

Е. Н. ПАНОВ

# ЭВОЛЮЦИЯ ДИАЛОГА

Коммуникация в развитии:  
от микроорганизмов до человека



ЯЗЫКИ СЛАВЯНСКОЙ КУЛЬТУРЫ  
МОСКВА 2014



УДК 811

ББК 81

П 16

Издание осуществлено при финансовой поддержке  
Федерального агентства по печати и массовым коммуникациям в рамках  
Федеральной целевой программы «Культура России (2012–2018 годы)»

**Панов Е. Н.**

П 16

Эволюция диалога. Коммуникация в развитии: от микро-организмов до человека. — М.: Языки славянской культуры, 2014. — 400 с. — (Разумное поведение и язык. Language and Reasoning).

ISBN 978-5-9551-0691-5

Многие виды животных располагают богатыми репертуарами разного рода сигналов: химических (запаховых), звуковых, оптических. Сблужи видеть в них подобие речи присущ не только обыденному сознанию, но и представителям некоторых научных школ. Между тем язык человека и так называемые «языки» животных сходны лишь в одном своем назначении — выполнять роль средства общения, коммуникации. Но наш язык — это также (и, вероятно, прежде всего) главный инструмент мышления и познания окружающего мира.

В последние десятилетия, в связи с постоянно растущим интересом к проблемам управления и передачи информации в живых и неживых системах, загадки коммуникации животных начинают волновать уже не только зоологов, но и ученых, занятых, казалось бы, совершенно иными изысканиями. Неожиданно оказалось: не обладая достаточно полными и детализированными познаниями о способах общения наших соседей по планете, лингвисты не в состоянии четко объяснить, что же такое человеческий язык.

В книге с позиции профессионального этолога рассмотрен, во-первых, ход нарастания эффективности сигнальных систем в эволюции органического мира — параллельно с формированием новых материальных предпосылок к этому, таких как становление в тех или иных группах животного мира высокоразвитых функций зрения и слуха. Во-вторых, прослежены исторические изменения во взглядах специалистов-зоологов на сущность сигнализации животных. Имеется в виду постепенный уход от иллюзии о некой их равнозначности языковому поведению человека, как это произошло, в частности, в истории изучения так называемого «языка танцев» пчел.

**ББК 81**

ISBN 978-5-9551-0691-5

© Е. Н. Панов, 2014

© Языки славянской культуры, 2014

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие автора .....	7
<b>Глава 1. Общение в мире животных — как оно видится автору</b> .....	13
Почему невозможно составить словарь звуковых сигналов того или иного вида животных .....	20
О том подходе к пониманию общения у животных, который основан на представлениях о <i>статике</i> коммуникативных сигналов .....	22
Социально организованное пространство как арена коммуникативного процесса .....	25
Разные способы использования пространства — разные принципы общения .....	45
О неадекватности присвоения коммуникативным сигналам животных четко очерченных «значений» .....	50
<b>Глава 2. Начало оказалось многообещающим: сигнализация запахами</b> .....	52
Химические сигналы контактные и дистантные .....	54
Феромоны и кайромоны у насекомых .....	60
Другие каналы связи у насекомых, задействованные параллельно с каналом химическим .....	65
Химические сигнальные поля: беспозвоночные .....	71
Психофизиологическая кастрация: млекопитающие .....	83
Еще о роли химических сигналов в коммуникации позвоночных .....	89
<b>Глава 3. Коммуникативные аспекты осязания</b> .....	96
Место тактильных сигналов в коммуникативном процессе .....	97
Контактное поведение у горных агам рода <i>Laudakia</i> .....	100
Контактное поведение у птиц .....	105
Контактное поведение у млекопитающих .....	111
<b>Глава 4. Зрительное общение животных</b> .....	118
Пространственно-временная организация процессов зрительного общения .....	122

Роль зрения в коммуникации животных на разных уровнях их морфофункциональной организации .....	125
Беспозвоночные .....	127
Хордовые .....	144
<b>Глава 5. Трансляция и прием акустических сигналов.</b>	
<b>Беспозвоночные</b> .....	166
Шумы в океанских глубинах.....	167
Что и как «слышат» беспозвоночные, населяющие морские пучины .....	169
Умение слышать не обязательно связано со способностью к генерации звуков .....	170
Слух и зрение на ранних стадиях эволюции .....	171
Акустическая коммуникация в разных подразделениях животного мира .....	173
Манящие крабы.....	173
Хелицеровые .....	178
Насекомые .....	188
Заключительные замечания.....	215
<b>Глава 6. Трансляция и прием акустических сигналов.</b>	
<b>Рыбы и амфибии</b> .....	218
Рыбы .....	220
Бесхвостые амфибии.....	238
Лягушки древолазы семейства <i>Dendrobatidae</i> .....	253
Гиперолииды, квакши, филломедузы .....	255
Виды с взрывной системой размножения .....	260
<b>Глава 7. Акустическое поведение птиц и млекопитающих</b> .....	262
Птицы .....	262
Млекопитающие.....	297
Общие черты в акустическом поведении млекопитающих и птиц .....	309
Акустическое поведение приматов .....	315
<b>Глава 8. Эпоха разума: коммуникация на пике развития</b> .....	329
Каждый действует импульсивно, не принимая во внимание акции других: стигмергия .....	331

---

На заре эры разума: становление <i>самосознания</i> обеспечивает <i>взаимопонимание</i> и прогресс рациональной <i>согласованной деятельности</i> .....	334
Материальная культура гоминид раннего палеолита .....	335
Каменное орудие древних — «ископаемая концепция» .....	337
Каковы могли быть средства коммуникации у ранних гоминид .....	339
Возможна ли эффективная, содержательная коммуникация в отсутствие речи .....	343
Иконические знаки и знаки-символы .....	345
Эффективная коммуникация — результат многовекового соглашения между людьми .....	346
Фонемы графемы и хиремы .....	348
Изменения в мимике лица меняют смысл «сказанного» .....	350
Разнообразие жестовых языков .....	351
Насколько много можно «сказать» посредством жестов? ....	352
Речь и жестикуляция рукой совершенствовались параллельно .....	353
Жестовый аккомпанемент разговорной речи .....	354
Зарождающаяся коммуникация едва ли была только жестовой .....	356
О мере эффективности коммуникации .....	358
Резюме .....	359
<b>Библиография</b> .....	361
<b>Предметный указатель</b> .....	390



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Тема коммуникации животных еще сравнительно недавно, в масштабах движения мировой науки, была уделом узкой группы энтузиастов-этологов, увлеченных изучением поведения того или иного вида птиц, грызунов или муравьев. Ситуация внезапно изменилась, когда примерно около четверти века назад нескольких видных лингвистов и психологов вернулись к надолго забытой до этого загадке возникновения нашего собственного инструмента коммуникации — речи и языка.

Вскоре о коммуникации животных начали свободно рассуждать теоретики, которые дотоле не имели ни малейших собственных представлений ни о животных, ни об их поведении. В дискуссию включились не только ученые, работающие в области естественных наук, далеких от этологии (например, антропологи), но и те, стихией которых были философские изыскания о месте человека в мироздании<sup>1</sup>. Показательно в этом плане название недавней статьи лингвиста и антрополога Т. Скотт-Филлипса «Корректное применение теории сигнализации животных к коммуникации людей»<sup>2</sup>.

Опираясь на постулаты современной теории эволюции, большинство представителей этого контингента исследователей оказались склонными принять идею, казавшуюся им чуть ли не самоочевидной. Суть ее в том, что системы коммуникации животных есть некие «ступеньки», ведущие шаг за шагом к языку человека. В наиболее концентрированной форме эти представления поданы в книге У. Фитча «Эволюция языка». В ней автор добросовестно обобщил многое из области поведения животных, что, с его точки зрения, работает в пользу обрисованной

---

<sup>1</sup> Подробно о ходе этих событий рассказано в другой книге автора: Панов 2012.

<sup>2</sup> Scott-Phillips 2008.



системы взглядов. Фитч подробно рассматривает все те явления из мира братьев наших меньших, которые он считает «скрытыми возможностями к использованию коммуникативных систем, **подобных языку**»<sup>3</sup>. Эти взгляды, к величайшему сожалению, приходится считать центральным пунктом господствующих сегодня представлений об эволюции коммуникации.

Лишь сравнительно немногие специалисты в области языкознания категорически отказались принять эту точку зрения и тем самым оказались в стороне от этой «столбовой дороги». Так, видный лингвист Д. Бикертон справедливо считает, что в ее основе лежит явное или неявное уподобление мотивов поведения животных тому, что происходит в сфере общения людей<sup>4</sup>.

О том, что это действительно так, свидетельствует, в частности, широкое использование сторонниками идей преемственности между сигнальными системами животных и языком человека такого понятия, как «честная» коммуникация. Ход мыслей здесь предельно прост: если ценность коммуникации в человеческом обществе состоит в том, что транслируется преимущественно правдивая информация, то истоки этого качества *должны* обнаруживаться в коммуникативных сигналах животных. Как пишет Фитч, «Сейчас эволюция такой **“честной коммуникации”** — один из ключевых пунктов в современной науке о поведении животных»<sup>5</sup>.

Рассуждения о некоей «честной» коммуникации (скажем, у насекомых) — это лишь одно из звеньев лавины отвлеченных, умозрительных спекуляций на интересующую нас тему. Под лежащим на поверхности слоем такого рода схоластических построений оказались погребенными и скрытыми от глаз стороннего наблюдателя результаты работы ученых, не изменивших своему предмету. Это этологи разных направлений, которые, вопреки требованиям мейнстрима, продолжают поиски истины относительно того, что реально происходит в процессах общения животных. Именно о том, что удалось узнать к сегодняшнему дню о реальных механизмах, работающих в этой сфере, я и намереваюсь рассказать в этой книге.

---

<sup>3</sup> Фитч 2013: 193.

<sup>4</sup> Бикертон 2012: 11—12.

<sup>5</sup> Фитч 2013: 225 (полужирный автора цитаты. — *Е. П.*).

Помимо желания изложить в доступной форме достоверные факты из жизни самых разных представителей животного мира, я руководствовался также намерением предложить свой взгляд на биологическую суть тех эволюционных преобразований, которые вырисовываются, если мы смотрим на них как бы с высоты птичьего полета. У читателя может сложиться впечатление, что в процессе эволюции наблюдается несомненный прогресс в усложнении средств самовыражения у животных. Так, например, аппараты генерации звуков у бесхвостых амфибий бесспорно более «совершенны», чем у рыб, а у птиц еще лучше отработаны, чем у амфибий.

Против этого трудно что-либо возразить. Но поразительно то, что все эти прогрессивные преобразования никак не сказываются на изменении внутренней сущности процессов коммуникации, как таковых, поскольку само «смысловое содержание» сообщений остается, строго говоря, одним и тем же в подразделениях, занимающих разные ступеньки эволюционной лестницы. Функция обмена информацией между особями состоит здесь в том, чтобы обеспечить наиболее кардинальные потребности животных, необходимые для выживания вида. Уходя от множества частных случаев, можно сказать, что главной задачей того, что мы называем «коммуникацией» у подавляющего большинства видов животных, есть, в первую очередь, осуществление возможности адекватных контактов между половыми партнерами в сезон размножения.

Я все время старался обратить внимание читателей на то удивительное многообразие средств, которые служат для этой цели даже у близкородственных видов. Например, у ночных бабочек в этом процессе задействованы сигнальные средства четырех модальностей: зрительной, химической, тактильной и звуковой. Но даже в пределах одного и того же семейства совок работают лишь некоторые из этих категорий информации, хотя и в разных сочетаниях, тогда как у других — все они без исключения. В последнем случае каждая функционирует на том или ином определенном этапе брачного взаимодействия партнеров, по-разному у разных видов. У одних видов активное использование, скажем, звуковой сигнализации есть амплуа самцов, у других — самок, а у третьих — особей обоих полов.

Сказанное служит очевидным свидетельством того, что систему сигнальных средств невозможно в принципе отделить от всех прочих особенностей биологической конституции того или иного вида.

В книге проводится идея, согласно которой сигнальное поведение вида есть лишь один из фрагментов проекции вовне всего его морфологического устройства: конструкции тела и конечностей, физиологии органов чувств, способов организации психических процессов и многого другого.

Поэтому неизбежно беспочвенными оказываются столь модные сегодня отвлеченные «теоретические» рассуждения о том, как эволюционируют «сигналы животных вообще». Сотни работ посвящены эволюции оптических, или звуковых, или химических сигналов, хотя ни те, ни другие, ни третьи почти никогда не работают в процессах коммуникации сами по себе. В тексте книги постоянно подчеркивается, что сигнальные средства всех без исключения видов животных *полимодальны*<sup>6</sup>. Поэтому содержательную информацию об исторических преобразованиях в этой сфере можно получить лишь в том случае, если изучать в сравнительном плане весь комплекс сигнального поведения видов, с учетом специфичного для каждого из них целостного морфологического и физиологического оснащения.

Еще одна очень важная мысль, которую я всячески пытался акцентировать, состоит в следующем. Создается впечатление, что системы генерации тех внешних проявлений в поведении животных<sup>7</sup>, которые мы склонны рассматривать в качестве средств коммуникации, никогда не формировались именно для этой цели. Они возникали вторично на базе структур, которые первоначально обеспечивали саму основу существования видов данного морфофизиологического облика. Таковы, например, плавательный пузырь рыб, ставший впоследствии компонентом систем звукоизлучения, или легочное дыхание бесхвостых амфибий, вторично приспособившееся к той же функции. Совершенствование зрения у пауков скакунов связывают с оптимизацией их охотничьего поведения. Но именно это обстоятельство открыло для них возможность вовлечения оптического канала связи в территориальное и брачное поведение.

---

<sup>6</sup> Казалось бы, это обстоятельство самоочевидное, лежащее буквально на поверхности. Между тем оно лишь сравнительно недавно привлекло к себе внимание этологов, которые увидели в нем нечто принципиально новое. См. об этом в работе: Higham, Hebets 2013 и весь номер 67 журнала Behav. Ecol. Sociobiol за 2013 год.

<sup>7</sup> Например, «выразительных движений», по терминологии Ч. Дарвина.

Аналогичным образом, как можно предположить, электрическая коммуникация у костных рыб оказалась дериватом использования электрошока в защитном и хищническом поведении более архаичных хрящевых рыб<sup>8</sup>.

Не является, на мой взгляд, исключением и *Homo sapiens*, у которого приобретение речи стало возможным лишь на базе длительного совершенствования мозга и способности манипулировать с предметами внешнего окружения.

Материалы, изложенные в книге, порождают очень интересный и крайне важный вопрос. Как можно объяснить те поразительные различия между видами, даже очень близкими филогенетически, в средствах для достижения одного и того же результата — поддержания эффективной связи в сфере социальных отношений? Мне кажется, что здесь трудно предложить что-либо иное, чем идея, согласно которой системы обмена информацией дивергируют более или менее случайным образом: путем частичной утраты отдельных компонент предыдущего морфофункционального оснащения, возникновения в нем частных инноваций и/или перекомбинаций, меняющих относительную значимость тех или иных элементов системы. Сказанное хорошо отвечает представлениям об органической эволюции как об устойчивом процессе имманентного нарастания многообразия.

Сказанное мной выше о единообразии «смыслового содержания» в обмене информацией у животных разного эволюционного возраста в еще более категоричной форме констатирует Д. Бикертон. Он пишет: «В действительности коммуникативные системы любого вида созданы

---

<sup>8</sup> Электрические скаты (класс Хрящевые рыбы, отряды Torpediniformes и Rajiformes) способны умертвить достаточно крупную жертву током силой в 30 ампер при напряжении 50—200 вольт. Это так называемые сильноэлектрические рыбы. В отличие от них, слабоэлектрические рыбы используют электрические импульсы в качестве средства коммуникации. Слабоэлектрические рыбы принадлежат всего лишь пяти семействам костных рыб из более чем трехсот. Коль скоро это явление сугубо локальное по сравнению с сигнализацией, основанной на четырех основных модальностях (химическая, тактильная, оптическая и звуковая), а эволюционная история его далека от решения, я не стал касаться этой модальности в тексте книги. По этой теме ведутся исследования многочисленными научными коллективами и существует весьма обширная литература. Введение в проблему дано в работе: Ольшанский и др. 2011.

исключительно для того, чтобы обеспечивать эволюционные потребности этого вида. Нет никаких доказательств в пользу тенденции к накоплению или “прогрессу” в [животных. — *Е. П.*] как таковой»<sup>9</sup>. Мне кажется, что текст предлагаемой книги может послужить хорошим эмпирическим подтверждением высказанной мысли. Интересно, согласятся ли с таким заключением читатели книги?

\* \* \*

Лучшему восприятию изложенных в книге идей может в какой-то мере способствовать приложенный к ней видеодиск с записями фрагментов поведения самых разных видов животных — от членистоногих до млекопитающих. Съемки эти были сделаны в разные годы, в том числе и тогда, когда о доступности качественной видеоаппаратуры можно было только мечтать. Записи были получены в ходе многочисленных экспедиций, организованных для исследования поведения тех или иных видов, и служили автору исходным рабочим материалом для его будущих статей. Поэтому качество видеофрагментов не всегда соответствует тем стандартам, к которым привыкли поклонники фильмов *BBC*. Однако эти видеоклипы занимают важное место в аргументации высказанных мной суждений, поскольку наглядным образом иллюстрируют многое из того, что я хотел донести до читателя<sup>10</sup>.

Хочу сердечно поблагодарить А. А. Цессарского (младшего) за предложенное им название книги: «Эволюция диалога». Я признателен также В. П. Степаненко за редактирование видеоклипов и изготовление интерактивного видеодиска, а также за всестороннюю помощь, которую он постоянно оказывал мне на предшествующих этапах работы над этими иллюстрациями.

*Е. Н. Панов, октябрь 2013*

---

<sup>9</sup> Бикертон 2012: 12. Автор имеет в виду, что истинная, содержательная коммуникация пришла на смену той, о которой сказано, лишь с выходом на эволюционную сцену высших гоминид.

<sup>10</sup> Некоторые видеозаписи достаточно продолжительны. Например, длительность записи № 9 (массовый брачный лет майских хрущей) составляет 28 мин. Идея состояла в том, чтобы дать картину происходящего полностью, без купюр. Это поможет читателю воспринять ход событий как *процесс*, а не в качестве механической суммы отдельных, изолированных друг от друга броских эпизодов. Это, однако, не значит, что каждый клип надо непременно смотреть от начала до конца.

## ГЛАВА 1. ОБЩЕНИЕ В МИРЕ ЖИВОТНЫХ — КАК ОНО ВИДИТСЯ АВТОРУ

Всюду, где шел Уэб, он ставил свои надписи: «Нарушители границ, берегитесь!» Эти надписи помещались на деревьях так высоко, что только он один мог достать их. Всякий, кто подходил к этим отметкам на деревьях, по запаху и по шерсти, оставляемой Уэбом, догадывался, что в этой местности поселился громадный серый медведь...

*Э. Сетон-Томпсон. Жизнь серого медведя*

Даже самое беглое знакомство с образом жизни разнообразнейших представителей животного мира — будь то насекомые, рыбы, птицы или млекопитающие, убеждает нас в том, что популяция не есть случайное скопление особей — нет, это достаточно упорядоченная, определенным образом организованная система. Что же лежит в основе этой организации, как поддерживается порядок? Можно считать, что это есть результат столкновения интересов отдельных животных, каждое из которых определяет свое место и положение в общей системе, ориентируясь на поведение своих собратьев. Осуществимо это лишь в том случае, если особи, обитающие совместно, располагают возможностью регулярно извещать компаньонов и соседей о своих намерениях в данный момент. К пристальному изучению этих явлений, именуемых сигнальным поведением, натуралисты-этологи приступили в первые десятилетия XX века<sup>1</sup>. В те годы казалось, что животные обладают вполне прецизионными способами передачи информации и могут, таким образом, обмениваться достаточно содержательными «сообщениями». Это послужило причиной того, что сигнальные сред-

---

<sup>1</sup> Панов 1975.

ства, о которых идет речь, могут быть, по аналогии с нашими собственными способами общения, названы «языком животных».

Таблица 1. Звуковой лексикон американского желтобрюхого сурка *Marmota flaviventris* (по: Waring 1966)

Название сигнала	Характеристика сигнала	Функция сигнала
Основной свистовой сигнал (ОСС)	Частотная характеристика около 4 кГц	Составная часть последующих шести сигналов
1. Серия свистов с длинными интервалами	Серия ОСС с интервалами в 3 сек и более	Внимание!
2. Серия свистов с короткими интервалами	Серия ОСС с интервалами менее 3 сек	Тревога!
3. Тихие свисты	Серия ОСС (длительность интервалов может быть различной)	Внимание! или тревога!
4. Ускоряющиеся свисты	Серия ОСС с постепенно уменьшающимися интервалами	Внимание! или угроза
5. «Лающие» свисты	Серия ОСС с меняющимися интервалами. Звук издается на бегу	Внимание! или угроза
6. Одиночный свист	Однократный громкий ОСС при бегстве в нору	Опасность!
7. Визг	Высокий дребезжащий звук	Страх или удовольствие
8. Скрежетание	Звук, издаваемый при трении передних зубов друг о друга	Угроза

По мере того как наши знания о системах сигнализации в животном мире становятся все более полными, мы вновь и вновь убежда-

емся в том, что аналогия здесь чисто внешняя, что в основе обмена информацией у животных лежат совершенно иные принципы, нежели те, на которых основано общение между людьми. Рассмотрим сначала хотя бы чисто внешние различия. Если оставить в стороне письменность, то основным инструментом взаимосвязи у человека оказывается речь, т. е. общение звуковое. Важную роль играют также мимика и жестикуляция. В животном мире звуковое общение распространено довольно широко, хотя существует и огромное количество видов «молчаливых», в жизни которых оно практически не играет никакой роли. То, что этологи первоначально расценивали в качестве «языка» животных, это все те их внешние проявления, которые реализуются в форме самых различных сочетаний сигналов<sup>2</sup>, транслируемых по химическому (запаховому), оптическому, звуковому и тактильному каналам связи.

Если даже взять такие виды, в жизни которых одно из важнейших мест занимает сигнализация звуковая, то и тут чисто внешние различия с человеческой речью разительны. Словарь любого современного европейского языка включает не менее 100 тыс. слов. Конечно, в нашем постоянном обиходе используется гораздо меньшее их количество, но даже и оно очень велико. Для сравнения можно сказать, что звуковой лексикон американского желтобрюхого сурка *Marmota flaviventris* включает всего лишь 8 различных сигналов (табл. 1). Между тем именно вокальная сигнализация у этого вида занимает весьма важное место в общей системе обмена информацией.

Прежде чем обсуждать эту таблицу, сразу же очень кратко опишем другие способы общения у этого вида грызунов, чтобы можно было составить полное представление обо всей системе сигнализации у этого вида. Надо помнить, что в колонии сурков, которую можно рассматривать как более или менее организованное сообщество, существует определенная иерархия. Показателем социального ранга каждого животного служат особенности его поведения, которое он демонстрирует при встрече с другой особью. Если один из двух сурков, повстречавшихся на перепутье колонии, стоит на иерархической

---

<sup>2</sup> Здесь и далее под термином «сигнал» понимается любое физическое событие (см. Полетаев 1958), не нагруженное какими-либо допущениями о его адресном характере.



лестнице гораздо ниже другого, то он попросту пытается избежать столкновения «нос к носу» и ретируется. Если же разница в рангах не столь велика, то зверьки сближаются и обнюхивают друг друга. Более «высокопоставленный» сурок вслед за этим приподнимает хвост, а его менее «родовитый» соперник покорно горбится и держит хвост опущенным. Другим проявлением покорности служит так называемый аллогрумминг — особь, стоящая рангом выше, принимается вылизывать шерсть другой, ранг которой ниже. Если та не проявляет явных признаков покорности, доминант может попытаться покрыть ее. Иными словами, происходит своего рода имитация полового акта. При этом половая принадлежность животных не играет роли: самец может попытаться покрыть другого самца, высокопоставленная самка — самца низкого ранга. Драка между двумя сурками — явление крайне редкое. Ответом на неповиновение обычно служит угрожающее движение вперед, «скрежетание зубами» и кратковременная погоня, сопровождаемая «лающим» свистом.

Вот, в сущности, и весь запас средств, с помощью которых сурки могут поддерживать общение друг с другом. Как мы видим, арсенал довольно беден, но тем не менее он с успехом координирует действия отдельных животных и способствует поддержанию определенного порядка и колонии.

Если внимательно присмотреться к приведенной выше таблице и к описанию прочих способов сигнализации у сурков — посредством запахов и характерных поз, то легко заметить, что суркам не так уж много нужно «сказать» друг другу. Каждое животное должно позаботиться о своем «самоутверждении» в колонии, чтобы занять в ней достаточно комфортное место, например одну или несколько нор в самом центре поселения, где условия жизни, защищенность от хищников и возможность успешного размножения оптимальны. Весной, в пору начала размножения, каждая особь должна, в поисках полового партнера, известить о своем присутствии и о готовности к спариванию, а также обезопасить себя от вмешательства других животных в эти интимные стороны жизни. Самкам следует вырастить потомство и уберечь по возможности своих отпрысков от многочисленных врагов — койотов и хищных птиц.

Кроме того, безопасность колонии — дело всех ее членов. Именно поэтому у сурков звуковые сигналы предупреждения об опасности столь многочисленны. Будучи животными общественными, сурки

вынуждены постоянно вступать в контакты друг с другом. Если бы столкновения интересов всех обитателей колонии вели к постоянным дракам, это неизбежно должно было бы отразиться на состоянии здоровья всех ее членов и сообществу грозило бы постепенное вымирание. Понятно, что, если конфликт можно решить средствами угрозы, нет никакой необходимости вступать в кровопролитную драку.

Итак, можно видеть, что коммуникация у наших сурков, как и у подавляющего большинства прочих видов млекопитающих, осуществляется одновременно по нескольким каналам связи, в данном случае — по звуковому, оптическому, химическому (обонятельному) и тактильному. Это — общее правило для всех видов животных, хотя в разных их подразделениях бóльшая роль принадлежит той или иной из возможных комбинаций. Например, у ящериц, лишенных голоса, основная информация в процессах коммуникации передается по каналам оптическому и химическому.

Человеческая речь — очень тонкий инструмент общения. Сотни слов, которыми мы располагаем, могут быть скомбинированы в несметное количество фраз, которым можно придать тот или иной смысл даже простой перестановкой одних и тех же слов. Немало слов в нашем языке имеют различные смысловые оттенки. Сурки же, как мы могли видеть, обходятся, по сути дела, восемью «фразами», причем то, что условно можно было бы назвать «смысловым содержанием» этих «фраз», не является строго фиксированным. Каждая из них может использоваться в неодинаковых ситуациях, может нести разные функциональные нагрузки, иногда, с нашей точки зрения, прямо противоположные. То же самое можно сказать и в отношении сигнальных поз. Так, поведение самца в момент спаривания с самкой идентично демонстрации превосходства одного животного над другим, независимо от их пола. Все это сильно затрудняет анализ информативного содержания тех сигналов, которые животные подают в присутствии своих социальных партнеров.

Пытаясь разобраться в этом вопросе, мы очень часто сталкиваемся фактически с уравнением со многими неизвестными. Сейчас хорошо известно, что наблюдаемое поведение зависит не только от контекста взаимодействия [например, контакт дружественный (афиллиативный) либо основанный на неприязни друг друга], но и, в огромной степени, от внутреннего состояния коммуникантов в данный момент. Это внутреннее состояние, в свою очередь, определяется

предшествующим поведением, о котором мы часто бываем не осведомлены. Далее, наблюдаемая ситуация не может быть нами оценена полностью — многие факторы, кажущиеся несущественными с точки зрения наблюдателя, могут ускользнуть от внимания. Взаимоотношения двух особей идут по принципу цепной реакции с обратной связью. Это процесс многоступенчатый. В момент встречи животные могут находиться в разных состояниях, и тогда они по-разному реагируют на одни и те же факторы внешней среды, в частности на присутствие других животных своего вида.

Примером могут служить так называемые церемонии приветствия у собакоподобных обезьян. Ф. Колменарес изучал их, наблюдая на протяжении 9 лет поведение 20 самцов в устойчивой группировке двух видов павианов (гамадрила *Papio hamadryas* и бабуина *P. cynocephalus*) и их гибридов, содержащейся в обширной открытой выгородке Мадридского зоопарка<sup>3</sup>. Межперсональные отношения самок и те, что складываются между особями разных полов, регулируются здесь, главным образом, посредством взаимного ухода за покровами (аллогрумминг). Но самцы очень редко вступают в такие взаимодействия, которые требуют отказа от индивидуальной дистанции, что означало бы нарушения границ своего персонального пространства. В их отношениях господствует заметная взаимная нетерпимость и конкуренция, обслуживаемая открытой агрессивностью. Все это создает в группе обстановку социальной напряженности, а контакты между самцами, именуемые «приветствиями», наиболее характерны как раз для периодов ее возрастания. Эти контакты неизменно подразделяются на три фазы: сближения, пребывания на короткой дистанции и уход. Каждой фазе свойственно то или иное сочетание целого ряда особенностей мимики, позы и ее ориентации, походки и вокализации.

Частные особенности всех этих «сигналов» определяются во многом персональной идентичностью и социальными позициями взаимодействующих самцов, а также социальным контекстом взаимодействия. Чаще всего в церемониях приветствия участвовали самцы, находящиеся на пике половой активности, в особенности те, которые обладали большими гаремами или активно увеличивали их контингент, присоединяя к ним новых самок. Им же чаще всего принадлежа-

---

<sup>3</sup> Colmenares 1990.

ла инициатива в контактах типа приветствия. Более молодые самцы, только вступающие в роль производителей, чаще отказывались отвечать на приближение тех, кто пытался инициировать контакт.

Но важнее всего то, что наблюдателю далеко не всегда было ясно, имеют ли эти контакты дружественный характер или же таят в себе зачаточную агрессию. Как пишет автор исследования, приветствия у павианов можно «во многих случаях рассматривать не в качестве аффилиативного<sup>4</sup> поведения, но как субститут агрессии, служащей для тестирования потенциальных либо реальных намерений оппонента в ситуации неявной конкуренции».

Все это заставляет прийти к выводу, что система обмена информацией у животных работает по принципу «испорченного телефона». Если в телефонной трубке имеется серьезный дефект, то, как бы ни плохо была при этом слышимость, мы все-таки можем уяснить кое-что из того, о чем говорит собеседник на другом конце провода. В популяции животных положительный эффект «испорченного телефона» суммируется во времени.

Бесполезная, неадекватная информация отбрасывается, а случайные «правильные» реакции на «не совсем правильные» сигналы приводят «в среднем» к полезному биологическому результату. Иными словами, обмен информацией у животных базируется на вероятностных закономерностях. Поэтому нам подчас и не удастся четко разграничить внешнее проявление агрессивности и сексуальности, предупреждения и тревоги, угрозы и страха и даже столь разных состояний, как страха и удовлетворения. Короче говоря, нам при всем желании не удастся составить «словарь» сурчиного языка, где каждому звуку или телодвижению соответствовал бы совершенно определенный перевод на язык человеческий. Этот перевод будет выглядеть так: «скорее всего то-то, чаще всего то-то, но может быть то-то и то-то, а иногда — еще и то-то». Казалось бы, это заключение должно поставить нас в тупик. Однако, поняв, что в этой сфере мы имеем дело с вероятностными закономерностями, мы можем изучить их именно на этой основе с применением статистических методов.

В качестве примера возьмем работу Б. Хазлетта и В. Боссерта<sup>5</sup>, которые провели статистический анализ некоторых форм сигнального

---

<sup>4</sup> Дружеского.

<sup>5</sup> Hazlett, Bossert 1965

поведения у девяти видов крабов. Авторы пришли к выводу, что большинство форм агрессивного поведения в данном случае имеют *некоторую* коммуникационную ценность. Хотя ответные реакции краба на сигналы, поступающие от другой особи, значительно варьируют, тем не менее каждый сигнал статистически имеет тенденцию вызывать или подавлять то или иное поведение у животного-реципиента.

### **Почему невозможно составить словарь звуковых сигналов того или иного вида животных**

«Телефон для меня, как икона... — писал В. Высоцкий, — ...стала телефонистка мадонной, расстоянья на миг сократив». Речь, как многим известно, идет о попытках автора после ссоры с женой, Мариной Влади, помириться с ней, позвонив ей из Москвы в Париж. Возможность людей передавать содержательную информацию на расстояние, пользуясь телефоном или телеграфом, а ныне и электронной связью, обусловлена тем обстоятельством, что наш язык — это система знаков, способная выполнять свои функции передачи содержательной информации вне зависимости от того, насколько индивиды-коммуниканты удалены друг от друга не только в пространстве, но и во времени. Как писал Иоганн Гердер, «лишь благодаря языку стала возможна история человечества с передаваемыми по наследству представлениями сердца и души. И теперь встают перед моим взором герои Гомера, я слышу жалобы Оссиана, хотя тень певца и тени героев давно уже исчезли с лица земли... Все, что думали мудрецы давних времен, что когда-либо измыслил дух человеческий, доносит до меня язык. Благодаря языку мыслящая душа моя связана с душой первого, а может быть, и последнего человека на Земле»<sup>6</sup>.

Иными словами, содержание информации, передаваемой в речи или в письменных текстах, которые стали ее копией<sup>7</sup>, свободно от каких-либо сиюминутных обстоятельств. Каждое слово языка обладает некоторым, более или менее четко очерченным («свободным») значением, которое сохраняется относительно постоянным на разных временных срезах процесса коммуникации. Именно это свойство языка делает его *отчужденной* знаковой системой, более или менее *авто-*

---

<sup>6</sup> Гердер [1784] 1977.

<sup>7</sup> В привычном нам *фонетическом* письме.

*номной надстройкой* над системой человеческих отношений. Как раз благодаря этому возможна ситуация, при которой антагонистические отношения между двумя собеседниками могут полностью не соответствовать диалогу между ними (например, при обмене традиционными любезными приветствиями).

Принципиально иным образом обстоит дело в сфере коммуникации животных. У них набор сигнальных средств не может быть адекватно описан вне целостного ситуационного контекста взаимодействий между особями, как я попытался показать выше на примере отношений между самцами павианов. Или, другими словами, так называемый сигнальный код вида неотделим в качестве автономной надстройки над коммуникативным процессом, так что «код» не удастся рассматривать в качестве его вневременного инварианта, каким является словарь нашего языка. Здесь значимая информация, заключенная в коммуникативном сообщении, определяется как раз местом и временем взаимодействия, а также персональными особенностями отправителя и приемника сигнала. Один и тот же элемент из набора сигнальных средств на разных фазах жизнедеятельности особи-реципиента может быть или безразличным для нее (не вызывая регистрируемого ответа), или же вызывать совершенно различные реакции. Поэтому невозможно даже представить себе адекватный обмен содержательной информацией между животными по телефону.

Именно это, вопреки надеждам экспериментаторов, было показано в нашумевшем опыте Т. Ланга и Д. Смита, попытавшихся наладить телефонную связь между двумя дрессированными дельфинами<sup>8</sup>. Это событие относится к середине прошлого века, когда на время популярной стала идея существования звукового языка у этих животных<sup>9</sup>.

Как, к сожалению, часто бывает в науке, чем абсурднее гипотеза, тем охотнее за нее хватаются энтузиасты — во многом для того, чтобы за столбить за собой авторство сенсационного открытия. Американские ученые Ланг и Смит в 1965 г. проводили свой опыт на пятилетнем самце афалины по имени Даш и самке Доррис того же возраста. Они были посажены в два изолированных друг от друга бассейна, связанных между собой посредством своеобразного телефона. Когда связь была разъединена, дельфины, как правило, издавали мало зву-

---

<sup>8</sup> Lang, Smith 1965.

<sup>9</sup> Подробнее см. в главе 7.

ков. При включении связи они начинали перекликаться при помощи свистов, щелчков и других звуков. Сигналы обоих животных записывали на пленку. В дальнейшем основное внимание экспериментаторы уделяли анализу свистов. Они выделили шесть «типов» этих сигналов. Классификация была проведена только по параметрам акустической структуры, поскольку не было никаких сведений о том, как все эти сигналы используются в естественной биологической обстановке.

Как же выглядел диалог этих двух животных при их «разговоре» по телефону? Я приведу два небольших отрывка из этой записи, обозначая звуки самца цифрами и буквами без скобок, а сигналы самки — теми же самыми символами, только взятыми в скобки. Цифры обозначают номера свистов в соответствии с классификацией их типов: буква «а» обозначает звук-щелчок, буква «б» — треск.

Итак, в одном из сеансов связи переключка дельфинов выглядела так: 6(1) 66(6) 6(6) 6(6) 6(6) 6(6) (6) (6) а5 (5) а2 (6) а(4) 2(4) 2(4) 31(1). В другом сеансе, где условия опыта оставались совершенно неизменными, мы видим такой обмен сигналами: 2 1 (6) 5 12(1)1 (1)2(6)6(6)6(6)6(6)6(6) 6)1(6)1 1 1 2(1)1 (1)1 1а а2(4)а(1)2а(4) и т. д. Что же можно сказать по поводу этого перечня цифр? Возможно, что, применив к их анализу современные методы статистики, удалось бы показать, что разные типы свистов чередуются друг с другом совершенно случайно, с одной лишь оговоркой. Мы видим, что каждый дельфин, издав какой-то один тип свиста, обычно повторяет его еще несколько раз. Это вещь, хорошо известная всем, кто когда-либо изучал серии вокальных сигналов у птиц. И второй момент — явное желание каждого из участников переключки копировать свист, до этого произнесенный его «собеседником». Вот, пожалуй, и все, что мы можем извлечь из этого весьма дорогостоящего опыта.

### **О том подходе к пониманию общения у животных, который основан на представлениях о статике коммуникативных сигналов**

Когда ученые впервые серьезно заинтересовались вопросом, как именно животные того или иного вида общаются друг с другом и достигают при этом взаимопонимания, первой необходимой задачей казалось составление каталогов сигналов, которые те имеют в

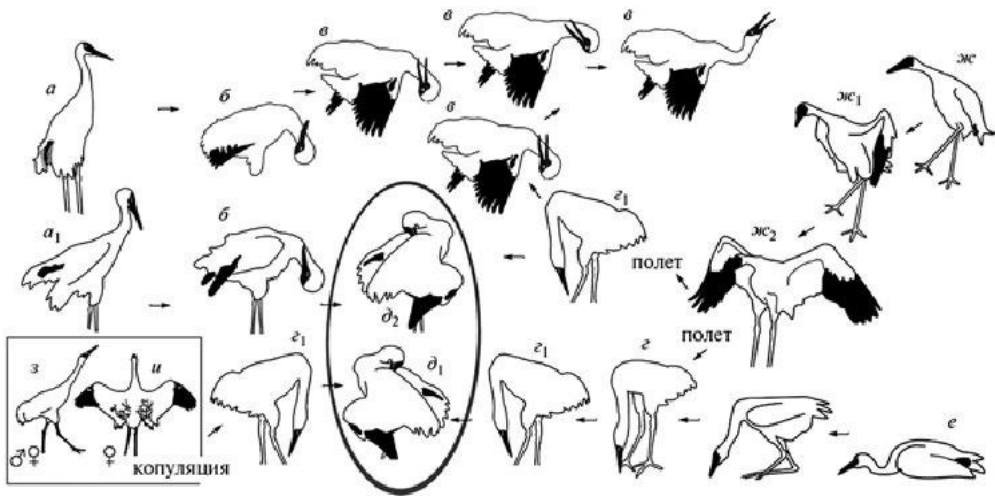


Рис. 1.1. Пример этограммы. Структура сигнального поведения журавля стерха. Такая этограмма может быть выполнена только путем анализа видеосъемки. Рис. автора из: Панов и др. 2010

своём распоряжении. Эта процедура выглядела именно как составление видоспецифических «словарей».

Первыми исследователями «языка» животных стали орнитологи, которые приступили к каталогизации коммуникативных сигналов у птиц. Вскоре они обнаружили, что у пернатых, помимо весьма богатой вокализации, во взаимодействиях между особями используются сложнструктурированные оптические сигналы, которые были названы «демонстрациями» (видео 17—25). Это всевозможные позы, подчас весьма экстравагантные, как, например, всем хорошо известная поза самца павлина, который поднимает и широко разворачивает перья надхвостья (часто неверно именуемого «хвостом»), украшенные глазчатыми пятнами, и при этом еще лихорадочно трясет ярко-оранжевыми приспущенными крыльями (видео 20).

Этот период в истории этологии характерен появлением множества описаний такого рода ранее неизвестных топологических конструкций у разных видов, запечатленных в отдельных статических «кадрах». Не удивительно, что при отсутствии в середине прошлого века видеокамер и при дороговизне киносъемки этологам пришлось выработать свой собственный язык графического описания этих акций. Серия рисунков, нанесенных на лист бумаги, позволяла схематически отобразить сложные последовательности акций, суммировав результаты многих наблюдений и синтезировав, таким образом, иде-



ализированную картину происходящего. Такие перечни поз, воплощенные в графике, получили название «этограмм» (рис. 1.1).

Эти первые шаги в попытках дать научное описание сигнального поведения братьев наших меньших породили, в силу ряда причин, довольно превратное представление о том, каким образом оно организовано в действительности. Первая иллюзия состояла в том, что выявленный «сигнальный код» может быть адекватно описан в качестве суммы *дискретных* акций, каждой из которых может быть приписана некая конкретная функция (сигнал половой, агрессивный, умиротворяющий партнера). Отсюда и второе кардинальное заблуждение — что эти акции можно пересчитать по пальцам, что было нетрудно сделать, просто глядя на этограмму.

