ягнятами через 12 часов после рождения.

В ситуации двойного выбора тестировали способность полусуточных ягнят, полученных от скрещивания лейчестеров и мериносов и потомков чистых мериносов, искать овец и находить среди них своих матерей. Ягнят выпускали в треугольный вольер, в 6 м от которого в загонах находились друг за другом две овцы. Большинство ягнят добирались до овцы до завершения 5-минутного теста. Помесные ягнята сильнее тяготели к овцам, нежели чистокровные и лучше отличали своих матерей от чужих. Хотя потомки лейчестеров и мериносов весили больше, чем чистокровные мериносы. Наблюдаемые различия имели отношение скорее к породным признакам, чем к весу при рождении. Не обнаружено значимых различий, связанных с размером помета или полом внутри каждой породной группы. С другой стороны, различия между породами больше отмечены в двойнях, нежели при рождении одного ягненка. Это заставляет предположить наличие взаимосвязи между породой и количеством ягнят в помете и поведением новорожденных. Предполагается, что ягнята с самого раннего возраста принимают очень активное участие в нормальном развитии некоторых их взаимоотношений с матерью. К тому же, 12-ти часов отроду как одиночные ягнята, так и ягнята в двойнях, полученные от скрещивания лейчестеров с мериносами, отличают свою мать от чужой лучше, чем чистокровные мериносы.

Nowak R., Lamb's bleats: Important for the establishment of the mother-young bond?

Блеяние ягнят: важно ли оно для установления привязанности между матерью и детенышем?

Ягнята, рожденные от скрещивания лейчестеров и мериносов (VLxM) лучше отличают своих матерей от чужих, чем чистые мериносы (M), если их матери тоже мериносы (M). Чтобы исследовать причины их лучших способностей к опознаванию в различных ситуациях, наблюдали за поведением помесных новорожденных ягнят (VLxM).

В первом эксперименте их отбирали у овцы сразу после рождения и через два часа тестировали в одной из следующих ситуаций: 1). Воссоединение с матерью; 2). В присутствии неподвижной модели; 3) В изоляции. По сравнению с группами 2 и 3 овца всегда

оказывала стимулирующее воздействие на двигательную активность новорожденного и успокаивающе влияла на его акустическую активность, но этот эффект различался в зависимости от генотипа. При изоляции ягненка вместе с моделью, ягнята VLxM первый раз вставали на ножки и находили сосок позже, чем ягнята M, а также затрачивали меньше времени на стояние и исследование окружающего пространства. В обеих ситуациях ягнята VLxM издавали меньше звуков, чем M. Только что родившись, VL x M ягнята встают и находят сосок позже, чем M, но через два часа наблюдений двигательная и исследовательская активности тех и других не различаются. Однако новорожденные VL x M куда более крикливы, чем новорожденные M. Это заставляет предположить, что у VL x M устанавливается более тесная коммуникативная связь с матерью.

Второй эксперимент проводили с ягнятами M для установления связи между вокальной активностью новорожденного и развитием привязанности к матери. Согласно полученным данным, самые крикливые ягнята показывают лучшие результаты в тесте на опознавание матери через 12 часов после рождения. Мы предполагаем, что наличие ранней коммуникации между овцой и ее ягненком, возможно, играет роль в установлении предпочтительных связей.

Schaik C.P., Dunbar R.I.M. The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests (30 — 62).

Эволюция моногамии у крупных приматов: новые гипотезы и некоторые критические эксперименты.

Моногамия среди крупных приматов не сопровождается высоким уровнем заботы о потомстве со стороны самцов. Каким образом давление отбора в этом случае приводит к ее развитию совершенно непонятно. В данной статье мы выдвинули и протестировали четыре гипотезы. Моногамия у этих видов не получила полноценного развития, поскольку самцы не способны обеспечить себе доступ более, чем к одной самке. Следовательно, она должна быть связана с поведенческим механизмом, с помощью которого самец главным образом повышает продуктивность одной самки. Имеющиеся данные опровергают предположение о том, что подобное поведение включает в себя защиту от хищников или охрану кормовой территории. Мы предполагаем, что усилия самца сосредоточены, в основном, на охране самки от возможного инфантицида со стороны других самцов. Предложен тест, который позволяет однозначно разделить эту гипотезу от прочих. Материал, доступный в пределах проверяемости этих предположений подтверждает гипотезу об инфантициде. Мы предполагаем, что избегание инфантицида лежит также и в основе очень широко распространенных среди приматов разнополых дружеских союзов.

Waas J. R. Intraspecific variation in social repertoires: Evidence from cave- and burrow-dwelling little blue penguins (63 — 99).

Внутривидовая изменчивость репертуаров социального поведения: на примере малых голубых пингвинов, гнездящихся в пещерах и в норах.

1. Изменчивость в агонистическом поведении малых голубых пингвинов, связанная с репродуктивными местообитаниями, коррелирует с гетерогенностью среды.
2. Пещерные пингвины гнездятся плотными колониями, в которых отсутствуют физические границы гнездовых территорий. Норники гнездятся отдельными парами или разреженными скоплениями и физически изолированы друг от друга.
3. У пещерных пингвинов уровень агрессивных взаимодействий достоверно выше, чем у гнездящихся в норах.
4. Пещерные пингвины используют всего 22 дискретных формы агонистического поведения с 54 вариациями, а норные — 13 поведенческих форм с 29 вариациями. Изменчивость базовых форм поведения является главным образом результатом различий в его акустическом сопровождении.
5. Как пещерные, так и норные пингвины в агонистических взаимодействиях используют рычание, низкие выкрики, звонкие выкрики, интенсивные выкрики (full bray), агрессивный лай и агрессивный крик. Только норные пингвины издадут шипение.
6. Несмотря на различие репертуаров у пещерных и норных пингвинов, многие формы агонистического поведения оказываются очень схожими по форме (позы, длительности, движения, наличие или отсутствие вокальной составляющей) и/или контексту (дистанция до оппонента, на которой демонстрируется данное поведение, соотношение разных взаимодействий в данном поведении).
7. Репертуар в обоих местообитаниях может быть подразделен на три дискретных категории: защитное поведение, наступательное поведение и прямая агрессия. Для каждого местообитания категория защитного поведения может быть разбита на стабильное и дистанционно нарастающее поведение; категория наступательного поведения распадается на стабильное, дистанционно затухающее и контактное поведение; а прямая агрессия подразделяется на дистанционно затухающее и контактное поведение.
8. Пингвины в пещерах вдвое чаще, по сравнению с норными, используют защитное, наступательное поведения и открытую агрессию.
9. В обоих местообитаниях защитное поведение проявляется в основном, когда оппонент находится близко (от 1 до 1-2 м), в то время как устойчивое наступательное поведение демонстрируется на значительно большем расстоянии от оппонента (от 2-3 до 3 м). Дистанционно угасающее поведение (как защитное, так и наступательное) наблюдалось на средних дистанциях от 1-2 до 2-3 м) в обоих местообитаниях.
10. В обоих местообитаниях самцы участвуют в значительно большей части агонистических взаимодействий, чем самки.
11. Норные пингвины демонстрируют прямую агрессию. Они атакуют и используют самые опасные приемы драки достоверно чаще, чем пещерные. Также норные пингвины

достоверно дольше кусают и дерутся, чем пещерные.

12. Эксперимент по переносу яиц (между пещерными и норными колониями) показал, что птенцы генетически не запрограммированы на использование того или иного специфического репертуара агонистического поведения.

13. Предложено четыре возможных механизма возникновения различий в поведении в разных местообитаниях: (1) генетическое воздействие; (2) фенотипическая изменчивость (phenotypic modulation); (3) опыт; (4) влияние обстоятельств.

14. Пластичное агонистическое поведение может допускать мгновенные и потенциально адаптивные фенотипические изменения в ответ на гетерогенность среды. Богатый репертуар в пещерах может снижать вероятность взаимодействий, завершающихся прямой агрессией. Более бедный репертуар норных пингвинов может быть полезен при защите физически замкнутого норного гнездового пространства.

Snedden W.A. Determinants of male mating success in the temperate crayfish *Orconectes rusticus*: Chela size and sperm competition (100 — 113).

Детерминанты успеха при спаривании у самцов речного рака *Orconectes rusticus*: размер клешни и конкуренция спермы.