Третье заблуждение проистекало из того обстоятельства, что на этограмме не было возможности отобразить вокальные компоненты демонстраций, которые не только не есть нечто второстепенное, но зачастую определяют во многом эффективность сигнальной функции данной акции. Когда самец павлина сближается с самкой в попытке сделать на нее садку, он, наклонив вперед корпус, короткими резкими шажками подвигается все ближе к ней, словно бы стараясь охватить ее наклоненными вперед перьями шлейфа (видео 20). При этом время от времени широкие серые перья хвоста трутся друг о друга, треща и вибрируя, а по надхвостью при этом пробегает дрожь. В этот момент раздается громкое шуршание, напоминающее шелест листвы при порыве ветра. Без этого акустического сопровождения все предыдущие действия кавалера окажутся безрезультатными, и самка откажется уступить ему в его притязаниях<sup>10</sup>.

Все эти дефекты первоначальных представлений о том, что есть коммуникативный сигнал в мире животных и как он «работает» в реальных процессах межперсональных взаимодействий, сохраняются, к величайшему сожалению, в построениях кабинетных теоретиков, рассуждающих о коммуникации животных и о ходе ее эволюции. Этот подход, идущий от статической сущности этограмм, я противопоставляю другому, который предлагаю назвать «процессуальным».

Согласно этим представлениям, структуры любой модальности (топологические конструкции контуров тела, воспринимаемые зрительно; вокальные; запаховые, отражающие химический состав био-

---

<sup>10</sup> Takahashi et al. 2008.

логически активных веществ — аттрактантов и репеллентов) неизменно или преимущественно континуальны. Они предельно вырождены с функциональной точки зрения и, будучи взятыми в отрыве от прочих и от всего контекста, семантически пусты, то есть не обладают тем свойством, которое в языкознании описывается категорией «значения». Все это ведет к колоссальной избыточности в трансляции, что и обеспечивает работоспособность системы сигнализации по принципу «испорченного телефона», о чем было сказано выше.

### **Социально организованное пространство как арена коммуникативного процесса**

В отличие от языка, который, как мы видели, есть система отчужденная, все то, что принято называть сигнализацией животных, может быть отделено от прочих сторон жизни вида лишь в грубой абстракции. Когда говорят, что сигнальные системы животных обслуживают их социальное поведение или являются их компонентой, это верно только отчасти. В действительности сигнализация и коммуникация — это лишь одна из сторон социального поведения, неотделимая от него в такой же степени, в какой кожица, одевающая плод, неотделима от его мякоти или глазурь — от самого керамического изделия.

Возможно ли приблизиться к пониманию сути того, как организовано общение между животными данного вида, каковы его движущие пружины и условия достижения адекватного биологического результата? На мой взгляд, ответ будет положителен лишь в том случае, если мы станем рассматривать эти процессы в системе пространственно-временных координат, которые определяют специфику социальной организации того или иного конкретного вида (рис. 1.2).

При всем невероятном разнообразии социальных систем в животном мире их можно в первом приближении подразделить на две большие категории. Это, с одной стороны, животные, условно именуемые «одиночными», с другой — те, что живут в составе групп более или менее постоянного персонального состава. В обоих случаях взаимоотношения между особями определяются, в первую очередь, их локализацией друг относительно друга в пространстве. У видов, относимых к первой категории, в основе поведения индивида лежит



Рис. 1.2. Процесс формирования пары у черной каменки *Oenanthe picata*, отображенный в координатах индивидуальной территории самца. Самка (серое оперение верха тела) появляется на его территории из левого верхнего угла. Самец (контрастно окрашенный) сначала демонстрирует у скальной ниши (верхний правый угол), затем сближается с самкой (в центре) и после преследования ее в воздухе совершает в воздухе брачный танец вокруг нее (справа внизу). Рис. автора из: Рапов 2005

стремление к самоизоляции от конспецификов<sup>11</sup> и, соответственно, монополизация своего персонального пространства. Этот тип поведения принято обозначать в качестве охраны границ индивидуальной территории.

У видов второй категории постоянство состава и единства группы может поддерживаться за счет того, что все ее члены привязаны в своем существовании к определенному участку местности. Его границы также, как правило (хотя и не у всех видов), охраняются против посторонних пришельцев, и тогда мы имеем дело с так называемыми групповыми территориями. В обоих случаях альфой и омегой в организации коммуникативного процесса оказывается явление структурирования социального пространства. При этом, однако, как мы вскоре сможем убедиться, это лишь грубая схема, поскольку разделительная линия между двумя обозначенными категориями достаточно условна.

*Механизмы рассредоточения особей средствами дистантной сигнализации.* Все то, что было сказано в отношении основных потребностей, которым служит система сигнализации у сурков («самоут-

<sup>11</sup> Особей того же вида.

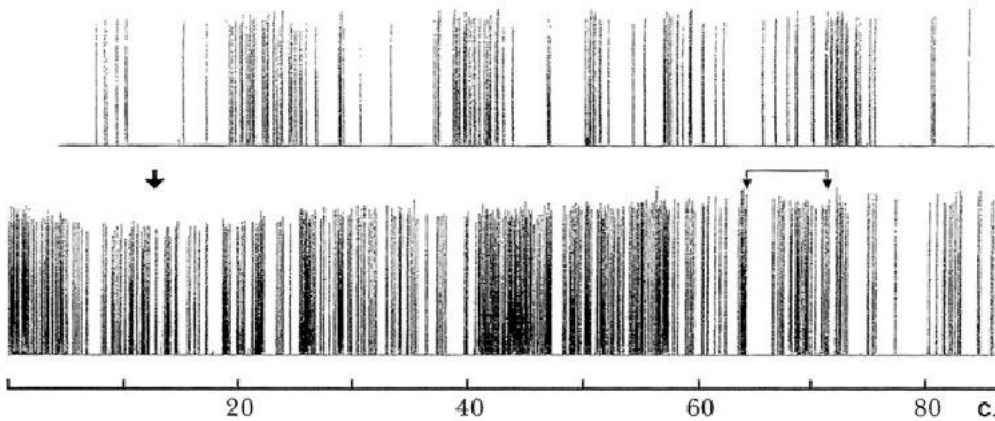


Рис. 1.3. Интенсивность пения самца чернобокой каменки *Oenanthe finschii* до и во время формирования пары. Верху — холостой самец на своей территории. Внизу — вокализация того же самца при появлении самки на участке. Толстой стрелкой показан момент сближения самки с самцом, тонкой — пение самца, преследующего самку в полете. Из: Рапов 2005

верждение» и охрана некоего жизненного пространства, достижение максимального успеха в размножении и пр.), действительно для представителей обоих названных категорий видов. Однако там и тут эти потребности достигаются различными путями.

Посмотрим сначала, как решаются эти проблемы у видов, представители которых ведут преимущественно одиночный образ жизни, вступая в тесные контакты с другими особями своего вида лишь в пору размножения. Здесь очень большую роль играют всевозможные механизмы рассредоточения. Именно такую роль, в частности, выполняет пение птиц. Чарующие звуки, издаваемые нашими лучшими певцами — соловьем, заряжкой, славкой-черноголовкой, иволгой, есть не что иное, как сигнал, который может быть легко воспринят другими самцами того же вида. Голос поющего самца воспринимается теми как свидетельство того, что этот участок леса уже занят и, следовательно, пришельцу здесь нечего делать.

Одновременно с этим песня несет и другую функцию — она указывает самкам место, где они могут найти готового к совместной жизни супруга, удерживающего в своем владении подходящее место для гнезда и богатый кормом участок, на котором можно успешно воспитать птенцов (рис. 1.3). У большинства певчих птиц только самцы обладают способностью петь, и им же принадлежит основная активная роль в охране территории. Но у некоторых видов, например

у пуночки, зарянки и чернобокой каменки, самки поют и защищают территорию наравне с самцами.

Звуковая сигнализация, способствующая рассредоточению особей, не является исключительной привилегией птиц. У техасского кустарникового кузнечика *Scudderia texensis*, например, описано пять различных звуков, из которых четыре издает самец и один — самка. Из этих четырех звуков самца два способствуют рассредоточению самцов, то есть играют ту же роль, что и песня птиц (видео 1). Два других крика позволяют самцу найти самку и вступить в контакт с нею. Тихий, шелестящий звук, издаваемый самкой, также способствует ее встрече с самцом<sup>12</sup>. В последние годы появилось немало данных, которые свидетельствуют о том, что звуковая сигнализация широко распространена у многих видов рыб — в частности, как важный компонент их территориального поведения (подробнее см. в главе 6).

Мечение границ территории, как правило, всевозможными пахучими метками широко распространено среди одиночных видов млекопитающих. Например, у американских серых белок и самцы и самки на протяжении круглого года живут одиночно на индивидуальных участках и встречаются лишь на короткое время в период размножения. Особи обоих полов метят границы своих территорий, соскабливая зубами кусочки коры деревьев и смачивая эти «плешины» собственной мочой. Белки, вообще говоря, могут служить ярким примером «строго одиночных» видов, каких, в общем, сравнительно немного. Самец белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* с наступлением сезона размножения вторгается на территорию самки, которая сначала встречает его враждебно. Отношения кое-как налаживаются, самец оплодотворяет самку, проводит на ее участке еще дней десять, а затем убирается восвояси. Самка выращивает молодых, которые, достигнув полной самостоятельности, сразу покидают участок своей матери и расселяются в разных направлениях. Каждая молодая белка теперь занимает собственный участок и остается на нем до конца жизни. Следовательно, даже у такого последовательного «нелюдима», как белка, все же существует два периода, когда отдельные особи вынуждены тесно контактировать друг с другом, — во время образования кратковременных пар и в момент совместного существования выводка.

---

<sup>12</sup> Spooner 1964.

Но, как говорится, исключения лишь подтверждают правило. В целом существование беличьей популяции определяется взаимным антагонизмом между особями. Самец и самка, выполнив совместно то, что от них требует природа, уже не питают друг к другу никаких симпатий, скорее наоборот, — и самец возвращается к своему прежнему холостяцкому существованию. Когда молодые уже способны сами постоять за себя, самка начинает смотреть на них как на помеху и прогоняет их со своего участка. Да и они сами не питают друг к другу никаких родственных чувств.

Важный вывод относительно механизмов пространственной организации популяций видов «одиночных», таких как белки и многие виды кошачьих (пума, тигр, ягуар и др.) среди млекопитающих, а также большинство видов амфибий, рептилий и певчих птиц, состоит в том, что рассредоточение особей вне периода размножения поддерживается сигналами дальнего действия. Эти дистантные сигналы распадаются на две принципиально разные категории. Звуковые характеризуются быстрым затуханием и потому достаточно действенны лишь в случае их систематического многократного дублирования (главы 5—7). Совершенно иной принцип действия у пахучих меток млекопитающих. Будучи оставлен на субстрате, такой сигнал остается действенным для восприятия особи приемника на протяжении многих часов и даже суток.

*Регуляция отношений в устойчивых группировках посредством социального доминирования.* В качестве примера группового образа жизни можно упомянуть те виды птиц, для которых характерны так называемые коммуны. Общая и главная особенность наиболее распространенного типа такого рода коллективов состоит в том, что структурным ядром каждого из них оказывается одна размножающаяся пара взрослых особей, помимо которой в группе присутствуют половозрелые особи обоих полов, не принимающие, однако, участия в репродукции. В каждой группировке монопольное право приносить приплод принадлежит лишь одному доминирующему  $\alpha$ -самцу и его высокоранговой супруге, которые милостиво разрешают всем прочим членам группы кормить своих отпрысков, но держат их на почтительном расстоянии от гнезда во время его постройки, а также в периоды яйцекладки и насиживания яиц. Эти особи невысоких рангов называются «помощниками» и могут быть как потомками нескольких поколений

доминирующей  $\alpha$ -пары, так и иммигрантами из других групп. Коль скоро коммуна занимает охраняемую групповую территорию, присутствие помощников способствует поддержанию неприкосновенности ее границ.

Например, у полосатоспинных крапивников *Campylorhynchus nuchalis*, обитающих в южноамериканских саваннах, число особей в коммунальных ячейках варьирует от двух (моногамная пара) до 14, в среднем около пяти<sup>13</sup>. Все заботы по сооружению колыбели для будущих яиц берет на себя самец-глава семейства. Гнездо, выстроенное им из сухих прутиков и подвешенное на ветвях шелковой акации, представляет собой массивное сооружение в виде продолговатого «мешка» с боковым входом. Самка откладывает сюда 3—5 пестрых яичек, которые она без посторонней помощи насиживает на протяжении 20 дней. Пока супружеская пара погружена в семейные заботы, помощники заняты охраной границ семейной территории и сооружением так называемых ночевочных гнезд. В таких убежищах совместно спят сами помощники и другие члены коммуны, кроме самки, насиживающей яйца в своем гнезде. Позже, когда коммуна пополнится молодняком-новобранцами и начнет странствовать в поисках пропитания по своей территории, эти гнезда станут местами коллективных ночлегов всей группы.

После того как в главном гнезде вылупятся птенцы, помощники начинают доставлять им насекомых и прочую живность, частично освобождая родителей от этой тяжелой повинности. Когда же молодые оставят свою колыбель, все заботы по их воспитанию полностью ложатся на плечи помощников. Это позволяет самке-матроне приступить к очередной яйцекладке сразу же после вылета из гнезда молодых первого выводка. Такой возможности лишена самка в паре, не ассистируемой помощниками, поскольку она сама вынуждена заботиться о первом эшелоне своих отпрысков до тех самых пор, как они приобретут навыки самостоятельного добывания корма.

Площадь территории коммуны у этого вида составляет всего лишь около 50 м, и эти участки часто вплотную примыкают один к другому, формируя плотные кластеры. Это создает условия для перехода особей (в основном помощников) из одной группы в другую. Как пишут М. Ябер и К. Рабенольд, изучавшие социальную структуру

---

<sup>13</sup> Wiley, Rabenold 1984.

этого вида на протяжении 20 лет, самки эмигрируют примерно вдвое чаще, чем самцы. Однако, по словам этих авторов, приобрести полового партнера в группировке с уже устоявшейся социальной структурой, основанной на отношениях доминирования, — это задача далеко не простая для самки-иммигрантки. Она может быть достигнута лишь в результате выигрыша в острейшей конкуренции за репродуктивный статус с самками-старожилами<sup>14</sup>.

Важно подчеркнуть, что такая коммуна есть не что иное, как временная стадия циклического процесса, другим этапом которого оказывается *территориальная моногамия*, типичная для большинства певчих птиц, формирующая супружеские пары только на сезон гнездования. На этом этапе эмигранты из разных групп — молодые самец и самка — закрепляют за собой вакантную до этого территорию. Они успешно размножаются, оставаясь единоличными собственниками участка. Их первые отпрыски не выселяются, а остаются жить на территории родителей в качестве помощников. Из года в год число потомков пары-основательницы, остающихся жить на ее территории, неуклонно увеличивается. Чем успешнее идет размножение, чем выше ежегодный приплод, тем быстрее нарастают эффекты социальной напряженности, взаимной агрессивности и непредсказуемости для особей-помощников. В такой обстановке локальное популяционное давление приводит к эмиграции особей, находящихся на нижних ступенях иерархии. В случае массовой эмиграции помощников-самок, если она совпадает во времени с изгнанием самцом-доминантом всех своих соперников мужского пола, разросшаяся коммуна может вновь вернуться к состоянию компактной моногамной семьи.

Таким образом, взаимоотношения *между* коммунами основаны на том же принципе дистантной коммуникации, что и у особей «одиночных видов». Здесь размежевание групповых территорий обеспечивается во многом вокальными дуэлями самцов, принадлежащих к соседствующим группам. Тем самым каждый из них очерчивает акустическими сигналами границы владений того коллектива, к которому принадлежит. В противоположность этому, отношения между членами *внутри* каждой коммуны базируются на множестве разнообразных сигналов ближнего действия — как вокальных, так и

---

<sup>14</sup> Yáber, Rabenold 2002.



транслируемых по оптическому каналу связи. Они служат средством поддержания устойчивых половых связей между членами  $\alpha$ -пары, обеспечивают ее доминантный статус и регулируют антагонистические в общем отношения между помощниками, каждый из которых стремится доступными ему средствами к продвижению вверх по иерархической лестнице.

Системы социальной иерархии определяют характер взаимоотношений между особями и в группировках общественных видов млекопитающих. Здесь особенности поведения того или иного животного в момент контакта с другими служат показателем социального ранга обоих. Как я уже упоминал в начале главы, во взаимоотношениях сурков, живущих организованными колониями, важное место занимает так называемый аллогруминг, или взаимный уход за мехом. При встрече двух животных, занимающих разные ступени иерархической лестницы, подчиненное животное позволяет доминирующему вылизывать свой мех. Разрешая высокоранговому сурку дотрагиваться до себя, низкоранговый тем самым проявляет свою покорность и переводит потенциальную агрессивность доминанта в другое русло.

Если мы обратимся к сообществам обезьян, будь то макаки, павианы или гориллы, то обнаружим очень похожую картину. Разница заключается лишь в том, что не доминант чистит подчиненного, а наоборот. По мнению М. Варли и Д. Симмиса<sup>15</sup>, изучавших взаимоотношения в группе макаков резусов *Macaca mulatta*, состоящей из двух самцов и четырех самок, аллогруминг не столь просто связан с системой иерархии, как обычно принято думать. Однако общий подсчет числа всех внутригрупповых контактов, связанных с взаимным уходом за мехом, отчетливо показывает, что наиболее высокопоставленный самец-лидер значительно чаще все остальных пользуется услугами со стороны прочих членов группы, тогда как животное, последнее в системе иерархии, чаще всех остальных ухаживает за мехом своих собратьев. Среди подопытных обезьян удалось выделить пары, между которыми отношения, связанные с грумингом, наблюдаются чаще, чем этого следовало бы ожидать, исходя только из иерархических отношений. Взаимоотношения между такими особями основываются на более тесных индивидуальных связях, на большей взаимной привязанности.

---

<sup>15</sup> Varley, Symmes 1966.

У обезьян груминг является типичным примером социосексуальных контактов. Хотя такого рода взаимоотношения нередко объединяют животных одного пола, тем не менее мы чаще можем ожидать такого рода контакты между самками и самцами, причем первые играют активную роль, вылизывая и вычесывая самцов, тогда как вторые ограничиваются тем, что подставляют партнерше те участки своего тела, чистка которых самим индивидом может вызвать определенные затруднения. Такое поведение не связано непосредственно прямо с сексуальными мотивами, хотя изредка аллогруминг приводит и к совокуплению.

Различные формы телесных контактов — не единственный способ регуляции отношений господства и подчинения. Изучая такого рода отношения у разных видов обезьян, мы нередко сталкиваемся с такими способами сигнализации, которые могут на первый взгляд показаться совершенно неожиданными. Так, у различных видов макаков и павианов господствующее животное, пытаясь запугать особь более низкого ранга, принимает перед ней позу, идентичную позе самца в момент совокупления. Другое, третируемое животное, демонстрируя свою покорность, имитирует предсовокупительную позу самки. При этом истинная половая принадлежность обезьян, выясняющих свои отношения, не играет никакой роли. В некоторых случаях эта взаимная демонстрация приводит к прямому телесному контакту, который для несведущего наблюдателя выглядит как нормальное совокупление.

С. Конэвей и С. Кофорд описывают такой случай. Пятилетний самец, занимавший второе место после лидера в группе макаков резусов, исчез на три дня. За это время другой самец того же возраста, ранее занимавший третью ступень в иерархии, занял место отсутствующего патриарха. Как только последний вновь появился в группе, он сразу же ознакомился с новым положением дел, которое едва ли мог одобрить. Его явное недовольство выразилось в том, что он подошел к самцу, посягнувшему на его место, и сразу же покрыл его, как самец кроет самку. Третируемый самец не только «проглотил» это оскорбление, но и в течение всего дня с жалко поджатым хвостом следовал за своим победителем<sup>16</sup>.

---

<sup>16</sup> Conaway, Koford 1964.

*Принципы иерархического ранжирования особей.* Приведенный эпизод, казалось бы, хорошо укладывается в широко распространенный взгляд о сути иерархических отношений в группировках животных. Согласно этим представлениям, исход конкуренции за пищу, воду или самку определяется боеспособностью и агрессивностью самцов. На этом основании высокоранговые особи, по определению, должны быть более агрессивны, чем низкоранговые. Постоянным поражениям низкоранговых особей сопутствует обилие у них физических травм, слабый тип нервной деятельности, низкая способность противостоять стрессу и как следствие всего этого — тенденция к выселению из состава группы и переход на положение бездомных аутсайдеров.

В целом, в этой системе взглядов понятие «низкий ранг» есть попросту синоним жизненного неуспеха. Классическая концепция доминирования подчеркивает ригидность иерархической структуры и приоритет деспотизма как главного организационного фактора. Организация группы навязана сверху — интересами высокоранговых, процветающих особей. Роль низкоранговых индивидов сводится к подчинению им, что в конечном итоге приводит к их гибели или исключению из состава группы.

Современные исследования организации социальных отношений, преимущественно в устойчивых группировках животных (в особенности, приматов), заставляют отнестись к этим воззрениям скептически. Наблюдатели указывают на то, что взаимодействия «по горизонтали» — между особями близких рангов — оказываются даже более важными, чем отношения «по вертикали» (подавление старшими младших по рангу). Высказывается мысль, что поведенческий оппортунизм, лежащий в основе подчинения, может быть весьма выгодной стратегией, обеспечивающей полное преуспевание низкорангового индивида. Предполагается, что именно эти особи (а не высокоранговые члены группы) в наибольшей мере способствуют сохранению однажды установившейся субординации.

Дело в том, что положение животного в группе определяется не только его индивидуальными качествами (такими как возраст, сила, опыт), но и социальной ориентацией по отношению к нему со стороны прочих членов группы. Так, в группе из шести макаков резусов, взаимоотношения которых изучали Варли и Симмс, на почве приоритета при доступе к корму сформировалась устойчивая линейная иерархия: А, Б, В, Г, Д, Е. Однако в сфере иных отношений доминант

А подавляла позиции особей В и Е, но способствовала успеху трех других (Б, Г и Д). А часто присоединялась к особи Б, особенно в случаях ее конфликтов с В или Е. Что касается Б, то она подавляет Е, но способствует успеху Г и Д, которым протезирует его постоянный компаньон А. Особь В охотно кооперируется с Б, когда та нападает на Г, но поддерживает особь Д, которую Б обычно третирует. Когда А удалили на время, характер ранжирования среди прочих особей изменился коренным образом: В, Е, Б, Г, Д.

Мы видим, таким образом, что положение данной особи в сложной сети внутригрупповых отношений обусловлено не только прямой поддержкой ее или антагонизмом со стороны той или иной особи, но и балансом между авторитетами разных членов группы. Так, резус Е, которого подавляли и А и Б, после удаления А оказался вторым по рангу — выше Б, но ниже В, который относился к Е индифферентно.

Аналогичным образом, как пишет М. Фокс<sup>17</sup>, в группе из семи волков самка № 4 в присутствии  $\alpha$ -самца № 1 нередко (хотя и не всегда) доминировала над самцами № 2 и 3, а в отсутствие доминанта подчинялась им. Для подобных случаев М. Каваи ввел понятия основного и зависимого рангов<sup>18</sup>. Так, третье место в иерархии у волчицы № 4 в отсутствие самца № 1 характеризует ее основной ранг, а первое место в присутствии  $\alpha$ -самца — это зависимый ранг волчицы.

В тех коллективах приматов, для членства которых характерно присутствие нескольких самцов (так называемые многосамцовые группировки), можно выделить три основных типа устойчивых альянсов: 1) оборонительные союзы, состоящие преимущественно из родственных друг другу самок (матрилинейные ячейки); 2) нейтральные дружественные кооперации разнополых или однополых особей; 3) наступательные коалиции. Наиболее важное влияние на дальнейшие перспективы в жизни данной группы оказывают наступательные коалиции взрослых самцов. Как показал И. Фуруйя, даже в том случае, если один из членов коалиции имеет низкий основной ранг, при его поддержке самец в ранге сублидера способен вытеснить из стада высокорангового самца (или даже двух таких самцов), который при этом уводит с собой целую группу самок с детенышами<sup>19</sup>.

<sup>17</sup> Fox 1973.

<sup>18</sup> Kawai 1965.

<sup>19</sup> Furuya 1960.

*Сигнальное поведение как регулятор иерархических отношений в группе.* Как указывает Т. Роуэлл, иерархия в группе павианов анубисов *Papio anubis* лишена какой-либо ригидности, она все время находится в процессе неустойчивого равновесия. «Существование иерархии, — пишет этот автор, — поддерживается непрерывным процессом накопления социального опыта, так что каждое взаимодействие между двумя особями работает на упрочение либо изменение доминантных отношений, установившихся на основе всех предыдущих взаимодействий этих индивидов между собой и с другими членами коллектива. Как и во все прочих процессах научения, достигнутые состояния зависят от того, насколько систематичны события того или другого рода (в данном случае контакты) и сколь устойчиво исход каждого из них закрепляется в памяти коммуникантов»<sup>20</sup>.

Что касается самих этих взаимодействий, их характер определяется обширным набором сигнальных средств, адресуемых социальному партнеру. Роуэлл перечисляет более двадцати поведенческих актов, используемых анубисами в качестве коммуникативных сигналов. Это могут быть структурно простые акции, такие как прикосновение рукой к телу или к гениталиям второй особи, охватывание руками, удары кистью руки по земле с одновременным пристальным взглядом в сторону оппонента. Сюда входят также такие мимические жесты, как причмокивание губами или приподнимание бровей, так что белки глаз становятся хорошо видными оппоненту. Это и угроза, при которой павиан, напряженно вглядываясь в другого, медленно направляется в его сторону, и характерная поза приглашения партнера к грумингу.

Особо хочу отметить такое совместное действие (или, точнее, бездействие), при котором две обезьяны просто сидят рядом, на расстоянии около 1 м одна от другой. Р. О'Киффи с коллегами специально изучали роль такого поведения в его отношении к структуре иерархии в группе свинохвостых макаков *Macaca arctoides*, состоявшей из трех самцов (десятилетнего и двух полутораговых) из десяти самок в возрасте от 2 до 12 лет. Оказалось, что частота пребывания в таких «посиделках», совместно с другими особями, была максимальной у взрослого  $\alpha$ -самца. Иными словами, как это показано и для ряда других видов обезьян, доминант постоянно находится в центре внимания

---

<sup>20</sup> Rowell 1966.

всех членов группы. На втором и третьем местах по этому показателю оказались наиболее зрелые самки (в возрасте 12 и 5,5 лет), а на последних — два юных полуторагодовалых самца<sup>21</sup>. Р. Терри пришел к заключению, что такое совместное пребывание на короткой дистанции коррелирует с положением особи в иерархии в наибольшей степени, чем все прочие поведенческие проявления, за исключением такого, как прикосновение рукой к социальному партнеру<sup>22</sup>.

*Индивидуальная дистанция как важнейший компонент пространственных отношений между особями.* Мы видим, что важнейшим компонентом процесса коммуникации оказывается само по себе положение особей в пространстве друг относительно друга. Ситуация, которую я только что описал — пребывание двух особей подле друг друга, без соприкосновения телами, — можно обозначить как сохранение ими индивидуальной дистанции. Эта категория имеет важнейшее значение для нашей темы. Индивидуальная дистанция есть радиус некой «зоны неприкосновенности» (персонального пространства), в центре которой находится владеющий ей индивид. Формально содержание термина может быть определено следующим образом: это расстояние между двумя особями, на котором одинаково вероятно как их взаимная терпимость (как мы видели это в случае свинохвостых макаков), так и нападение одной на другую. Такое нападение обычно не выливается в преследование агрессором терроризируемого индивида, а лишь к занятию первым того места, где до этого находился второй. Это так называемые вытеснение или замещение.

Характер поведения, связанного с соблюдением индивидуальных дистанций, принципиально различен у видов, которые я условно называю «одинокими» (видео 4), и у тех, которые принято обозначать в качестве «общественных», или социальных. У первых индивидуальная дистанция обычно соблюдается очень строго, и в прямой телесный контакт животные вступают лишь в определенные, относительно кратковременные периоды жизни. Необходимость вступить в телесный контакт требует от этих животных большой психологической нагрузки, то есть процесс этот весьма болезнен психологически.

---

<sup>21</sup> O'Keeffe et al. 1982/83.

<sup>22</sup> Terry 1970.

Тот короткий период, когда такие животные вынуждены пренебрегать индивидуальными дистанциями, охватывает время формирования брачных пар. Самцы и самки у многих, если не большинства, видов перелетных птиц более полугода держатся поодиночке, охраняя от конспецификов свои кормовые участки. Необходимость с наступлением весны вступить в тесные контакты с другой особью, без чего нет возможности оставить потомство, противоречит всему складу натуры одиночного животного. У тех видов, о которых идет речь, гнездовую территорию занимает самец, изгоняет отсюда других самцов, претендующих на тот же участок, и поджидает прилета самки. Ситуация в момент ее первого появления здесь особенно напряжена у тех видов, у которых отсутствует половой диморфизм, то есть особи обоих полов обладают достаточно сходной внешностью. Поэтому то, что мы склонны расценивать как первую фазу сексуального поведения у самца в отношении самки, есть, в сущности, не что иное, как поведение агрессивное<sup>23</sup>.

Проходит нередко неделя, а то и более, после первой встречи будущих супругов, прежде чем они перестают бояться друг друга и позволяют своему партнеру нарушить индивидуальную дистанцию и приблизиться вплотную. У многих видов самец и самка вступают в телесный контакт только в моменты совокупления. Все остальное время они держатся поодаль друг от друга, и всякая попытка со стороны одного из супругов нарушить индивидуальную дистанцию наталкивается на недвусмысленную угрозу. У куличка малого зуйка непосвященный лишь с трудом отличит самца от самки по внешнему виду. Члены семейной пары этого вида, кормящиеся на кромке отмели и случайно оказавшиеся рядом, настороженно косятся друг на друга и обходят место встречи стороной. Иногда в этот момент самец бросается на самку и пытается ударить ее клювом. Самец сибирского дрозда, прилетевший с кормом для птенцов, никогда не сядет на гнездо, если там уже находится самка. Только когда она улетит за новой порцией корма, самец займет ее место.

Особые сложности испытывают в брачный период многие виды хищных беспозвоночных, в частности пауки. Дело в том, что самец

---

<sup>23</sup> Это одна из причин того, почему прежнее резкое подразделение демонстраций на агрессивные и сексуальные, характерное для периода составления каталогов-этограмм, сейчас почти полностью оставлено этологами.

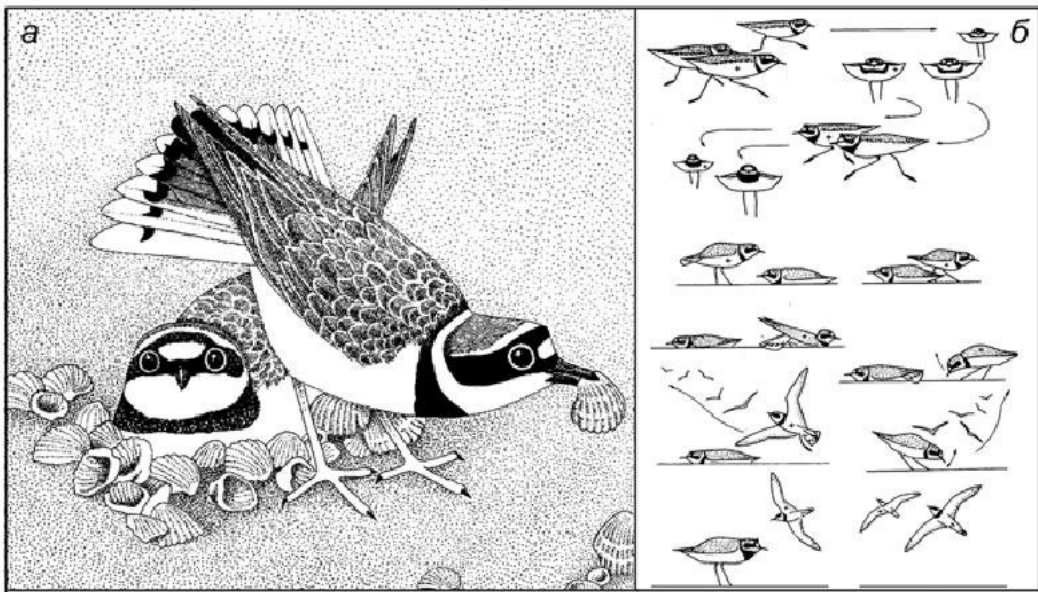


Рис. 1.4. Брачное и территориальное поведение малого зуйка *Charadrius dubius*. Объяснения в тексте. Рис. автора из: Панов 2001/2011 (а), Панов 1973 (б)

рискует по окончании копуляции быть пойманным и съеденным самкой, которая у многих видов существенно крупнее и сильнее своего полового партнера (видео 27). Те же опасения испытывает самец южноафриканского скорпионового паука *Parabuthus planicauda*, по внешнему виду практически неотличимый от самки. Так или и иначе, здесь встреча потенциальных половых партнеров, готовых вступить в связь, выглядит точно так же, как взаимодействие двух враждебно настроенных самцов (рис. 1.4). Сначала они наносят друг другу удары очень длинными передними ногами (истинно опасное оружие — хелицеры, никогда не пускается в ход). Спустя некоторое время самка ложится на землю, распластывает ноги в стороны и погружается в полную неподвижность. Чтобы убедиться в том, что самка действительно пассивна, самец время от времени трогает ее удлинненными лапками и толкает раскрытыми педипальпами<sup>24</sup>. Иногда при этом самка приходит в движение и проявляет некоторую агрессивность, что заставляет кавалера испуганно отскочить в сторону. Все это продолжается несколько часов кряду, пока самец окончательно не убедится в том, что самка впала в состояние оцепенения, что то ее можно уже не опасаться. Лишь после этого самец откладывает на землю сперма-

<sup>24</sup> Относительно локализации хелицер и педипальп см. ниже, рис. 5.3.



тофор в виде особой студенистой чашечки и наполняет его спермой. Самка встает, забирает сперму в семяприемник, а сперматофор тут же съедает. Что касается самца, то он не дожидается дальнейшего развития событий и поспешно ретируется<sup>25</sup>.

Второй период, когда принцип индивидуальной дистанции не работает у видов «одиночных», — это время существования выводков. Белка-мать обогревает своих детенышей и кормит их молоком. Детеныши долгое время держатся вплотную друг к другу, создавая тем самым более постоянную температуру для своих крошечных тельц, теряющих на воздухе массу тепла. То же самое происходит в гнездах таких одиночных, в принципе, птиц, как каменки или сорокопуть. Однако по мере того, как дети вырастают, в семье возникают явные признаки взаимного антагонизма, который позднее приведет к ее распадению и к восстановлению типичного для вида одиночного способа существования. Молодые сорокопуть во время отдыха сидят на веточке вплотную друг к другу примерно в течение месяца после вылета из гнезда, но затем они все чаще и чаще вступают в конфликты друг с другом и уже не подпускают к себе вплотную своих братьев и сестер. Мать и отец кормят молодых еще и тогда, когда те сами могут ловить насекомых, но наступает момент, когда самка попросту боится приблизиться к своему великовозрастному отпрыску и не решается передать ему пойманного жука. Отец-сорокопуть временами свирепеет и неожиданно пытается обрушить на недоросля удар своего крепкого клюва. Именно в это время то один, то другой молодой сорокопуть покидает окрестности родного дома, и семья постепенно распадается. То же самое мы видим в выводках синицы черноголовой гаички *Parus atricapillus*. Здесь прогрессирующее повышение частоты агрессивных контактов приводит к концу третьей недели после вылета молодых из гнезда к увеличению индивидуальных дистанций с 1—2 до 30 м, после чего молодые переходят к самостоятельному существованию.

Принципиально иным образом обстоит дело в группировках обезьян, где одним из главных моментов, цементирующих коллектив, является непосредственный телесный контакт на почве груминга, когда животным приходится полностью игнорировать соблюдение индивидуальной дистанции. Впрочем, ее соблюдение сохраняется здесь в других сферах взаимоотношений. При этом показательно то,

---

<sup>25</sup> Alexander 1962.

что типичные усредненные расстояния между особями вне периода груминга существенно различаются как между видами, так и между индивидами разного пола. Например, по данным Г. Каммера, у мартышек гусаров *Erythrocebus patas* модальное значение расстояний между самцами при ссаживании их друг с другом в эксперименте составляет 62 м, между самками 12 м, а между особями разных полов — 13 м. У павиана гелады *Theropithecus gelada* эти показатели составляют соответственно 8, 1.3 и 1.0 м<sup>26</sup>. Столь резкие различия становятся хорошо объяснимыми, если обратиться к способам социальной организации, которых придерживаются эти виды. У обоих элементарной социальной ячейкой является гарем, опекаемый одним самцом, но у красных обезьян эти гаремы рассредоточены в пространстве, а у гелад они, хотя и ночуют по отдельности, днем, в местах кормежки, собираются вместе в большие стада, до нескольких сотен особей.

На этих примерах уместно еще раз подчеркнуть, что само по себе расположение особей в пространстве друг относительно друга оказывается важнейшим компонентом процесса коммуникации. При этом описанные выше парные контакты, при которых социальные партнеры просто сидят друг подле друга, относятся к базовому уровню регулирования пространственной структуры группировки. Они включены в качестве сиюминутных событий в длительный процесс, в ходе которого каждый индивид, конкурируя с другими, занимает со временем определенный сектор пространства, отвечающий возможностям его возраста и опыта. Иными словами, само по себе постоянное место пребывания особи относительно всех прочих членов коллектива служит едва ли не главным показателем его социального ранга. Посмотрим, к примеру, как в этом плане организована типичная группировка макаков резусов *Macaca mulatta*, обитающих на полуострове Индостан.

Эти коллективы включают в себя от 3 до 80 особей (в городах и селах) и от 5 до 120 (в лесных биотопах), в среднем соответственно 17.4 и 49.8 индивидов. В составе группы бывает в среднем 3.5—7.9 взрослых самцов, 7.2—19.2 взрослых самок, 4.6—11.4 подростков и 2.0—13.6 детенышей. Отношение числа взрослых самцов к взрослым самкам составляет примерно 1:2 или 1:3. Изредка встречаются груп-

---

<sup>26</sup> Kummer 1974.

пы, вообще лишены взрослых самцов. В таких группах самки оплодотворяются одиночными самцами-мигрантами<sup>27</sup>.

Каждая группа занимает участок обитания площадью 1.3—13.4 км<sup>2</sup>. Участки обитания соседних групп очень широко перекрываются, вплоть до почти полного их наложения друг на друга. Границы групповых участков не охраняются, и отношения соседствующих групп базируются преимущественно на взаимном избегании. При встрече двух группировок они проявляют взаимный антагонизм, который нередко выливается в кровопролитные драки. В таких столкновениях обычно выигрывают группировки, стоящие выше на межгрупповой иерархической лестнице. Иерархический статус группы зависит от очень многих факторов (пол, возраст и индивидуальные качества лидера, соотношение полов среди взрослых животных, длительность их сосуществования, стабильность внутригрупповых отношений).

Типичная внутренняя структура группы выглядит следующим образом. Центральная, максимальная по численности подгруппа включает в себя доминирующего самца, одного-двух самцов несколько более низкого ранга и большую часть самок с подростками и детенышами. На периферии этого объединения располагается подгруппа, контролируемая достаточно высокоранговым самцом, в состав которой входит еще несколько самок и молодежь разного возраста. Самец из этой подгруппы может занимать в объединении самый высокий ранг — выше, чем каждый из центральных самцов. На окраине угодий, занимаемых коллективом в целом, держатся самцы более низких рангов, объединенные в собственную систему иерархии. Отношения самцов названных трех подгрупп (центральная, периферическая по отношению к ней и окраинная) не всегда укладываются в простое линейное ранжирование.

На расстоянии порядка 100—300 м от всего этого объединения нередко держатся одиночные самцы. Такой самец может быть в той или иной степени связан как с данным объединением, так и с соседним, не примыкая окончательно ни к тому, ни к другому. Это взрослые животные в хорошем физическом состоянии, так что причины их изоляции от основного коллектива не всегда очевидны. Впрочем, при попытке примкнуть к нему они наталкиваются на открытую

---

<sup>27</sup> Neville 1968.

враждебность тамошних самцов. В целом агрессивность достаточно высока как у самцов, так и у самок, причем основная часть взаимодействий имеет место между особями, принадлежащими к разным подгруппам.

*Иерархия, основанная на «предоставлении услуг».* В общинах социальных насекомых члены коллектива постоянно вступают в прямой телесный контакт друг с другом. В колониях некоторых видов ос, где самки объединены в систему иерархии, признаком подчинения при встрече служит отрывание пищи, которую доминирующая оса тут же поедает. Когда два муравья сталкиваются «лицом к лицу», один из них нередко «облизывает» другому голову и брюшко. Предполагается, что это способствует переносу выделений, имеющих в пределах каждой колонии свой специфический запах. По-видимому, именно благодаря этому запаху муравьи способны легко отличать обитателей своего гнезда от «чужаков». У многих видов муравьев с прищельцем, случайно оказавшимся на территории другого муравейника, обходятся весьма круто — хозяева просто-напросто убивают его.

Другой вариант ранжирования особей, основанного на предоставлении «услуг» одними членами группы другим, мы наблюдаем в группировках джунглевых кустарниц *Turdoides striatus* — птиц из семейства тимелий. По типу социальной организации они близки к тому, что мы видели у полосатоспинного крапивника. Группировка относится к категории коммун, она состоит из одной размножающейся пары и 7—13 помощников разного возраста.

По словам А. Гастона, детально изучившего поведение этих пернатых, в отношениях между членами группы полностью отсутствует агрессия, из-за чего нелегко обнаружить порядок ранжирования, который, хотя несомненно существует, носит скрытый характер. Он выявляется исключительно на почве взаимодействий, при которых та или иная особь ухаживает за оперением другой<sup>28</sup>. Это так называемый аллопрининг, функционально аналогичный аллогрумингу у млекопитающих. В данном случае прямую параллель можно провести с грумингом у сурков, у которых доминанты приводят в порядок мех низкоранговых особей — картина, противоположная тому, что мы видели у обезьян.

---

<sup>28</sup> Gaston 1977.