Крупные клешни самцов речного рака имеют адаптивную функцию, связанную с межсамцовой конкуренцией половых партнеров. Самцы с большими клешнями доминируют над сходными с ними конкурентами, имеющими мелкие клешни. Вдобавок самцы с большой клешней способны лучше обезопасить самку и быстрее заставить ее принять позу спаривания. Самцы с крупными клешнями спариваются дольше, чем их конкуренты с мелкими клешнями. Значение длительности копуляции неясно, но, вероятно, связано с охраной полового партнера. Половой отбор в сторону увеличения клешни у речного рака более интенсивно идет у самцов, чем у самок. Сперма второго самца, оплодотворившего дважды спарившуюся самку имеет преимущество над предыдущим самцом. Отцовство второго самца было установлено в примерно 92% случаев.

Provost E., Cerdan Ph. Experimental polygyny and colony closure in the ant *Messor barbarus* (L.) (Hym. Formicidae) (114 -126).

Экспериментальная полигиния и закрытость колонии у муравьев *Messor barbarus* (L.) (Hym. Formicidae).

Колонии *Messor barbarus* являются моногинными. В лаборатории возможно формирование полигинных колоний. Эту экспериментальную модель использовали для изучения влияния числа цариц на степень закрытости колонии: не будут ли полигинные колонии чаще открытыми, по сравнению с моногинными? Эксперименты, в которых чужих рабочих перемещали между моногинными и полигинными колониями показали, что последние отличаются более низкой степенью закрытости. Царица могла играть основную роль в процессе опознавания между особями, принадлежащими как к одной, так и к разным колониям.

Weidman U. Plumage quality and mate choice in mallards (*Anas platyrhynchos*) (127 - 141).

Качество оперения и выбор полового партнера у кряквы.

Предположительную роль качества оперения селезней в выборе полового партнера утками исследовали в серии экспериментов. Селезней разделили на две группы по наличию или отсутствию естественных дефектов оперения (отклонений от оперения идеального селезня) и предъявляли резидентной группе самок «арбитров», которые должны были выбрать селезней, следуя за ними и/или проявляя агрессию по отношению к одному из них, или же к обоим. Результат можно было предсказать почти что в каждом случае. В другом эксперименте мы могли повлиять на выбор самки, сделав привлекательного селезня уродом, или же непривлекательного более красивым — с помощью контрастирования и отбеливания. Исход этих экспериментов, вычлняющих влияние качества оперения из множества других факторов, обычно влияющих на выбор полового партнера у самок, был следствием явной утраты интереса селезней к самкам, в чьи вольеры их подсаживали на короткое время.

Когда несколько самок выбирали хорошо выглядевшего самца, между ними возникало сильное соперничество и агрессия. Возможный результат такой конкуренции за полового партнера был кратко исследован. Создалось впечатление, что он не влияет на результаты экспериментов.

VOLUME 115 — PARTS 3-4 (декабрь 1990)

Slater P.J.B., Catchpole C.K. Responses of the two chaffinch species on Tenerife (*Fringilla teydea* and *F. coelebs tintillon*) to playback of the song of their own and the other species (143-152).

Реакция двух видов зябликов на о. Тенериф на проигрывание песен своего и другого вида.

Опыты проводили в местах, где встречается какой-либо один из видов и при их совместном обитании. В точках, где встречался один или другой двух видов, тестировали его реакции на песни европейского зяблика (*F. c. gengleri*), в отношении которой песни исследуемых видов выглядят заметно дивергировавшими. Это была проверка гипотезы, согласно которой реакция на песню аллопатрического вида может быть более интенсивной, чем на те, что принадлежат виду-конкуренту. Результаты во многом подтвердили это предположение.

В зонах перекрывания ареалов *teydea* и *tintillon* реакцию на песню другого вида наблюдали лишь в немногих случаях. Она была менее выраженной, чем за пределами области перекрывания. Причина этого может быть привыкание (*habituation*) в местах совместного обитания к песне вида-конкурента.

* Rhijn J.G. van. Unidirectionality in the phylogeny of social organization, with special reference to birds (153-174).

Однонаправленность в филогении социальной организации, с упором на эволюцию птиц.