Такого рода взаимодействия оказываются у джунглевых кустарниц преобладающей формой межперсональных отношений. Акту аллопрининга предшествует поиск особью невысокого ранга такого компаньона, который стоит выше на иерархической лестнице. Усаживаясь вплотную к нему, птица, заинтересованная в том, чтобы получить определенные тактильные ощущения от прикосновения клюва сородича к своим перьям, принимает особую позу приглашения к аллопринингу. Этого никогда не делают члены размножающейся  $\alpha$ -пары, но именно они чаще других оказываются в положении активных партнеров во взаимодействии.

Если две птицы вступили в контакт на почве аллопрининга, к ним охотно присоединяется третья, в надежде получить соответствующую «услугу» от кого-нибудь из них. Это простейший случай так называемого «скучивания», требующего, как и при парном аллопрининге, отказа от индивидуальной дистанции. Подобное контактное поведение наиболее ярко проявляется у джунглевых кустарниц во время ночевки. С наступлением сумерек все члены группы собираются на постоянное место отдыха, каковым служит определенная, занимаемая изо дня в день длинная ветвь в основании дерева, на которой могут поместиться все члены группы — максимально до 15. Птицы садятся на ветвь вплотную друг к другу, располагаясь во вполне определенном порядке, который также может оставаться более или менее постоянным на протяжении многих ночей. Принцип состоит в том, что взрослые члены группы занимают основание ветви и место ближе к ее концу, а между ними рассаживается молодняк, находящийся на средних и низших ступенях иерархической лестницы.

Джунглевые кустарницы дают нам яркий пример так называемых «контактных» видов птиц. Я специально остановился на этом примере, чтобы показать, насколько процесс коммуникации у животных может отличаться от того, как его склонны интерпретировать многие, склонные очеловечивать братьев наших меньших и видеть в их социальном поведении некий аналог того, что происходит в обществе людей. В данном случае, как мне кажется, такие параллели очевидным образом не работают. Здесь между членами группы отсутствует какое-либо соперничество за материальные блага и попытки самоутвердиться тем или иным способом. По словам Гастона, птицы не отстаивают каких-либо претензий на доминирование над другими с использованием броских демонстраций, каковые

могли бы найти место в «словаре», построенном по типу этограммы. Единственная характерная поза, наблюдаемая у кустарниц, — это приглашение другого заняться чисткой перьев актора. Акустический репертуар вида включает 9 типов звуков, но обмен акустическими сигналами между членами группы — явление достаточно редкое. Два вокальных сигнала сравнительно часто можно слышать только во время конфликтов между двумя разными группами.

### **Разные способы использования пространства — разные принципы общения**

Все сказанное до сих пор преследовало одну основную мысль. Суть ее в том, что едва ли имеет смысл обсуждать коммуникацию животных вообще. Несомненно, существуют некие общие принципы организации обмена информацией в животном мире. Но приблизиться к их пониманию возможно лишь в том случае, если отдавать себе отчет в том, что система сигнальных средств находится в несомненном соответствии с особенностями социальной организации, свойственной каждому данному виду, и потому воплощается в практически необозримое разнообразие структур. Они различаются между собой по типам преобладающих модальностей (оптическая, акустическая, тактильная) и по сложности самих сигналов, непосредственно используемых особями в их общении друг с другом.

Между тем сам тип социальной организации определяется, в свою очередь, в основном тем, как именно отдельные особи распределены в пространстве друг относительно друга и каким образом они входят в межперсональные контакты. Спектр возможных вариантов здесь опять же поражает своим многообразием. Я уже не раз упоминал о том, что ставшее привычным подразделение животных на «одиночных», с одной стороны, и живущих в составе устойчивых групп — с другой, во-первых, в значительной степени условно и, во-вторых, далеко не охватывает всего многообразия существующих тактик и стратегий общения.

К примеру, ни в ту, ни в другую из двух обозначенных категорий не вписывается такая система отношений, при которой готовые к размножению самцы концентрируются в пределах ограниченного пространства, занимают собственные индивидуальные участки, более или менее тесно примыкающие один к другому, и остаются здесь

в ожидании прихода рецептивных самок. Будучи оплодотворена, самка ретируется и, принеся потомство, заботится о нем без какого-либо участия самца или вообще оставляет его на волю случая. Подобная система отношений свойственна представителям самых разных подразделений животного мира — от насекомых (видео 15) до млекопитающих. Хорошо известным ее примером служат так называемые тока тетеревов и глухарей.

Посмотрим, насколько различными способами может осуществляться этот общий принцип, если взять в качестве примеров столь непохожих друга на друга животных, как лягушка филломедуза и антилопа водяной бык. Филломедузы, о которых пойдет речь, — это крошечные амфибии с длиной тела около 4 см. Они ведут наземно-древесный образ жизни, концентрируясь вблизи водоемов. По наблюдениям Х. Фогел с соавторами над образом жизни вида *Phyllomedusa rohdei* в Бразилии, готовые к размножению самцы концентрировались на ветвях деревьев или кустарников, нависающих над водой, не далее 70 см от берега водоема и на высоте около полуметра над его поверхностью. Самцы систематически издают брачные крики, которые сливаются в сплошное хоровое пение. Оно-то и привлекает сюда рецептивных самок. Общая численность самцов в том месте, где проводились наблюдения, варьировала в разные ночи от 8 до 61, в среднем немногим более 25. При этом, однако, самцы предпочитали держаться небольшими более плотными группами — от двух до шести. Каждый перемещался с ветки на ветку в радиусе около метра, оставаясь на той или иной присаде по 6—7 минут. При остановках лягушки вертели головой или поворачивались всем телом в разные стороны, сканируя окружающую обстановку.

Когда самка приближается к скоплению самцов, она движется среди ветвей, явно разыскивая лист, нависающий над водой и пригодный для постройки гнезда. Найдя подходящий лист, она пробует его пригодность и может переместиться на другой. Когда самка свертывает лист, работая всеми четырьмя лапами, к ней быстро приближается самец, иногда издавая при этом тихий вариант рекламного звукового сигнала. Если активных самцов более одного, они начинают конфликтовать друг с другом, что подчас переходит в подобие драки. Самец, оказавшийся первым рядом с самкой, сразу же делает садку на нее. После того как произошел амplexус, самка начинает откладывать в гнездо яйца, которые самец одновременно оплодотворяет.

Затем оба покидают место свидания, а головастики, вылупившиеся из яиц спустя несколько дней, падают в воду и там завершают свое развитие<sup>29</sup>.

Перенесемся теперь из бразильской сельвы в саванны Экваториальной Африки. Среди травянистой всхолмленной равнины резко выделяется мозаика из 30—40 плотно утрамбованных копытами, пропитанных запахом мочи и кала, лишенных всякой растительности округлых площадок от 8 до 18 м в диаметре, отделенных друг от друга узкими лентами высокой травы. Это — традиционное место сборищ самцов болотного козла — рыжей с белыми подпалинами и с лировидными рогами антилопы (*Adenota kob*). Вытопанные площадки — это индивидуальные территории самцов, сохраняющие свою конфигурацию порой на протяжении десятков лет; травяные бордюры — нейтральные полосы, расположенные вдоль границ соседствующих друг с другом территорий. В брачный период группы самок бывают привлечены сюда взаимными угрожающими демонстрациями самцов, их хоровым свистом и концентрированным запахом испражнений.

Скромные по размерам земельные наделы самцов служат предметом острейшей конкуренции между ними, ибо, только завоевав в схватках с соперниками такой магический клочок земли, боец приобретает реальный шанс привлечь сюда самок, группы которых пасутся в окрестностях, и тем самым внести свой вклад в продолжение рода. Лишь три-четыре маленькие территории в центре тока, обладание которыми на сто процентов гарантирует их хозяевам взаимность самок, наиболее выносливые самцы способны сохранить за собой более чем на одни или двое суток<sup>30</sup>. За это время самец тратит столько энергии на запугивание своих соседей и на ухаживание за самками, что оказывается в конце концов совершенно обессиленным и вынужден покинуть арену, уступая свое место очередному претенденту. Впрочем, результат обычно стоит затрачиваемых усилий. По наблюдениям канадского зоолога М. Феста-Бланчета и его коллег, изучавших аналогичное поведение европейских ланей, один рыжепятнистый красавец-рогаль за 13 дней пребывания на «качественной» территории ухитрился оплодотворить ни много ни мало 46 самок!<sup>31</sup>

<sup>29</sup> Wogel et al. 2005; 2006.

<sup>30</sup> Buechner, Roth 1974.

<sup>31</sup> Festa-Bianchet et al. 1990.



Важно заметить, что на току концентрируются не все самцы данной популяции водяного быка. Часть из них занимают более обширные территории (диаметром 100—200 м) за пределами тока. Но их репродуктивный успех оказывается низким, тогда как самцы, собравшиеся на току, оплодотворяют практически 100 % самок данной локальной популяции.

Еще один широко распространенный тип социальной организации у животных — это так называемые колонии. Этот термин используется весьма широко, но далеко не всегда адекватно. Например, часто говорят о колониях общественных насекомых, хотя эти коллективы профессионалы-энтомологи предпочитают именовать «общинами». Точно так же «колонию» сурков правильнее называть «компактным поселением». Наиболее устоялось понятие «колония» в отношении птиц. Здесь, говоря о колониальности, имеют в виду компактную мозаику территорий малой площади, каждую из которых только в период размножения занимает либо моногамная пара, либо самец с гаремом из нескольких самок. Хорошо всем известные колонии чаек и чистиковых птиц (таких как кайры) располагаются на твердом субстрате — по отмелям водоемов или на скалистых склонах морского побережья. Однако существуют колонии, располагающиеся на деревьях. При этом плотность расположения гнезд, например у южноамериканских кассиков, бывает столь высока, что толстая ветвь дерева подчас обламывается под их тяжестью.

Важная особенность колониального гнездования состоит в следующем. Даже в абсолютно гомогенном пространстве, каким является, например, ровный морской пляж, птицы концентрируются «пятнами». Гнезда в таких скоплениях располагаются зачастую чуть ли не вплотную друг к другу, их обладатели постоянно конфликтуют между собой, а точно такие же участки местности между колониями остаются незанятыми (видео ...). Здесь как нигде более ярко работает так называемый принцип социального притяжения. Например, было показано<sup>32</sup>, что для серебристых чаек максимально привлекательны лишь такие места, где плотность уже присутствующих конспецифических пар составляет от 2 до 10 на 100 м<sup>2</sup>.

Но такая плотность совершенно недостаточна, чтобы стимулировать заселение местности птицами, которые относятся к числу так

---

<sup>32</sup> Duncan 1978.

называемых облигатно-колониальных видов. У них гнездование одиночными парами — случай исключительно редкий или вообще невозможный<sup>33</sup>. Таковы, в частности, пестроносые крачки *Sterna sandvicensis*, у которых колония заселяется не отдельными парами поочередно, а одновременно крупной стаей, внутри которой еще до момента освоения гнездового биотопа индивидуальные дистанции между особями весьма малы и сопоставимы с расстояниями между гнездами внутри колонии. У этого вида средние минимальные расстояния между гнездами варьируют от 5 до 41 см (мода около 13—15 см). Экспериментально показано, что пестроносые крачки в традиционных местах локализации их колоний заселяют в первую очередь промежутки между чучелами особей своего вида, заведомо расставленные исследователем с интервалами порядка 0.2—1.0 м, а уже затем селятся по периферии зоны, занятой чучелами<sup>34</sup> (см. ниже, рис. 4.17).

Для исследователя поведения животных и механизмов, управляющих их социальными взаимоотношениями, этот тип использования пространства чреват многими загадками. В самом деле, при весьма высокой плотности распределения гнезд возрастает взаимная агрессивность их обладателей, что, несомненно, выливается в самые разные эффекты дезорганизации, такие, например, как нарушение естественных связей между родителями и их потомством (видео 11). Будучи переадресована молодняку, повышенная агрессивность приводит к большей его гибели и, таким образом, к непроизводительным затратам в репродуктивной сфере<sup>35</sup>.

Так, смертность молодняка исключительно на почве детоубийства по своему размаху сопоставима с потерями от внешних хищников и даже превосходит эти потери. В Нидерландах в плотных колониях пестроносой крачки от нападений озерной и серебристой чаек гибнут 6—10 % яиц и птенцов<sup>36</sup>, а на юге Каспия, где эти крачки не имеют врагов, одна только гибель птенцов от детоубийства составляет от 4 до 17 %, в среднем около 11 % (по данным М. Е. Гаузер). У императорского пингвина *Aptenodytes forsteri* многочисленные конфликты при объединении инкубирующих взрослых в плотную «толпу»

<sup>33</sup> Зубакин 1976.

<sup>34</sup> Veen 1977.

<sup>35</sup> См., например, Панов и др. 1980.

<sup>36</sup> Ibid.

(так называемая «черепаша») ведут к потере яиц и птенцов, и только на почве конкуренции из-за птенцов между их родителями и узурпаторами гибнет до 6 % пуховиков<sup>37</sup>. Открытая агрессивность полувзрослых птенцов к своим братьям и к птенцам из соседних гнезд приводит в переуплотненной колонии серой цапли *Ardea cinerea* на острове Фуругельм (залив Петра Великого, Японское море) к гибели 30 % всего потомства<sup>38</sup>.

### **О неадекватности присвоения коммуникативным сигналам животных четко очерченных «значений»**

Как я упоминал ранее, первоначально описание видовых сигнальных репертуаров основывалось на построении этограмм, где той или иной позе присваивали вполне определенное значение, например сигнал «брачный» или «угрожающий». Между тем в реальности подобного рода разграничения «по смыслу» сообщения едва ли продуктивны и, строго говоря, невыполнимы (видео 24—26). Об этом много будет сказано в дальнейшем. А здесь я ограничусь лишь двумя примерами, хорошо подтверждающими, как кажется, эту мою мысль.

Самец черногрудого воробья *Passer hispaniolensis* приступает к постройке гнезда сразу же после того, как он занял свою микротерриторию в колонии, то есть еще будучи холостым. Брачные демонстрации» тесно вплетены в гнездостроительную активность: самец принимает характерную позу каждый раз, когда доставляет строительный материал в развилку облюбованной им ветви. У другого, близкого вида — воробья индийского *P. indicus*, постройка гнезда начинается лишь после формирования пары, по инициативе самки, а самец включается в эту деятельность обычно во вторую очередь. У черногрудого воробья центром активности самца служит строящееся им гнездо. В момент первого появления самки она применяет силу, чтобы занять гнездовую платформу, если постройка еще не закончена, или же внутреннюю полость почти готового гнезда. Из этих взаимодействий, по форме явно антагонистических, и складывается, по существу, процесс формирования пары. Холостой самец индийского воробья более равномерно использует свою микротерриторию и охраняет ее границы.

---

<sup>37</sup> Jouventin 1975.

<sup>38</sup> Стоцкая 1981.

Реакция самца на только что появившуюся самку аналогична реакции на территориального конкурента. Самка вынуждена преодолеть агрессивность самца, чтобы проникнуть в охраняемое самцом убежище. Таким образом, у обоих видов первый этап формирования брачной пары выглядит как поведение агрессивное. Различие состоит лишь в том, что у черногрудых воробьев активная роль «агрессора» принадлежит самке, а у индийских воробьев — самцу<sup>39</sup>.

С другой стороны, как мы уже видели неоднократно, использование поведения, «сексуального» по форме, в конфликтах, связанных с субординацией, довольно широко распространено у видов, именуемых социальными — таких как сурки и обезьяны. Нечто подобное можно видеть и в момент территориального конфликта между двумя самцами у некоторых «одиночных» видов птиц. Например, одним из звеньев брачного поведения у куличка малого зуйка служит так называемое «ритуальное рытье гнезда». Самец ложится на землю и, резко выбрасывая назад лапки, делает углубление в песке. Затем он встает, разворачивает веером перья хвоста и держит его в таком состоянии над ямкой. Самка, наблюдавшая за ним с небольшого расстояния, подходит к вырытой ямке и ложится в нее, под хвост самца, который в этот момент издает характерный звуковой сигнал (рис. 1.4а).

Наблюдая враждебное столкновение двух самцов малого зуйка на границе их территорий, нередко можно видеть, как эти птицы, находясь на расстоянии в несколько десятков сантиметров друг от друга, одновременно ложатся на землю, разворачивают хвосты и начинают рыть ямки в песке, издавая одновременно только что упомянутые звуки (рис. 1.4б). Иными словами, наборы сигнальных средств, которые используются в ситуациях острого конфликта и непосредственно перед спариванием, оказываются здесь во многом чрезвычайно сходными. Все это еще раз убеждает нас в том, насколько неблагоприятной оказывается задача подразделения демонстраций на «сексуальные» и «агрессивные».

---

<sup>39</sup> Панов, Раджабли 1972; Иваницкий 1985.

## **ГЛАВА 2. НАЧАЛО ОКАЗАЛОСЬ МНОГООБЕЩАЮЩИМ: СИГНАЛИЗАЦИЯ ЗАПАХАМИ**

Из предыдущей главы можно легко сделать вывод, что у всех без исключения животных, которые прошли перед нашими глазами, общение с особями своего вида осуществляется одновременно по нескольким каналам связи или, по-другому, путем обмена сигналами нескольких разных модальностей. Самцы лягушек филломедуз привлекают самок хоровым пением. Самка оказывается рядом с самцом лишь после того, как зрительно различит в ночном сумраке его силуэт. Затем он охватывает пришелицу передними лапками (так называемый амплексус), а далее весь процесс оплодотворения яиц идет под знаком тактильных ощущений, посредством которых каждый партнер контролирует свое положение относительно другого: семенная жидкость должна быть излита не иначе, как точно на яйца, выметываемые самкой.

В процессе эволюции способность сигнализировать другим — сначала только о своем присутствии, а позже — и о намерениях, обогащалась вовлечением все новых и новых средств. При этом те, что были ранее в распоряжении более примитивных организмов, не исчезали, уступив свою роль новым, но сохранялись и функционировали уже в кооперации с ними. Легко допустить, что наиболее надежным процесс трансляции сообщений будет в том случае, если все те каналы связи, о которых шла речь, окажутся задействованными параллельно, как бы дублируя друг друга. Как раз именно это мы чаще всего видим, анализируя процессы коммуникации у самых различных животных.

Звуковой и оптический каналы связи в процессе эволюции начали функционировать сравнительно поздно. Первый — после того как у животных выработались органы, способные воспроизводить звуки, а также, соответственно, и достаточно совершенные механизмы приема такого рода сигналов, такие, в частности, как ушной аппарат

позвоночных животных. Для надежной работы оптического канала понадобилось формирование совершенных органов зрения. Все те десятки тысяч видов низших животных, которым не удалось продвигнуться достаточно далеко в приобретении названных органов, ориентируются до сих пор преимущественно в мире химических стимулов.

В любом случае, как раз хемокоммуникация оказывается наиболее древним способом обмена информацией в животном мире. Но, как мы увидим ниже, приобретение способности видеть и слышать совершенно не обязательно влекло за собой утрату обоняния. Так, например, у рыб и амфибий весьма значительная часть переднего мозга занята так называемыми *обонятельными луковицами*, которые ведают обработкой химических сигналов, поступающих извне. По мнению А. Ромера и Т. Парсонса<sup>1</sup>, обонятельные центры мозга могли послужить тем основанием, на котором впоследствии сложились высшие коррелятивные и ассоциативные механизмы высшей нервной деятельности рептилий, птиц и млекопитающих. Из ныне существующих животных обоняние слабо развито лишь у птиц, беззубых китов и приматов (включая человека).

Возможность общения с использованием запаховых субстанций возникла вторично на почве так называемой *хемотропности*, то есть способности живых существ к восприятию изменений концентрации молекул тех или веществ в окружающей среде — того, что мы в просторечье называем «запахами». Первоначально эта способность ориентироваться в мире запахов никак не была связана с потребностями общения, но лишь обеспечивала выживание организмов. Так, например, бактерия движется в сторону увеличения концентрации молекул сахаров или аминокислот, которые служат ей пищей, и стремится уйти подальше от источников вредоносных для нее субстанций, каковыми являются, например, такие химические соединения, как спирты и жирные кислоты. Эти формы направленного перемещения мы называем соответственно положительным и отрицательным хемотаксисом.

Как пишет Дж. Хильдебранд<sup>2</sup>, «все без исключения живые существа воспринимают присутствие химических веществ в своем окружении и реагируют на них. Кишечная палочка *Escherichia coli* располагает рецепторами, тонко настроенными на адекватное восприятие

---

<sup>1</sup> Ромер, Парсонс 1992.

<sup>2</sup> Hildedrandt 1995.

разнообразных субстанций в окружающей среде, а также механизмами декодирования и интеграции поступающих от них стимулов, что позволяет ей отвечать на эти внешние воздействия адекватными поведенческими реакциями». Таким образом, продолжает автор, «Восприятие химических сигналов и реакции на них имеют много общего с тем, что, очевидно, отвечало способам существования наиболее древних прокариот. Эта универсальная способность живых организмов должна была возникнуть, бесспорно, уже у первых клеток — на самой заре жизни, миллиарды лет назад».

### **Химические сигналы контактные и дистантные**

Я уже упоминал о том, что химический канал связи обладает определенными преимуществами по сравнению как со слуховым, так и с оптическим. Дело в том, что химические сигналы «затухают» гораздо медленнее по сравнению со звуковыми, которые можно назвать наиболее короткоживущими. А перед оптическими сигналами химические обладают тем преимуществом, что продолжают действовать и в отсутствие их отправителя. Таким образом, можно сказать, что при передаче информации химические сигналы оптимальным образом преодолевают преграды пространства и времени.

Эти возможности передачи информации на расстоянии широко используются многими насекомыми и представителями некоторых подразделений позвоночных при поисках полового партнера, а у последних — также для обозначения границ индивидуальных участков либо групповых территорий. Но на самых ранних этапах эволюции у одноклеточных водных организмов функция химических сигналов ограничивалась в сфере коммуникации *опознаванием* «своих» лишь при непосредственном контакте с ними.

Жизненный цикл многих одноклеточных включает в себя две фазы: вегетативное размножение, при котором клетка попросту делится надвое, и так называемый половой процесс<sup>3</sup>. Вот как это происхо-

---

<sup>3</sup> Половой процесс состоит в том, что два одноклеточных организма, вступая в телесный контакт, лишь обмениваются генетическим материалом. При этом оба как бы обновляют свою генетическую конституцию, но не приносят при этом потомства. Этим половой процесс отличается от того, что мы называем «половым размножением».

дит у хламидомонады, которую зоологи причисляют к простейшим, а ботаники относят к одноклеточным зеленым водорослям. Именно эти существа, размножаясь порой в колоссальных количествах, мириадами своих микроскопических телец окрашивают яркой зеленью поверхность стоячих прудов и заводей. В популяции этого вида наряду с «беспольными», вегетативными особями в определенные периоды присутствуют также гаметы-индивиды, «мужские» и «женские», внешне не отличимые ни друг от друга, ни от первых. Каждое из этих крохотных округлых существ снабжено парой направленных вперед, вибрирующих жгутиков, с помощью которых оно свободно перемещается в воде. Гаметы разного знака входят в контакт, подобно спермию и яйцеклетке, сливаются в единую, теперь неподвижную клетку-зиготу. Она опустится на дно водоема и по прошествии некоторого времени произведет из себя четыре двужгутиковые беспольные клетки.

Спрашивается, каким же образом гамета, блуждая в толще мутной воды, может найти подходящего ей партнера. Оказывается, выбор осуществляется в момент *чисто случайного* контакта жгутиков двух клеток. Если жгутиками соприкасаются гаметы одного знака, они тут же расходятся в стороны. Объединение клеток, именуемое конъюгацией, происходит только при непредсказуемом контакте «мужской» и «женской» гамет. Оpozнaвание потенциального партнера основано на восприятии особенностей органических веществ, локализованных на поверхности кончика жгутика. Эти вещества (соединения аминокислот и углеводов) называются гамонами. Они нерастворимы в воде и потому не могут служить дистантными сигналами. Но если искусственно выделить гамон и добавить его концентрированную порцию в сосуд, содержащий множество гамет хламидомонады, все

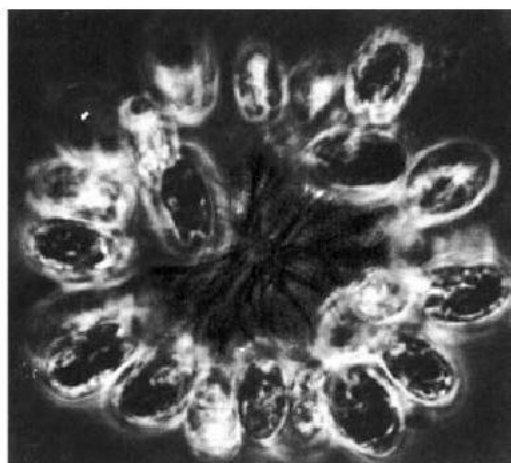


Рис. 2.1. Изогамная конъюгация у хламидомонады *Chlamydomonas eugametos*. Гаметы разного знака (+ и -), не различающиеся по внешнему виду, объединяются кончиками жгутиков (в центре скопления), которые служат им органами локомоции. Из: Wise 1974



они устремляются навстречу друг другу и образуют тесное скопление клеток, устремивших свои жгутики к его центру (рис. 2.1). Вслед за этим парочки мужских и женских гамет, заарканивших друг друга жгутиками, отделяются от общей массы и переходят к стадии образования зигот. В конце концов на месте первоначального сборища остаются лишь немногие снующие туда и сюда клетки, так и не нашедшие своей «половины». Не требуется большой сообразительности, чтобы понять, что все эти «лишние» гаметы принадлежат к одному полу — хотя по их внешнему виду мы так и не узнаем, к какому именно<sup>4</sup>.

Аналогичным образом, путем контактной хеморецепции, происходит опознавание искомого партнера по конъюгации у инфузорий, также относящихся к одноклеточным водным организмам. Если взять инфузорий, принадлежащих к какому-либо определенному виду, они оказываются весьма разборчивы в этом отношении. Поместим в сосуд с водой множество инфузорий одного вида, взятых случайным образом из разных мест их обитания. Каждый индивид, готовый к половому процессу, будет отдавать предпочтение лишь особям своей разновидности («варьетета», как говорят биологи), да и то не всем, а лишь тем, которые принадлежат к иному, чем он сам, «типу спаривания». У разных видов инфузорий в пределах варьетета существует от двух до 15 подобных типов спаривания. При этом инфузория, относящаяся к типу спаривания А, способна конъюгировать с особями всех прочих типов (В, С, D, Е и т. д.), но только не с инфузориями того же типа А. При отсутствии подходящей компании инфузория пытается конъюгировать с мертвой особью искомого типа спаривания, но наотрез откажется вступить в связь с индивидом, принадлежащим к типу спаривания, который не соответствует ее предпочтениям. Все это позволило кое-кому из ученых считать, что разные типы спаривания представляют собой нечто вроде разных полов. Если встать на эту точку зрения, то у некоторых видов инфузорий существует до 11—15 полов. Впрочем, большинство знатоков инфузорий не согласны с подобным заключением. Они считают, что многообразие типов спаривания у инфузорий не имеет прямой связи с явлением пола.

По принципу действия контактные способы опознавания «своих» и «чужих» во многом аналогичны функционированию иммунной

---

<sup>4</sup> Wiese 1974; Snell 1976.

системы<sup>5</sup>. Отклонюсь немного в сторону, упомянув о том, что такого рода избирательность обнаружена в случае взаимоотношений между так называемыми «колониями» асцидии *Botryllus schlosseri*. Это организмы, сидячие во взрослом состоянии, располагающиеся на дне моря подчас на небольшом удалении друг от друга. Подобно тому что мы видим у множества других подобного рода «модулярных организмов», для них характерно явление, именуемое «ростом за пределы особи»<sup>6</sup>. И если у губок, например, такие «колонии» при росте навстречу друг другу легко срастаются, то у более высокоорганизованного ботриллуса каждое из этих образований активно противодействует подобной кооперации — по тому же принципу, какой вызывает иммунную реакцию отторжения при попадании в организм чужеродной органики<sup>7</sup>. Здесь перед нами своеобразный аналог удержания самоидентичности и автономии, что у организмов «унитарных» достигается путем сохранения ими индивидуальных дистанций.

Возможность использования химических сигналов для оптимизации процессов размножения мы обнаруживаем у некоторых водных многоклеточных, например у многощетинковых кольчатых червей. Правда, некоторые из них в этом отношении ушли не слишком далеко от того, что мы видели в случае хламидомонады. Так, у пескожила *Arenicola marina* половые партнеры не дают себе труда разыскивать друг друга, полагаясь на то, что за них это сделают сами гаметы. Успеху здесь благоприятствует то обстоятельство, что выметывание половых продуктов происходит у самцов и самок строго синхронно, на протяжении всего лишь нескольких суток, в период низких приливов. Например, в трех прибрежных районах Шотландии в один и тот же год это происходило соответственно между 26 октября и 2 ноября, 27 октября и 1 и 9 и 13 ноября. Такая одновременность становится возможной в силу того, что особи обоих полов выделяют в воду особые биологически активные вещества, именуемые половыми феромонами. Так осуществляется дистантная связь между субпопуляция-

---

<sup>5</sup> Hildedrandt 1995.

<sup>6</sup> Эти образования, представляющие собой содружества «индивидуозоидов», точнее называть не «колониями», а «сверхорганизмами» или «кормусами». Подробнее обо всем этом, и об асцидиях в частности, см. Панов 2001/2011, главы 2—5.

<sup>7</sup> Khalturin 2002.

ми самцов и самок, пространственно изолированными друг от друга. В это время самки остаются на дне моря в своих норках — как и вне периода размножения, а самцы выметывают спермии на пляже, близ уреза береговой линии. При этом выброс феромона, сопровождающий выделения спермиев каждым самцом, стимулирует к тому же окружающих его, что приводит к эффекту все усиливающейся цепной реакции. В момент отлива мужские половые продукты уносятся в море. Понятно, что концентрация их столь быстро уменьшается, что шансы спермия встретиться с женской гаметой были бы совершенно ничтожны, если бы ничто не противодействовало бы этому. Но здесь инициатива переходит к самкам, которые начинают интенсивнейшим образом прокачивать воду в своих норках, создавая тем самым мощный приток в эти полости жидкости со взвешенными в ней спермиями<sup>8</sup>.

У другого вида полихет, неанта янтарного *Neanthes succinea*, организация отношений между полами в период размножения выглядит существенно более целесообразной. Это довольно крупное создание, длиной около 19 см, тело которого подразделено на большое число сегментов (до 160), каждый из которых снабжен парными органами движения — параподиями. Готовые к размножению особи покидают в это время свои придонные местообитания и всплывают к поверхности воды, где участвуют в совместных брачных танцах<sup>9</sup>. Те приурочены к лунным ночам и начинаются спустя несколько часов после захода солнца. Если самец и самка оказываются на расстоянии 3 см друг от друга, каждый принимается быстро двигаться по спирали вокруг партнера — первый быстрее, вторая медленнее, выбрасывая в воду клубы спермиев и яиц. Это экстренное выметывание половых продуктов, как и активация двигательной активности, есть результат одновременного выделения в воду полового феромона самкой и органических веществ, содержащихся в семенной жидкости, — самцом<sup>10</sup>. Предполагается, что самка сразу же приходит в предсмертное состояние и погружается в толщу воды, а самец пускается на поиски других самок.

---

<sup>8</sup> Hardege, Bentley 1997.

<sup>9</sup> Lindsay 2009.

<sup>10</sup> Женский феромон: цистеин-глутатион дисульфид (CSSG), биологически активные вещества в сперме: инозин и аминокислоты.

Как пишут Дж. Рам с коллегами<sup>11</sup>, объединение гамет гарантировано лишь в том случае, если они окажутся на расстоянии менее 1 мм одна от другой, поскольку аттрактант, выделяемый женскими половыми клетками, действует лишь на столь короткой дистанции. Разумеется, гарантии успеха массового осеменения яйцеклетки здесь намного выше, чем в случае пескожила, у которого половые партнеры обмениваются половыми продуктами попросту на удачу. Эти гарантии повышаются еще и за счет того, что у неанта янтарного брачные игры происходят в скоплениях особей обоих полов. И все же названные авторы предполагают, что самцы данного вида полихет были бы в большей степени гарантированы от пустой потери своих гамет, если бы обладали способностью разыскивать самок путем обнаружения феромонного следа, оставляемого ими в воде. Эксперименты этих авторов дали первое подтверждение высказанной ими гипотезы.

Стоит заметить, что каждая особь у этих полихет располагает четырьмя крупными фоторецепторами на голове, которые даже именуют «глазами». Вообще говоря, у полихет описано множество вариантов фоторецепторов, гистологическое строение которых детальнейшим образом описано у многих видов<sup>12</sup>. Однако ни в одном из исследований на эту тему мне не удалось найти данных по их разрешающей способности и по функциям вообще. Так что остается неясным, могут ли эти существа пользоваться при поисках и опознавании полового партнера не только химическим чувством, но еще и зрением.

Опознавание особей противоположного пола посредством феромонов установлено у разных видов пауков — как тенетников, так и тех, которые охотятся в свободном поиске жертв. Самцы первых ориентируются при этом преимущественно на химические сигналы, исходящие от ловчей паутины, сплетенной самкой. Впрочем, у тенетников, как и у бродячих хищников, эти сигналы передаются через воздух. Опыты с измерением концентрации видоспецифических феромонов вокруг самок показали, что по крайней мере у некоторых видов самец снижает скорость перемещения неподалеку от протенциального полового партнера и начинает перемещаться в его сторону<sup>13</sup>.

---

<sup>11</sup> Ram et al. 2008.

<sup>12</sup> См., например, Pürschke 2005.

<sup>13</sup> Uetz, Stratton 1983.

## Феромоны и кайромоны у насекомых

По словам С. Линдси<sup>14</sup>, у морских беспозвоночных, изученных в этом отношении, хеморецепторные клетки распределены по поверхности тела более или менее диффузно — не только на головных придатках, таких как антенны и антеннулы, но также на поверхности тканей вокруг рта и даже на ходильных конечностях. Примерно то же автор этого детального обзора пишет в отношении полихет. Хотя многие их виды располагают парными антеннами, об участии этих придатков в распознавании химических стимулов не говорится ни в этой статье, ни в других источниках. Основным органом хеморецепции у этих животных считают так называемый «затылочный орган»<sup>15</sup>, но в восприятии запахов могут участвовать также чувствительные клетки, локализованные на волосках параподий вдоль всего тела. Кроме того, из цитированной работы следует, что оценки функционального значения тех или иных структур базируются в основном на изучении их тонкой морфологии (с использованием электронной микроскопии), тогда как четкие физиологические доказательства того, какова модальность восприятия, как правило, отсутствуют. То, что считают хеморецептором, может в лучшем случае отвечать за контактную рецепцию или выполнять роль механорецептора, реагируя на тактильные сигналы.

Органы, тонко настроенные на восприятие летучих веществ, то есть специализированные именно для этой функции, начинают активно прогрессировать с выходом беспозвоночных из моря на сушу. Задача восприятия запахов ложится теперь полностью на головные придатки, именуемые в просторечье «усиками», а в научных текстах — антеннами. Они, как уже было упомянуто, присутствуют и у водных позвоночных<sup>16</sup>, но доминирующую роль в хеморецепции приобретают именно у насекомых.

---

<sup>14</sup> Lindsay 2009.

<sup>15</sup> Парные пучки чувствительных ресничных клеток в углублениях задней части головного сегмента. См., например, Lewbart, Riser 1996.

<sup>16</sup> Как полагает Дж. Хильдрандт, обонятельные системы морских беспозвоночных, которые в дальнейшем претерпевали прогрессивную эволюцию, возникли впервые в кембрийском периоде, около 50 млн лет назад. В этом первоначальном виде система существует у так называемых онихофор — группы наземных беспозвоночных, промежуточной между кольчатыми червями и насекомыми и дошедшей до нас со времен Кембрия в почти неизменившемся виде (Hildedrandt 1995).

Эти органы в разной степени развиты у тех или иных видов насекомых и могут выполнять неодинаковые функции в зависимости от образа их жизни. Например, у сверчков дистантная коммуникация половых партнеров осуществляется через акустический канал связи: самка находит самца, ориентируясь на его пение. Но при контакте особей на короткой дистанции самцы определяют половую принадлежность другой особи в момент соприкосновения своих антенн с антеннами незнакомца. Если это самец, то первый воспроизводит агрессивный вариант песни, если самка — то брачный<sup>17</sup>.

Те субстанции, на которые насекомое ориентируется в процессе жизнедеятельности, принято подразделять на две категории. Феромоны, как и у полихет, служат здесь в основном средством коммуникации между половыми партнерами. Кайромоны ничуть не менее важны — это летучие химические вещества, на которые самка ориентируется при поисках мест для откладки яиц, например, на определенных видах растений-хозяев, служащих также источниками питания данного вида. Коль скоро речь в этой книге идет о коммуникации, я сосредоточу внимание именно на феромонах.

Наибольшую известность среди них получил так называемый «бомбикол» — половой феромон бабочки тутового шелкопряда *Bombyx mori*. Как и у многих других ночных видов чешуекрылых, самцы снабжены ветвящимися «перистыми» антеннами, необыкновенно чувствительными к ничтожным концентрациям бомбикола, который выделяется особыми железами самки. Веточки антенн усеяны примерно 17 тыс. волосков, в полости каждого из которых находятся нервные окончания двух чувствительных клеток (рис. 2.2). Общая поверхность волосков составляет всего лишь 13 % всей поверхности антенны. Но расстояния между волосками столь малы, что молекула бомбикола, если она пролетает мимо, непременно коснется хотя бы одного из них и абсорбируется на его поверхности.

В экспериментах, поставленных в лаборатории Д. Шнейдером<sup>18</sup>, удалось показать, что более 80 % молекул абсорбируются таким образом. Самец начинает реагировать на присутствие бомбикола вибрацией крыльев, когда концентрация этого вещества в воздухе достигает около 1000 молекул на кубический сантиметр, что соответствует дозе

---

<sup>17</sup> Rence, Loher 1977.

<sup>18</sup> Schneider 1974.

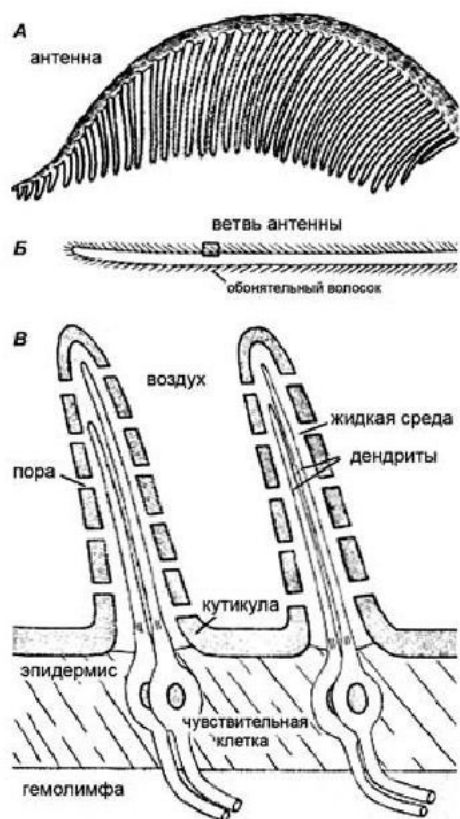


Рис. 2.2. Строение антенн тутового шелкопряда *Bombyx mori*. В позиции В показана в увеличенном виде область, обведенная квадратиком в позиции Б. Из: Schneider 1974, с изменениями

да, вымерших в своем автохтонном ареале в Центральной Азии. Одомашненные шелкопряды, увы, уже лишились способности к полету и служат для нас лишь узниками, дающими шелк для текстильной промышленности.

Но все сказанное о шелкопряде полностью оправдывается в отношении многих других видов ночных бабочек. Позволю себе при-

в  $3 \times 10^{-6}$  микрограмм бомбикола. В этих условиях в течение секунды на волосках абсорбируются около 300 молекул. Даже при соприкосновении с волоском одной-единственной молекулы приборы фиксируют нервный импульс в чувствительной клетке. Как пишет автор, столь высокая чувствительность системы сопоставима с возможностью ретины глаза у млекопитающих реагировать на единственный квант света. Минимальная пороговая концентрация бомбикола, при которой самец начинает активно реагировать на стимул, соответствует частоте примерно в 200 импульсных ответов нервной системы за одну секунду.

Теперь становится понятным, насколько точно самец мог бы определять направление в сторону самки, двигаясь в градиенте концентрации выделяемого ею феромона<sup>19</sup>. Он способен обнаружить ее присутствие по меньшей мере на расстоянии километра. Сказанное касается диких предков тутового шелкопряда,

<sup>19</sup> Он производится самками в ничтожных количествах. Для того чтобы выделить достаточное количество бомбикола для определения его химического состава (12 мг), потребовалось использовать соответствующие железы около 500 тыс. самок (Schneider 1974).

вести довольно обширный фрагмент из книги бессмертного Жана Анри Фабра<sup>20</sup>, где речь идет о поведении самцов большого ночного павлиньего глаза *Saturnia pipy*, также располагающих перистыми антеннами.

«То был памятный вечер, — пишет натуралист. — Я назову его вечером сатурний. Поутру 6 мая у меня из кокона вышла самка плодовой сатурнии, иначе — большого ночного павлиньего глаза. Произошло это при мне, на столе моей рабочей комнаты. Я еще не знал, что буду делать с этой бабочкой, но прикрыл ее колпаком из металлической сетки. И хорошо сделал.

Мы ложимся спать и встаем рано. Около девяти часов вечера, когда все начали укладываться спать, вдруг поднимается шум и возня. В соседней комнате маленький Поль, полураздетый, суетится и зовет меня.

— Скорее! Сюда! — кричит он. — Огромные бабочки! Комната полна ими.

Я прибегаю. Восторг и крики ребенка понятны. Комната наполнена исполинскими бабочками.

— Оденься, малыш, — говорю я сыну. — Идем. Мы увидим интересную вещь.

Мы спускаемся в мой кабинет, занимающий правое крыло дома. В кухне няня размахивает передником, выгоняя огромных бабочек: она поначалу приняла их за летучих мышей. Похоже, сатурнии навондрили весь дом. Что же делается там, возле моей пленницы?

Со свечой в руке вхожу в кабинет. Одно из окон открыто. Нельзя забыть то, что мы увидели. Вокруг колпака с самкой, мягко хлопая крыльями, летают огромные бабочки. Они подлетают и улетают, поднимаются к потолку, опускаются вниз. Кинувшись на свет, они гасят свечу, садятся на наши плечи, цепляются за одежду. Пещера колдуна, в которой вихрем носятся нетопыри. И это — мой кабинет.

Их здесь около двадцати, а ведь еще сколько-то заблудились в кухне, залетели в детскую и в другие комнаты. Наберется до сорока, и все они прилетели к той бабочке, что сидит под колпаком в моем кабинете.

---

<sup>20</sup> Фабр 1963: 369—370.



Оставим на сегодня наших гостей, и поговорим немного о том, что будет происходить ежедневно в течение следующей недели. Каждый день, между восемью и десятью часами вечера, одна за другой, прилетают бабочки. Сильный ветер, небо в тучах, темно так, что в саду едва разглядишь руку, поднесенную к глазам. Дом скрыт большими деревьями, загорожен от северных ветров соснами и кипарисами, недалеко от входа — группы густых кустов. Чтобы попасть в мой кабинет, к самке, сатурнии должны пробраться в ночной тьме через всю эту путаницу ветвей.

Сова не рискнула бы лететь в такой темноте сквозь эту чащу. А сатурнии летят. И они прилетают без единой царапинки на больших крыльях. Правда, они не всегда сразу находят мой кабинет. Кто влетает в раскрытое окно, а кто и блуждает в сенях, попадает в кухню, в другие комнаты. Очевидно, не зрение показывает им дорогу. Но тогда что? Конечно, и не слух. Обоняние?»

Существуют около 160 тысяч видов ночных бабочек, среди которых очень многие полагаются в дистантной связи между полами на феромоны вроде бомбикола. Но лишь у сравнительно ограниченно



Рис. 2.3. Два типа антенн у бабочек: ветвистые вверху (*Hemileuca eglaterina*), простого строения внизу (*Cydia pomonella*). Из: Symonds et al. 2012

го числа видов антенны сходны по конструкции с теми, которыми обладают тутовый шелкопряд и сатурния, тогда как у подавляющего большинства ночных бабочек они имеют простое строение, то есть лишены ветвистости структур (рис. 2.3). М. Саймондс с коллегами<sup>21</sup> изучили этот вопрос, обобщив данные по 152 видам из 30 семейств. На том материале, которым они располагали, был сделан вывод, что исходно антенны ночных бабочек были просто устроенными, а ветвистость их возникла в процессе эволюции независимо в разных подразделениях — как минимум 13 раз, в семи разных семействах. Интересно, что лишь трижды преобразования могли идти в обратном направле-

<sup>21</sup> Symonds et al. 2012.

нии — от перистых антенн к нитевидным (рис. 2.4).

Авторы подчеркивают, что причинная связь между феромонной коммуникацией и строением антенн не столь проста, как это может показаться с первого взгляда. И все же они обнаружили некоторые соответствия между оснащением самцов ветвистыми антеннами, с одной стороны, и определенными особенностями образа жизни и биологических характеристик соответствующих видов. Так, оказалось, что такие антенны чаще встречаются у видов с большей величиной особей. Если же рассматривать виды, обладающие перистыми антеннами и соответствующие друг другу по общим размерам особей, то здесь играет роль длина этих чувствительных органов. У тех видов, для которых характерны более длинные ветвистые антенны, феромоны самок имеют более низкий молекулярный вес, то есть более летучи, а плотность распределения самцов в популяции сравнительно низка. Понятно, что последнее обстоятельство может затруднять контакты между особями разных полов, а более чувствительные антенны могут, в какой-то мере, противодействовать этому негативному фактору.

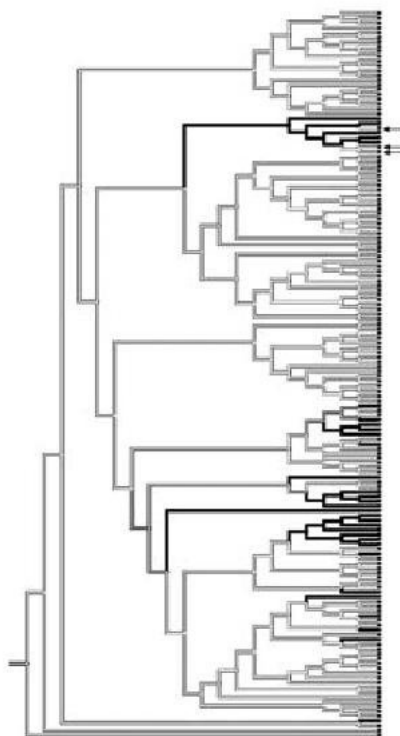


Рис. 2.4. Филогения некоторых групп ночных бабочек. Белым обозначены филумы с простыми антеннами, черным — с ветвистыми. Случаи возвращения от ветвистых антенн к простым показаны стрелками. Из: Symonds et al. 2012

### **Другие каналы связи у насекомых, задействованные параллельно с каналом химическим**

Вернемся ненадолго к наблюдениям Ж. Фабра, теперь уже над другим видом ночных бабочек — дубовым шелкопрядом. *Thaumetopoea processionea*. Он пишет: «Однажды после обеда я посадил самку под стеклянный колпак: хотел узнать, имеет ли значение зрение при отыскивании самки. Колпак я поставил на стол перед открытым окном: влетевшие самцы должны увидеть самку, они полетят мимо нее.

Чашку с песком, в которой под сетчатым колпаком самка провела ночь и утро, я отставил в сторону. Сделал я это безо всякого умысла; чашка мне мешала, и я отнес ее в угол, на пол, в десятке шагов от окна.

Я был сбит с толку тем, что случилось. Ни один из прилетевших самцов не задержался около стеклянного колпака, под которым на самом виду сидела самка. Все они летели в угол, к чашке с песком и сетчатым колпаком. Садились на сетку, ощупывали ее усиками, били по ней крыльями. Все послеобеденное время самцы кружили около этой чашки с сеткой.

Странно! Самцы летят туда, где ничего нет. Они пролетают мимо самки, сидящей под стеклянным колпаком, и летят к пустой чашке. Что сбивает их с толку? Всю предыдущую ночь самка провела под колпаком из металлической сетки. Она сидела на песке, вползала на сетку и повисала на ней. Очевидно все, чего она касалась, особенно брюшком, пропиталось какими-то испарениями самки. Песок сохранил этот запах. Он-то и привлек самцов к чашке с песком. Значит, самцами руководит обоняние: оно приводит их к самке. Зрение никакой роли не играет»<sup>22</sup>.

Очевидно, великий натуралист был прав, говоря о дубовом шелкопряде. Но справедлив ли этот вывод в отношении всех видов бабочек? Оказывается, нет! Вспомним классические исследования Н. Тинбергена, проведенные на дневной бабочке сатире *Satyrus semele*. В солнечную погоду самцы занимают «наблюдательные посты» на хорошо освещенных открытых местах в нижнем ярусе леса. Они регулярно преследуют в воздухе не только пролетающих мимо бабочек своего и других видов, но даже прочих достаточно крупных насекомых (например, жуков) и даже небольших птиц. Если бабочка, за которой гонится самец, подпускает его на короткую дистанцию, преследование становилось весьма настойчивым. В том случае, когда самка уступала и садилась на землю, не предпринимая попыток к бегству, дальнейшие взаимодействия происходили по следующей схеме.

Опустившись на землю возле самки, самец начинает передвигаться вокруг нее шагом так, чтобы принять положение «лицом к лицу» с ней. После этого, приподняв передние крылья и выдвинув их вперед, он некоторое время слегка похлопывает ими самку. При этом его антенны направлены в ее сторону, а их кончики ритмично движутся

---

<sup>22</sup> Фабр 1963: 374—375.

по кругу. Антенны самки в это время также направлены вперед, так что в определенный момент самцу не составляет труда захватить и сжать их передними крыльями. После этого он обходит самку, оказывается позади и чуть сбоку от нее и изгибает брюшко таким образом, что гениталии обоих насекомых входят в контакт<sup>23</sup>.

Из сказанного очевидно, что у этого вида бабочек первая фаза поисков полового партнера осуществляется, вне всякого сомнения, с помощью зрения. Однако стартовая реакция на зрительные стимулы имеет предельно генерализованный характер, служа ответом на появление в воздухе объектов самой разной величины и формы. Эксперименты Тинбергена показали, что самец не в состоянии опознать самку своего вида по особенностям ее окраски и, пытаясь сблизиться с предъявляемой ему бумажной моделью бабочки, не делает различия между окрашенной в черный, ярко-красный или зеленый цвет<sup>24</sup>. Поэтому опознавание полового партнера в воздухе происходит по принципу проб и ошибок. Более тонкое визуальное восприятие необходимо самцу и в тот момент, когда он начинает ухаживать за самкой, согласившейся контактировать с ним и опустившейся с этой целью на землю. Об этом говорит тот факт, что самец выбирает для начала позицию «лицом к лицу» с самкой, на ближайшем расстоянии от ее антенн. Когда Тинберген предъявлял сексуально активному самцу умерщвленную самку с обрезанными антеннами и с двумя энтомологическими булавками, воткнутыми в ее брюшко, тот занимал позицию головой к кончику ее туловища.

Сам акт копуляции становится возможным только после соприкосновения терминальных утолщений на антеннах («булавах») самки с определенными участками на передних крыльях самца. Именно в булавах находятся хемосенсорные рецепторы самки. А те крошечные темные пятнышки на крыльях самца, в соприкосновение с которыми входят булавы<sup>25</sup> в момент финальной фазы брачного взаимодействия, покрыты чешуйками особого строения, иными, чем все прочие, одевающими органы полета и самца и самки.

Эти миниатюрные поля чешуек, снабженных в данном случае особыми волосовидными отростками, относятся к обширному классу

---

<sup>23</sup> Тинберген 1970: 197—199.

<sup>24</sup> Ibid.: 200—204.

<sup>25</sup> Именно здесь локализованы хеморецепторы.

образований, предназначенных для трансляции химических сигналов. Их общее название — андроконии, что само по себе указывает на их принадлежность исключительно особям мужского пола. Это могут быть не только специализированные чешуйки, собранные в компактные группы, как у сатира, или же распределенные почти по всей верхней поверхности крыльев, передних или задних у разных видов. Сюда же относятся структуры, выполняющие сходные функции, но локализованные не на крыльях, а на голених задней пары лапок или на конце брюшка. Подчас это достаточно сложно устроенные органы типа углублений с расположенными внутри специализированными клетками или «кисточками», которые выворачиваются наружу в ситуациях поиска полового партнера или взаимодействий с ним. Все эти образования присутствуют как у дневных, так и у ночных бабочек<sup>26</sup>. По сути дела, это видоизмененные клетки того класса, который в исходном состоянии обеспечивают рост волосяного покрова на теле бабочек. Они связаны с пахучими железами, запах выделений которых может быть в ряде случаев доступен даже обонянию человека.

В отличие от феромонов дистантного действия, летучие вещества, выделяемые андрокониями, в большинстве случаев выступают в качестве действенных стимулов лишь на коротких дистанциях, в преддверии копуляции, как мы видели это у сатира. Здесь позитивная реакция самки на ухаживание самца, которая выражается в ее готовности к копуляции, есть результат контактной хеморецепции. У ночной бабочки под названием восточная плодоярка *Grapholita molesta* это взаимодействие происходит несколько иначе. Самцы этого вида разыскивают самок, двигаясь против ветра в градиенте концентраций феромона, выделяемого самками, как это происходит, например, у дубового шелкопряда, хотя антенны самца выглядят здесь как простые нитевидные придатки. Оказавшись в нескольких сантиметрах от самки, он начинает ритмично выпячивать и втягивать парные органы, расположенные на конце брюшка и имеющие вид пучков белых волосков. Это в действительности полые клетки, стенки которых пронизаны порами, через которые выделяется пахучий секрет. Одновременно самец трепещет крыльями, направляя ими ток воздуха в сторону самки. Как только она войдет в соприкосновение с этими щеточками, самец получает шанс копулировать с ней. По мнению авторов этого

---

<sup>26</sup> Birch, Poppy 1990.

описания, наряду с двусторонним обменом химическими сигналами между самцом и самкой, важную роль во взаимодействии играют также оптические стимулы, генерируемые обоими партнерами, и тактильный сигнал со стороны самки<sup>27</sup>.

Другим, довольно неожиданным подспорьем в отношениях между самцами и самками ночных бабочек служит акустический канал связи. У бабочки *Syntomeida epilais* из семейства Медведиц (Arctiidae) самки располагают лишь миниатюрными железами, выделяющими небольшие количества феромона. Как пишет В. Коннер, во взаимоотношениях полов у данного вида этот половой аттрактант обеспечивает лишь прелюдию к акустическому диалогу между партнерами. Когда самцу все же удается сблизиться с самкой, он начинает издавать серии двойных ультразвуковых посылок на частоте 32 кГц. Самка отвечает ему похожими звуками, хотя и отличными от воспроизводимых самцом. Контакт при спаривании сопровождается бурным обменом этими вокальными сигналами.

У самок бабочки тигровой совки *Pyrharcia isabella* (из того же семейства Медведиц) на внутренних члениках задней (третьей) пары ног имеется особый звуковоспроизводящий аппарат. Уже в тот момент, когда самец летит в уловленной им полосе феромона самки, он подает ответный химический сигнал, выворачивая наружу пучок своих пахучих щетинок. Когда он приблизился к самке на 10—15 см, та начинает быстро трепетать крыльями и издавать звуковые сигналы. Впрочем, даже если самка остается молчаливой в момент встречи партнеров, копуляция проходит успешно. Акустическую реакцию самки в сопровождении движений крыльев, а иногда и ног (где локализованы звукоизлучающие структуры) можно вызвать, поднося к ней стеклянную палочку со следами синтезированной пахучей субстанции самца. Интересно, что активным отправителем акустических сигналов у первого из двух рассмотренных видов медведиц оказываются особи обоих полов, а у второго — только самка<sup>28</sup>.

Мы видим, что у бабочек соотношения во временных аспектах трансляции сигналов по химическому и оптическому каналам связи таковы, что последовательности их использования во взаимодействиях поло-

---

<sup>27</sup> Baker, Cadre 1979.

<sup>28</sup> Krasnoff, Yager 1988.

вых партнеров могут быть различными. У большинства видов ночных бабочек основой дистантной коммуникации служит первый, внося свой вклад и в контактную хеморецепцию. У дневных же представителей отряда чешуекрылых, как, например, у сатира, ход событий носит обратный характер: поиск самок самцами по зрительным ориентирам, с использованием контактной хеморецепции на финальной стадии взаимодействия.

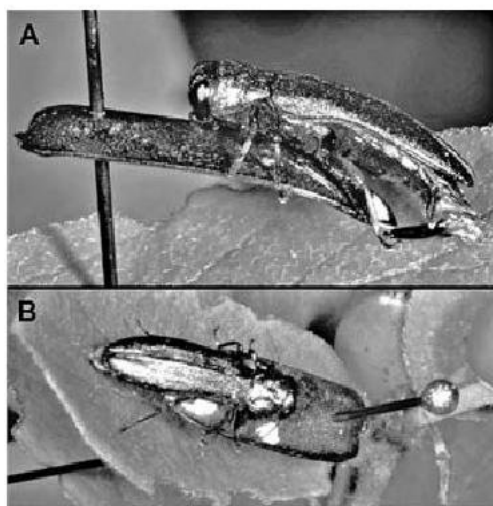
Понятно, что зрение имеет в этом плане преимущественное значение у дневных бабочек, социосексуальные взаимодействия которых приурочены к светлым периодам суток. Однако не все так просто. Существуют «ночные» бабочки, вполне активные в дневное время, как, например, некоторые виды бражников. А. Балкениус с соавторами сравнивали поведение двух видов из этого семейства: бражника винного *Deilephila elpenor* и языкана обыкновенного *Macroglossum stellatarum*. Первый, ведущий ночной образ жизни, разыскивает цветы, нектаром которых питается, с помощью обоняния. Второй вид активен днем и при добывании нектара ориентируется с помощью зрения. Однако половых партнеров самцы этого вида ищут, полагаясь на химические сигналы, поступающие от самок<sup>29</sup>.

Поведение самцов при поисках самок, в чем-то сходное с тем, что мы видим у дневных бабочек, детально изучили у представителей другого обширного отряда насекомых, именно жуков. Речь идет о так называемом изумрудном ясеневом жуке *Agrius planipennis* (семейство Cuprestidae). Самцы этого вида активно разыскивают самок, которые часто держатся группами в кроне и на стволах жимолости, служащей для них главным источником пищи и местом откладки яиц. Пролетая над растением и увидев особь своего вида, самец зависает над ней на высоте не более одного метра и стремительно падает ей на спину. Поскольку особи разных полов не различаются у этого жука по внешнему виду, такие садки возможны как на самку, так и на другого самца. В экспериментах, проведенных Дж. Лелито, самцы садились также на мертвых самок и на искусственные модели. Одна из них представляла собой одно надкрылье более крупного жука — хищной жужелицы скакуна *Cicindela sexguttata* из другого семейства Carabidae, обладающего изумрудно-зеленой окраской (рис. 2.5). Когда самец приземлялся на мертвую самку, отмытую специальным растворителем, он быстрее

---

<sup>29</sup> Balkenius et al. 2006.

Рис. 2.5. Попытка самца ясеневое жука *Agrilus planipennis* копулировать с надкрыльем жука другого вида, смазанным субстанцией покровов самки *A. planipennis*. Надкрылье закреплено булавкой. А и Б — вид сбоку и сверху. Из: Lelito 2009



отказывался от дальнейших действий, чем в том случае, если самку сполоснули чистой водой. С ней он пытался копулировать, также как с надкрыльем жужелицы, если на него были нанесены субстанции из покровов самки своего вида. Этого не происходило, когда субстанция была получена от самца ясеневое жука. Так было однозначно показано, что половая принадлежность брачного партнера определяется у этого вида путем контактной хеморецепции<sup>30</sup>.

### Химические сигнальные поля: беспозвоночные

До сих пор в этой главе нас интересовали события, которые можно условно назвать «парными взаимодействиями», поскольку конечным их итогом оказывались контакты с участием лишь двух особей, например конъюгирующих инфузорий или самца и самки у насекомых.

Теперь мы перейдем к вопросу о том, каким образом химические сигналы могут играть роль в процессах, которые я называю организацией социального пространства, и тем самым оказывать серьезное влияние на способ существования значительных по численности группировок особей.

**Жизненный цикл миксамеб.** Здесь мы снова вынуждены вернуться к начальным этапам эволюции органического мира, в царство одноклеточных. Речь пойдет о так называемых акразиевых, или слизе-

<sup>30</sup> Lelito 2009.



виках, место которых на эволюционной лестнице остается не вполне ясным. Одни ученые сближают их с примитивными грибами, другие же причисляют к животному миру, помещая среди простейших, близких к амебам. Акразиевые и в самом деле очень напоминают амеб. Цитоплазма каждой особи-клетки как бы перетекает внутри эластичной оболочки, формируя временные выросты-«ложноножки». И передвигаются они как амебы, словно бы «цепляясь» направляемыми вперед ложноножками за неровности почвы и подтягивая в том же направлении свое мешковидное тельце.

Стандартный способ их существования — это пребывание поодиночке в сырой почве, где они питаются бактериями. При этом каждый индивид избегает общества себе подобных. Это обусловлено тем, что в такие периоды слизевики выделяют особые химические вещества-репелленты, заставляющие их держаться на почтительном расстоянии друг от друга.

Но так происходит лишь до тех пор, пока слизевики не испытывают недостатка в пище. Когда же запасы ее истощаются, они начинают подавать химические сигналы прямо противоположного значения, нечто вроде «Собираемся вместе!». Это соединение, именуемое циклическим аденозинмонофосфатом (цАМФ), играет важную роль в клетках всех эукариот, где служит, в частности, для внутриклеточного распространения сигналов некоторых гормонов. Как это ни удивительно, именно слизевики оказываются единственной группой организмов, где цАМФ выступает в роли средового химического аттрактанта.

Восприняв этот сигнал сбора, одиночные слизевики начинают концентрироваться, причем процесс идет по нарастающей и напоминает образование снежного кома. В итоге образуется агрегат из множества, до 100 тысяч, одноклеточных организмов. Это так называемый псевдоплазмодий, движущийся «слизень» длиной 2—4 мм, который мигрирует всё время одним концом вперед, к источнику света в градиенте температуры и влажности (положительные фото- и термотаксисы). В этом агрегате начинается дифференцировка клеток, предшествующая формированию так называемого плодового тела, отчасти напоминающего шляпочный гриб. Те клетки, что находятся в передней части агрегата, затем, после его остановки, формируют ножку «гриба», задние — его верхушку. Это происходит следующим образом. Внутри плодового тела высотой 1—2 мм образуется

полая трубка, по которой задние клетки мигрируют вверх. Затем они одеваются в плотную оболочку и, таким образом, превращаются в споры.

Биологический смысл этого превращения состоит в том, что толстая стенка предохраняет заключенную в ней амебу от всевозможных отрицательных воздействий внешней среды. Поэтому клетки ножки гриба в момент разрушения плодового тела гибнут, а споры шляпки рассеиваются ветром. Они пребывают в таком состоянии, пока окружающие условия не улучшатся настолько, что амебы получают возможность благополучно вести активный образ жизни, размножаться делением и тем самым поддерживать существование свое собственное и популяции в целом<sup>31</sup>.

***Психофизиологическая кастрация: социальные насекомые.*** Община социальных насекомых представляет собой коллектив, в котором стихийно, хотя и в соответствии с некими базовыми принципами, складывается сложнейшая организация, основанная во многом на разделении труда.

**Пчелы.** Рассмотрим в качестве примера общину медоносных пчел. Это в основе своей женское сообщество, которое на протяжении большей части года состоит всего лишь из двух категорий взрослых особей. Первая из них — это самки-работницы, олицетворяющие собой одну из двух каст пчелиной семьи. Представителем второй касты оказывается единственная в общине плодущая матка. Ее сразу можно узнать среди прочих пчел по внушительным размерам, почти вдвое превышающим размеры самки-работницы. На матке лежит единственная обязанность — откладывать яйца. В момент откладки очередного яйца продолжательница рода «решает», даст ли она жизнь самке или самцу. В первом случае матка открывает доступ к созревшей яйцеклетке спермиям, хранящимся у нее после спаривания в особом резервуаре-семяприемнике. Оплодотворенное таким образом яйцо матка откладывает либо в пчелиную ячейку, либо в маточник, предопределяя тем самым развитие яйца, соответственно, в бесплодную рабочую пчелу или же в плодущую самку. Если же выбор матроны пал на трутневую

---

<sup>31</sup> Вопрос в тончайших деталях изложен в книгах: Loomis 1975; Loomis (ed.) 1982; Kessin 2001.

ячейку, она отложит туда неоплодотворенное яйцо, из которого в дальнейшем разовьется гаплоидный<sup>32</sup> самец-трутень.

Являя собой идеально отлаженную машину для производства яиц, матка располагает гипертрофически развитыми яичниками. При этом она отличается от рабочей пчелы коротким хоботком, отсутствием «корзиночек» для сбора пыльцы на задних ножках, а также желез, вырабатывающих воск. Эти особенности строения матки недвусмысленно свидетельствуют о том, что она не в состоянии собирать нектар и пыльцу и участвовать в постройке сот. Матка никогда не вылетает за взятком, получая пропитание исключительно от обслуживающих ее рабочих. Находясь на их полном иждивении, царица благоденствует и может прожить до 5—6 лет, тогда как срок жизни пчелы-труженицы составляет обычно всего лишь несколько месяцев.

Самки-работчие имеют слабо развитые яичники, которые лишь при определенном стечении обстоятельств могут продуцировать яйцеклетки. Но коль скоро у рабочих пчел отсутствуют семяприемники да и вообще потребность спариваться с самцами, отложенные ими яйца неизменно оказываются неоплодотворенными. Такие яйца могут развиваться лишь путем партеногенеза и дают в результате одних только гаплоидных самцов. Потому-то работчие с увеличенными яичниками получили название «трутовок», то есть самок, производящих трутней. Что касается самих трутней, то практически все они совершенно однотипны по строению и поведению, почему и не могут быть подразделены на какие-либо касты. В этом отношении медоносная пчела отличается от термитов, у которых касты подчас существуют и среди самок, и среди самцов.

Освобожденные маткой лишь от одной обязанности — продолжения рода, рабочие пчелы вынуждены ежеминутно выполнять уйму дел, один лишь перечень которых занял бы не одну страницу. Многое из того, что ложится на плечи рабочих, требует неусыпного внимания и высокой квалификации. Например, пчелы-кормилицы должны безошибочно отличать маточники от пчелиных и трутневых ячеек, поскольку личинки в разных колыбельках нуждаются в неодинаковом уходе. Кроме того, кормилицам следует учитывать возраст личинок, чтобы соблюсти правильный распорядок обеспечения их пропитани-

---

<sup>32</sup> Имеющие один набор генов, полученных от матери, тогда как у самок он двойной — от одного родителя и от другого.

ем. Юные личинки в пчелиных и трутневых ячейках в первые три дня своей жизни получают в качестве корма жидкие выделения подглоточных желез рабочих, а в последующие дни — смесь этого продукта с медом и с пергой. Потребляя корм без этих добавок, личинки не смогут окуклиться. Что касается личинок будущих маток, сидящих в ячейках-маточниках, то их на протяжении всего периода развития рабочие снабжают высококалорийным «маточным молочком».

В обязанность рабочих входит также проветривание жилища, путем снижения в воздухе концентрации углекислого газа и избытка водяных паров. Коль скоро концентрация углекислого газа возрастает одновременно с увеличением температуры, именно в жаркий день вы чаще всего увидите пчел-вентиляторщиц, сидящих перед летком улья и с невероятной быстротой работающих крыльями. Удаляя из гнезда углекислый газ, вентиляторщицы одновременно и охлаждают помещение, поскольку под влиянием тока воздуха быстрее испаряется вода, разбрызгиваемая в гнезде рабочими-водоносами.

Когда с приближением осени царица постепенно прекращает откладку яиц, так что рабочим уже не приходится постоянно быть начеку в их заботах о молодняке, отпадает и необходимость столь пунктуально следить за температурным режимом жилища. Подчас достаточно и того, чтобы температура в его центральных зонах не опускалась ниже 30 °С. С наступлением холодов пчелы перестают вылетать за взятком и собираются в плотную живую гроздь на сотах, подальше от охлаждающихся в сильную стужу стенок дупла или улья. Так они и проводят зиму, не впадая в оцепенение спячки, как это делает большинство муравьев умеренных широт, а оставаясь все время в более или менее деятельном состоянии. В центре зимнего клубка даже в сильнейшие морозы пчелы удерживают температуру порядка 24—28°, в чем им могут позавидовать даже крестьяне, отапливающие свои избы дровами. «Горючим» для обогрева служит запасенный за лето мед — концентрированная смесь сахаров: глюкозы и фруктозы, которая никогда не портится и представляет собой один из самых калорийных продуктов среди всех известных человеку. Общине из 30—40 тысяч пчел для благополучной зимовки требуется 20—30 кг меда.

Каковы же те загадочные механизмы, которые позволяют многотысячному коллективу общины быть постоянно осведомленным о своем составе и поддерживать совместными усилиями оптимальные

соотношения в численности специалистов разного профиля? Суть происходящего проще всего понять, познакомившись с тем, каким образом сохраняется монополия матки в столь многочисленной общине.

Дело в том, что матка, в отличие от самок-рабочих, продуцирует так называемые феромоны матки. По крайней мере один из них, вырабатываемый ее верхнечелюстными железами, обладает рядом мощных воздействий на поведение рабочих пчел. В частности, он стимулирует пчел-тружениц к строительству сот, но в то же время препятствует их деятельности по возведению маточников. Кроме того, этот «маточный феромон» тормозит развитие яичников у самок-рабочих, которые, таким образом, полностью лишаются возможности производить и откладывать яйца в присутствии матки. Впрочем, все эти эффекты возможны лишь в том случае, если концентрация феромона, циркулирующего среди членов общины, достаточно высока. Феромон поступает к рабочим пчелам в несколько этапов. Основными его переносчиками оказываются пчелы из свиты матки, которые кормят ее и периодически ощупывают своими антеннами. Состав свиты то и дело меняется: одни кормилицы покидают матку, другие занимают в кругу фрейлин место ушедших. Бывшие члены свиты обмениваются кормом с рабочими в других секторах гнезда, перенося на себе ничтожные дозы магического маточного вещества. Так химические сигналы о присутствии и о состоянии царицы распространяются по эстафете среди всех членов коллектива, не оставляя никого в неведении о сиюминутном положении дел. Именно это я имею в виду, говоря о химическом сигнальном поле.

Понятно, что чем многочисленнее община, тем меньше доза феромона, поступающая к каждому из ее членов. С ростом семьи «разбавление» маточного вещества усиливается, концентрация его падает. Именно это происходит на рубеже весны и лета, когда все ячейки заняты расплодом, ежедневно дающим сотни юных пчел-рекрутов. В этой ситуации матке уже с трудом удается разыскивать пустующие ячейки, так что ей просто под давлением обстоятельств приходится резко снизить темп откладки яиц. Вынужденное бездействие матки влечет за собой уменьшение размеров ее яичников, что сразу же сказывается на общем физиологическом состоянии насекомого. В частности, как полагают некоторые ученые, замедляется выработка маточного феромона в челюстных железах царицы, и это магическое вещество почти

полностью утрачивает свое волшебное воздействие на все увеличивающийся в числе контингент рабочих особей.

Результаты всех этих изменений начинают сказываться незамедлительно. Первым делом рабочие пчелы приступают к постройке маточников. Вскоре у части рабочих начинают увеличиваться яичники, и число таких пчел-трутовок в гнезде быстро нарастает. По наблюдениям украинского энтомолога П.Г. Москаленко, трутовки часто ведут себя крайне агрессивно по отношению к матке и даже к пчелам из ее свиты, несущим на себе значительные дозы маточного феромона. Нередко целая группа раздраженных трутовок собирается в тесный клубок вокруг царицы, и подчас такое коллективное нападение заканчивается гибелью матки. Не исключено, что именно враждебное отношение пчел-трутовок к утрачивающей свое влияние царице лишает ее спокойствия и комфорта и тем самым подготавливает почву для исхода матки из родного гнезда<sup>33</sup>.

На приближающиеся катаклизмы в жизни семьи указывают и другие изменения в поведении рабочих пчел. Не испытывая на себе влияния маточного феромона, они прекращают работы по строительству сот и большую часть времени проводят в полном бездействии. Сцепившись друг с другом и образовав плотные гроздья, сотни пчел повисают в состоянии праздности на нижнем краю сота. Появление в гнезде подобных гроздей — это явный предвестник скорого роения. Не пройдет и нескольких дней, как десятки тысяч рабочих сплошной массой покинут перенаселенное гнездо, увлекая за собой матку — свою прародительницу. Такой процесс деления социума надвое получил название *социотомии*, или *десмозиса*.

Аналогичный ход событий наблюдается и в случае старения матки. Хотя она относится к числу долгожителей среди насекомых вообще, но все же смертна. С возрастом ее плодовитость уменьшается, а одновременно снижается и сила воздействия феромона на прочих членов коллектива. В этих обстоятельствах рабочие, не мешкая, принимаются выращивать наследницу-инфанту, а затем совершают «дворцовый переворот», убивая утратившую влияние царицу. Впрочем, чаще события идут по другому, не столь драматическому сценарию. Старая матка сама покидает свою резиденцию вместе с множеством рабочих, препровождающих ее в составе роя в новое жилище.

---

<sup>33</sup> Москаленко 1989.

К моменту вылета роя в покинутом им гнезде уже готовы к выходу из маточников с полдожины юных принцесс, которых рабочие выращивали «на случай» гибели либо эмиграции прежней матки. Всем им, разумеется, нет места в поредевшей общине, и лишь одной уготована роль продолжательницы рода. Та, что покинет свою колыбель первой, имеет прекрасные шансы на занятие престола. Ей попросту следует не пропустить момента вылупления других претенденток и поразить каждую насмерть своим жалом-яйцекладом. Затем новая матка, игнорируя многочисленных в гнезде братьев-трутней, ненадолго покинет свою вотчину в поисках кавалеров, не состоящих с ней в близком родстве. Спарившись во время такого свадебного вылета с несколькими трутнями, происходящими из других общин.

**Термиты.** У медоносной пчелы, как и у прочих перепончатокрылых насекомых, самцы не принимают никакого участия в обустройстве новой семьи, ограничиваясь мимолетным оплодотворением самки-основательницы общины. Совсем по-иному обстоит дело у термитов. Покинувшие родительский дом крылатые самцы и самки не совершают протяженных свадебных полетов. Преодолев в воздухе несколько десятков метров, насекомые неуклюже опускаются на землю и сразу же обламывают себе крылья, поочередно упираясь каждым из них в твердую поверхность почвы и делая затем резкий поворот всем телом. Только после этого термит пускается пешком на поиски будущего супруга или супруги.

Как только самец и самка нашли друг друга, они принимаются совместно выкапывать вертикальный ход в земле, поочередно углубляясь в норку и выбрасывая из нее отработанный грунт. Когда траншея оказывается достаточно глубокой, супруги расширяют тупик в небольшую камеру, и тут происходит первое спаривание. Самец помогает самке вырастить первое поколение рабочих, подкармливая личинок своей слюной, и в дальнейшем остается со своей избранницей до конца жизни. На иждивении свиты рабочих и под охраной нескольких солдат царь и царица живут в просторной камере царских покоев на протяжении многих лет. Все это время самка с автоматизмом прекрасно отлаженного механизма откладывает сотни и тысячи яиц. За 5—10 лет своей жизни такая матрона, разросшееся брюшко которой в сотни раз превышает размеры термита-рабочего, дает жизнь многим миллионам отпрысков.

У термитов, родственных тараканам, как и у тех, из яичка выходит крошечное шестиногое насекомое, вполне способное самостоятельно передвигаться. Эти бескрылые «личинки» быстро растут, каждый раз сменяя старую шкурку, ставшую тесной для юного существа, на новое одеяние. После нескольких таких линек личинка уже мало чем отличается от взрослой «рабочей» особи и вполне может выполнять те или иные обязанности по дому. Личинки старших возрастов, выступающие у многих видов термитов в качестве рабочих лошадок, получили название «псевдоэргаты», что буквально означает «кажущиеся рабочими».

Другое важное отличие термитов от пчел состоит в том, что царица никогда не регулирует пол своих будущих детенышей. Все отложенные ею яйца неизменно оплодотворены и имеют двойной (диплоидный) набор генов, независимо от того, даст ли яичко начало самке или самцу. Поэтому в потомстве царицы особи обоих полов и самцы присутствуют в равных соотношениях, так что самцов и самок можно найти среди псевдоэргат, истинных рабочих и солдат. Особую категорию особей в общине термитов составляют так называемые нимфы. Это самцы и самки, которым в дальнейшем при нормальных условиях предстоит развиваться в способных к размножению индивидов — чаще крылатых, но подчас и бескрылых. Нимфа развивается из личинки, когда та, пройдя очередную линьку, приобретает зачатки крыльев.

Если царица почему-либо погибает, ее место уже в считанные дни готовы занять несколько несовершеннолетних индивидов женского пола, у которых в экстренном порядке формируются полноценные яичники. Аналогичные события происходят и при гибели царя.

Быстрому созреванию новоиспеченных принцесс способствуют особые феромоны, выделяемые царем, оставшимся на положении вдовца. Пока царица жива, феромоны монарха-самца не приводят к созреванию дополнительных самок, поскольку эта субстанция значительно уступает в силе действия феромонам его супруги, которые надежно пресекают всякую возможность появления в общине претенденток на роль самок-производительниц. В случае же гибели царя происходит быстрое развитие половой системы у нескольких нимф мужского пола. Таким образом, каждый из членов царской пары подавляет своими феромонами появление конкурентов своего пола, но наиболее устойчива монополия монархов, когда эффекты действия феромонов царя и царицы суммируются. И если внезапно овдовевшей матроне



почти всегда удается сохранить за собой роль единственной продолжательницы рода, то потерявший супругу царь не может быть гарантирован от появления сразу нескольких претендентов на его место.

Впрочем, судьба таких самозванцев предрешена. При встрече друг с другом сверхштатные претенденты на престол, принадлежащие к одному полу, вступают в бой не на жизнь, а на смерть. Проигравшего сражение добивают рабочие, которые затем съедают неудачника. У термитов, в отличие, скажем, от муравьев, рабочие не приемлют даже временного присутствия в общине нескольких зрелых однополых особей-производителей и жестоко преследуют избыточных претендентов на престол, пока в общине не восстановится господство единственной монархической пары.

Самое удивительное во всех подобных коллизиях, сопутствующих наследованию престола у термитов, — это быстрота, с которой неполовозрелые насекомые приобретают свойства индивидов-производителей. В случае гибели царя или царицы место каждого из них способны почти мгновенно занять особи, которым в нормальных условиях понадобилось бы много месяцев, чтобы достигнуть состояния совершеннолетия и половой зрелости. Обычно этими качествами обладают лишь особи с зачаточными крыльями, относящиеся, как уже было сказано, к категории нимф. И здесь перед нами эффект действия феромонов, создающих в термитнике химическое сигнальное поле.

***Организация обеспечения общины пчел запасами корма.*** На протяжении десятилетий поведение пчел, занятых поиском пропитания, трактовали по аналогии с тем, как в подобных обстоятельствах помогают друг другу люди. Считали, что каждая особь, обнаруживавшая богатый источник нектара, способна оповестить другую, в ходе своеобразного диалога, где именно эти цветы находятся. К. Фриш, известный как автор этих воззрений, искренне верил в то, что информация передается особенностями телодвижений, которые воспринимаются и расшифровываются вторым участником диалога. Движения пчелы, возвратившейся в улей с взятком, он рассматривал как символическое средство оповещения других особей о расстоянии до места, откуда прибыла эта танцовщица, и о направлении к этому месту. Сигналами, указывающими направление и расстояния до источника корма, служат, по его мнению, характер траектории движения танцующей пчелы и темп танца.

При близком расположении источника нектара по отношению к улью танцующая пчела движется по кругу с периодическими изменениями направления, при большей удаленности источника корма (порядка 50—100 м от улья) — по вытянутой восьмерке. При этом часть траектории пробега прямолинейна, и на этом участке пчела виляет брюшком и издает вибрацией крыльев звуки с частотой около 15 Гц. Чем ближе источник корма, тем больше прямолинейных пробогов в единицу времени и тем короче длительность этой «виляющей» фазы танца. Согласно гипотезе Фриша, направление прямолинейного пробега при танце на горизонтальной поверхности на свету указывает непосредственное направление к источнику корма. Когда же она танцует на вертикальной поверхности сот, в полной темноте, царящей в улье, то эта часть траектории ее движения обозначает угол между направлениями на солнце и на источник корма. В последнем случае этот угол соответствует углу между вертикалью (или направлением силы тяжести) и направлением на точку горизонта, над которой находится солнце.

Эти взгляды хорошо соответствовали представлениям о коммуникации животных, сводимых к идее обмена сигналами с фиксированными «значениями». Она полностью господствовала в этологии в годы, когда Фриш сформулировал их, получив за это Нобелевскую премию. Все это хорошо соответствовало представлениям, согласно которым коммуникация строится на эпизодах парных взаимодействий между конкретными индивидами. Пчела, прилетающая с взятком, сигнализирует другой танцем о местонахождении источника пищи, и та отправляется по указанному ей адресу. Такое объяснение постулировало возможность обмена пчелами абстрактной, символической информацией, что не свойственно никаким другим видам насекомых.

В 1969 г. группа ученых, возглавляемая А. Веннером, опубликовала в журнале *Science* статью с полным опровержением выводов К. Фриша. После этого ученые стали объектами настоящей обструкции. Вопреки столь негативной реакции научного сообщества эти энтузиасты продолжили свои опыты. Более чем за три десятилетия углубленных исследований они накопили гигантский по объему материал, на основе которого предложили принципиально иной взгляд на то, как в действительности организована деятельность членов общины по снабжению ее продовольствием.

В своей книге, опубликованной в 1990 г., А. Веннер и П. Уэллс<sup>34</sup> приходят к выводу, что все существующие сведения о фуражировочном поведении пчел наилучшим образом увязываются в гипотезу, акцентирующую такие явления, как концентрация запаха вне улья, число фуражиров и скорость ветра. Роль танца, по их мнению, состоит лишь в мобилизации фуражиров-новичков, то есть в стимулировании их готовности лететь на поиски корма. Что же касается информативной роли танца, дающего якобы указания о направлении и дальности полета, то она, по меньшей мере, сомнительна. Во всяком случае, все наблюдаемые явления, с точки зрения этих авторов, прекрасно объясняются и без привлечения пресловутой идеи существования «символического языка танцев» у пчел.

Наиболее важной особенностью обстановки вокруг улья является неравномерность концентрации запахов, исходящих не только от источников корма, но и от самих пчел-фуражиров и их воздушных трасс. Опытные фуражиры, уже знакомые с расположением мест взятка, летают к ним по прямой. Запаховые следы, оставляемые ими, смещаются по направлению ветра. Фуражиры-«новички», вылетающие из улья, ловят эти запахи по способу проб и ошибок, перемещаясь «челноком» — сначала смещаясь в подветренную сторону от трассы, а затем возвращаясь ближе к ней против ветра. Именно этим, вероятно, объясняются большие потери времени новичками, которые достигают источника корма много позже, чем опытные фуражиры, летающие к уже хорошо известному им месту взятка. Чем больше опытных фуражиров на трассе, тем выше здесь концентрация запаха пищи и тем скорее пчела может найти еще не известный ей источник пищи. Иными словами, успех фуражирова-новичка зависит прежде всего от плотности популяции пчел-фуражиров.