Экологические объяснения разнообразия родительской заботы и социальной организации в разных таксонах птиц не вполне удовлетворительны. Необходимо привлекать также филогенетические объяснения. Здесь обсуждаются некоторые аспекты такого рода объяснений, с упором на различия между вероятностями тех или иных эволюционных трансформаций в данном или противоположном направлении.

Для объяснения разнообразия систем спаривания и заботы о потомстве у куликов и в родственных им группам предложена модель возможных путей эволюции этих параметров в социальной организации птиц. Исходным вариантом является забота о потомстве только со стороны самца, которая через 2 типа промежуточных ситуаций (1. самка заменяет самца только в случае, если он оставляет выводок; 2. две кладки, каждую из которых насиживает один из родителей) может развиваться в заботу о потомстве со стороны обоих родителей либо только одной самки (полигиния или промискуитет). Утверждается, что согласно модели трансформации могут идти без помех лишь в указанном направлении, но не в противоположном.

Модель предсказывает, что забота о потомстве исключительно со стороны самца может иметь место в разных филумах, сочетаясь у родственных видов с некоторыми другими особенностями. Другое ее предсказание состоит в том, что забота о потомстве только со стороны самки во многих случаях оказывается конечной фазой эволюции и, таким образом, очень часто присутствует у целого ряда родственных видов. Весомость модели была проверена на соответствие ее филогенетическим деревьям (1) арктических песочников, (2) всего отряда Charadriiformes и (3) птиц вообще. Все предсказания модели оправдались. Были проверены также предсказания других существующих моделей. Оказалось, что они либо игнорируют филогенетический фактор, либо ведут отсчет от альтернативных предковых состояний. Имеющиеся факты не укладываются в эти модели. Таким образом, предложенная схема эволюции выглядит весьма правдоподобной.

Dejean A., Corbara B., Oliva-Rivera J. Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae, Ponerinae) (175-187).

Взгляд на необычную форму обучения в охотничьем поведении хищного муравья *Neoponera villosa*.

При встрече с солдатом термитов Rhinotermitidae рабочие хищного муравья *Pachycondyla villosa* принимают позу «благоразумия», отводя назад антенны и поднимая передние ноги (иногда и других пар), тем самым предохраняя конечности от жвал своей

жертвы. Рабочие *Rhinotermitidae*, напротив, во время их поимки ощупываются антеннами.

При промывании солдат термитов с последующим намачиванием их водой, в которой промывали рабочих, поза «благоразумия» у *P. villosa* может быть устранена. При обратной процедуре (предоставление муравьям высушенных рабочих термитов промытых водой из-под солдат) можно вызвать демонстрацию этой позы муравьями. Таким образом, некая субстанция кутикулы солдат служит для рабочих *P. villosa* своего рода феромоном.

Муравьям, находящимся в состоянии готовности к охоте предоставляли живых активных и анестезированных солдат термитов. При первом контакте муравья с солдатами обеих категорий те ощупывались антеннами. Возможность второго контакта предоставлялась только с активными солдатами. Муравьи, которые первоначально контактировали с активными солдатами, принимали позу «благоразумия». Те же, которые имели опыт контакта с анестезированными, ощупывали термитов антеннами и прибегали к этой позе только в дальнейшем. Таким образом, здесь имеет место своего рода обучение, так что поза «благоразумия» используется муравьями только после их контактов с агрессивными солдатами термитов.

Singer F. Reproductive costs arising from incomplete habitat segregation among three species of *Leuconbinia* dragonflies (188-202).

Потери репродуктивного потенциала из-за неполной сегрегации местообитаний у трех видов стрекоз.

У трех изученных видов места размножения и периоды репродукции широко перекрываются. Результатом оказываются межвидовые взаимодействия, которые могут оказывать отрицательный эффект на процессы спаривания и последующую яйцекладку. Самцы часто пытаются спариваться с неконспецифичными самками, однако продолжительные взаимодействия такого типа довольно редки. Самцы охраняют самок во время яйцекладки от посягательств самцов-вторженцев, в том числе и не относящихся своему виду. Из-за отсутствия четкого опознавания видовой принадлежности конкурентов самцы часто проигрывают: в 29% случаев во время изгнания неконспецифика самку захватывал пришлый конспецифический самец. Одна из гипотез состоит в том, что на адекватное опознавание видовой принадлежности самцу требуется время. Если оно будет потрачено, здесь также есть риск захвата самки другим самцом.