Итак, здесь перед нами еще один пример химического сигнального поля, формирующегося на этот раз не за счет эманации феромонов самими участниками социального процесса, а средовыми запахами. Это аромат цветов, которые снабжают пчел нектаром и пыльцой и который абсорбируется на их пушистых тельцах, распространяясь далее по эстафете. В последние годы установлено, что медоносная пчела обладает на редкость совершенным обонянием. Они обладают, по сравнению с двукрылыми, много большим количеством генов.

---

<sup>34</sup> Веннер, Уэллс 2011.

К сегодняшнему дню у пчел описаны 170 генов, управляющих деятельностью рецепторов запаха. Это более чем вдвое превышает их число у прочих насекомых, геномы которых удалось секвенировать. Комиссия по расшифровке строения генома медоносной пчелы (Nature 2006) пришла к выводу, что столь мощное оснащение ольфакторными рецепторами обеспечивает поистине поразительные способности пчел к распознаванию запахов, выделяемых широким спектром растений-медоносов. Восприятие запахов у медоносной пчелы оказалось настолько острым, что в настоящее время этих насекомых начинают использовать (после определенной тренировки) вместо собак при поисках взрывчатых веществ и наркотиков.

### **Психофизиологическая кастрация: млекопитающие**

Химические сигнальные поля, в основе которых лежит действие половых феромонов, служат регуляторами персонального состава компактных группировок и поддержанию их численности на оптимальном уровне не только в общинах социальных насекомых, таких как пчелы и термиты, но и у ряда видов млекопитающих.

**Голый землекоп *Heterocephalus glaber*.** О существовании странного зверька из отряда грызунов, известного под этим названием, зоологи знали давно. Но лишь в конце 1970-х южноафриканская исследовательница Дж. Джарвис с коллегами<sup>35</sup> задалась целью основательно изучить образ жизни этого животного. Сам облик этого зверька в высшей степени необычен. Величиной он лишь ненамного крупнее нашей обычной домашней мыши, но практически полностью лишен шерсти. На голой рыжевато-песочной шкурке, которая словно бы «велика» на два-три размера этому миниатюрному зверьку и потому собрана в многочисленные подвижные складки, тут и там разбросаны отдельные, длинные и жесткие волоски наподобие обрезанных кошачьих усов. Они выполняют, подобно усам (а точнее, вибриссам) прочих млекопитающих, роль своеобразных органов осязания — одного из главных инструментов для ориентации в лабиринтах подземелья, ибо голый землекоп абсолютно слеп, а его зачаточные слуховые проходы, равно как и полное отсутствие ушных раковин, свидетельству-

---

<sup>35</sup> Jarvis et al. 1994.

ют об очень слабо развитом слухе. Экзотический облик животного усугубляется двумя большими, торчащими вперед верхними резцами, которыми зверек прокладывает дорогу под землей, используя их при случае и как эффективное оружие защиты и нападения.

Распространен голый землекоп в жарких пустынях Восточной Экваториальной Африки. Грунт здесь большую часть года тверд как камень, так что лабиринт подземных туннелей, которые наши землекопы прокладывают в поисках пропитания, практически недоступен с поверхности для потенциальных хищников, тех, кто хотел бы поживиться мясом этих зверьков. Так что жилище коммуны землекопов и их подземные коммуникации почти в такой же степени обособлены со всех сторон от внешнего мира, как и неприступные снаружи твердокаменные замки термитов. Неудивительно, что обитатели этой подземной крепости обычно и не делают попыток покинуть ее по собственному почину — тем более что слепому голому зверьку далеко не безопасно появляться на поверхности, а чтобы найти другое поселение себе подобных, перемещаясь под землей, ему пришлось бы буквально прогрызть километры твердого как цемент грунта<sup>36</sup>.

---

<sup>36</sup> По всей видимости, общинный образ жизни голых землекопов вообще оказался бы невозможен, если бы в местах их обитания не произрастало удивительное растение, отдаленно родственное нашему кустарнику бересклету. Это так называемый пиренакант, замечательный тем, что основание его ствола, находящееся под землей, разрастается в своего рода гигантский «клубень», достигающий со временем до полутора метров в поперечнике. Мало того, вес этого образования составляет подчас около 50 кг, что соответствует массе более чем тысячи голых землекопов. На их счастье, столь солидный запас пропитания, накапливающий в себе еще и необходимую зверькам влагу, может сохраняться в пригодном для употребления состоянии годами, если не будет уничтожен одновременно. Иными словами, клубень пиренаканта не погибает даже в том случае, если оказывается продырявленным туннелем землекопов насквозь. Он продолжает жить и расти, превращаясь в почти неиссякаемую кладовую провизии для рационально использующих ее обитателей подземелья.

Разумеется, найти такое сокровище в толще сцементированной почвы — задача совсем не простая. Но потому-то общая длина лабиринта нор в поселении землекопов и составляет порой 2—3 километра, что рабочие день за днем прокладывают все новые и новые ходы в поисках сочных клубней пиренаканта. Нет нужды говорить, что чем большим числом этих кладовых располагает община, тем более гарантировано ее благополучие на годы вперед.

В силу всех этих обстоятельств молодежь попросту вынуждена оставаться на всю жизнь под сенью отчего крова. Поэтому община разрастается очень быстро, достигая численности в 100 и даже в 300 особей. Тесное сосуществование порождает, как и следовало ожидать, острую конкуренцию за право быть не просто «винтиками» в машине социального организма, но и пользоваться всеми радостями личной жизни<sup>37</sup>.

Добиться этого, однако, в коммуне землекопов удастся лишь очень немногим. Среди самок, например, полный успех сопутствует здесь лишь одной-единственной, которая, узурпировав однажды все привилегии  $\alpha$ -особи, или царицы, продолжает пользоваться ими до самой смерти, лет эдак до 10—15. Только она обладает правом рожать детенышей и, соответственно, кормить их молоком. Царица поглощена этим на протяжении всего года, принося с промежутками в 3—6 месяцев один выводок за другим. Ежегодно она дает жизнь не менее чем 20—30 юным землекопам, и хотя часть из них гибнет по тем или иным причинам, число членов общины неуклонно растет. Большинству из них, особенно если иметь в виду особей слабого пола, пожизненно суждено оставаться на положении бесплодных рабочих.

Впрочем, обязанностей обслуживающего персонала в пору отрочества не избежит никто. Перспективы самцов, правда, несколько более радужны: с возрастом некоторые из них (не более двух-трех одновременно) могут дослужиться до положения супругов царицы. Поскольку срок жизни такого самца сравнительно короток (он быстро «сгорает», отдавая много времени половым контактам с экспансивной самкой-матроной), другим молодым самцам есть на что рассчитывать, и они поджидают своей очереди стать фаворитами царицы, до времени принимая на себя роль гвардии быстрого реагирования на угрозу вторжения змей. Пока же все спокойно, они часами дремлют, сбившись в плотную кучку в центральной камере поселения, которая является также резиденцией царицы.

Особи, не принимающие участия в размножении, подразделяются как бы на три касты, принадлежность к которым определяется возрастом зверьков, скоростью их роста и, соответственно, размерами того или иного индивида. Юные землекопы включаются в трудовые будни поселения, когда минуют возрастной рубеж порядка 3-х месяцев. Эти,

---

<sup>37</sup> Sherman et al. 1991.

самые мелкие в коллективе зверьки выполняют роль так называемых «постоянных работяг», деятельность которых создает саму основу повседневного благополучия разросшейся семейной общины. В поисках пропитания для себя и для очередного поколения детенышей они удлиняют уже существующие туннели, очищают от завалов и хлама подземные коммуникации и гнездовую камеру, где самка приносит потомство, а также доставляют детенышам большую часть их пропитания из отдаленных участков подземной цитадели.

Вторая категория тружеников, именуемая «рабочими-лентяями», включает в себя более взрослых и, соответственно, более крупных зверьков. Они выполняют, по сути дела, те же обязанности, что и «постоянные работяги», но не отдаются этим занятиям с присущими им усердием и энергией. Кое-кому из лентяев со временем, если их рост не остановится на этой промежуточной стадии, в дальнейшем удается перейти в касту «солдат», а затем, может быть, суждено стать и одним из продолжателей рода. Подобная система смены социальных ролей по ходу жизни называется «возрастным полиэтизмом», весьма характерным также для общин социальных насекомых.

Таким образом, далеко не всем членам колонии удается набирать рост, силу и престиж одинаковыми темпами. Многие до конца жизни так и остаются мелкими «вечными работягами», другим не удастся миновать стадии «рабочих-лентяев». Причина этого мало чем отличается от психофизиологического угнетения большинства членов коллектива одним лишь фактом присутствия в нем немногих размножающихся особей. Таковы царица и всего лишь один или два-три размножающихся самца, тормозящие рост и половое развитие всех прочих членов объединения. Эта психофизиологическая кастрация происходит в данном случае из-за чрезвычайно высокой концентрации половых феромонов в замкнутой системе нор.

Наиболее мощный эффект торможения роста и развития рабочих оказывают феромоны самки-царицы, которые она выделяет со своей мочой. В лабиринтах подземной крепости голых землякопов есть места, специально отведенные под общественные туалеты, которые и являются одним из основных мест концентрации феромона. В колонии землякопов, созданной в лаборатории, в таком туалете экспериментаторы установили постоянно действующее сливное устройство, позволяющее выводить испражнения царицы за пределы поселения. Ожидаемый эффект не заставил себя ждать: спустя пару недель сразу

несколько самок из числа лентяев и солдат пришли в состояние течки и явным образом взбунтовались против деспотических замашек царицы. Спокойствию в коммуне пришел конец. Самки, почувствовавшие себя на высоте положения, начали вступать в непрекращающиеся драки друг с другом, так что новоявленных претенденток на царский престол пришлось отсадить в другое помещение, чтобы воспрепятствовать воцарившемуся в колонии хаосу.

В поселении голых землекопов в природных условиях распространению феромона из туалетной комнаты по всему лабиринту нор содействуют сами рабочие. Они разносят его повсюду на своих телах и передают друг другу, когда бывают вынуждены протискиваться вплотную к своим братьям при встрече с ними в тесных проходах. То же самое происходит и во время отдыха, который зверьки склонны проводить, сгрудившись в тесную кучку сморщенных голых тел. Распространение феромонов в колонии может происходить также и совершенно иным путем. Ибо среди многих странностей, характеризующих голого землекопа, следует сказать еще об одной: все члены колонии охотно поедают помет друг друга. Более того, когда детенышам исполнится три недели, кал рабочих оказывается чуть ли не основным их кормом — наряду с убывающим уже в количестве молоком матери и с кусочками клубней и корней, которые доставляют в гнездо несмышленьшам все те же рабочие-фуражиры.

Поедание испражнений (так называемая капрофагия) представляет собой не менее важный источник распространения феромонов в колонии, чем перенос капелек мочи на лапках и шкурках всех ее обитателей. Так или иначе, никому не удастся избежать общей участи и выйти из-под контроля этих химических сигналов, распространяемых повсюду царицей и ее фаворитами-самцами. О том, что дело обстоит именно так, свидетельствует еще одна поразительная особенность наших голых зверьков: в тот момент, когда у царицы наступает беременность, не только у нее, но и у всех прочих членов коммуны, независимо от их пола, развиваются молочные железы. Разумеется, только у  $\alpha$ -самки они формируются полностью, и только она оказывается в состоянии и в праве кормить новорожденных молоком.

**Уистити *Callithrix jacchus*.** Социальная организация этих миниатюрных приматов величиной с белку имеет много общего с тем, что в главе 1 было описано в отношении коммунальных видов птиц,



и полосатоспинного крапивника в частности. Эти южноамериканские обезьянки также живут группами, каждая из которых занимает собственную территорию. Все члены содружества метят свой общий участок, оставляя на ветвях деревьев выделения особых желез, которые находятся под хвостом и на груди зверька. Как мы увидим ниже, феромоны, содержащиеся в этих выделениях, а также в моче, выполняют две разные функции. С одной стороны, они служат предупреждающими сигналами для чужаков, предостерегая их от пересечения границ групповой территории. Но в то же время их функция совсем немногим отличается от той, о которой речь шла, когда мы обсуждали образ жизни пчел, термитов и голого землекопа.

Первооснователи каждого коллектива — это молодые особи, покинувшие две разные группы родителей и объединившиеся затем в супружескую пару. К размножению эти обезьянки приступают раз в несколько месяцев, и при каждом роде самка приносит, как правило, не одного детеныша, а двойню. А это значит, что семейная группа должна разрастаться очень быстро — особенно если учесть, что родители весьма терпимы к своим мужающим отпрыскам и обычно не пытаются изгнать их прочь. Неудивительно поэтому, что зоологам приходилось встречать в бразильской сельве группы уистити, включающие в себя до 16, а то и до 20 индивидов.

Примечательно то, что хотя в больших группировках уистити оказывается, как и следовало ожидать из сказанного выше, по несколько взрослых индивидов обоего пола, потомство в подавляющем большинстве приносит только одна пара. Дело в том, что в подобных разросшихся семьях существует определенный порядок ранжирования как среди самцов, так и среди самок. Наиболее привилегированные индивиды среди тех и других обладают статусом особей-доминантов. У наших обезьянок главная, если не единственная привилегия таких  $\alpha$ -индивидов — это их преимущественное право приносить потомство. И осуществляется оно не путем какого-либо насилия над подчиненными, но лишь за счет воздействия на них тех самых феромонов, о которых я уже упоминал. Сам по себе факт присутствия в группе  $\alpha$ -самки, моча и прочие выделения которой несут ее индивидуализированный запах, воздействует на ее взрослых и, в принципе, вполне способных к размножению дочерей таким образом, что они в компании со своей мамашей оказываются попросту не способными к зачатию.

Когда  $\alpha$ -самка состарится и ее феромоны утратят это свое волшебное действие, роли матери и дочери меняются. Теперь уже вторая приобретает  $\alpha$ -статус и начинает приносить потомство, подавляя половые потенции мамы и своих младших сестер. Похожие события происходят и в мужском контингенте семейства уистити, хотя  $\alpha$ -самцу не всегда, по-видимому, удается подавить сексуальность своих менее удачливых компаньонов полностью.

Коль скоро в группе присутствуют в каждый данный момент только две размножающиеся особи разного пола, зоологи склонны считать этих миниатюрных обезьян моногамами. Важно, однако, отметить, что отношения супругов будут сохраняться лишь до тех пор, пока они оба занимают статус доминирующих особей в группе. Но как только кто-то из них утрачивает привилегированное положение, второй партнер сразу же переносит свое внимание и привязанности на нового доминанта, занявшего место предыдущего. Поэтому этот тип сексуальных отношений я склонен назвать не моногамией в строгом смысле слова, а «статус-моногамией».

Иными словами, половые и социальные инстинкты определенно довлеют у уистити над их личными привязанностями, хотя это и не очевидно на первый взгляд. И в самом деле, оба члена привилегированной пары, казалось бы, жить не могут друг без друга. Примерно раз в две недели, когда у самки начинается течка, супруги становятся буквально неразлучными. Они носятся вместе сломя голову по ветвям либо нежно перебирают шерсть друг друга, прежде чем в очередной раз предаться уладам любви. Вообще говоря, игрунки — создания довольно пылкие: самец зачастую делает недвусмысленные предложения самке даже в период ее беременности, а то и сразу же по окончании родов, на что та обычно отвечает покорным согласием.

## **Еще о роли химических сигналов в коммуникации позвоночных**

**Рыбы.** Считают, что обмен химическими сигналами широко распространен у этих животных. Изучая значение такого рода сигнализации в социальном поведении африканских цихлидовых рыб *Astatotilapia burtoni*, исследователи применили прием, позволивший им визуаль-но контролировать интенсивность выделения самцами мочи в разных

ситуациях. Оказалось, что темп уринации у самца в момент предъявления ему самки, находящейся в состоянии готовности к икреметанию, существенно выше, чем при его визуальных контактах с теми самками, которые находятся на стадии вынашивания потомства<sup>38</sup>. Самец активно ухаживает за рецептивной самкой даже в том случае, если видит ее через стекло, в другом аквариуме. Однако интенсивность ухаживания оказывается в 10 раз выше, когда партнеры не разделены преградой, препятствующей распространению феромонов в воде. Уринация самца усиливается также, если в аквариум, который он освоил в качестве индивидуальной территории, поместить другого самца. По мнению авторов исследования, эти опыты свидетельствуют о важности хемокоммуникации в территориальном поведении цихлидовых рыб<sup>39</sup>.

У другого вида из того же семейства, *Haplochromis burtoni*, самцы удерживают за собой территории, сконцентрированные в компактные кластеры. На стадии нереста самка перемещается в такой колонии и может вступать в половые контакты последовательно с несколькими самцами. Самка, готовая к нересту, выделяет особые химические субстанции, оказывающие стимулирующее влияние на самцов. Эти сигналы даже более эффективны для опознавания самцами самок своего вида, чем окрасочные признаки последних. Кратковременный половой контакт партнеров оканчивается тем, что самка забирает оплодотворенную икру в рот и уплывает восвояси. Авторы работы приходят к выводу, что влияние феромона самки на самца таково, что после первого такого контакта его половая активность усиливается и он с еще большим энтузиазмом ухаживает за следующей посетительницей его территории<sup>40</sup>.

М. Кобайаши с коллегами показали, что у золотой рыбки *Carassius auratus* (семейство Карповые Cyprinidae), как и у многих других видов костистых рыб, половые гормоны, выделяемые самками в воду, обеспечивают синхронизацию созревания половых продуктов у особей обоих полов, а также поиски ими половых партнеров. В этой

---

<sup>38</sup> У этих рыб самка после нереста забирает икру в рот и вынашивает ее до момента выплывания мальков. Те еще некоторое время прячутся в рот матери при опасности.

<sup>39</sup> Maruska, Fernald 2012.

<sup>40</sup> de Caprona 1980.

работе детально разобран сложный процесс гормональных изменений в организме самок в преддверии нерестового сезона<sup>41</sup>.

**Хвостатые амфибии.** Многочисленные исследования показывают, что в этой группе животных химическая модальность играет решающую роль как в опознавании половой принадлежности социальных партнеров, так и в организации процесса передачи сперматофора от самца к самке во время спаривания<sup>42</sup>. Пахучие субстанции генерируются подбородочными железами самцов у видов преимущественно сухопутных (таких как безлегочные саламандры рода *Desmognatus*), тогда как у полуводных форм (например, у амбистом) источником феромонов оказываются анальные железы.

У самцов безлегочных саламандр рода *Plethodon* к началу сезона размножения подбородочные железы набухают и становятся губчатыми. На начальных стадиях контактов с самками самцы всех видов двух упомянутых родов прижимаются подбородком и трутся им о разные участки тела партнерши, в частности об ее морду. Затем следует парный проход, при котором самка, следуя за самцом, прижимается подбородком к верхней поверхности его хвоста, где также сосредоточены железы, выделяющие секреты типа феромонов (см. рис. 3.1 в следующей главе).

У настоящих саламандр и амбистом самец, перед тем как передать самке сперматофор, трется брюхом и анальной областью о субстрат и о бока самки. Она же, во время парного прохода, тычется мордой о клоаку самца, сосочки которой служат источником пахучей субстанции (рис. 2.6б). Как видно из рис. 2.6а, стимуляция со стороны самца адекватного ответа самки на его ухаживание включает в себя у хвостатых амфибий, наряду с химическими сигналами, также оптические (ритмичное покачивание кончиком хвоста) и, разумеется, тактильные. О неразделимости функциональной значимости химического и тактильного каналов связи см. подробнее в главе 3.

**Рептилии.** Использование химических сигналов в социальном поведении описано у ряда видов крокодилов, черепах и змей. У всех у них, как полагает Д. Медисон, эта модальность имеет подчиненное значе-

<sup>41</sup> Kobayashi et al. 2002.

<sup>42</sup> Madison 1977.

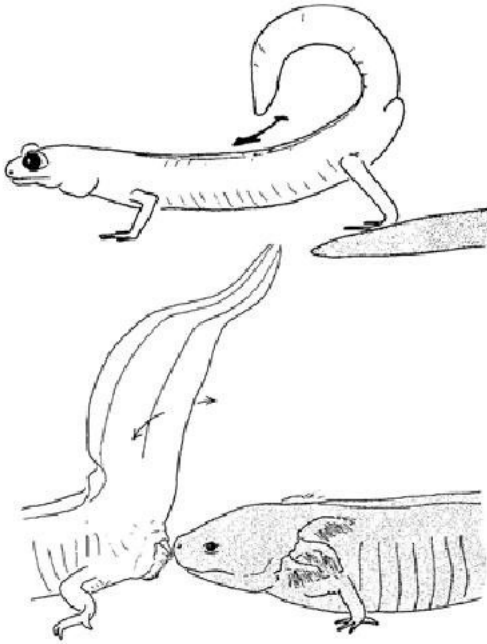


Рис. 2.6. Фрагменты брачного поведения хвостатых амфибий

а — виляния кончиком хвоста у самца ручьевой саламандры *Rhyacotriton olympicus*; б — Самка амбистомы *Ambystoma mexicanum* во время парных проходов (см. текст). Она настойчиво касается носом пахучих сосочков клоаки самца. Из: Arnold 1977

ченными от разных самцов<sup>45</sup>. Вопреки устоявшемуся мнению, согласно которому агамовые ящерицы не используют в процессах коммуникации химический канал связи, наблюдения автора и Л. Ю. Зыковой показали, что это не так. Подробно о том, какую важную роль играют в жизни некоторых видов агам сложные взаимодействия между особями разных полов, основанные на обмене тактильно-химическими стимулами, я расскажу в следующей главе.

ние, по сравнению с сигналами, транслируемыми по оптическому каналу связи. Среди ящериц, видами которых представлено около 75 % всех рептилий, в трех семействах, как принято думать, особи используют в процессе коммуникации исключительно оптический канал связи. Это игуановые, агамовые ящерицы и хамелеоны. В других семействах например у сцинков, настоящих ящериц<sup>43</sup> и гекконов, помимо него существенную роль во взаимодействиях особей играют комплексные тактильно-химические сигналы<sup>44</sup>.

В серии лабораторных исследований, проведенных на ящерице *Lacerta monticola*, удалось установить, что самки не только способны опознавать выделения бедренных пор самцов своего вида, но даже делают выбор между секретами, полу-

<sup>43</sup> К которым относится, в частности, хорошо всем известная живородящая ящерица *Lacteta vivipara*.

<sup>44</sup> Полные сведения по этой теме можно найти в работах: Mason 1992; Martín, López 2011.

<sup>45</sup> Martín, López 2006.

**Мечение границ территории.** Обозначение границ персонального пространства всевозможными пахучими метками чрезвычайно широко распространено у наземных позвоночных — рептилий и, особенно, млекопитающих. Этой теме посвящено буквально несметное количество исследований, сколько-нибудь подробный обзор которых не входит в задачу этой небольшой книги. Поэтому я ограничусь лишь немногими примерами, получившими наименьший резонанс в научно-популярной литературе.

Мечение границ индивидуального участка характерно для многих видов территориальных антилоп, как родственных друг другу, так и находящихся на разных ветвях эволюционного древа. В качестве сигналов незванным нарушителям границы используются, во-первых, секреты особых предглазничных желез и, во-вторых помет, который самец оставляет кучками в одних и тех же местах, так называемых «уборных»). При изучении поведения миниатюрной лесной антилопы дикдика Гюнтера *R. guentheri* удалось установить, что кучки помета размещаются вдоль границы территории, а метки подглазничных желез — ближе к зонам постоянной активности ее обладателей<sup>46</sup>.

У антилопы-прыгуна *O. oreotragus* мечение растений секретом предглазничных желез осуществляется обоими членами моногамной пары, зачастую синхронно. В таких случаях инициатором акции чаще оказывается самка, но затем больше меток оставляет самец, которому принадлежит и последнее слово перед уходом с места действия. Он оставляет свою метку поверх той, что нанесла самка. Метки располагаются в таких местах, где их обнаружение чужаками наиболее вероятно, в частности на тех деревьях, листья которых представляют собой излюбленный корм вида. Плотность распределения меток оказывается выше вдоль того отрезка периметра территории, где она граничит с владениями соседнего самца или пары, чем в зонах отсутствия соседей. Авторы приходят к выводу, что оптимальное расположение кольца меток будет при значении его радиуса 0.78 от радиуса территории в целом<sup>47</sup>.

Самцы ориби *Ourebia ourebi*, вида из числа карликовых антилоп, метят свои участки секретом предглазничных желез, а также мочой и калом. Считают, что в данном случае наименее затратным оказывае-

---

<sup>46</sup> Ono et al. 1988.

<sup>47</sup> Roberts 1997; Roberts, Lowen 1997.

ся обозначение границ территории кучами помета. Территориальный самец оставляет такие кучки только в одних и тех же точках периметра границы, общей с участками соседних самцов, тогда как молодые самцы, не обладающие территориями, а также и самки испражняются где попало. Территориальные самцы, обладающими гаремами из нескольких самок, оставляют больше меток, но используют каловые массы более экономно, чем те, на территориях которых самки в данный момент отсутствуют<sup>48</sup>.

Взрослые самцы кабарги *Moschus moschiferus*, небольшого безрогого оленя, в тот период, когда происходит расселение молодых особей, пытающихся занять собственные индивидуальные участки, интенсивно метят границы собственной территории секретами так называемой «хвостовой железы». Собственно говоря, в ее роли выступает весь хвост животного, который по мере взросления его обладателя все более утрачивает шерстный покров. В момент нанесения пахучей метки на поверхность пня или кору дерева самец довольно долго трется хвостом об их поверхность, оставляя на ней неприятно пахнущее «сальное» пятно. Наиболее интенсивное мечение имеет место в тех участках периметра территории, которые граничат с участками других самцов. По окончании гона мечение осуществляется преимущественно мелкими порциями экскрементов, которые самец оставляет по периметру границы при ее патрулировании. Фигурально выражаясь, хвост самца в плане охраны им территории значит для него много больше, чем его основное оружие — острые клыки, торчащие вниз из-под губ верхней челюсти<sup>49</sup>.

К числу тех особенностей территорий, которые существенны при выборе их самками антилоп, относится степень растительного покрытия. Чем выше травянистый покров и обширнее площадь, покрытая кустарником, тем менее привлекательна территория для самок<sup>50</sup>. Но наиболее важным фактором оказывается интенсивность запаховых стимулов. Как показало исследование Дейча и Вика по территориальному поведению антилоп водяной бык (*Kobus kob*) и леше (*K. leshe*), перенос в эксперименте фрагментов верхнего слоя почвы «популярной» территории на такую, которая была непривле-

---

<sup>48</sup> Brashares, Arcese 1999.

<sup>49</sup> Приходько 2003.

<sup>50</sup> Deutsch, Weeks 1992.

кательной для самок, приводит к десятикратному увеличению числа спариваний у самца-обладателя последней. Иными словами, то, что обозначается в качестве копирования самками поведения товарок, объясняется усилением запахов, оставляемых из года в год множеством самок, копулировавших на предпочитаемых ими центральных территориях.

Таким образом, коммуникация с использованием в качестве носителя информации всевозможных химических субстанций, зародившись на заре возникновения жизни, сохранила свое значение вплоть до того времени, когда хозяевами нашей планеты оказалась наиболее эволюционно продвинутая группа живых существ, каковой можно считать млекопитающих.



## ГЛАВА 3. КОММУНИКАТИВНЫЕ АСПЕКТЫ ОСЯЗАНИЯ

В обыденной жизни мы привыкли ограничивать чувство осязания попросту реакциями на прикосновение к поверхности тела какого-либо агента извне. Это может быть воздействие, не зависящее от ваших собственных намерений (случайное касание вашей руки прохожим, идущим вам навстречу), либо вся та гамма ощущений, которая рождается, когда вы гладите кошку или ощупываете поразившее вас своим видом ювелирное изделие.

В действительности роль осязания в жизни любого организма много шире. Оно дает возможность ориентироваться в пространстве, контролируя положение своего тела, а также выбирать наиболее благоприятное место пребывания в градиентах температуры и влажности. Иными словами, перед нами целостная система взаимодействия организма со средой, которая основывается на нескольких модальностях, теснейшим образом связанных друг с другом<sup>1</sup>.

Информация, поступающая извне и подвластная обработке этой системой, воспринимается множеством специализированных рецепторов. К ним относятся механорецепторы, реагирующие на прикосновения, давление и вибрацию; ноцицепторы — периферические болевые рецепторы, позволяющие избегать повреждающих воздействий извне; терморецепторы, воспринимающие изменения температуры; проприорецепторы, локализованные в мышцах и связках и контролирующие положение тела. Наконец, сюда же относят хеморецепторы, действующие в тесном контакте с некоторыми из перечисленных выше (о чем уже было сказано в предыдущей главе и с чем читатель не раз столкнется в дальнейшем).

---

<sup>1</sup> Так называемая *соматосенсорная система*.

Все это говорит о том, что для реализации интересующей нас системы в коммуникации не требуется становления каких-либо дополнительных структур. «Органом» осязания оказывается вся поверхность тела животного, строение которой определяется всей биологической конституцией каждого данного вида и его экологическими потребностями. Поэтому тактильный канал связи можно считать одним из самых древних в эволюции органического мира.

### **Место тактильных сигналов в коммуникативном процессе**

Понятно, что речь здесь может идти лишь о тех сторонах общения между особями, которые предполагают их прямой телесный контакт. Поскольку преобладающей формой существования особей можно считать «одиночный» образ жизни, события такого рода трудно считать столь же регулярно наблюдаемыми, как обмен на расстоянии химическими, оптическими и звуковыми дистантными сигналами. В главе 1 речь шла о том, что у так называемых «одиночных» видов большую часть времени доминирует взаимное избегание, основанное на принципе сохранения за собой персонального пространства — территориальных запретов и индивидуальных дистанций.

У таких животных существует лишь два сравнительно коротких периода, во время которых взаимный антагонизм должен, по необходимости, уступить место осуществлению прямых телесных контактов. Это, во-первых, брачный сезон, когда особи разных полов вынуждены входить в непосредственный контакт при взаимодействиях, завершающихся спариванием. Второй период, когда принцип индивидуальной дистанции не работает, — это время существования выводков.

Иное дело — виды, для которых характерен социальный образ жизни, то есть устойчивое пребывание особей в составе достаточно компактных групп, где они постоянно находятся в более или менее тесном контакте друг с другом.

В главе 1 я упоминал о том, что в общинах социальных насекомых происходит постоянный обмен жидкой пищей между всеми членами коллектива (так называемый *трофаллаксия*). У термитов, кроме того, существует категория рабочих, которые именуются «грумами» (или, по-русски, чистильщиками). Это молодые особи, ампула которых необычайно ответственно. Дело в том, что без их помощи линяющий

термит не в состоянии справиться с трудностями, возникающими при сбрасывании старого одеяния, и почти наверняка погибнет. Приступая к линьке, насекомое беспомощно валится на бок и, с усилием пригнув голову к груди, разрывает отслужившую свой век шкурку на спине. При этом из разрыва выделяется немного жидкости, запах которой привлекает находящихся неподалеку грумов. Двое-трое таких помощников сразу же подбегают к терпящему бедствие собрату, переворачивают его на спину и начинают лихорадочно подгрызать кожу в местах, недоступных челюстям ее обладателя, стаскивая лохмотья с тельца своего подопечного. Освободив обессиленного, еще не способного держаться на ногах термита от прежних покровов, грумы еще около 20 минут тщательно вылизывают его, после чего заканчивают сеанс массажа и отправляются на поиски других нуждающихся в их помощи соплеменников.

В этих и подобных им случаях использование тактильного канала связи служит, тем или иным способом, одной из основ поддержания жизнеспособности коллектива. Обеспечивая, например, стабильность его социальной структуры.

Следует, однако, подчеркнуть, что генерализованный характер осязания делает очень трудной, или даже невыполнимой, задачу вычленения эффектов тактильных сигналов из всего комплекса стимулов, ведущих к осуществлению полового акта.

В качестве примера стоит рассмотреть происходящее при спаривании полевого сверчка *Gryllus campestris*. Когда самка сближается с самцом в ответ на его призывную песню, он, не переставая петь, пятится в ее сторону с намерением подлезть брюшком под голову самки. Самка, готовая принять партнера, взбирается на него сверху. При этом касание ее покровов спины самца вызывает у него немедленное прекращение пения и приподнимание конца брюшка, несущего сперматофор, ближе к половому отверстию самки (это движение легко вызвать легким давлением мягкой кисточкой на верхнюю поверхность брюшка самца). Затем самец совершает ритмические движения кончиком брюшка с поднятыми вверх церками, лежащими вдоль тела самки, так что церки касаются боков брюшка самки. Церки — это парные конусовидные придатки брюшка, на поверхности которых располагаются разнообразные сенсиллы, именно дистантные механорецепторные, реагирующие на вибрации субстрата, контактные тактильные и хеморецепторные. Сенсиллы трех других категорий выполняют,

соответственно, следующие функции: воспринимают движения воздушных потоков и колебательные смещения ближнего звукового поля, реагируют на напряжения в хитине при движениях насекомого и служат рецепторами гравитации<sup>2</sup>. Очевидно, именно ритмичные трения церок о боковые поверхности брюшка самки заставляют ее привести конец брюшка в контакт с гениталиями самца. При этом происходит передача сперматофора к половому отверстию самки<sup>3</sup>.

Если говорить о роли тактильных сигналов в коммуникации беспозвоночных, то здесь особенно затруднительно провести границу между этими стимулами и теми, носителями которых служат инфразвуки, возникающие на почве вибраций. Эта тема подробно рассмотрена в главе 3, где приведены несколько примеров совместного использования этих двух модальностей в коммуникативных процессах у членистоногих.

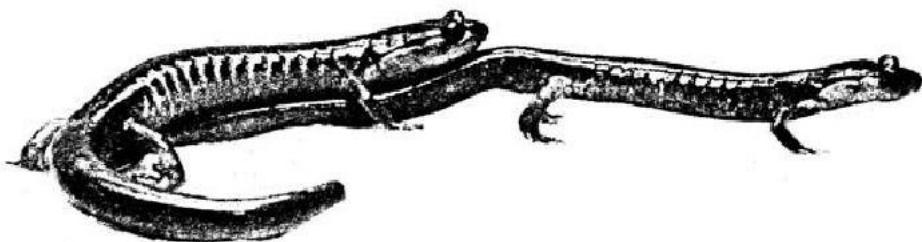


Рис. 3.1. Парный проход пары безлегочных саламандр *Plethodon jordani*. Самка движется сзади, касаясь подбородком и брюхом хвоста самца. Из: Arnold 1977

Аналогичную картину мы видим, когда речь идет о низших позвоночных. Так, в отношении рыб дискутировали по вопросу о том, служит ли их боковая линия проводником осязательных или слуховых ощущений<sup>4</sup>. У некоторых бесхвостых амфибий передаче сперматофора предшествует совместное их проползание к тому месту, где сперматофор был до этого оставлен самцом (рис 3.1). Ведущим фактором в этом взаимодействии служит хеморецепция. Однако ничуть не менее

<sup>2</sup> По мнению А.П. Попова (1985), сенсиллы церкальных органов связаны в своем происхождении с системой тактильной рецепции.

<sup>3</sup> Подробнее о ходе всего процесса спаривания у полевых сверчков см. в главе 3.

<sup>4</sup> Ван-Бергайк 1969: 320.

важен тактильный контакт между партнерами: самка все время подталкивает самца туда, где она *на ощупь* захватит сперматофор своей клоакой. Эти толчки ее рылом, как полагают, могут усиливать выделение из клоаки самца феромонов, стимулирующих самку к продвижению к цели<sup>5</sup>.

Совместное, фактически неразделимое действие тактильных и химических стимулов описано и у некоторых видов бесхвостых амфибий. Так, например, сделан вывод, что самцы лягушки *Ascaphus truei* могут опознать адекватного полового партнера лишь после того, как начался амplexус — руководствуясь химическими стимулами<sup>6</sup>.

Кстати сказать, амplexус — это не просто контакт брюха самца со спиной самки. При детальном изучении брачного поведения жабы повитухи *Alytes cisternasii* выяснилось, что во время амplexуса самец проделывает серии специфических движений по меньшей мере трех типов. Эти серии следуют в ответ на изменения положений самки, находящейся в его объятиях. Она, в отличие от молчащего самца, непрерывно вокализует, причем звуковые сигналы отличаются от тех, которые она издавала в момент встречи с самцом до начала амplexуса. Иными словами, и здесь мы видим обслуживание взаимодействия стимулами как минимум двух модальностей<sup>7</sup>.

Ниже я остановлюсь на таких явлениях, где структура и функции тактильных аспектов коммуникации выглядят наиболее очевидными. То, о чем будет сказано, касается некоторых видов из трех групп позвоночных, именно ящериц, птиц и млекопитающих.

### **Контактное поведение у горных агам рода *Laudakia***

Для этих ящериц характерно ярко выраженное контактное поведение. Оно зафиксировано у четырех видов этого рода, образ жизни которых удалось изучить достаточно детально. Но наиболее полные сведения по этому вопросу получены для двух видов — агам кавказской и хорасанской<sup>8</sup>.

---

<sup>5</sup> Arnold 1977.

<sup>6</sup> Asay et al. 2005.

<sup>7</sup> Marquez, Verrel 1991.

<sup>8</sup> Панов, Зыкова 2003.

Это территориальные виды, живущие замкнутыми семейными ячейками — моногамными или, чаще, полигинными. Между самцом и самками, живущими на его территории, складываются многолетние персонализированные отношения. Тесные контакты между разнополыми членами семейной группы поддерживаются не только в период размножения, но и в другие сезоны года, включая, возможно, и время зимовки. В период размножения самец постоянно ночует в общем убежище со своей единственной самкой (в моногамных семейных группах) или с одной из них («фавориткой»), если их несколько в группе.

На существование тесных персональных связей между самцом и самкой указывает их поведение в момент выхода утром из ночевочного убежища. Ящерицы выходят из убежища более или менее синхронно. Покинув убежище, агамы значительное время (до часа и более) остаются у его входа, принимая солнечные ванны. При этом они зачастую лежат, соприкасаясь друг с другом, то есть какое-либо стремление сохранить индивидуальную дистанцию, бесспорно, отсутствует.

На протяжении дня поведение самца и его самок, ночующих совместно, в общем, мало согласовано. Они покидают место ночевки, как правило, одновременно и направляются на кормежку по собственным маршрутам. Однако началу кормовой активности нередко предшествует своеобразная церемония ухаживания старшей самки-фаворитки за самцом. Если помимо нее здесь же присутствует по крайней мере еще одна («младшая») самка, она также может ухаживать за самцом, но лишь после того, как старшая окажется на расстоянии не менее 4—5 м от самца (в противном случае возможно нападение старшей самки на младшую). Аналогичные церемонии ухаживания в дальнейшем можно наблюдать в течение всего дня, причем в них поочередно могут принимать участие все самки семейной группы, включая и тех, которые не связаны с самцом совместной ночевкой.

Такого рода церемонии можно наблюдать с ранней весны до осени, вплоть до ухода ящериц на зимовку. У кавказской агамы *L. caucasia* за период исследований наблюдали 58 случаев ухаживания самок за конспецифическими самцами плюс 4 эпизода аналогичных контактов самки кавказской агамы с самцом хорасанской агамы *L. crythrogastera*. В 36 случаях удалось установить конкретный социальный контекст этих взаимодействий. Из них восемь имели место непосредственно после выхода партнеров с ночевки, один — перед уходом самца и самки в общее ночевочное убежище и 27 — в иных ситуациях. Именно,

при посещении самцом определенного «места свиданий» в пределах участка обитания данной самки, при посещении самкой самца на его излюбленном наблюдательном посту, при случайной встрече самки с самцом, когда он обследует территорию семейной группы.

«Места свиданий» — это излюбленные данной самкой возвышенные точки внутри территории группы (крупные валуны, скальные выступы и т. д.), где она чаще всего проводит жаркие часы дня, принимая солнечные ванны и обзревая окрестности. Такой пункт может не обязательно локализован в непосредственной близости от постоянного (ночевочного) убежища самки. Самец регулярно посещает эти пункты во время инспектирования своей территории — как в случае присутствия здесь самки, так и в ее отсутствие. В момент появления самца на «камне свиданий» самка обычно отбегает в сторону, а если самец активно пытается сблизиться с ней, прячется от него в ближайшей расщелине или в своем постоянном убежище. Если самец не преследует самку, оставаясь при этом на «камне свиданий», она несколько минут спустя возвращается к нему, и тут начинается церемония ухаживания.

В тех случаях, когда самка ухаживает за самцом на его излюбленном наблюдательном посту, инициатива целиком принадлежит ей. То же мы видим, если самка издали замечает самца, обследующего свой участок. Она перестает кормиться и, когда самец в очередной раз задерживается на каком-либо валуне для осмотра местности, сближается с ним и вовлекает его в церемониальное взаимодействие. В такой ситуации поведение самки выглядит как акт приветствия социального партнера.

Минимальный промежуток между двумя церемониями, адресуемыми одной и той же самкой данному самцу, составляет 15 мин. Таков же минимальный временной интервал между ухаживаниями двух разных самок за одним и тем же самцом. В целом же церемонии ухаживания — это события сравнительно редкие, разделенные, как правило, интервалами в несколько часов.

В церемониях ухаживания могут принимать участие самки разного возраста, начиная с двухлетнего, когда они еще не вступили в пору половой зрелости. Очевидно, молодая самка начинает регулярно ухаживать за неким определенным самцом лишь после того, как окончательно выберет местоположение своего участка обитания. До этого возможны церемониальные контакты самки с двумя или более самцами-хозяевами соседствующих территорий.

Продолжительность ухаживания от момента сближения самки с самцом до ухода одного из партнеров варьирует от 30 с. до 8 мин. Взаимодействия можно подразделить на зачаточные (самка ползает на брюхе неподалеку от самца, не входя в телесный контакт с ним), незаконченные (короткие, включающие в себя 1—2 фазы прямого контакта) и завершенные, включающие в себя до пяти фаз, когда самка ползает по самцу. Эти фазы разделены паузами, во время которых самка проделывает движения «ползания на брюхе» подле самца или отбегает в сторону и некоторое время остается неактивной. В эти моменты она зачастую проделывает движения потирания щекой о субстрат (видео 13).