Pusey A. Behavioural changes at adolescence in chimpanzees (203-246).

Поведение юных шимпанзе в период полового созревания.

У самцов заметное увеличение семенников и эякуляция наблюдаются в возрасте около 9 лет при размерах немного больше половины величины взрослых особей. Рост завершается в возрасте 14-15 лет. У самок первые признаки половой кожи появляются при-

мерно в 8 лет, они спариваются с взрослыми самцами в 10.5 лет и впервые рожают в 12 лет или около того. Самцы уменьшают степень постоянного контакта с матерью, когда достигают половозрелости и проявляют тенденцию пребывать с взрослыми самцами и менструирующими самками. Некоторые из них формируют прочные долговременные связи с взрослым самцом. Самки остаются с матерями до первого эструса, а затем входят в связи с взрослыми самцами в своей группировке, или во время эструса переходят в другую. Уменьшение связей с матерью более у особей обоих полов четко коррелирует не с возрастом как таковым, а со стадией полового созревания. Неполовозрелые шимпанзе всех возрастов проводят в контактах на почве социального груминга, но 3-13% времени, но в период полового созревания происходит смена партнера по грумингу. Детеныши обоих полов большей частью чистят мать и сиблингов, но самцы чаще чем самки проделывают это с особями, не относящимися к семейной группе. Детенышей более чем в 90% случаев чистят мать и сиблинги. Самцы но в период созревания чаще вступают в груминг с взрослыми самцами и менструирующими самками, чем с матерью. В первый период созревания самцы получают груминг только от матери, а в последующем — от взрослых самцов. Созревающие самки без матерей вступают в груминг в основном со взрослыми самцами во время эструса. Социальные игры наиболее часто наблюдаются в возрасте от 2 до 9 лет с участием сверстников. Время, затрачиваемое на игры заметно сокращается на протяжении периода созревания. Детеныши и особи на обоих полов ранних стадиях созревания дружески взаимодействуют с младенцами, но позже проделывают это все реже. Самцы ранних возрастов часто адресуют половое поведение самкам в эструсе. С возрастом самцы проводят все больше времени с такими самками, но частота копуляций постепенно снижается на протяжении периода созревания. Самца на ранних стадиях созревания пытаются формировать пары с самками, но удается им это только гораздо позже. Одна из самок отвергла домогательства самца, только что достигшего половозрелости. Частота вмешательств самцов во взаимодействия на почве копуляции уменьшается на протяжении периода созревания и они становятся более осторожными в своих попытках копулировать в присутствии взрослых самцов. Половое поведение самок наблюдается редко до момента интенсивного развития половой кожи. По мере взросления самцы все чаще подвергаются агрессии с стороны взрослых самцов. В их присутствии молодые самцы становятся напряженными, и даже на поздних стадиях созревания держатся на периферии компании взрослых самцов, занятых грумингом. В период созревания самцы бросают вызов самкам, но часто бывают атакуемы в ответ, и не способны доминировать над самками до наступления поздних стадий созревания. У детенышей-самцов чаще чем у их сверстников-самок наблюдаются элементы эмоциональных демонстраций (*charging displays*) без вздыбливания шерсти. Этот последний элемент все чаще имеет место с возрастом, так что характер демонстрация по форме и длительности приближается к дефинитивному выражению. Поза «сутулые плечи» (*shoulder hunch*) у самцов появляется впервые а ранних стадиях созревания. Звуковой сигнал *pant-hoot* приходится чаще слышать от самцов, чем от самок, но частота этой реакции увеличивается с возрастом у особей обоих полов.

Krupa J.J., Leopold W.R., Sin A. Avoidance of male giant water striders by females (247-253).

Избегание самками самцов у гигантского водяного паука (*Gerris remigis*).

При подсаживании самцов в аквариум с самками, поведение последних меняется. Они становятся заметно менее активными, реже взаимодействуют друг с другом и проводят меньше времени в открытых участках воды и больше — за пределами самого водоема. При удалении самцов возобновляется прежний характер поведения. Предполагается, что избегание самцов самками у этого вида в чем-то благоприятно для них.