Фазы прямого телесного контакта длительностью от 30 с. до 3 мин. разделены паузами с аналогичным разбросом временных характеристик (5 с. — 3,5 мин.). Комплекс акций, именуемый «ползанием самки по самцу», не охватывает всего разнообразия ее действий. В тех взаимодействиях, где поведение самки представлено в полной форме, ухаживание обычно начинается с того, что самка, проделав непосредственно подле самца серию ползаний на брюхе, многократно пытается пролезть под самцом. При этом она заходит с разных сторон. Подползая к самцу сзади, самка стремится пролезть под корнем его хвоста, так что ее морда на короткое время оказывается плотно прижатой к анальной области самца. При подходе сбоку наблюдается успешная либо безуспешная попытка пролезть под брюхом самца и вылезти между его передними (из-под головы) либо задними лапами (в области клоаки). Обходя самца спереди, самка проползает вплотную под его головой, с усилием стремясь пролезть под грудь самца и вылезти между его лапами. В промежутках между этими акциями, которые воспроизводятся в быстром темпе и чрезвычайно эмоционально, она залезает на самца, двигаясь по его корпусу либо вперед, в сторону головы, либо назад, к основанию хвоста.

В завершение происходящего самка замирает, лежа на спине самца, головой к его голове, либо останавливается сбоку от него, опираясь на задние лапы и обхватив передними шею самца. В таком положении оба партнера могут оставаться в полной неподвижности довольно долго, до 2 мин. и более (видео 13). Иногда в этой ситуации самец начинает медленно двигаться, и тогда самка «едет на нем верхом». По окончании очередного тура описанных телесных контактов партнеры нередко лежат в распластанных позах вплотную друг к другу.



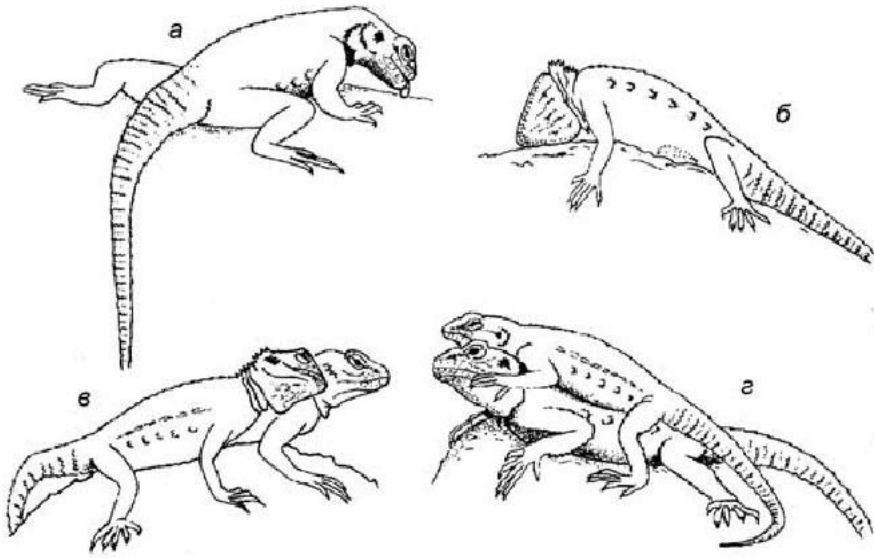


Рис. 3.2. Некоторые элементы сигнального и социального поведения кавказской агамы *Laudakia caucasia*.

а — самец ощупывает субстрат языком; б — самец потирает щекой о субстрат; в — самка потирает щекой о голову самца; г — другой момент ухаживания самки (сверху) за самцом. Из: Панов, Зыкова 3003

В ходе этих контактных взаимодействий самка может время от времени проделывать движения потирания щекой, на этот раз не о субстрат, а о покровы головы самца (рис. 3.2). Это обстоятельство свидетельствует в пользу предположения, что описанные акции самки играют роль полимодальных тактильно-ольфакторных сигналов. Изредка приходится наблюдать, как по окончании церемонии ухаживания, с уходом самца, самка прикасается языком к субстрату.

В норме самец первым прерывает церемонию ухаживания, стараясь покинуть место взаимодействия. Самка обычно преследует его, стремясь возобновить прямой телесный контакт. После окончательного ухода самца самка нередко проделывает в последнем пункте его пребывания серию движения ползания на брюхе (видео 13).

В момент ухаживания за самцом самка может находиться в самых разных физиологических состояниях. Интересно, что описанные взаимодействия *никогда* не ведут к попыткам самца спариться с самкой. Отсутствие видимой связи между возрастом самок и предполагаемым уровнем половой мотивации, с одной стороны, и характером их участия в церемониях ухаживания — с другой, говорит о том, что эти

взаимодействия не относятся к сфере полового поведения. Сказанное наводит на мысль, что эти взаимодействия направлены, главным образом, на установление и поддержание устойчивых персональных связей между разнополыми членами семейной группы.

Отрывочные наблюдения над другими видами ящериц, не родственными горным агамам (например, за живородящей *Lacerta vivipara*), и змеями (водяной уж *Natrix tessellata*)<sup>9</sup> говорят о том, что контактное поведение, хотя и не в столь экстравагантной форме, может быть достаточно широко распространено в отряде чешуйчатых рептилий.

### Контактное поведение у птиц

Среди пернатых наиболее распространенная форма прямого телесного контакта — это так называемый аллопрининг<sup>10</sup>. Это взаимодействие, обычно между двумя особями, в ходе которого одна из них перебирает клювом оперение другой. Они обе могут проделывать это поочередно или одновременно.

Аллопрининг наблюдается далеко не у всех видов птиц. К. Харрисон, обобщивший данные по этому вопросу, известные к середине прошлого века, показал, что явление имеет место у видов, принадлежащих к 19 отрядам птиц из 28, то есть лишь в половине из них<sup>11</sup>. Да и там распределение видов, практикующих аллопрининг, крайне неравномерно. Среди Неворобьиных, например, в 4 отрядах из 27 эта форма поведения свойственна всем входящим в них видам. В других 23 отрядах аллопрининг характерен лишь для представителей отдельных семейств, причем в части из них он, опять же, наблюдается у всех изученных видов, тогда как в других семействах описан лишь у немногих.

Интересны различия в плане распространенности аллопрининга между наиболее молодым отрядом Воробьинообразных и всеми прочими, более древними эволюционно. В последних явление описано у представителей 26 семейств из 99 (26.3 %), а у Воробьинообразных — только у видов 12 семейств из 63 (19.0 %). При этом в первом подраз-

<sup>9</sup> Зыкова, Панов 1983.

<sup>10</sup> От греч. *allos* «другой, иной» и англ. *preen* «чистить оперение».

<sup>11</sup> Harrison 1965.

делении доля семейств, где аллопрининг практикуется всеми видами, составляет 16.2 % от числа всех семейств и 61.6 % от числа тех, где он описан хотя бы у части видов. Для Воробьинообразных соответствующие цифры таковы: 7.9 и 41.6 %. Эти ориентировочные подсчеты, сделанные мной на основании таблиц в статье Харрисона, наводят на мысль о редукции склонности к аллопринингу в эволюции птиц.

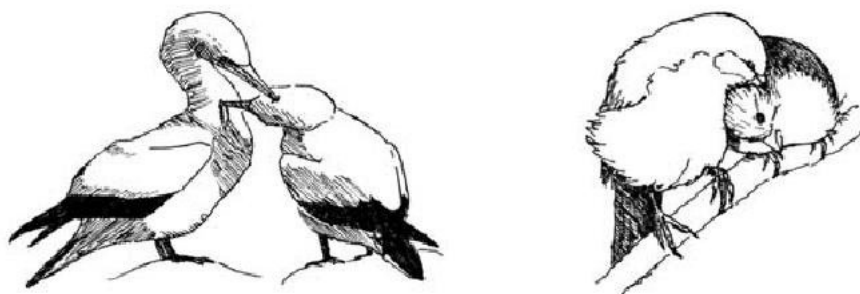


Рис. 3.3. Синхронный аллопрининг у олуши *Sula serrator* (а) и *Estrilda* sp. (б). По Warham 1958 и Kunkel 1959 соответственно, из: Harrison 1965

О том, так ли это, можно было бы судить более определенно, если наложить изложенные данные на филогенетическое древо класса птиц, чего до сих пор сделано не было. К сказанному следует добавить, что аллопрининг не описан у представителей наиболее архаичных четырех отрядов древненёбных птиц (страусы, нанду, казуары и киви) и у примыкающим к ним тинаму. В то же время он широко распространен у птиц столь разного морфологического и экологического облика, как, например, пингвины и совы. При этом замечательно то, что позы, принимаемые партнерами по аллопринингу, чрезвычайно сходны у всех видов, где он имеет место, например у попугаев (видео 39) из Неворобьиных и кустарниц из Воробьинообразных. Это указывает на высокий эволюционный консерватизм моторики, используемой при таких взаимодействиях. Манипуляции клювом активного партнера у всех без исключения видов из 27 отрядов, для которых описан аллопрининг, направлены на оперение головы, плюс в 20 из тех же отрядов чистке подвергается также оперение шеи (рис. 3.3). Прочие участки тела подвергаются манипуляциям сравнительно редко и в разной степени у разных видов<sup>12</sup>.

<sup>12</sup> Например, в отряде Попугаеобразные активный партнер перебирает клювом перья головы и шеи партнера у видов, относящихся к родам *Amazona*,

Аллопрининг в норме сопровождается начальными этапами формирования брачных пар. Но наиболее характерен он для видов с коммуналной системой гнездования (тимелии Timaliidae, австралийские славковые Malurinae, белоголовые сорокопуды рода *Eurocephalus* и др.). Здесь в эти взаимодействия вступают особи разных полов. Как уже было сказано в главе 1, у этих «контактных» видов аллопрининг служит механизмом консолидации группы и, в ряде случаев, средством поддержания социальной иерархии.

У некоторых видов, живущих долговременными моногамными парами (стервятник *Neophron percnopterus*, клушица *P. pyrrhocorax*, галка *Corvus monedula*), взаимная чистка оперения входит регулярно в репертуар общения между половыми партнерами. У попугаев в роли активного партнера чаще выступает самец. У зебровой амадины *Taeniopygia guttata* в эксперименте легко сформировать гомосексуальные пары. Поведение их партнеров практически не отличается от того, что мы видим в нормальных гетеросексуальных парах. Так, число сеансов аллопрининга за 10 мин. составляет в среднем в нормальных парах  $1.01 \pm 2.72$ , в парах самец-самец  $1.91 \pm 5.40$ , в парах самка-самка  $0.95 \pm 2.33$  (различия статистически недостоверны)<sup>13</sup>.

«Контактные» и «дистантные» виды. К первой из этих категорий относятся пернатые, для которых пребывание взрослых особей в прямом телесном контакте оказывается нормой. Примерами могут служить, во-первых, виды, образующие группировки типа коммун (такие как кустарницы рода *Turdoides*), и, во-вторых, те, что живут моногамными парами, которые вне периода гнездования объединяются в стаи более или менее постоянного состава (большинство видов попугаев; видео 39). У дистантных же видов во взаимоотношениях особей постоянно доминирует принцип поддержания индивидуальных дистанций.

Дж. Спаркс<sup>14</sup> обратил внимание на существование такого типа пространственных отношений у птиц, которые можно рассматривать как своего рода промежуточные между свойственными контактными

---

*Agapornis* и *Melopsittacus*. У видов из родов *Aratinga*, *Brotogeris*, *Ara* и *Cacatua* эти манипуляции направлены также на крылья и хвост (Seibert 2006).

<sup>13</sup> Elie et al. 2011.

<sup>14</sup> Sparks 1964.

и дистантным видам. Он изучал поведение красных амадин *Amandava amandava*<sup>15</sup>, которым свойственно пристрастие к стайному образу жизни. Скрытые наблюдения велись за группой из девяти птиц, содержащихся в большой вольере. Оказалось, что из 36 возможных вариантов контакта регулярно реализуются только семь.

Иными словами, не все амадины, постоянно живущие бок о бок друг с другом, могут легко и беспрепятственно вступать в телесный контакт. Минимальная индивидуальная дистанция между теми из них, которые не склонны к этому, составляет 6—10 см. По контрасту с этими «нелюдимами», некоторые особи формируют так называемые *контактные группы*, весьма постоянные по составу. Чаще такая группа состоит из двух-трех птиц, которых во время отдыха постоянно можно видеть неподвижно сидящими на веточке вплотную друг к другу. Такое поведение зоологи называют «скучиванием».

Более того, группа особей, склонных к телесному контакту во время отдыха, представляет собой некую ячейку, все члены которой демонстрируют общий ритм жизнедеятельности — все они одновременно чистят оперение, кормятся, спят.

Члены контактной группы держат всех прочих членов стаи на расстоянии. В этих случаях соблюдается принцип индивидуальных дистанций. Интересно, что птицы, сидящие тесной компанией, часто оказываются притягательными для некоторых других, которые не являются ее постоянными членами. При попытке такой посторонней особи присоединиться к контактной группе, она может, в принципе, достичь желаемого. Приземлившись сантиметрах в пятнадцати от отдыхающей группы, птичка пытается приблизиться к ней, но, преодолев две трети расстояния, неожиданно получает отпор от ближайшего к ней члена коллектива. Но ей удастся осуществить свои намерения, если она примет характерную позу «приглашения к чистке пера». Птица распушает оперение и, преодолев «запретную зону», присоединяется к контактной группе. При этом потенциальный агрессор, вместо того чтобы напасть на пришельца, начинает покорно перебирать клювом распушенное оперение его горла или затылка.

Чем же определяется состав подобных «контактных» групп? Оказывается, большую, хотя и не исключительную, роль здесь играют мотивы сексуального оттенка. Самцы в ярких брачных нарядах, как

---

<sup>15</sup> Ткачики семейства Estrildidae.

правило, избегают вступать в контакты друг с другом. Самка наиболее охотно контактирует с самцом, активно ухаживающим за ней, но при этом остается в паре со своим постоянным партнером, который обычно ведет себя менее эмоционально. Таким образом, взаимоотношения с «чужаком» есть не что иное, как «легкий флирт», — они не имеют непосредственной связи с размножением. Такого рода контакты получили название «социосексуальных».

Контакты, подобные описанным для амадин, можно наблюдать даже в сфере межвидовых отношений. Он имеют место между особями видов, практикующих гнездовой паразитизм, и теми, в гнезда которых те подбрасывают яйца. Если хозяин гнезда застает самку-паразита при попытке отложить яйцо в эту колыбель, та может принять позу приглашения к чистке оперения. Предполагают, что эта акция блокирует агрессивность собственника гнезда, что позволяет паразиту осуществить задуманное<sup>16</sup>.

Как видно из рис. 3.4, позы, о которых идет речь, во многом аналогичны тем, которые мы наблюдаем в преддверии аллопрининга у коммунальных видов птиц, таких, например, как джунглевые кустарницы *Turdoides striatus*, о которых речь шла в главе 1. Там говорилось о социально регулируемом явлении «предоставления услуг» одними членами замкнутой группы (коммуны), которое теснейшим образом связано с установлением и поддержанием иерархических отношений между ее членами.

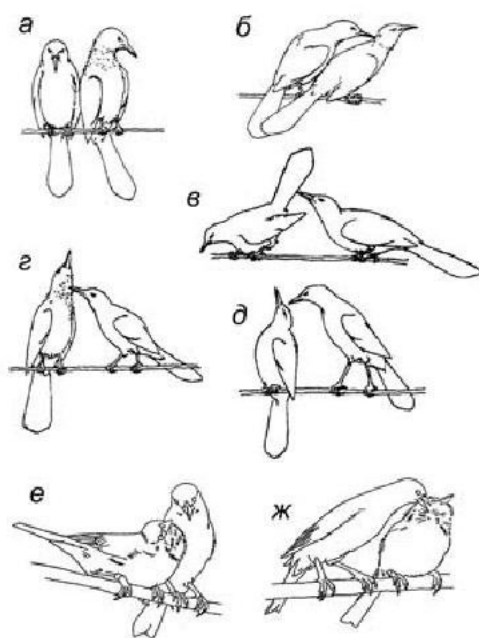


Рис. 3.4. Позы при аллогруминге у джунглевых кустарниц *Turdoides striatus* (а—д). Внизу — позы приглашения к чистке оперения, принимаемые паразитической воловьей птицей *Molothrus badius* (ж — слева, е — справа) перед трупиалом *Agelaius ruficapillus*. Из: Gaston 1977 (а—д), Selander, La Rue 1961 (ж, е)

<sup>16</sup> Selander, La Rue 1961.

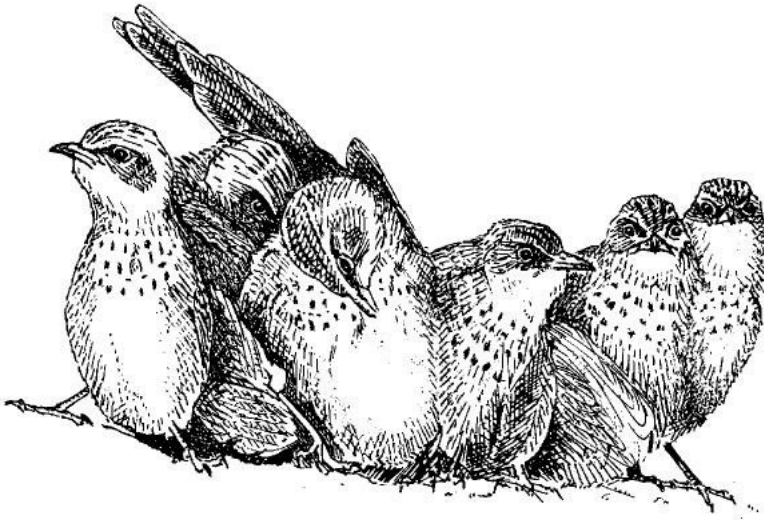


Рис. 3.5. Скучивание у кустарниц *Turdoides squameiceps*. Из: Grzimek 1972

Таким образом, можно видеть, что прямой телесный контакт между особями у видов, живущих сплоченными группами, служит необходимым звеном в регулировании взаимоотношений между членами такого объединения. У амадин, в частности, он способствует, во-первых, установлению устойчивых персональных связей (скучивание) и, во-вторых, снижению уровня антагонизма между теми особями, индивидуальные связи которых не столь определены (аллопрининг).

Обращаясь к явлению, именуемому скучиванием, следует сказать, что в наиболее яркой и экстравагантной форме оно проявляется у видов с коммунальной формой социальных отношений. Так, в некоторые дни перед восходом солнца все члены группы кустарниц *Turdoides squameiceps* сбиваются на земле в тесную кучку, причем каждый старается занять место в самой середине, всеми силами проталкиваясь туда. Во время этой церемонии, продолжающейся обычно несколько минут, некоторые ее участники лихорадочно перебирают клювом собственное оперение (рис. 3.5).

В заключение этого краткого обзора по теме контактного поведения у птиц необходимо сказать два слова о роли тактильных сигналов как триггеров к началу копуляции. Так у пяти видов лебедей самец и самка совершают в преддверии спаривания синхронные погружения в воду головы и шеи, находясь на расстоянии менее метра друг от друга. И лишь в момент случайного соприкосновения

их тел самец начинает садку (видео 40). Исключение из этого правила мы видим лишь у черного лебедя *Cygnus atratus*, где партнеры проделывают описанные нырки в постоянном телесном контакте друг с другом (видео 41).

### Контактное поведение у млекопитающих

Об этом довольно много было сказано в главе 1 в отношении грызунов (сурки) и приматов. Контактные взаимодействия, основанные на тактильной положительной стимуляции партнеров, широко распространены и в ряде других отрядов млекопитающих. Всюду, где эти явления имеют место, они обычно рассматриваются в качестве внешнего выражения глубинной социальной структуры группировки, в частности — иерархических отношений, существующих между ее членами.

Впрочем, контактам типа аллогрумминга приписывают подчас и несколько иные функции. По словам Дж. Калхауна, крысенок, недавно оставивший гнездо, передвигаясь по колонии, без опаски контактирует со всем ее членами, обнюхивая их нос к носу и вступая с ними в аллогрумминг. В первые три месяца жизни он застрахован от нападений и укусов со стороны взрослых животных, несмотря на то что, ведя себя таким образом, пренебрегает сложившимися в сообществе иерархическими отношениями. По мнению автора, это как раз тот способ действий, который дает возможность молодой крысе приобрести социальный статус, отвечающий ее физическим данным, и одновременно способствует накоплению у животного раннего сексуального опыта<sup>17</sup>.

У сурикат *S. suricatta* (отряд Хищные, семейство Мангустовые Herpestidae), живущих замкнутыми группировками типа коммун,  $\alpha$ -самка чаще чистит шерсть молодых подчиненных особей, чем более взрослых<sup>18</sup>. Поэтому предполагается, что это ее поведение можно рассматривать в качестве продленного эффекта проявления родительских мотиваций<sup>19</sup>. В коммунах обезьянок уистити *Callithrix jacchus* частота

---

<sup>17</sup> Calhoun 1963.

<sup>18</sup> У сурикат наблюдаются акты скупивания, подобные тем, которые мы видели у птиц кустарниц.

<sup>19</sup> Kutsukake, Clutton-Brock 2006.



контактов типа аллогрумминга резко возрастает спустя неделю после разрешения родами  $\alpha$ -самки. Еще около двух недель члены родительской пары регулярно вступают в такие взаимодействия, причем активным партнером в большинстве случаев оказывается самец. Но затем самка неожиданно начинает отказываться от участия в аллогрумминге, а вместо этого все чаще проявляет готовность к спариванию<sup>20</sup>.

В стадах домашних коров (отряд Парнокопытные) численностью до двух-трех десятков особей не удалось обнаружить отчетливой связи между частотой актов аллогрумминга и иерархическим ранжированием внутри группы, которое здесь выражено в сравнительно небольшой степени. Партнерами по взаимным вылизываниям шерсти чаще оказываются коровы, родившиеся в близкие сроки, родственные друг другу и проводящие больше времени вместе во время пастбы. Иными словами, в основе этого поведения лежат скорее аффилиативные (дружеские) связи между особями<sup>21</sup>.

*Контактное поведение представителей отряда Непарнокопытные.* Здесь я приведу результаты систематических наблюдений над поведением одичавших ослов, образ жизни которых не отличается, в принципе, от свойственного их диким предкам *Equus asinus*<sup>22</sup>. В изученной локальной популяции присутствовали несколько пространственно изолированных семейных групп. Каждая привязана к территории, охраняемой самцом, и включает в себя, помимо него, от одной до трех самок с их полувзрослыми отпрысками и детенышами данного года рождения. Кроме того, значительное число самцов, не обладающих территориями, объединяются в холостяцкие стада непостоянного состава<sup>23</sup>. Крупное стадо может расщепляться на более мелкие

---

<sup>20</sup> Rothe H. 1974.

<sup>21</sup> Sato et al. 1993; Val-Laillet et al. 2009.

<sup>22</sup> Панов, Зыкова 1985.

<sup>23</sup> Детеныш-самец, временно отходя от матери, часто вступает во взаимодействия с самцами-холостяками. Играя с полувзрослыми самцами, он на 2-й год жизни все чаще покидает мать, и эти отлучки становятся все более длительными. Уход молодого самца от матери в холостяцкое стадо происходит не одновременно, но представляет собой длительный и постепенно развивающийся процесс. Самцы, недавно покинувшие матерей, могут, по-видимому, образовывать небольшие временные группы в стороне от основного холостяцкого стада.

группы (от двух до 17 особей) без видимых причин или в тот момент, когда группу пытается изгнать со своего участка территориальный самец.

Некоторые самцы-холостяки часть времени ходят поодиночке. Среди них есть особи, обычно сексуально инактивные, тогда как другие постоянно пытаются контактировать с самками из семейных групп. В некоторых случаях самцы держатся попарно в стороне от основной массы холостяков, оставаясь неподалеку друг от друга и после прихода в холостяцкое стадо. Однако долговременных персональных связей между холостяками выявить не удалось. В итоге можно констатировать, что перед нами аморфные агрегации особей, лишённые какой-либо устойчивой внутренней структуры и уж точно не располагающие системой иерархических отношений. И это понятно, поскольку в стаде обычно отсутствует какая-либо почва для конкуренции.

При этом неожиданностью оказалось обилие прямых тактильных контактов между членами таких объединений. Индивидуальные дистанции, как правило, незначительны, животные постоянно вступают в телесные контакты во время взаимного обнюхивания, аллогрумминга и гомосексуальных садок. В последнем случае роли активного и пассивного партнера быстро меняются, и садка как таковая едва ли может служить здесь средством доминирования, как это имеет место, например, в группировках приматов. Удивительным кажется чрезвычайная редкость агрессивности в ответ на бесцеремонное нарушение границ персонального пространства.

Помимо аллогрумминга, обычные проявления контактного поведения состоят в следующем. Одно животное перебрасывает шею через холку другой особи или кладет голову подбородком на круп (реже — на спину) другой (рис. 3.6). Обе эти акции, особенно последнюю, можно наблюдать как во взаимодействиях между самцами-холостяками, так и в качестве прелюдии к спариванию (видео 43).

Аллогрумминг часто можно наблюдать в парах мать — отпрыск. Помимо постоянных взаимодействий с матерью, годовалые особи часто вступают во взаимодействия друг с другом (на почве игр и сексуального поведения) и нередко — с самцами из холостяцкого стада. Молодые самцы, еще находящиеся при матерях, часто подолгу играют друг с другом. Игра включает в себя борьбу (во многих случаях — с попытками укусить партнера), взаимные садки и погони.

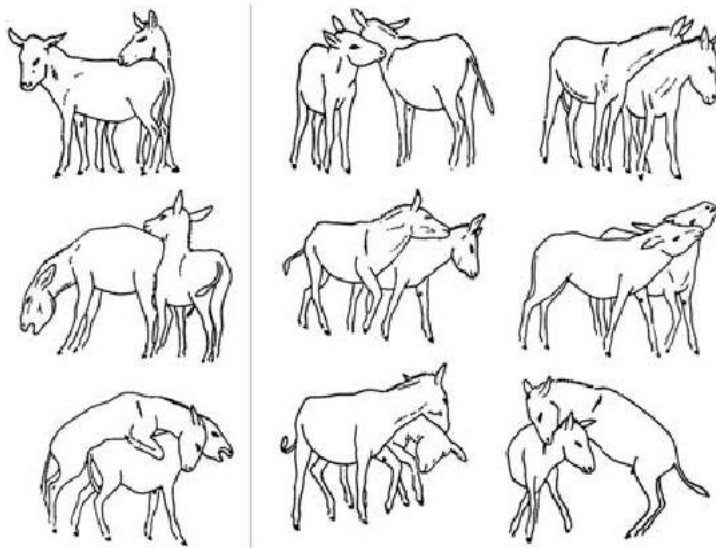


Рис. 3.6. Контактное поведение ослов *Equus asinus*.

Слева вверху одиночный самец кладет голову на круп холостяка, прежде чем сменить его в роли опекуна группы самок. Ниже — контакт годовалого самца с самкой, принявшей предсовокушительную позу, и начало садки. Справа, верхний ряд — разные варианты прямого телесного контакта между матерью и годовалым отпрыском: аллогруминг (слева), перекидывание головы через холку партнера (справа); средний и нижний ряды — то же, между годовалыми самцами: игровая борьба и насильственная садка сбоку во время игры (внизу справа). Из: Панов, Зыкова 1985

Детеныши-самцы нередко взаимодействуют и с взрослыми холостяками. Обычно эти взаимодействия включают в себя взаимные обнюхивания и такие действия со стороны взрослых самцов, которые очень напоминают игровое поведение. Однако, поскольку при этой ритуальной борьбе силы партнеров явно не равны, годовик обычно вскоре уходит от взаимодействия, возвращаясь к своей матери. Взрослые холостяки часто делают насильственные садки на годовиков, что также заставляет последних опасаться их общества. Некоторые годовики особенно часто являются объектами насильственных садок — как со стороны других годовиков, так и взрослых холостяков.

Последовательность действий при встрече двух самцов-годовиков обычно выглядит в схеме следующим образом: кратковременный телесный контакт — игровая борьба — гомосексуальная садка, которая часто (хотя и не всегда) сопровождается эрекцией у одного или обоих партнеров, — реципрочная садка — попытка одного из партне-

ров уйти от взаимодействия и преследование его другим партнером — борьба с игровыми укусами, которые зачастую становятся гораздо более серьезными. Вообще говоря, обнаруживаются все варианты переходов между комфортной (аллогруминг), игровой и сексуальной активностями, причем игра во многих своих звеньях имитирует также комплексы агонистического поведения и временами переходит в более жесткие формы, напоминающие умеренную агрессию (рис. 3.6 справа).

Таким образом, в данном случае мы видим отсутствие сколь угодно резких и однозначных границ между моторными комплексами, тесно связанными, на первый взгляд, с разными и, казалось бы, достаточно специфическими активностями. Отсюда — значительные трудности не только в разграничении разных типов активности, но и в оценке преобладающих в данный момент мотиваций, а также знака взаимодействия (нейтральное, позитивное или негативное). Именно в последнем пункте особенно велика опасность субъективных, наивно-антропоморфических оценок.

*Еще о контактном поведении приматов.* Из сказанного ранее в главе 1 очевидно, что в группировках приматов аллогруминг представляет собой одно из самых важных звеньев коммуникативных процессов. Взаимодействиям такого рода отдается существенная часть временного бюджета. Например, в семейных группах белорукого гиббона *Hylobates lar* они занимают 5.2 % от времени дневной активности. Для этого вида установлено, в частности, что одной из главных функций аллогруминга оказывается гигиеническая: наиболее часто активный партнер манипулирует с теми участками поверхности тела другого (например, его спины), доступ к которым затруднителен для ее чистки самой обезьяной<sup>24</sup>.

В недавнем обзоре обширнейшей литературе о роли аллогруминга в социальных отношениях у приматов Г. Шино пришел к выводу, что общими принципами этого явления у 14 разных видов служат повышенное внимание всех членов группы в отношении особей-доминантов (которые наиболее часто получают эти услуги от всех прочих) и реализация аффилиативных связей между родственными животными. При этом доступ к возможности участия в аллогруминге совместно с

---

<sup>24</sup> Reichard, Sommer 1994.

доминантом оказывается почвой для конкуренции между младшими по рангам<sup>25</sup>. Таким образом, подтверждается ранее высказанная идея, согласно которой аллогруминг представляет собой чрезвычайно многоплановый феномен, выполняющий множество различных функций. Среди них одной из важнейших многие считают его роль в снижении социального напряжения в группе, что служит механизмом минимизации эпизодов открытой агрессии<sup>26</sup>.

В частности, у шимпанзе аллогруминг, помимо своей главной функции поддержания и укрепления аффилиативных связей между особями, может играть важную роль при контактах совершенно иного типа. Очень часто его можно наблюдать в ситуациях конфликтов между самцами, даже таких, которые выглядят достаточно жесткими. Частота аллогруминга между двумя данными самцами может изменяться с изменением их рангов. Также и у самцов другого вида, близкого шимпанзе (бонобо *P. paniscus*), аллогруминг наблюдается в качестве средства примирения спустя некоторое время после агонистического взаимодействия между ними<sup>27</sup>.

При таком общем сходстве в поведении самцов этих двух видов наблюдаются и весьма существенные различия. Как видно из рис. 3.7, взаимодействия на почве аллогруминга гораздо более свойственны самцам шимпанзе, нежели самцам бонобо. Что касается самок, то здесь картина обратная: у бонобо они гораздо чаще, по сравнению с самками шимпанзе, взаимодействуют в сфере взаимного ухода за покровами.

Эти межвидовые различия обусловлены несходством в общих принципах социальной организации шимпанзе и бонобо. У обоих видов самцы привязаны к местам своего рождения, а самки с наступлением половой зрелости склонны к эмиграции в другие коммуны. Однако у шимпанзе именно коалиция родственных друг другу самцов служит основой целостности коммуны на длительных промежутках времени. У бонобо же тесные персональные связи устанавливаются между взрослыми самками<sup>28</sup>, и именно они составляют ядро коммуны, которое служит центром притяжения для самцов. Все это нахо-

---

<sup>25</sup> Schino G. 2001.

<sup>26</sup> Fischer, Geissmann 1990.

<sup>27</sup> Furuichi, Ihobe 1994.

<sup>28</sup> Как и у шимпанзе, они неродственны друг другу.

дит выражение в тех различиях, которые имеют место в предпочтениях при выборе партнеров по совместным «посиделкам», когда две особи подолгу остаются в непосредственной близости друг к другу (см. об этом в главе 1), а также компаньонов по аллогрумингу. Как и следовало ожидать после сказанного выше, у бонобо, в отличие от того, что характерно для шимпанзе, самки предпочитают чаще оставаться вблизи других самок, а самцы — неподалеку от своих матерей. Что касается самцов этого вида, то их поведение в этом плане примерно одинаково у обоих видов, несмотря на несклонность самцов бонобо вступать в альянсы с особями того же пола<sup>29</sup>.

У человека в контактном поведении доминирующую роль играют пальцы руки, в чем выражается присущая им способность к тонкому манипулированию, как и при выполнении самых разнообразных задач практического плана. Эти способности в эволюции приматов совершенствовались параллельно со становлением и развитием языка (глава 8). Принимая во внимание ту поистине фундаментальную роль, которую тактильная модальность играет в отношениях между родителями и их детьми у людей, а также в половом поведении человека («голой обезьяны», как образно назвал наш вид Д. Моррис<sup>30</sup>), напрашивается мысль о самоценности прямых телесных контактов. В них воплощается имманентное стремление индивидов оставаться какое-то время в интимной близости с себе подобными. С этой точки зрения все прочие «функции» контактного поведения выглядят как вторичные по отношению к этой основной.

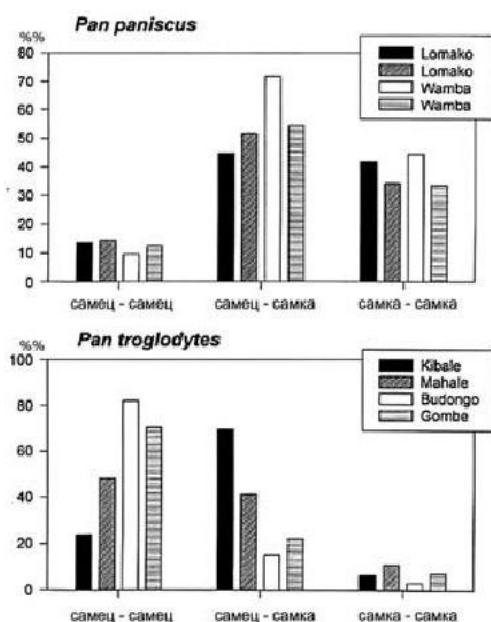


Рис. 3.7. Различия в частоте аллогруминга между особями разных полов в локальных популяциях шимпанзе и бонобо. Из: White 1998, с изменениями

<sup>29</sup> Furuichi, Ihobe 1994.

<sup>30</sup> Morris 1968.

## ГЛАВА 4. ЗРИТЕЛЬНОЕ ОБЩЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Визуальный канал связи организмов с внешней средой формируется на самых ранних этапах филогенеза. Способность к направленным перемещениям в световом градиенте (положительный или отрицательный фототаксис) мы встречаем уже у одноклеточных организмов — жгутиковых и простейших. Существует даже гипотеза, что светочувствительность могла существовать много раньше, еще у прокариот цианобактерий, где ее субстратом были некие органеллы типа хлоропластов, и что последние оказались в составе первых эукариотических клеток в результате процессов симбиогенеза<sup>1</sup>. Однако лишь с появлением дифференцированного глаза, то есть специализированного органа, имеющего к тому же *представительство в мозге*, стало возможным восприятие сложно структурированных объектов и воплощение его в зрительные образы. Именно при всех этих условиях визуальный канал связи со средой становится одним из главных или даже основным проводником поступающей извне информации.

Среди животных с хорошо развитым зрением известны такие, для которых оно служит доминирующей модальностью в сфере приема средовых сигналов дальнего действия. Речь идет о видах с ограниченными возможностями слуха и хеморецепции, к числу которых, в частности, относятся некоторые ящерицы. Однако, как уже было сказано ранее и показано на ряде примеров в главе 2, правилом в животном мире является одновременное поступление средовой информации сразу по нескольким каналам связи. Именно это обеспечивает форми-

---

<sup>1</sup> Gehring 2004. Согласно теории симбиогенеза (также эндосимбиоз), такие структуры эукариотической клетки, как, например, митохондрии и пластиды, первоначально были самостоятельными бактериальными организмами, а затем «поселились» в клетках эукариот.

рование у особи-приемника сложного полимодального образа воспринимаемого объекта. Примерами полимодальных сигналов дальнего действия, сочетающих в себе оптические и акустические стимулы, могут служить саморекламирующие полеты самцов у многих видов птиц (рис. 4.1).

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

Наряду с параллельным использованием разных модальностей при эманации и приеме коммуникативных сигналов возможна также быстрая смена доминирующих модальностей по ходу взаимодействия. Мы уже видели, что у дневных бабочек самцы обнаруживают потенциального полового партнера с помощью зрения. Однако, поскольку фасеточный глаз насекомого может давать приемлемое по четкости изображение объекта лишь при восприятии на небольших расстояниях, начальная реакция самца зачастую бывает ошибочной, так что он нередко устремляется в погоню за особями других видов бабочек. Адекватное опознавание преследуемого насекомого осуществляется только на короткой дистанции, и здесь, наряду с оптическими стимулами, важная роль принадлежит уже и ольфакторным. Наконец, если опознанным объектом оказалась самка своего вида, дальнейшее взаимодействие ее с сам-

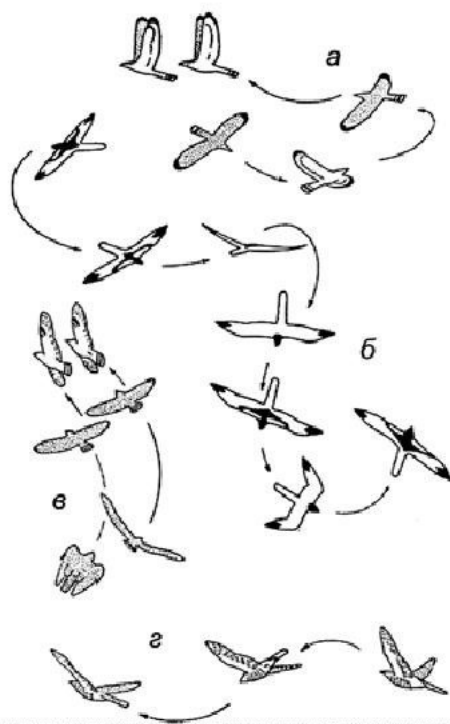


Рис. 4.1. Демонстративные полеты четырех видов хищных птиц.

а — хохлатый осоед *Pernis ptilorhynchus*; б — пегий лунь *Circus melanoleucus*; в — сарыч *B. buteo*; г — малый перепелятник *Accipiter virgatus*. Из: Панов 1973



цом осуществляется с использованием преимущественно химического и тактильного каналов, хотя и зрительные стимулы в это время в какой-то мере сохраняют свое значение<sup>2</sup>.

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

Две названные особенности визуального канала передачи и приема сообщений (а именно — экстренность действия и отсутствие быстрой затухаемости) имеют принципиальное значение для понимания фундаментальных свойств зрительного общения. Коль скоро уже само появление конспецифической особи в поле зрения другой оказывается началом коммуникативного акта, а дальнейшее его развитие идет на основе наблюдений каждой из них за поведением партнера, коммуникация выступает здесь в качестве процесса преимущественно континуального. Понимание этого факта ведет к уходу от традиционной этологической модели, описывающей визуальное общение как диалог, построенный на сигнализации стереотипными позами (так называемыми демонстрациями), каждая из которых обладает своим собственным значением — наподобие содержательных высказываний в языке человека. Другой важный недостаток этого традиционного подхода состоит в том, что при анализе обмена информацией в момент взаимодействия эти квазидискретные перечни сигналов разных модальностей исследователи склонны рассматривать вне связи друг с другом.

На смену этим воззрениям в последние десятилетия приходят существенно иные. Удачной иллюстрацией этих новых представлений о структуре визуальных связей в сообществах животных могут служить результаты исследования коммуникации у африканских мартишек гусаров *Eritrocebus patas*<sup>3</sup>. Эти авторы выделяют два класса взаимодействий — формализованные (основанные на обмене сигналами типа демонстраций) и неформализованные. К числу послед-

---

<sup>2</sup> Тинберген 1970.

<sup>3</sup> Rowell, Olson 1983.

них относится широкая группа явлений, которую можно определить общим термином «визуальный контакт»<sup>4</sup>, а также случаи пребывания особей в тесной близости друг к другу, не сопровождаемые какими-либо специфическими позами. Т. Роуэлл и Д. Олсон<sup>5</sup> пришли к выводу, что структура группы зиждется в основном на неформализованных взаимодействиях. Авторы подчеркивают важность постоянного сканирования каждой особью своего социального окружения, то есть деятельности всех обезьян, находящихся в ее поле зрения. При этом каждый член группы и сам ориентируется как на характер, так и на интенсивность зрительного сканирования пространства окружающими животными. На этой почве происходит постоянно идущее регулирование расположения каждого индивида относительно всех прочих в пространстве. Что касается формализованных взаимодействий, то они отмечены лишь в 13 % всех тех случаев, когда две особи входили в непосредственный контакт друг с другом, причем исход этих контактов оказался наименее предсказуемым. Роуэлл и Олсон подчеркивают, что демонстрации наблюдались в основном в ситуациях напряженности (фрустрации), которые отнюдь не являются определяющими в жизни красных обезьян.

Итак, целостность группы и согласованность действий слагающих ее особей поддерживаются на основе непрерывных взаимонаблюдений. Постоянный зрительный контакт между особями и их взаимная ориентация на весь континуум поведения сочленов по группе было предложено называть «структурой внимания»<sup>6</sup>. В настоящей работе для данного круга явлений мы в дальнейшем будем использовать термин «зрительное сигнальное поле»<sup>7</sup>. Это понятие охватывает как непосредственные зрительные связи между особями, так и визуальные стимулы, поступающие от следов прошлой деятельности животных и от особо значимых для них точек в уже освоенной ими местности — так называемых «центров социальной активности»<sup>8</sup>. Примерами последних могут служить закрепленные в ходе предыдущих взаимодействий места антагонистических контактов соседей на

---

<sup>4</sup> Панов 1978/20.