Lair H. The calls of the red squirrel: A contextual analysis of function (254-282).

Звуковые сигналы белки (*Tamiasciurus hudsonicus*): контекстный анализ их функций.

Проанализировано соответствие ситуациям 5 сигналов взрослых особей в природе. Требовалось узнать 1) действительно ли стрекотание (rattle) и визг (screeche) выполняют функцию угрозы при охране территории и 2) выяснить возможные функции сигналов, не используемых в этих ситуациях. Фокальные животные с готовностью сближались с оппонентами, атаковали и преследовали их. Пришельцы ретировались с большей вероятностью после того как резидент издавал визг, нежели в отсутствие этого сигнала. Сделан вывод, что визг является угрожающим, который правдиво (honestly) извещает оппонента о намерении резидента изгнать его прочь. Стрекотание, которому Smith (1978) приписывает функцию защиты, не использовалось при агрессивном поведении, если сигнал подавался вне связи с визгом. Он явно сочетался с брачным поведением самцов в сезон размножения. Кроме того, стрекотание использовалось в сочетании с визгом чаще, чем того следовало ожидать, что свидетельствует о связи между функциями этих сигналов. Обсуждается предположение, что стрекотание — это сигнал саморекламиривания типа «сигнатуры». С другой стороны, агрессия была менее вероятной, если помимо стрекотания и визга белка издавала лай, нежели в противном случае, а реципиент при этом имел тенденцию демонстрировать агрессию и не отступать. Таким образом, лай вслед за стрекотанием и визгом — это скорее ответ на нежелание оппонента ретироваться в ответ на агрессию резидента чем сигнал, указывающий на меньшую вероятность проявления агрессии со стороны его отправителя. Лай, подаваемый что вне связи со стрекотанием и визгом не оказывает предсказуемого эффекта ни на дальнейшее поведение отправителя сигнала, ни на поведение реципиента. Предварительный вывод может состоять в том, что лай указывает на мотивационный конфликт у отправителя и служит для того, чтобы вызвать изменения в поведении реципиента, с тем, чтобы понять, как действовать дальше (Hinde, 1981). Рычание (growl) - это сигнал защиты-угрозы при агрессивном сближении с противником, которое, однако, не ведет, к немедленному бегству того. Наконец, жужжание (buzz) ассоциируется с неагрессивным сближением

отправителя этого сигнала с другой особью. Обсуждение функции визга проведено в контексте теории конфликта у животных и приводит к выводу, что этот сигнал может передавать скорее информацию зависящую от ответного поведения реципиента (Wiley, 1983), чем имеющую некое фиксированное значение.

Footo C.J. An experimental comparison of male and female spawning territoriality in a pacific salmon (283-314).

Экспериментальное сопоставление территориальности самцов и самок во время нереста у тихоокеанского лосося *Oncorhynchus nerka*.

Исследовали поведение непроходного вида лососей в условиях конкуренции между особями каждого данного пола и корреляты успеха той или иной особи. У самок территориальное поведение имеет место как в присутствии, так и в отсутствии самцов. Самцы демонстрируют его только в присутствии самок, защищая свое право доступа к конкретным самкам и место своего пребывания в определенный период. У самок размер особей благоприятствовал установлению индивидуальной территории в желаемом месте, но большее значение имело право приоритета. У самцов главным фактором успеха был крупный размер, тогда как более мелкие самцы занимали позиции сателлитов. Право первенства также имело важное значение в противостояниях самцов из-за доступа к самкам, причем успех зависел от соотношения размеров конкурирующих самцов. Поведенческие различия между полами определялись неодинаковостью защищаемых ресурсов и относительной стоимостью (*relative costs*) потенциальных потерь на почве конкуренции у самцов и у самок.

Russok H.I. The effect of natural chemical stimuli on the preferential behaviour of *Oreochromis mossambicus* (Pisces: Cichlidae) fry to maternal models (315-326).