<sup>5</sup> Rowell, Olson 1983.

<sup>6</sup> Chance, Jolly, 1970.

<sup>7</sup> Наумов 1977; Наумов и др. 1981.

<sup>8</sup> Панов 1978.

общей границе их территорий, традиционные пункты сбора особей разных полов для копуляции и т. д.

Выделение видоспецифических зрительных сигналов из общего сенсорного фона ставит животное перед целым рядом проблем. Наряду с явлениями дифференциации стимулов здесь неизбежно имеют место и процессы генерализации. Последние в ряде случаев приводят к стиранию резких граней между внутривидовой и межвидовой коммуникациями. Примером может служить межвидовая территориальность, которая в смешанных популяциях близких видов функционирует наряду с территориальностью внутривидовой. Резкое снижение избирательности к оптическим релизерам<sup>9</sup> возникает в периоды половой депривации (например, у самцов перелетных птиц, занимающих будущие гнездовые участки задолго до прилета самок). В такого рода ситуациях у животных возникает устойчивое стремление к половым контактам с особями других видов и даже с неодушевленными предметами.

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

### **Пространственно-временная организация процессов зрительного общения**

Оптические сигналы могут быть подразделены на две категории: дистантные и действующие на коротких расстояниях. Простейшие физические соображения подсказывают, что первые обычно менее структурированы в своих деталях, чем вторые. Если на больших расстояниях значимым сигналом для особей-коммуникантов могут служить прежде всего силуэт и характер их локомоции, то на короткой дистанции количество дифференциальных признаков резко увеличивается, поскольку в их число могут, в принципе, входить уже осо-

---

<sup>9</sup> В этологической теории инстинкта релизеры — это стимулы, автоматически вызывающие определенный тип врожденных реакций у особи-приемника. Как выясняется (Rowland 1982; Hailman, 1983), степень такого автоматизма оказалась сильно преувеличенной в работах ранних этологов.

бенности окраски и тонкие детали двигательных реакций — такие, например, как движения глазного яблока у птиц (рис. 4.2) или мимика у млекопитающих<sup>10</sup>.

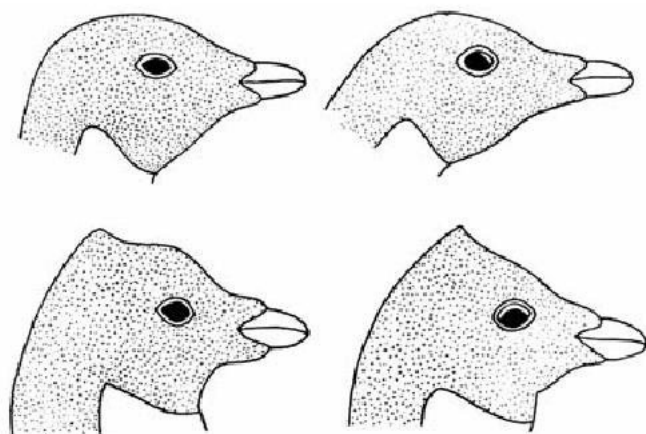


Рис. 4.2. Изменение контура головы и положения глаз у пингвина Адели *Pygoscelis adeliae* при внутривидовых взаимодействиях. Из: Ainley 1975

Дистантные сигналы и сигналы ближнего действия обслуживают разные временные этапы тех событий, которые можно рассматривать в качестве коммуникативных актов. Они организованы таким образом, что первая фаза дальнего визуального контакта сменяется фазой тесных взаимодействий на коротких расстояниях — вплоть до прямого тактильного контакта. Примером может служить взаимодействие самца и самки в период размножения. Здесь выделяются этапы: 1) обнаружения полового партнера, 2) сближения, за которым следует процесс формирования интегрированной группировки из двух особей, и 3) копуляции. Функция дистантных визуальных сигналов состоит в данном случае прежде всего в обнаружении половыми партнерами друг друга, после чего эти сигналы в той или иной мере уступают место сигналам ближнего действия. Однако роль дистантных визуальных сигналов ни в коей мере не ограничивается вышеназванной функцией. У видов, ориентирующихся в пространстве преимущественно с помощью зрения, дистантные сигналы оказываются главными, формирующими оптическое сигнальное поле, и в силу этого им принадлежит ведущая роль в становлении и поддержании пространственной структуры популяции.

<sup>10</sup> Для наблюдателя.

Дело в том, что у многих видов животных одним из важных условий «психологического комфорта» индивида является присутствие в сфере его восприятия других особей своего вида. Это одна из важных причин неслучайного, «пятнистого» распределения особей даже в относительно гомогенной среде. Такая тенденция к образованию агрегаций обычно находится в равновесии с другой, прямо ей противоположной, в основе которой лежит стремление индивида к сохранению относительной самоизоляции даже в пределах достаточно компактной группировки. В этом смысле дальняя визуальная связь между членами данной микропопуляции (или дема) служит постоянным регулятором пространственного взаиморасположения особей (а также их семей и других интегрированных ячеек) друг относительно друга. Конкретными средствами регулирования пространственных отношений могут служить как недифференцированные визуальные сигналы, обеспечивающие поддержание индивидуальных дистанций (например, между особями в перемещающейся стае), так и более специализированные средства сигнализации, которые относятся к категории территориального поведения.

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

1. Дальняя визуальная связь, в которую перманентно вовлечены многие члены данного дема. Она осуществляется в основном на базе неспециализированных сигналов, порождаемых самим фактом присутствия особей в поле зрения друг друга (иногда такие сигналы называют «тоническими»<sup>11</sup>). При более тесных эпизодических контактах между особями (которые большую часть времени поддерживают свою пространственную разобщенность) в силу могут вступать более дифференцированные сигналы, традиционно именуемые «агрессивными», «агонистическими», «угрожающими» или «территориальными». Все они в действительности в той или иной мере используются и в двух других сферах визуального общения, отраженных в ниже следующих рубриках.

2. Дальняя визуальная связь, обеспечивающая обнаружение полового партнера. Характер сигнализации в принципе тот же, что и во взаимодействиях предыдущего типа. Однако сами события обыч-

---

<sup>11</sup> Tavolga 1974.

но достаточно кратковременны и быстро перерастают во взаимоотношения, рассмотренные ниже под рубрикой 3. Важно отметить, что начальные этапы тесного взаимодействия половых партнеров часто обслуживаются сигналами типа агрессивных и территориальных.

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

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

### **Роль зрения в коммуникации животных на разных уровнях их морфофункциональной организации**

Чтобы обеспечить все те коммуникативные функции, о которых мы только что говорили, от органов зрения требуется не только способность давать адекватные изображения объектов, позволяющие надежно отличать разные их классы друг от друга, но и возможность дифференцированного *дистантного* восприятия жизненно важных стимулов. В эволюции эти две задачи решались последовательно. Первым шагом было формирование глаза, рисующего изображение, на основе первоначально примитивных светочувствительных образований, отличающих свет от темноты и позволяющих ориентироваться в световом градиенте. Превращение зрения в инструмент экстренной дистантной связи организма со средой потребовало гораздо большего времени, так что среди беспозвоночных лишь сравнительно немногие группы оказались обладателями этого инструмента, столь широко представленного у позвоночных.

Долгое время считали, что в разных подразделениях животного мира формирование глаз проходило независимыми путями, в соответствии с разными принципами. Однако в последние годы накопилось немало свидетельств того, что все ныне существующие типы строения глаза имеют общую основу. Это так называемый «протоглаз», обладание которым приписывают существам, именуемым урбилатериями. Время их существования относят к рубежу между геологическими периодами Эдикарий и Кембрий (570—555 млн лет назад). С использованием нового подхода — сравнительной биологии клеток — ученые приходят к выводу, что дивергенция строения и функционирования глаза шла путем комбинирования таких компонентов структуры, как особенности клеток разных типов (фоторецепторных, пигментных, выполняющих функцию линзы), особенностей трансляции полученных ими сигналов в мозг, механизмов их программирования и много другого. Важным моментом оказалась консервативная природа особого гена *рахб*, во многом контролирующего весь комплекс названных процессов<sup>12</sup>.

Колоссальное разнообразие характера зрительного восприятия в мире животных затрагивает не только такие параметры, как, например, острота зрения, но также резкие различия в оценках цветового спектра. В ходе эволюции цветовое зрение не раз возникало и утрачивалось в разных подразделениях животного царства. Так, приматы Старого Света обладают трихроматическим зрением (рис. 4.3г), которого лишены самцы почти всех виды обезьян Нового Света. Они, в отличие от самок, являются дихроматиками. Лишь у представителей одного рода обезьян этого региона (ревуны *Alouatta*) развилось, независимо от приматов Старого Света, равномерное трихроматическое зрение<sup>13</sup>. К сожалению, при изучении коммуникации животных исследователи не всегда отдают себе ясный отчет в том, что существа, с которыми они имеют дело, видят мир совсем не так, как сам наблюдатель.

Можно думать, что первоначально развитие дистантного зрения диктовалось не потребностями коммуникации, а межвидовых отношений. Именно поэтому на самых ранних этапах филогенеза наиболее совершенные глаза мы обнаруживаем у хищников, вынужденных активно разыскивать свои жертвы. Не исключено поэтому, что

---

<sup>12</sup> Arendt, Wittbrodt 2001; Arendt 2003; Gehring 2004.

<sup>13</sup> Vorobyev 2004.

использование зрения в качестве средства внутривидовой коммуникации у низших беспозвоночных оказалось вторичным по отношению к охотничьей и защитной функциям. Как мы увидим ниже, во многих случаях оно играет, по-видимому, лишь вспомогательную роль наряду с другими, главными модальностями (химической и тактильной), обслуживающими основные потребности внутривидовой коммуникации у низших беспозвоночных — в первую очередь встречу партнеров для полового размножения (см. примеры в главе 2).

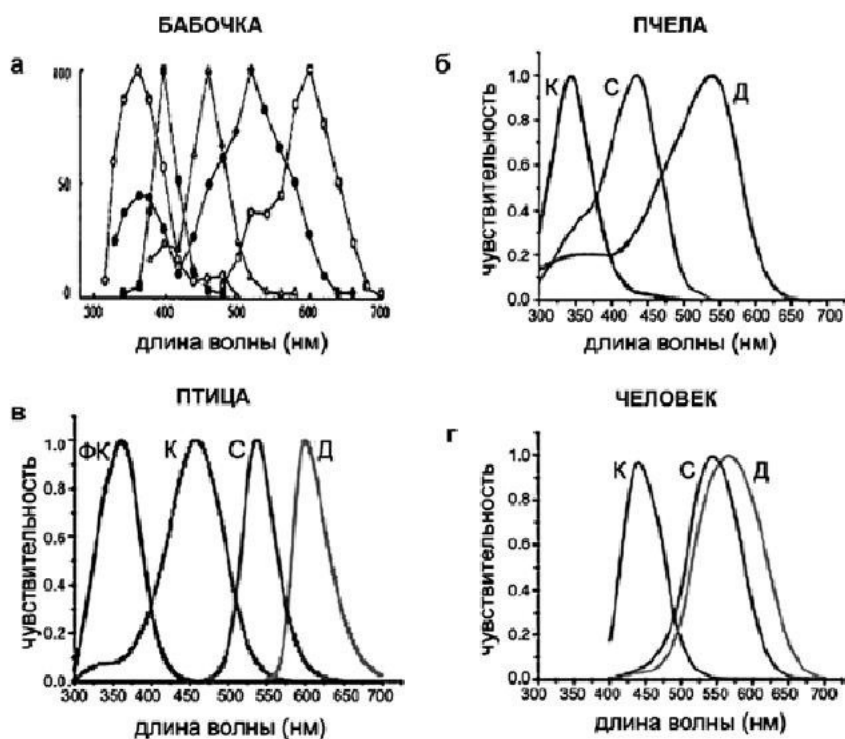


Рис. 4.3. Спектральная чувствительность фоторецепторов бабочки *Papilio xuthus* (а), пчелы (б), птицы — лазоревки *Parus caeruleus* (в) и человека (г). К, С, Д — пигменты, чувствительные соответственно к коротким, средним и длинным волнам. ФК — дополнительный коротковолновый пигмент птиц, ближе к фиолетовой зоне спектра. Из: Arikawa et al. (а), Vorobyev M. 2004 (б—г)

## Беспозвоночные

*Первые шаги.* Достаточно сложно устроенный глаз с хрусталиком встречается уже у некоторых представителей кишечнополостных (гидромедузы), однако маловероятно, чтобы этот орган выполнял



какую-либо иную роль, кроме повседневной ориентации в пространстве и обнаружения близкой опасности. Среди кольчатых червей развиты головные глаза имеются у многих пелагических полихет (сем. *Aphroditidae*, *Alciopidae*, *Syllidae*) и у представителей одного семейства олигохет (*Naididae*). У ряда полихет глаз снабжен хрусталиком и даже способен к аккомодации. У некоторых видов имеют место сложные глаза, отчасти подобные фасеточным глазам членистоногих. По словам В. Н. Беклемишева<sup>14</sup>, парные головные глаза полихет — это зрительный аппарат хищника. Вместе с тем он, вероятно, играет какую-то, скорее всего подчиненную, роль и в обеспечении встречи половых партнеров. В преддверии периода размножения бесполой бентосный червь отпочковывает на своем заднем конце цепочку половых особей, у каждой из которых головной конец с парой крупных глаз формируется еще до ее отделения от такой «линейной колонии». Отделяющиеся особи всплывают на поверхность моря, где акту спаривания предшествуют своеобразные брачные танцы самцов вокруг самок. Можно предполагать, что яркая видоспецифическая окраска самцов может в какой-то степени выполнять функции видового опознавательного признака и полового релизера.

*Моллюски.* Следует, однако, заметить, что яркая окраска животных и присутствие у них всевозможных структурных «украшений» совершенно не обязательно свидетельствуют о сигнальном значении этих признаков во внутривидовой коммуникации. В частности, среди моллюсков поразительное разнообразие форм и красок наблюдается как у видов с достаточно развитым зрением, так и у тех, которые практически лишены его. Своеобразные брачные игры, предшествующие копуляции у брюхоногих моллюсков (например, виноградной улитки *Helix pomatia*), визуальны структурированы с точки зрения наблюдателя, хотя сами участники этого взаимодействия получают взаимную стимуляцию через химический и тактильный каналы связи. Находят друг друга партнеры также в основном без участия зрения, поскольку сильная «близорукость» улиток позволяет им различать очертание предметов всего лишь на расстоянии порядка 1 см<sup>15</sup>. Даже бегство от специализированных хищников (таких, как моллюскоядный мол-

---

<sup>14</sup> Беклемишев 1964.

<sup>15</sup> Lind, 1976.

люск (*Conus*) стимулируется у брюхоногих в основном химическими стимулами<sup>16</sup>.

Некоторые брюхоногие моллюски в период размножения образуют тесные агрегации. У аплизии *Aplysia californica*, которая, подобно виноградной улитке, является гермафродитом, нередко можно наблюдать цепочки, включающие в себя до десятка и более копулирующих особей, большинство которых одновременно выступает и в роли самца, и в роли самки<sup>17</sup>. Показано, что формирование агрегаций у этих животных обязано не зрительным контактам, а действию химических сигналов феромонной природы, которые выделяются особыми железами ползательной подошвы<sup>18</sup>.

В отличие от растительноядных моллюсков с их слабым зрением, хищные формы обладают гораздо более совершенным зрительным аппаратом<sup>19</sup>. Среди них головоногие дают удивительный пример конвергенции в строении глаз с позвоночными. О высоких возможностях зрения осьминогов свидетельствует их способность к различению шаблонов разной формы и ориентации — например, круга и треугольника или вертикального и горизонтального прямоугольников<sup>20</sup>. Эти и ряд других фактов свидетельствуют о реальности внутривидовой визуальной коммуникации у головоногих моллюсков. По мнению Мойнайна<sup>21</sup>, в их поведении можно выделить стереотипные демонстрации, подобные таковым у позвоночных (рис. 4.4). Поскольку внутрипопуляционные взаимоотношения у головоногих в природе изучали лишь на весьма немногих видах<sup>22</sup>, вопрос о функциях таких сигналов пока что остается открытым. Большинство из них используется во время конфликтов с себе подобными и в качестве защиты против хищников. Изменения окраски наблюдаются также в половых взаимодействиях. Однако коль скоро это имеет место как у дневных форм, так и у видов с ночной активностью (в последнем случае лишь

---

<sup>16</sup> Berg 1974.

<sup>17</sup> Kandel 1980.

<sup>18</sup> Chase, Bouhanger 1978.

<sup>19</sup> Беклемишев 1964.

<sup>20</sup> Hinde, 1975.

<sup>21</sup> Moynihan 1975.

<sup>22</sup> См., например: Moynihan, Rodaniche 1982.



Рис. 4.4. Изменение окраски и положения щупалец у взрослых (а, б, г) и молодых (в) кальмаров *Sepioteuthis sepioidea*. Из: Moynihan 1975

непосредственно в момент копуляции<sup>23</sup>, ее роль в качестве релизера может быть в данном случае поставлена под сомнение. Интересно, что у осьминогов с их внутренним оплодотворением половой акт часто происходит без сближения самца и самки вплотную: самец при помощи специального щупальца (гектокотилия) помещает сперматофор в мантийную полость самки. У других видов осьминогов гектокотиль отрывается от тела самца и разыскивает самку самостоятельно — вероятно, на основе явления, подобного хемотаксису<sup>24</sup>.

**Ракообразные.** Парные фасеточные глаза у многих высших ракообразных сидят на подвижных вертикальных стебельках, что обеспечивает их высокую мобильность<sup>25</sup>. Благодаря этому глаза могут работать как перископы в то время, когда краб осматривается, не выходя из норы или перемещаясь на мелководье. Расположение глаз на длинных стебельках исключает блокирование поля зрения самим телом краба, что обеспечивает полный панорамный обзор окрестностей. Сказанное особенно существенно для видов, обитающих на открытых плоских отмелях, где крабы обитают в составе компактных группировок типа колоний. Каждое животное получает, таким образом, возможность сканирования с помощью зрения трехмерного пространства. Эта задача достигается тем эффективнее, чем длиннее стебельки и, соответственно, больше расстояние между глазами<sup>26</sup>.

В зрительных трактах имеется большое число сенсорных входов от статоцистов и механорецепторов<sup>27</sup>. Водные хищные формы (напри-

<sup>23</sup> Moynihan 1983.

<sup>24</sup> См.: Давиташвили 1961.

<sup>25</sup> Fay 1973.

<sup>26</sup> Zeil, Hemmi 2006.

<sup>27</sup> Prosser 1977.

мер, раки богомолы Stomatopoda) могут опознавать объекты, сопоставимые с ними по размерам, на расстоянии не менее 5—13 см и на такой дистанции вступают в агонистические взаимодействия с себе подобными и с особями близких видов<sup>28</sup>. Полусухопутные и сухопутные формы, относящиеся, в частности, к трибам Paguridea (некоторые раки отшельники, пальмовый вор *Birgus latro*) и семейств Ocypodidae и Graspidae, способны к обнаружению крупных движущихся объектов с расстояния порядка 5—10 м. Многие такие виды образуют компактные поселения в приливно-отливной зоне, в пределах которых обладатели соседних нор находятся во взаимном визуальном контакте, но поддерживают известную степень рассредоточения и самоизоляции.

Например, у краба привидения *Ocypode ceratophthalmus* самец не позволяет другим особям своего вида и пола рыть жилую нору ближе чем в 70 см от своей собственной норы<sup>29</sup>. Такого рода элементы территориальности обнаружены и у ряда водных десятиногих, например, из отдела Аномига. При содержании нескольких раков отшельников *Petrochirus diogenes* в одном аквариуме наиболее сильный из них систематически уничтожает всех своих соседей<sup>30</sup>. Поскольку раки отшельники перемещаются вместе со своим убежищем (раковина моллюска), здесь мы имеем дело с явлением типа «подвижных территорий»<sup>31</sup>. У крабов рода *Petrolisthes* (Аномига, триба Galateidea, сем. Porcellanidae) описана временная территориальность самцов, приуроченная к периоду размножения: самец охраняет участок радиусом в несколько сантиметров вокруг самки или гарема из нескольких самок, не подпуская сюда других самцов своего вида<sup>32</sup>.

Визуальная сигнализация, относимая к категории агрессивного, агонистического и территориального поведения, осуществляется у ракообразных разнообразными движениями ногочелюстей, хватательных ног, снабженных клешнями или подклешнями, и ходильных ног. Эти органы имеют нередко яркую или контрастную окраску. У манящих крабов резко выражен половой диморфизм в строении клешней: у самки обе клешни одинаково небольшой величины, а у самцов одна

---

<sup>28</sup> Hazlett 1972.

<sup>29</sup> Lighter 1978.

<sup>30</sup> Hazlett 1972.

<sup>31</sup> См.: Панов 1983.

<sup>32</sup> Molenock 1975.

клешня по размерам соответствует таковой самок и используется во время кормления, тогда как вторая сильно увеличена и служит орудием нападения и защиты, равно как и инструментом дистантной сигнализации (визуальной и акустической). Наряду с функцией внутривидовой сигнализации демонстрация ярко окрашенных клешней у некоторых видов несет также апосематическую функцию сигнала, отпугивающего хищников<sup>33</sup>.

Существенно то, что одни и те же (или очень похожие) движения конечностей, используемые на расстоянии в качестве визуальных сигналов, при тесном сближении осуществляют тактильную сигнализацию либо служат средством приложения физического усилия — толчка, удара, схватывания и отбрасывания противника. В качестве дистантного визуального сигнала размахивание клешней у манящих крабов семейств Ocypodidae (роды *Dotilla*, *Uca*, *Lieloecious*, *Hemiplax*) и болотных крабов Graspidae служит одновременно элементом территориального (агонистического) поведения и обеспечивает привлечение самки демонстрирующим самцом. Показано, что самец ведет себя по-разному в отношении моделей, обладающих и не обладающих увеличенной клешней<sup>34</sup>. В момент приближения самки к демонстрирующему самцу интенсивность его сигнализации клешней резко усиливается. У разных видов манящих крабов характер этой сигнализации неодинаков: клешня может совершать движения в горизонтальной или в вертикальной плоскости, выставляться вбок, вперед или вверх, далее оставаясь неподвижной и т. д.<sup>35</sup> (рис. 4.5). Внутри плотного поселения манящих крабов демонстрации каждого данного самца стимулируют аналогичную активность у его соседей.

Наряду с такого рода двигательными территориальными сигналами зрительное сигнальное поле может формироваться и совершенно иными средствами. У 17 видов манящих крабов к норам самцов прижимают разного рода возвышения, именуемые «укрытиями», «капюшонами», «колоннами» и др. (рис. 4.6). По мнению ряда авторов<sup>36</sup>, эти структуры используются самками в качестве ориентиров при «поис-

---

<sup>33</sup> Cott 1950.

<sup>34</sup> Salmon, Stout 1962.

<sup>35</sup> Altevogt 1972.

<sup>36</sup> См., например, Christy 2007.

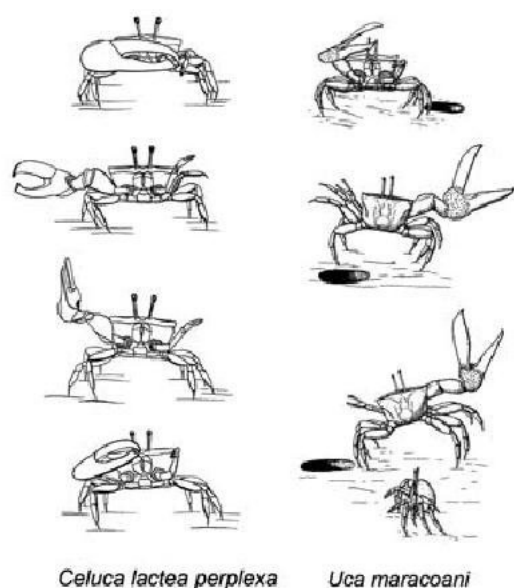
*Celuca lactea perplexa**Uca maracoani*

Рис. 4.5. Стереотипы размахивания клешней у двух видов манящих крабов рода *Uca*. Из: Crane 1975

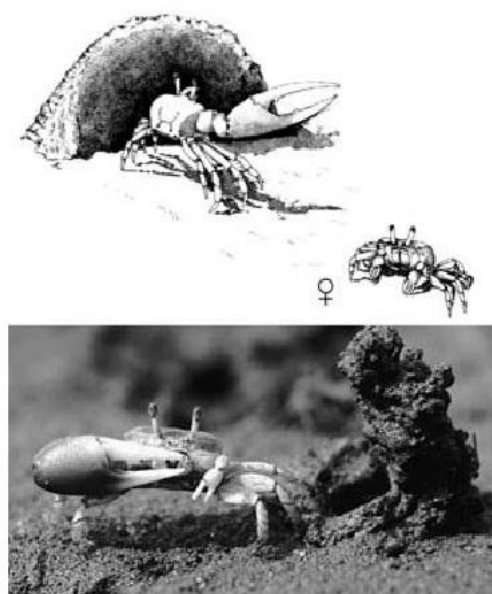


Рис. 4.6. Возвышения, примыкающие к норам самцов манящих крабов. Из: Christy 2007

ках» ими половых партнеров. На это Т. Ямагучи и С. Табата<sup>37</sup> возражают, указывая, что у *U. lactea* самцы, не имеющие у своих нор подобных возвышений, не менее успешны в привлечении самок, чем те, которые располагают «капюшонами». Эти авторы склоняются к мысли, что структуры, о которых идет речь, — это просто побочный эффект деятельности краба по выкапыванию норы. Похожие возвышения можно видеть и около нор некоторых самок.

Подобного рода холмики из песка сооружают около своих нор крабы привидения *Ocupode saratan*. Появление этого визуального сигнала стимулирует такую же «строительную» деятельность у живущих по соседству конспецифических самцов. Песчаные пирамидки могут, вероятно, служить также ориентиром для самки при поисках ею самца<sup>38</sup>.

У ракообразных зрительная сигнализация может способствовать также синхронизации полового поведения самца и самки. Копуляции зачастую предшествует длительное совместное пребывание

<sup>37</sup> Yamaguchi, Tabata 2004.

<sup>38</sup> Linsemair 1967.

половых партнеров, во время которого самка готовится к линьке, поскольку у многих видов ракообразных нормой является спаривание самца с только что перелинявшей самкой, покровы которой в этот момент еще не затвердели. В период совместного пребывания самец или удерживает самку клешнями в так называемом «положении рукопожатия»<sup>39</sup>, или охраняет ее от других самцов на временной территории (см. выше).

В последнем случае взаимоотношения самца и самки регулируются за счет совместного действия тактильных (взаимные касания хватательными и ходильными ногами, пребывание в прямом телесном контакте), химических (похлопывание партнера антеннами) и визуальных сигналов. Например, у водных крабов *Petrolisthes* в качестве одного из визуальных сигналов со стороны самца выступает вибрация ногочелюстей, окрашенных у одних видов в красный, а у других — в синий цвет. При этом клешни самца, украшенные яркими пятнами тех же цветов, занимают такое положение, при котором они не заслоняют собой его вибрирующие ногочелюсти.

Т. Детто<sup>40</sup> изучила роль окраски крупной клешни у самцов манящих крабов при выборе потенциальных половых партнеров самками *Uca mjoebergi*. Например, они более охотно сближались с самцами другого вида, *U. signata*, если их клешня была окрашена в тот же тон, что и у самцов *U. mjoebergi*. Автор утверждает, что именно окраска крупной клешни, а не характер ее движений, наиболее значима для опознавания конспецификов самками. По ее мнению, роль размахивания клешней состоит в том, чтобы привлечь к самцу внимание самки<sup>41</sup>, а распознавание его видовой принадлежности происходит уже на втором этапе — по окрасочным признакам, а не за счет прочих морфологических особенностей клешни (например, ее формы). В статье утверждается, что это исследование впервые доказывает участие цветового зрения в выборе полового партнера самками манящих крабов. В работе речь идет также о возможности индивидуального познания самцами самок у видов, где окраска последних достаточно изменчива.

---

<sup>39</sup> Бирштейн 1968.

<sup>40</sup> Detto 2007.

<sup>41</sup> Как указывают Зейл и Хемми, наши знания о том, какие именно компоненты этих двигательных реакций значимы для самок, остаются неполными (Zeil, Hemmi 2006: 16).

У крабов, вероятно, важным визуальным сигналом со стороны самки служат характерные движения почесывания с помощью особым образом видоизмененной пары ходильных ног. Эти движения связаны с подготовкой самки к линьке<sup>42</sup>. Интересно, что феромоны мочи самки стимулируют моторику поведения ухаживания у самца даже при отсутствии его зрительных контактов с самкой<sup>43</sup>.

Помимо сигнализации, обслуживающей территориальное и половое поведение, у некоторых ракообразных обнаружено явление взаимной визуальной стимуляции особей в сфере питания за счет так называемого «социального облегчения»<sup>44</sup>.

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

Подавляющее большинство паукообразных обладает несовершенным зрительным аппаратом, который в лучшем случае улавливает движение крупных объектов, выделяющихся темным пятном на общем окружающем фоне (сигналы опасности). Скорпионы, например, узнают себе подобных лишь на расстоянии 2—3 см. При таких условиях рассредоточение особей (территориальность в широком смысле слова) не может регулироваться средствами дистантного зрения, а поиски полового партнера обеспечиваются в основном за счет обоняния. При встрече половых партнеров лицом к лицу дальнейшее развитие их отношений, приводящее к передаче сперматофора от самца к самке или к копуляции, регулируется главным образом за счет длительного обмена тактильными и химическими сигналами<sup>45</sup>.

Вместе с тем у некоторых хищных пауков, не строящих тенет, имеет место сравнительно хорошо развитое зрение. Например, пауки крабы (сем. Thomisidae) замечают добычу на расстоянии до 20 см. Пара длиннофокусных «главных» глаз у пауков скакунов из семейства Salticidae снабжены крупными хрусталиками и глазодвигательными мышцами, что позволяет хищнику следить за перемещениями жерт-

---

<sup>42</sup> Molenock 1975.

<sup>43</sup> Gleeson 1980.

<sup>44</sup> См. Hazlett 1972.

<sup>45</sup> См., например: Alexander 1962.



вы, не меняя положения собственного тела. Эти глаза обеспечивают остроту зрения в три раза более высокую, чем у каждого из представителей надкласса насекомых

В этой обширной группе (около 3 тыс. видов) зрение играет важную роль и в обеспечении встречи половых партнеров: если самцу покрыть глаза лаком, он теряет способность опознавать самок своего вида (чего не происходит при той же операции с самцами тенетных пауков, разыскивающих самок в основном при помощи обоняния<sup>46</sup>). Зрительная система этих пауков сопоставима по своей эффективности с теми, которые существуют у головоногих моллюсков и позвоночных. Набор из четырех пар глаз, имеющих неодинаковое строение и функции, позволяет паукам скакунам улавливать не только движения объектов, но также распознавать их форму. Боковые глаза обеспечивают восприятие движений по принципу «бокового зрения» и заставляют своего обладателя быстро поворачиваться в нужную сторону<sup>47</sup> (рис. 4.7).

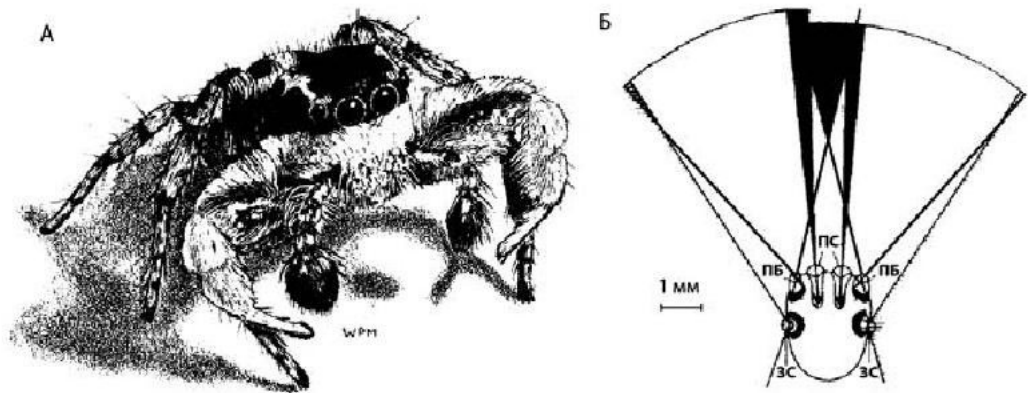
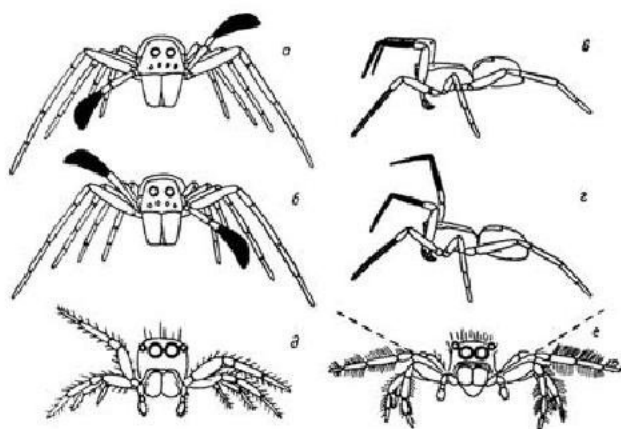


Рис. 4.7. Зрение пауков скакунов (семейство Salticidae). А — самец паука *Pellentes fmericanus* (рис. W. P. Madison). Б — четыре пары глаз у видов этого семейства располагаются в три ряда. В первом ряду помещаются две пары — передние боковые (ПБ) и передние срединные (ПС), во втором — очень маленькие задние срединные (не отображены), в третьем — задние боковые (ЗБ). Показаны поля зрения различных групп глаз и зоны их перекрывания. Из: Uetz, Stratton 1983

<sup>46</sup> См. Ланге 1969; Догель 1975 и главы 2 и 4.

<sup>47</sup> Uetz, Stratton 1983.

Рис. 4.8. Брачные (а, б, д) и угрожающие (в, з, е) демонстрации двух европейских видов пауков семейства Lycosidae (а-з) и двух южноамериканских видов семейства Salticidae (д, е). Из: Bristowe, Locket 1926; Crane 1949



Сравнительно хорошо развито зрение и у представителей другого семейства — Lycosidae (пауки-волки). Это бродячие охотники, которые опознают своих жертв, лишь когда те находятся в движении. Поэтому самец паука *Schizocosa rovneri* не видит самку своего вида, если та пребывает в неподвижности. Даже в момент ухаживания он может проскочить мимо нее, когда она замирает на некоторое время<sup>48</sup>.

Большинство пауков ведет одиночный образ жизни, хотя существуют и «социальные» виды<sup>49</sup>. Стремление к самоизоляции проявляют особи обоих полов. «Персональное пространство» охраняют самцы паука-волка *Schizosoca crassipes*: при встрече двух самцов на дистанции 3—5 см они вступают в агонистические взаимодействия<sup>50</sup>. В такие моменты у них, как и у многих других видов, имеет место сигнализация движущимися передними конечностями (рис. 4.8). Это можно наблюдать также при столкновениях самцов, которые в период размножения собираются по несколько на тенетах одной самки<sup>51</sup>. В первый момент встречи половых партнеров, когда самка проявляет открытую агрессивность к приближающемуся самцу, дифференцированные движения его брачного танца выступают, вероятно, в качестве стимулов, затормаживающих антагонизм самки. Наиболее известны брачные танцы у пауков-волков и, особенно, пауков скакунов, но они описаны также у подстерегающих добычу пауков крабов<sup>52</sup> и у некото-

<sup>48</sup> Uetz, Stratton 1983.

<sup>49</sup> См. Burgess 1976; Беэр, 1983.

<sup>50</sup> Asprey 1977.

<sup>51</sup> Rovner 1968.

<sup>52</sup> Dondale 1967.

рых тенетных пауков, у которых самцы, в отличие от самок, не строят ловчих сетей<sup>53</sup>.

Роль оптических стимулов в брачном поведении пауков изучали, сравнивая его у двух видов: *Schizocosa ocreata* и *S. rovneri*. Взрослые самцы у них различаются только по двум признакам: у первого вида они обладают «манжетами» из густо собранных щетинок на передних ногах и более темной окраской этих конечностей. Брачное поведение этих пауков, как и многих других, включает в себя как оптические, так и звуковые компоненты (подробнее см. в главе 5). Было показано, что моторика брачного поведения *S. ocreata* сильнее дифференцирована по сравнению с наблюдаемым у второго вида (в частности, движения передних ног более энергичны и разнообразны). Различаются также видовые характеристики инфразвуковой вибрации.

Самцы обоих видов одинаково охотно ухаживают за самками как своего, так и другого вида. Что касается самок, то они различают видовую принадлежность самцов, ориентируясь, по мнению авторов исследования, на особенности их брачных танцев. Они проявляют готовность спариваться только с конспецификами и отвергают ухаживания самцов другого вида. Сигналом к копуляции служит особое стереотипное поведение самки: она делает медленный поворот на 180° ... 360°, опустив голову и приподняв брюшко<sup>54</sup>.

Среди трахейнодышащих представители *многоножек* характеризуются весьма несовершенным зрением, а внутривидовая коммуникация у них базируется в основном на сигналах химической природы.

*Насекомые.* Для целого ряда групп этого надкласса зрение является чрезвычайно важным или даже ведущим инструментом ориентации в пространстве. Таковы, в частности, виды-антофаги, питающиеся нектаром цветов (пчелы, шмели), и хищные насекомые, активно

---

<sup>53</sup> Rovner 1968.

<sup>54</sup> При содержании этих пауков в лаборатории самки, не готовые к спариванию, могут нападать на ухаживающих за ними самцов и даже убивать и поедать их. Впрочем, случаи такого рода каннибализма, в общем, редки (менее 5 % случаев в расчете на 30—50 предбрачных взаимодействий между особями разных полов). Самец в присутствии нерцептивной самки, как правило, быстро прекращает ухаживание за ней и старается оставаться в неподвижности. Ibid.

разыскивающие своих жертв, такие, например, как осы. Среди облигатных хищников, широко использующих зрение при общении с себе подобными, прежде всего, следует назвать стрекоз. Многие виды этого отряда проявляют ярко выраженное территориальное поведение<sup>55</sup>. В отличие от того, что мы ранее видели у беспозвоночных ранее, территориальность у некоторых стрекоз во многом сходна с этим явлением у позвоночных животных, ибо здесь охраняется не убежище (как, скажем, у манящих крабов), а значительный участок пространства, предоставляющий его хозяину одновременно кормовую базу и гарантию невмешательства со стороны при взаимодействиях с половым партнером. У крупной африканской стрекозы *Platycypha caligata* хозяин территории при конфликтах с нарушителями границы демонстрирует на лету красные внутренние стороны поднятых и вибрирующих лапок, а при появлении самки — их белые наружные поверхности. После копуляции он не допускает других самцов в пределы своей территории, где оплодотворенная им самка готовится к яйцекладке<sup>56</sup>.

У стрекоз *Leucorrhinia* самец с расстояния нескольких метров устремляется к самкам как своего, так и близких видов, но лишь на короткой дистанции опознает принадлежащую к своему виду, руководствуясь, как полагают, формой ее брюшка<sup>57</sup>. Самцы стрекоз красоток рода *Calopteryx* замечают летящую самку с расстояния 3—5 метров (видео 15). Но самец, даже сексуально активный в данное время, не реагирует на сидящую, неподвижную самку, находящуюся на расстоянии метра или менее от него. Если в тот момент, когда самец пытается сделать садку на самку, приземлившуюся на его участке, ему мешает сделать это другой самец, после его изгнания хозяин территории возвращается к месту событий и делает очередную попытку схватить самку, сидевшую все это время неподвижно. Иными словами, в таких ситуациях самец находит неподвижную самку по зрительному следу, сохранившемуся в этот короткий промежуток времени в его памяти.

В одном случае самец красотки блестящей *C. splendens* многократно пытался войти в контакт с самкой близкого вида, красотки девушки *C. virgo*, которая раз за разом упорно садилась на его участке, но неизменно отвергала ухаживания хозяина территории (видео 16).

<sup>55</sup> Pajunen 1966; Campanella 1975; Heymer 1976.

<sup>56</sup> Robertson 1982.

<sup>57</sup> Pajunen 1964.

Самки этих видов хорошо различаются по окраске, тем не менее описано несколько случаев формирования межвидовых тандемов. У меня есть видеозапись многократных безуспешных попыток самца *C. splendens* сделать садку на стрекозу значительно меньших размеров и существенно иной окраски — лютку-невесту *Lestes sponsa*, мало похожую на самку того же вида, к которому принадлежал самец. Есть также фото копулирующей пары такого же неожиданного состава<sup>58</sup>.

У стрекоз, как и у позвоночных, территориальное поведение может служить эффективным регулятором плотности популяции<sup>59</sup>. Сходные формы территориального поведения самцов существуют и у некоторых перепончатокрылых<sup>60</sup>.

У насекомых, лишенных дистантной акустической сигнализации, встреча половых партнеров не всегда обеспечивается с помощью зрения. Например, у блох самец и самка не реагируют друг на друга на расстоянии, так что обмен тактильными (и, вероятно, химическими сигналами) начинается только после того, как особи обнаружили присутствие друг друга в момент соприкосновения их антенн<sup>61</sup>. У многих двукрылых опознавание вида и пола происходит методом проб и ошибок путем многократных садок самца как на самок, так и на самцов<sup>62</sup>. В противоположность этому, во многих группах (например, у жесткокрылых<sup>63</sup>) имеет место дистантное обнаружение полового партнера с помощью зрения, о чем было сказано выше при описании соответствующего поведения у изумрудного ясеневое жука *Agrilus planipennis*. У светляков сем. Lampyridae это возможно даже в полной темноте — за счет обмена видоспецифическими световыми сигналами между готовыми к размножению самцом и самкой.