Влияние естественных химических стимулов на характер предпочтения модели матери у мальков цихлиды *Oreochromis mossambicus* (Pisces: Cichlidae)

Предыдущие исследования (Russock, 1986) показали, что мальки, видевшие естественную модель матери (*natural maternal model*) в последующих тестах на выбор одновременно представленных им двух моделей не проявляли каких-либо предпочтений. Теперь предстояло выяснить, могут ли у них в такой же ситуации способствовать тому или иному предпочтению естественные химические стимулы. В эксперименте I тот же опыт проводили с группами мальков в резервуарах с водой, где до этого содержали 1) их мать, 2) другую самку, нерестившуюся одновременно с самкой-матерью, 3) конспецифическую самку, не имевшую потомства, 4) конспецифического самца и 5) в контрольной чистой воде. Искомые предпочтения были выявлены только у мальков, тестируемых при условиях 1 и 2.

В эксперименте II группы мальков не имели предварительного визуального контакта с моделью. Их 1) держали, а затем тестировали в воде, где до этого содержали их мать,

2) держали в контрольной воде, а тестировали в воде, где до этого содержали их мать, и 3) держали в воде, где до этого содержали их мать, а тестировали в контрольной воде. Искомые предпочтения были выявлены только у мальков, тестированных при условии 1. Сделано заключение, что химические стимулы, исходящие от матери, создают основу для последующего предпочтения, оказываемого ей членами выводка. Этот феномен вносит новое в парадигму формирования социальных связей у цихлид за счет импринтинга. Он представляется адаптивным в контексте поведения этих рыб в естественных условиях.

Gouzoules H., Gouzoules S. Matrilineal signatures in the recruitment screams of pigtail macaques, *Macaca nemestrina* (327-347).

Матрилинейность в сигналах звукового сигнала сбора (recruitment screams) у свинохвостых макаков.

У макаков и павианов сигнал визга играет главную роль в мобилизации родичей для противодействия агрессии оппонента. У свинохвостых макаков имеется 4 акустически распознаваемых типов визга, каждый из которых приурочен к конкретному агонистическому контексту (в зависимости от соотношений в иерархических рангах участников взаимодействия и напряженности контекста). Предполагается, что в такого рода сигналах должна содержаться информация о персоналии их отправителя, что важно в случае его удаленности от родичей в момент конфликта. Предстояло выяснить, не является ли такой сигнал сигнатурой для всей матрилинейной группы родичей. Для всех 56 особей исследуемой группы были известны генеалогии. С применением дискриминантного анализа классифицировали акустическую структуру сигналов, свойственных членам одной из трех матрилинейных групп и одной контрольной, где особи не состояли в прямом родстве. Кроме того, исследовали два типа сигналов, подаваемых в ответ на притязание высокорангового оппонента (при контактной и неконтактной агрессии с его стороны). Весьма значимая доля сигналов обоих классов соответствовала при их классификации положению о существовании матрилинейных сигнатур. Эффективная звуковая коммуникация может быть важной для этих обезьян для мониторинга социальных отношений в группе.

* Sacurai K. Leaf size recognition and evaluation by some attelabid weevils (3) *Deporaus* sp (348-370).

Измерение размеров листа у трех видов долгоносиков р. *Deporaus*.

Изучали опознавание листьев, пригодных для яйцекладки самками долгоносиков-листовертов. Самка несколько раз продельвывает маршрут вдоль главной жилки листа к его вершине и обратно (определено как поведение измерения листа), а затем делает разрез между ней и краем листа, что позволяет свернуть его трубочкой. Наблюдение за этим поведением с использованием асимметричной модели листа показали, что главная жилка

опознается как идущая от основания листа к его вершине. Количественный анализ показал, каким образом самка определяет место, где следует сделать разрез. Самка получает эту информацию, двигаясь вдоль главной жилки, и лишь после этого принимает решение. Эксперименты с моделями показали, что измерение есть функция перемещения, а не реакция на зрительные стимулы. Количество откладываемых яиц позитивно коррелирует с размером апикальной части листа, которая свертывается в трубочку, на основании оценки ее ширины, а не длины. Разные тактики измерения применяются самкой при использовании больших и малых листьев. В последнем случае возможно имеет место запоминание показателя расстояния.

Способность определять размер листа и ее формирование в эволюции рассматривается в плане сравнения поведения трех видов: *Chonostropheus chujoi*, *Apoderus balteatus* и *Deporaus* sp. (Sakurai, 1988a, b и настоящая статья).