У чешуекрылых и перепончатокрылых процесс обнаружения-опознавания полового партнера носит ступенчатый характер, как, например, при контакте самца и самки у бабочки *Satyrus semele*. Как мы видели из описания классических опытов Н. Тинбергена<sup>64</sup>, у этих

---

<sup>58</sup> Панов, не опубликовано.

<sup>59</sup> Kaiser 1975.

<sup>60</sup> Alcock 1979.

<sup>61</sup> Humpries 1967.

<sup>62</sup> Thomas 1950.

<sup>63</sup> Michelsen 1966.

<sup>64</sup> Тинберген 1970.

насекомых генерализованные дистантные зрительные сигналы не обеспечивают адекватного опознавания конспецифического полового партнера (глава 2; рис. 4.9). С другой стороны, по мнению Дж. Фордайс<sup>65</sup> с коллегами, у некоторых видов голубянок рода *Lycaeides* самцы способны распознавать самок своего и близкого видов по тонким деталям окраски их крыльев в момент сближения с ними на короткую дистанцию. Авторы считают, что опознавание возможно в тот момент, когда самец, обнаружив сидящую неподвижно самку, зависает над ней на несколько секунд на высоте около 5 см. Исследователи предлагали самцам на выбор умерщвленных самок двух видов и бумажные модели, вырезанные из изображений бабочек, сканированных на принтере. Эти изображения можно было обрабатывать в фотопроцессоре, постепенно меняя характер окраски самок одного из видов, делая ее все более похожей на окраску другого (рис. 4.10).

Важно заметить, что при возможности выбора между недавно умерщвленной самкой и аналогичной моделью самцы гораздо интенсивнее реагировали на первую, что говорит о возможной роли химических стимулов в распознавании половых партнеров. В этой связи стоит сказать, что у двух других видов этого рода бабочек (*L. rubidus* и *L. heteronea*), по словам самих авторов, именно феромоны самки, а не окрасочные признаки, ответственны за опознавание самок сам-

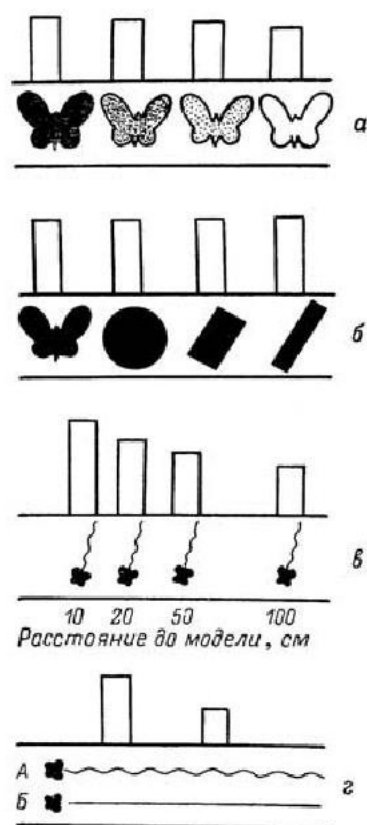


Рис. 4.9. Интенсивность реакции самцов бабочки *Satyrus semele* на модели разного цвета (а), разной формы (б), предъявляемые с разного расстояния (в) и движущиеся по волнистой или по прямой траектории (г). Интенсивность реакции (погона за моделью), показанная столбиками, мало зависит от цвета модели, не зависит от ее формы и увеличивается при сокращении дистанции и при движении модели по волнистой траектории. Из: Тинберген 1978

<sup>65</sup> Fordyce et al. 2002.

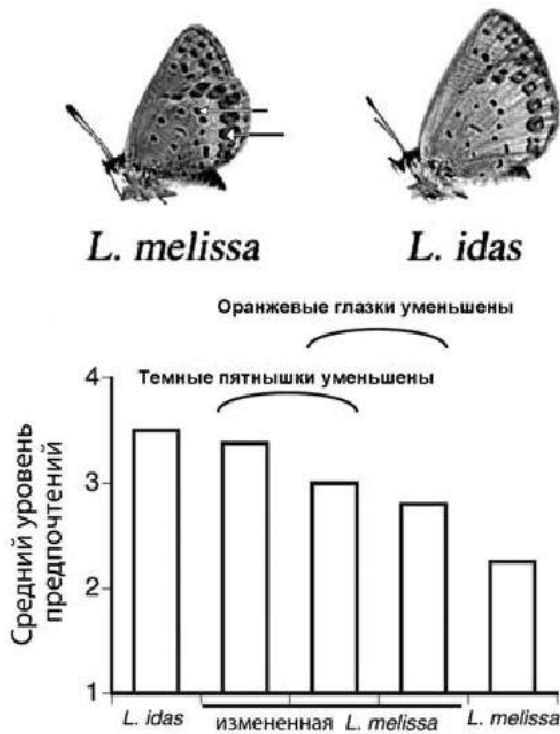


Рис. 4.10. Средний уровень предпочтений самцов *Lycaeides idas* к бумажным моделям самки. Пятнышки показаны тонкой стрелкой, оранжевые глазки — толстой. Из: Fordyce et al. 2002, с изменениями

цами. Кроме того, проведенные опыты чреваты артефактами. Дело в том, что изображение, полученное на сканере, дает цветовой спектр, отличный от натурального, свойственного чешуйкам, одевающим крылья. Все это заставляет усомниться в реальности способности бабочек распознавать и оценивать тонкие детали окраски крыльев<sup>66</sup>.

Другая попытка доказать способность насекомых дифференцировать такого рода паттерны принадлежит Е. Тиббетс<sup>67</sup>. Она обнаружила

<sup>66</sup> По мнению Р. Рutowски, самка бабочки *Eurema lisa* опознает самца по наличию у него на верхней поверхности крыльев особых чешуек, направленно отражающих ультрафиолетовое излучение. Это происходит в тот момент, когда при встрече потенциальных половых партнеров самец ритмично раскрывает и складывает крылья. Такого эффекта лишены аналогичные телодвижения самок (Rutowski 1977). К сожалению, в этой работе не контролировалась возможность участия в опознавании реакций на химические стимулы и их роль по сравнению с оптическими.

<sup>67</sup> Tibbetts 2002.

очевидную изменчивость в комбинаторике черных и желтых хитиновых щитков на голове ос *Polistes fuscatus*. У этих ос бумажное гнездо закладывается самкой основательницей, выступающей в общине  $\alpha$ -особью. Прочие немногие члены группировки выступают в качестве рабочих и объединены в систему линейной иерархии во главе с основательницей. Автор изымал последнюю на сутки и перекрашивал щитки на ее «лице». Когда же осу возвращали в общину, прочие ее члены проявляли в отношении нее умеренную агрессивность, которая, однако, быстро сходила на нет в течение короткого времени. Из этого автор делает вывод о возможности индивидуального опознавания у ос на основе тонких деталей окраски. По словам автора, оса способна дифференцировать микрообъекты, отстоящие друг от друга на 0.87 мм, а головные щитки, цвет которых изменялся в экспериментах, имеют размер 0.25—0.50 × 1—2 мм. Здесь опять же следует иметь в виду, что кутикула ос несет на себе запаховые субстанции, к тому же индивидуализированного характера, на что указывает и сам автор. По этой причине и в силу малого количества эмпирических данных основной вывод из работы представляется по меньшей мере сомнительным.

Взаимоотношения половых партнеров в промежутке между их первой встречей и копуляцией наилучшим образом изучены, вероятно, у плодовых мушек *Drosophila*. После сближения мух на расстояние, с которого возможно предметное восприятие облика партнера («генерализованный зрительный стимул»<sup>68</sup>), самец и самка обмениваются целой серией сигналов разных модальностей — оптических (приподнимание самцом ног передней и средней пар, изменение положения крыльев), тактильно-химических (прикосновение ротовых органов самца к генитальной области самки) и акустических (вибрация крыльев у самца) сигналов. В качестве важных оптических регуляторов взаимодействия рассматриваются также действия, ведущие к изменению ориентации партнеров друг относительно друга: приближение, обход самцом самки, его остановки перед ней и т. д. Возникающие мутационные изменения в этих ориентировочных компонентах могут существенным образом сказываться на репродуктивном успехе мутантных самцов<sup>69</sup>, что указывает на важность такого рода факторов

---

<sup>68</sup> Brown 1965.

<sup>69</sup> Erman, Parsons 1984.



в обеспечении согласованности действий половых партнеров перед копуляцией.

Особый случай влияния зрительных контактов в раннем возрасте на формирование морфологического облика имаго и на многие особенности их физиологии на стадии имаго описан у ряда видов перелетной саранчи из родов *Schistocerca*, *Locusta* и др. Личинки, рассеивающиеся сразу же после вылупления из яиц, превращаются в имаго «одиночной фазы»; другие, развивающиеся в скоплениях, дают начало особям иного типа, которые отличаются от одиночных морфометрически, деталями окраски, особенностями поведения (в частности, повышенной двигательной активностью) и пониженной плодовитостью. Как показал Р. Шовен<sup>70</sup>, по крайней мере часть этих событий обязаны зрительной стимуляции: личинки, изолированные в стеклянных пробирках, размещенных в группе стадных насекомых, приобретают стадную окраску, но лишь на свету. Они могут приобрести такой тип окраски и в темноте, но только если непосредственно контактируют друг с другом. Перед нами еще один яркий пример комплексного действия оптических и тактильно-химических сигналов.

## Хордовые

В этом типе животных представители бесчерепных (ланцетники), оболочников (асцидии, сальпы, аппендикулярии), а также первых позвоночных (миноги, миксины) обладают лишь примитивными светочувствительными органами.

Поскольку принято считать, что во взаимоотношениях позвоночных большое значение имеет восприятие ими окраски покровов социального партнера (кожи, чешуи, перьев или меха) и ее отдельных деталей, следует сказать несколько слов о распространении и характере цветового зрения в разных подразделениях этой обширной группы животных.

Сегодня принято считать, что древние позвоночные уже более чем 540 миллионов лет назад могли обладать тетрахроматической системой зрения. Имеется в виду, что сетчатка их глаз уже тогда располагала четырьмя разными зрительными пигментами. В дальнейшем у наземных позвоночных эта древняя тетрахроматическая

---

<sup>70</sup> Шовен 1970.

система усовершенствовалась за счет появления цветowych фильтров сетчатки, роль которых играли окрашенные масляные капли. С помощью таких фильтров сужаются области спектра, в которых диапазоны чувствительности колбочек перекрываются. В результате увеличивалось количество цветов, которые животное способно различать. Окрашенные капли имеются ныне в глазах рептилий и дневных птиц, а также двоякодышащих рыб — этих наиболее близких родичей ныне живущих наземных позвоночных. Таким образом, как четыре зрительных пигмента, так и окрашенные капли присутствовали, вероятно, в сетчатке общего предка всех наземных позвоночных и двоякодышащих рыб приблизительно 400 миллионов лет назад. В дальнейшем и масляные капли, и некоторые зрительные пигменты были утрачены у многих групп рыб и наземных позвоночных. Так, большинство плацентарных млекопитающих пользуются дихроматической системой зрения, так как, перейдя к ночному образу жизни, наши предки утратили колбочки двух спектральных типов. Некоторые приматы, ведущие ночной образ жизни (ночные обезьяны и галаго), а также морские млекопитающие утратили также и ген, кодирующий пигмент, чувствительный к коротковолновому излучению. У них зрение стало монохроматическим, с пигментом только одного типа, реагирующим на длинноволновое излучение<sup>71</sup>.

Парные глаза, обеспечивающие восприятие зрительных образов, впервые появляются здесь у *хрящевых* и *костистых рыб*. Характер расположения, строения и функционирования глаз определяется особенностями их местообитаний (мелководье, толща воды, абиссаль), экологии (способы питания и избегания хищников) и другими особенностями биологии, так что степень разнообразия в морфологии зрительного аппарата и его возможностей у рыб значительно превышает все то, что известно у наземных позвоночных. У рыб описаны глаза на длинных стебельках, парные глаза с двумя хрусталиками в каждом, телескопические глаза, глаза с оптической осью, направленной под углом 45° кверху, и т. д. У видов, закапывающихся в грунт, глаза зачастую редуцированы, а у некоторых пещерных форм вообще отсутствуют<sup>72</sup>.

---

<sup>71</sup> Vorobyev 2004.

<sup>72</sup> Протасов, Сбикин 1970.

В целом, однако, для большинства дневных рыб зрение является важнейшим инструментом ориентации в пространстве. Его возможности в сфере межвидовых отношений и внутривидовой коммуникации во многом определяются степенью прозрачности воды и, разумеется, уровнем освещенности. Такие рыбы, как кефаль и ставрида длиной 5.5 см, четко различают партнеров одного с ними размера на расстоянии около 0.5 м при освещенности 0.01 лк и за 1.0—2.7 м при 100 лк<sup>73</sup>. Иногда дают и гораздо более высокие оценки дальности видения (до 25 м), полагая, что для крупных рыб здесь единственным лимитирующим фактором служит прозрачность среды<sup>74</sup>.

Ведущая роль зрения в жизни многих рыб делает его важным регулятором их совместной деятельности (взаимная стимуляция в сфере питания, синхронный уход от опасности) и пространственной организации группировок особей. У пелагических стайных рыб важнейшим фактором поддержания целостности так называемой ходовой стаи является оптомоторная реакция, заставляющая рыб следовать в одном направлении примерно с одинаковой скоростью. К ночи, с потерей рыбами визуальных контактов, ходовая стая рассеивается до утра<sup>75</sup>. У территориальных видов рыб рассредоточение особей осуществляется средствами дистантной визуальной сигнализации. Подвижное равновесие между стремлением обосноваться в сфере видимости других особей своего вида и стремлением к эффективной самоизоляции наблюдается у тех видов, самцы которых в период размножения формируют компактные колониальные поселения. В пределах такой колонии каждый самец охраняет небольшую территорию, а после посещения ее самкой — отложенную ею икру и вылупляющихся из нее мальков. Хозяин каждой территории при появлении на ее границе другого самца стремительно сближается с ним, что в большинстве случаев само по себе служит эффективным сигналом, вызывающим бегство пришельца<sup>76</sup>.

Наряду с такого рода недифференцированными сигналами у рыб описаны и гораздо более специализированные, которым придают значение сигналов угрозы, подчинения, стимуляции половой активно-

---

<sup>73</sup> Протасов 1978.

<sup>74</sup> Богатырев 1970.

<sup>75</sup> Радаков 1972.

<sup>76</sup> Colgan et al. 1981.

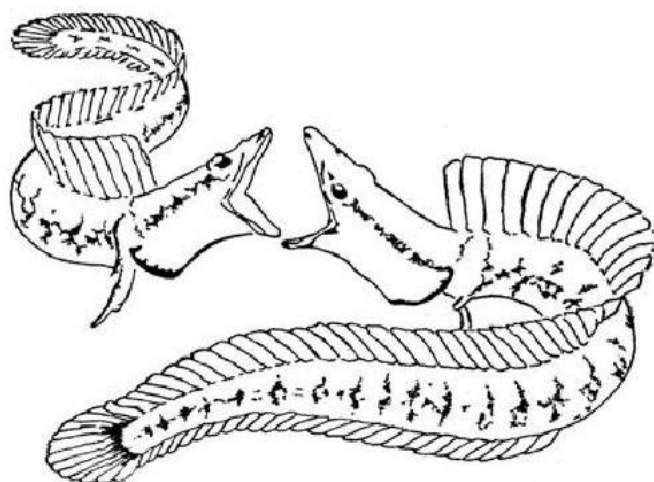


Рис. 4.11. Территориальный конфликт между самцами *Chaenopsis ocellata* (Blenniidae) Из: Wilson et al. 1973

сти партнера и обеспечения единства семейной группы у тех видов, у которых один или оба родителя заботятся о потомстве<sup>77</sup>. Оптические компоненты такого рода сигналов включают в себя изменения окраски (обычно у самцов), положения тела относительно субстрата, отдельных органов (жаберных крышек, плавников) относительно оси туловища, а также траекторий движения рыбы, ориентированного на значимые объекты внутри оптического сигнального поля (граница территории, выстроенное самцом гнездо и т. д.) (рис. 4.11). У глубоководных форм внутривидовая и межвидовая коммуникация зачастую осуществляется с использованием биолюминесцентного свечения<sup>78</sup>.

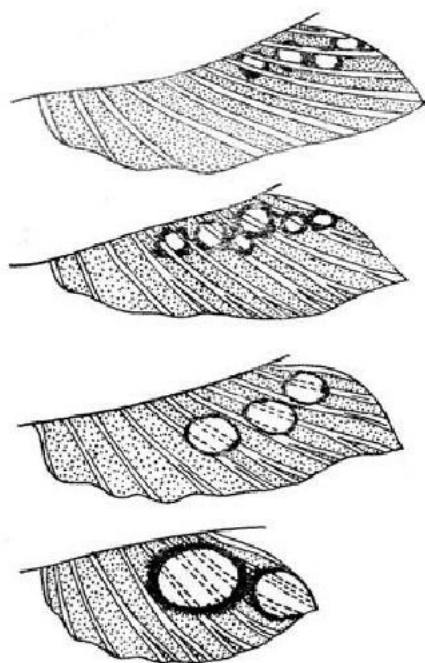


Рис. 4.12. Глазчатые пятна на анальном плавнике 4 видов африканских цихлидовых рыб. Из: Неумер 1976

<sup>77</sup> Обзор см. Протасов, Дарков 1970.

<sup>78</sup> Ibid.

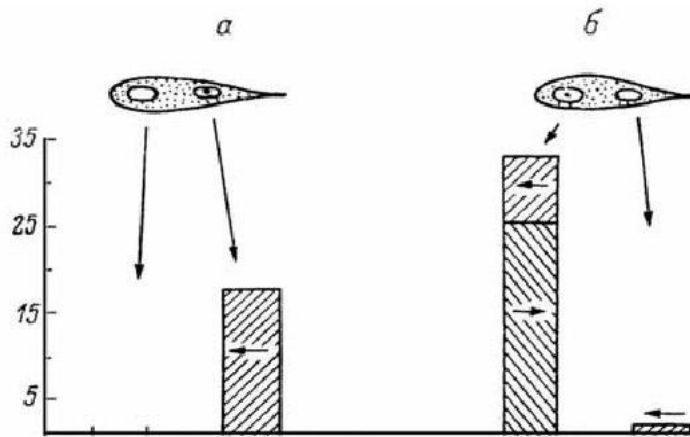


Рис. 4.13. Частота прикосновений гоноподия самцов *Gambusia aurata* к имитации анального пятна на модели самки. а — пятно в нормальном положении; б — пятно в грудной области. Столбиками показана частота прикосновений и подходов самца к модели сзади (естественное направление) или спереди. Объяснения в тексте. Из: Peden 1973

Адекватное поведение особи по отношению к другим членам стаи, территориальным соперникам или половому партнеру во многом определяется врожденными реакциями на обобщенные конфигурации зрительных стимулов — так называемые релизерные схемы. Такова жестко запрограммированная реакция орального контакта самки с анальным плавником самца, несущим контрастные глазчатые пятна (рис. 4.12) у тех видов *Haplochromis*, где самка вынашивает оплодотворенную икру во рту. Сразу после икрометания она забирает икру в рот и как бы в продолжение этого действия начинает прикасаться губами к имитирующим икринки пятнам на анальном плавнике самца. Тот выпускает молоко, и икра оплодотворяется непосредственно во рту самки.

Многочисленные опыты с предъявлением рыбам грубых моделей показывают, что те или иные особенности внешнего облика «компаньона» существенны для прочих особей в одних ситуациях и не существенны в других. Например, у меченосца *Xiphophorus helleri* сильно удлиненный анальный плавник самца (гоноподиум) не является, как ни странно, значимым визуальным стимулом для самок, но играет очень важную роль во взаимоотношениях самцов, выступая здесь в качестве главного релизера, стимулирующего их взаимную агрессивность<sup>79</sup>. Пигментированное пятно вблизи уrogenитального отверстия

<sup>79</sup> Hemens 1966.

у самок ряда видов *Gambusia* выступает в восприятии самца своего рода мишенью, куда он направляет кончик гоноподиума в момент копуляции. Этот стимул обладает настолько мощным релизерным эффектом, что в случае предъявления самцу грубой модели с темным пятном в грудной, а не в анальной области самец меняет обычное направление подхода к «самке» на обратное и направляет гоноподий к нетипично расположенному пятну<sup>80</sup> (рис. 4.13). Другие примеры реагирования рыб на сильно схематизированные релизеры показаны на рис. 4.14.

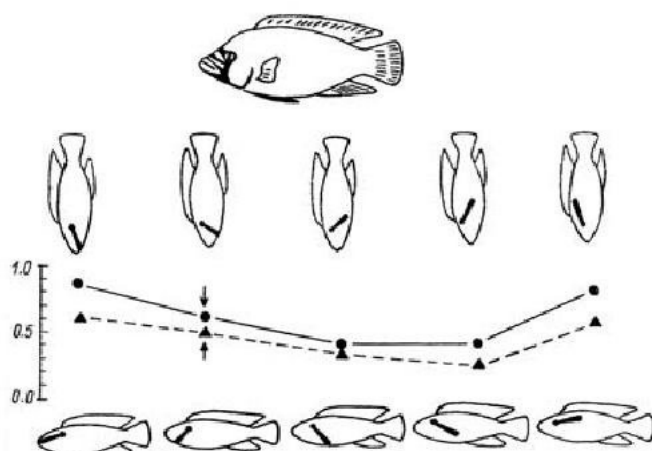


Рис. 4.14. Частота агрессивных реакций самцов цихлиды *Haplochromis burtoni* на модель с естественным (показано стрелками) и измененным положением черной головной полосы. Реакция более интенсивна в ответ на предъявление вертикально ориентированной модели (кружки), нежели горизонтальной (треугольники), поскольку во время конфликтов самцы этих рыб обычно обращены головой вниз. Максимальна реакция на модели, отличающиеся по расположению головной полосы от оригинала (верхний рисунок). Из: Heilshenberg et al. 1972

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

<sup>80</sup> Peden 1973.

возможно, отсутствует запечатление на окраску<sup>81</sup>, столь существенное в становлении полового импринтинга у птиц, при котором происходит фиксация в памяти образа (в частности, зрительного) особей своего вида.

*Амфибии.* В этом отряде позвоночных у представителей безногих зрение вторично утрачено в связи с их роющим образом жизни. У ряда видов хвостатых амфибий (тритоны, саламандры и др.) хорошо развит половой дихроматизм, что косвенно свидетельствует в пользу возможности узнавания конспецифического полового партнера с помощью зрения. Однако доминирующими модальностями в сфере половых отношений оказываются здесь обоняние и тактильная чувствительность<sup>82</sup>. У саламандр опознавание пола партнера при встрече двух особей происходит лишь при непосредственном телесном контакте — по способу проб и ошибок<sup>83</sup>. Самцы обыкновенного тритона *Triturus vulgaris* при содержании отдельно от самок адресуют брачные демонстрации другим самцам своего вида, рыбам, моллюскам и даже неодушевленным объектам<sup>84</sup>. У сибирского углозуба *Hynobius keiserlingi* описаны компактные скопления самцов в период размножения. Хотя не исключена роль зрительных сигналов в формировании этих «токов», главная роль принадлежит, вероятно, обонятельным и вибрационно-тактильным стимулам. Взаимная агрессивность самцов редка — даже в случае попыток их спаривания друг с другом или нескольких самцов с одной самкой<sup>85</sup>. У совершенно слепых форм (таких, как *Proteus anguensis*) границы территорий обозначаются химическими метками<sup>86</sup>.

Территориальность, поддерживаемая средствами акустической и визуальной сигнализации, сравнительно широко развита среди бесхвостых амфибий, в частности у полуводных и древесных лягушек. Самцы охраняют или небольшие территории диаметром порядка 1 м в скоплениях типа токов, или значительно более обширные участки

---

<sup>81</sup> Weber, Weber 1976.

<sup>82</sup> Марголис, Мантейфель 1978.

<sup>83</sup> Joly 1966.

<sup>84</sup> Halliday 1975.

<sup>85</sup> Берман и др. 1983.

<sup>86</sup> Briegleb 1962.

вдоль берега водоема. Например, самцы *Rana catesbiana* способны контролировать береговые «линейные» территории протяженностью до 9—25 м<sup>87</sup>. Вторжение конкурентов отражается стремительным продвижением хозяина в сторону нарушителя границы. Какие-либо специфические сигналы угрозы при этом отсутствуют. В брачном поведении бесхвостых зрение играет роль лишь в момент сближения с потенциальным половым партнером, после чего дальнейшие взаимодействия осуществляются с помощью тактильных, вибрационных и акустических стимулов. Самец в состоянии полового возбуждения проявляет позитивную реакцию на весьма широкий диапазон зрительных стимулов, начиная от самцов своего вида и кончая такими объектами, как красная мыльница или шарик для игры в пинг-понг того же цвета. Необходимым условием реакции амplexуса (обхватывания самцом объекта влечения) является определенный характер движения такого объекта<sup>88</sup>.

*Рептилии.* В отличие от амфибий, у многих рептилий зрение является главным каналом связи со средой и ведущим инструментом ориентации в пространстве и при взаимодействии с себе подобными<sup>89</sup>. В частности, у тех видов ящериц, которые обитают в открытых ландшафтах (например, относящиеся к обширному роду *Trapelus*), мы наблюдаем высокоразвитые формы территориальных отношений среди самцов, отличающиеся от территориальности у птиц лишь отсутствием акустической сигнализации. У *Agama sanguinolenta* самцы охраняют индивидуальные участки диаметром до 50 м, причем действенность такой охраны обеспечивается регулярным патрулированием границ территории<sup>90</sup>. Такое поведение является новоприобретением рептилий, сближающим их территориальное поведение с наиболее высокоразвитыми его формами у птиц и млекопитающих. Самцы степной агамы обладают прекрасным зрением. В сочетании с тенденцией занимать наиболее высокие точки в пределах своих территорий (так называемый hilltopping<sup>91</sup>). Это позволяет им осуществлять дистантную

---

<sup>87</sup> Wiewandt 1969.

<sup>88</sup> Мантейфель 1977.

<sup>89</sup> Madison 1977.

<sup>90</sup> Зыкова, Панов 1986.

<sup>91</sup> Shields 1967.



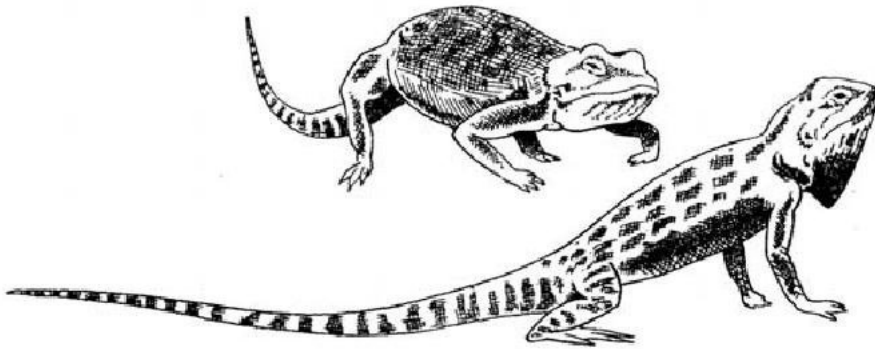


Рис. 4.15. Самец степной агамы *Trapelus sanguinolenta* в демонстративной позе (на переднем плане) и угрожающая ему самка (на заднем плане). Из: Панов 1983б

визуальную связь с хозяевами соседних участков на расстоянии до 70 м и экстренно реагировать на появление самок.

В качестве сигнальных средств здесь потенциально могут использоваться как всевозможные позы и телодвижения (рис. 4.15), так и способность к мгновенным изменениям окраски<sup>92</sup>. Подобного рода поведенческие реакции описаны у многих видов ящериц<sup>93</sup>, однако в большинстве случаев неясно, можно ли все это рассматривать как сигнал, адресованный конспецификам, или как «симптом»<sup>94</sup> сиюминутного состояния особи.

В пользу второго предположения свидетельствуют данные, полученные при изучении динамики сложно структурированных движений хвоста, к тому же контрастно окрашенного, у ящерицы ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* (рис. 4.16). Одноразовый ансамбль движений хвоста построен на ритмическом повторении их однотипных последовательностей («циклов»), которые складываются в непрерывную «серию». Продолжительность цикла — около 7 с., а их количество внутри серии варьирует в большом диапазоне (1—20). Оказались, что эти движения, которым долгое время приписывали ведущую сигнальную функцию в коммуникации вида, являются стандартным элементом поведения вне социальных контекстов, в отсутствие каких-либо конспецификов. Удалось показать, что интенсивность движений хвоста снижается по мере следования циклов в

<sup>92</sup> Панов, Зыкова 1986.

<sup>93</sup> См. Biology... 1977.

<sup>94</sup> Термин предложен в работе: Веннер, Уэллс 2011.

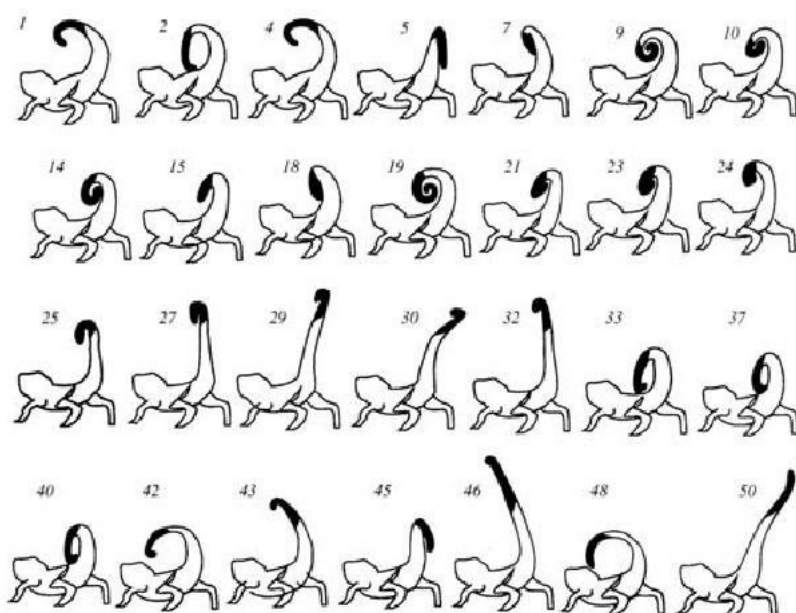


Рис. 4.16. Движения хвоста ушастой круглоголовки. Из: Панов и др. 2004

составе серии, а сами серии прогрессивно укорачиваются. Вместе с тем временные промежутки между последовательными сериями удлиняются. Интенсивность движений хвоста затухает не только в последовательных циклах данной серии, но и с каждой следующей серией. Обнаруженная цикличность воспроизведения серий в *стационарных условиях* пребывания животного в одиночестве позволяет предположить, что эти движения находятся под контролем эндогенной ритмики<sup>95</sup>.

Известно, что ящерицы решают сложные задачи по распознаванию цветов и конфигураций<sup>96</sup>. Вместе с тем в опытах было показано, что у ящерицы *Anolis carolinensis* перекрашивание горловой складки кожи, используемой самцами многих видов в демонстративном поведении (рис. 4.14), мало сказывается на привлекательности самца для самок, тогда как хирургическая операция, не позволяющая самцу растягивать горловую складку в виде мешка, резко снижает его успех у самок<sup>97</sup>.

<sup>95</sup> Панов и др. 2004.

<sup>96</sup> Dürcker, Reush 1973.

<sup>97</sup> Crews 1975.

Важную роль зрение играет, по-видимому, и во внутривидовых отношениях у крокодилов, но гораздо менее значимо в коммуникации у наземных черепах. Так, у *Testudo horsfieldii* территориальное поведение в строгом смысле слова отсутствует, а поиски самцом самок основаны главным образом на систематическом прочесывании им местности и на восприятии звуков, генерируемых при перемещениях самки (шуршание травы, стук панциря о субстрат). С помощью зрения самец способен обнаружить самку (и то лишь движущуюся) в совершенно открытой местности с расстояния не более 10 м. Самец, которого нерцептивная самка сбросила с себя при его попытке сделать садку, испытывает трудности в повторном обнаружении партнерши и при этом пытается копулировать с камнем или с носком сапога стоящего рядом наблюдателя. При ухаживании самца за самкой при попытках копуляции он производит непрерывные, более или менее ритмичные покачивания головой в вертикальном направлении. Это движение в принципе может играть роль визуального стимула, побуждающего самку к спариванию — наравне с такими тактильными сигналами, как проталкивание головы самца под карапакс самки спереди, покусывание им ее передних лап, многократные попытки садок<sup>98</sup>. Возможности зрения змей и его роль во внутривидовом общении сопоставимы, по-видимому, с тем, что мы видим у черепах.

*Птицы.* Среди птиц зрение (вместе со слухом) служит главным инструментом ближней и дальней ориентации и в целом развито лучше, чем в любой другой группе животных. В отличие от всех прочих позвоночных, здесь нет форм слепых или с редуцированными глазами. Эксперименты показывают, что птицы обладают цветным зрением и что особи каждого данного вида проявляют позитивную избирательность к тем цветам, которые соответствуют видоспецифическим особенностям их собственной окраски<sup>99</sup>.

Вне периода размножения особи многих видов птиц держатся моновидовыми или смешанными стаями, внутри которых постоянные зрительные контакты между особями обеспечивают более эффективное использование кормовых ресурсов (за счет взаимного

---

<sup>98</sup> Панов, Галиченко 1980.

<sup>99</sup> Ильичев, Вилкс 1978.

подражания) и экстренное реагирование на появление хищников<sup>100</sup>. Дистантная визуальная связь используется также во время протяженных сезонных миграций. Вместе с тем немало видов придерживаются территориального способа существования как в период размножения, так и во время пролета и зимовок. Рассредоточение семейных групп в сезон гнездования, равно как и особей, мигрирующих и зимующих в одиночку, в значительной степени регулируется дистантной визуальной сигнализацией. У оседлых территориальных видов, обитающих в открытых ландшафтах, рассредоточение особей или их преемственных группировок поддерживается средствами визуально-акустической сигнализации на протяжении круглого года.

У многих видов, особенно из числа тех, которые привязаны к открытым местообитаниям, важным элементом территориального поведения являются специфические демонстративные полеты, одновременно выполняющие и функцию привлечения полового партнера. Эффектные воздушные демонстрации, служащие той же цели, а также способствующие синхронизации половой активности самца и самки в формирующейся паре, описаны и у видов, лишенных истинной территориальности (рис. 4.1). Как правило, демонстративный полет представляет собой комплексный визуально-вокальный сигнал.

Многие виды птиц в период размножения формируют компактные скопления. Таковы, во-первых, колониальные виды, для каждого из которых существует свой оптимум плотности гнездования, построенный на компромиссе двух противоположных тенденций: стремления находиться в постоянных визуальных контактах с себе подобными и взаимного антагонизма между ближайшими друг к другу соседями (рис. 4.17). Тот же принцип сохраняется внутри группировок сексуально активных самцов, коллективные демонстрации которых служат источником визуальных и вокальных сигналов, привлекающих сюда готовых к спариванию самок.

Для ряда видов, у которых самцы собираются на такого рода токах, характерны любопытные формы так называемой предметной деятельности, за счет которой место тока приобретает роль весьма значимого элемента зрительного сигнального поля. Например, в местах сборищ самцов черно-белого манакина *Manacus manacus* (из неотропического сем. *Pipridae*) каждый из них регулярно производит очистку

---

<sup>100</sup> Обзор см. Панов 1983/2009.

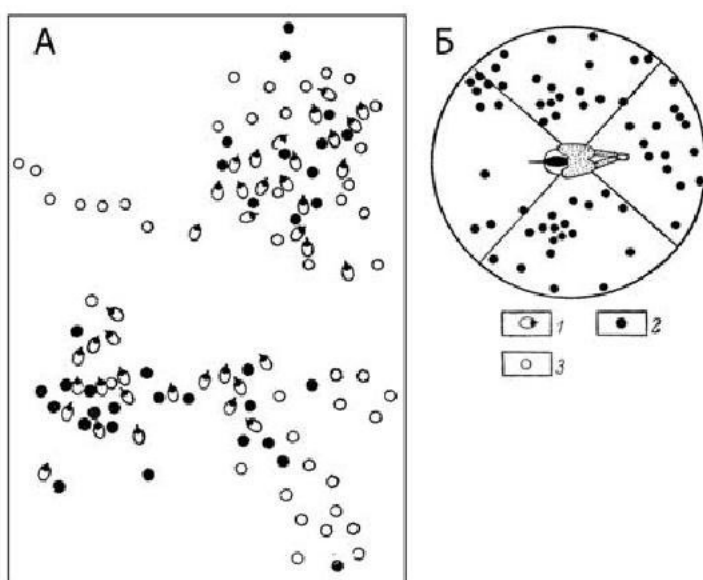


Рис. 4.17. Порядок заселения пестроносыми крачками *Thalasseus sandvicensis* участка местности, на котором выставлены чучела птиц этого вида (А), и суммарная картина расположения гнезд относительно чучел (Б). 1 — чучело; 2 — гнезда, яйцекладка в которых началась до 26 мая (верхняя группа) и до 5 июня (нижняя группа); 3 — гнезда, в которых яйцекладка началась позже указанных сроков. В огромном большинстве случаев гнезда закладываются по бокам и сзади, но не спереди чучела. Из: Veen 1977

от листьев и растительной ветоши своей индивидуальной площадки, посреди которой возвышается вертикальный ствол куста, с которого самец также обрывает все листья. Синхронные демонстрации самцов заключаются в том, что они крутятся в горизонтальной плоскости вокруг этих стволиков и время от времени перескакивают на соседние прутики, производя при этом особые механические звуки с помощью своих крыльев<sup>101</sup>. Расчистка самцом места своих постоянных демонстраций описана у видов, у которых самцы не образуют компактных токов, например у некоторых видов райских птиц (семейство Paradisaeidae) у фазана-аргуса *Argusianus argus*. По мнению Девисона<sup>102</sup>, чрезвычайно экстравагантные позы самца аргуса, демонстрирующего самке сотни глазчатых пятен на своих крыльях и хвосте, являются своего рода суперстимулом, имитирующим присутствие одновремен-

<sup>101</sup> Snow 1962.

<sup>102</sup> Davison 1982.

но многих особей, как это имеет место на типичных токах у других видов птиц (рис. 4.18).

Еще более развитые формы предметной деятельности, приводящей к конструированию сложноструктурированных оптических стимулов, характерны для беседковых птиц сем. *Ptilonorhynchidae* из Австралии и Новой Гвинеи. У некоторых видов этой группы самцы лишь расчищают свои индивидуальные площадки, украшая их затем древесными листьями, которые птица неизменно укладывает на землю нижней, светлой стороной кверху. Другие строят разного рода сооружения, так называемые беседки, иногда располагая их в сфере видимости других самцов (как на типичных токах), а чаще — в центре своих довольно обширных индивидуальных участков. Форма беседки у разных видов различна (рис. 4.19). Большинство видов украшает беседки плодами, цветами, раковинами моллюсков, костями, а вблизи человеческого жилья — автомобильными ключами, вставными зубами, очками, детскими игрушками и т. д. У шести видов самцы смазывают стенки беседки соком ягод, что, вероятно, служит еще одним стимулом, привлекающим сюда самок. Цвет украшений иногда отвечает цвету оперения, глаз и клюва данного вида, но подчас подчиняется чисто индивидуальным пристрастиям того или иного самца<sup>103</sup>. У *Amblyornis mackgregoriae* самец в момент появления самки прячется в свою беседку, выстав-

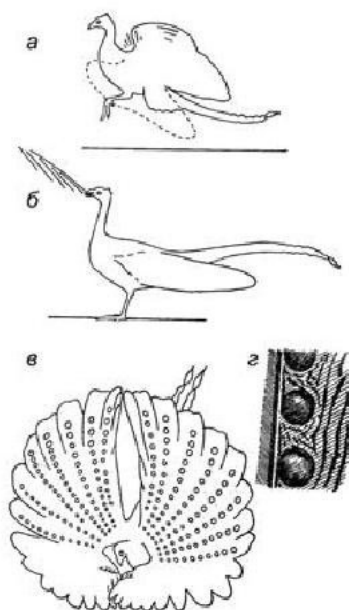


Рис. 4.18. Самец фазана-аргуса *Argusianus argus*, расчищающий свою токовую площадку взмахами крыльев при взлете (а) или выбрасывая ветки за ее пределы (б) и демонстрирующий перед самкой (в); г — глазчатые пятна на крыльях самца. Из: Davison 1982; Darwin 1871 (г)

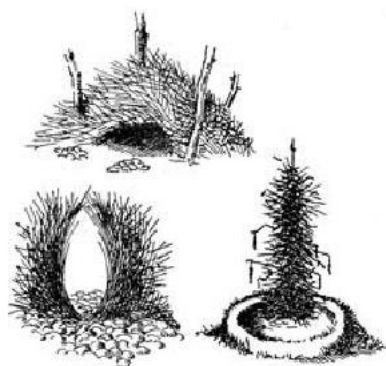


Рис. 4.19. «Беседки» трех видов птиц-шалашников. Из: Diamond 1982

<sup>103</sup> Frith, Frith 2009.

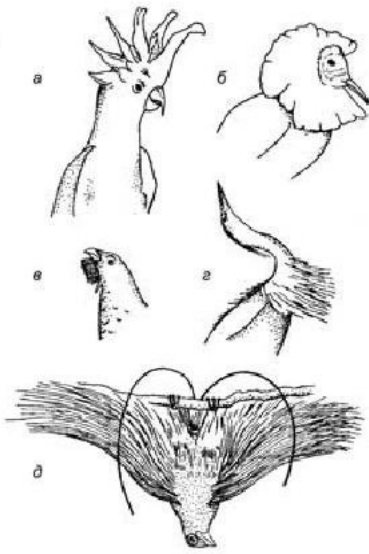


Рис. 4.20. Использование украшений из перьев в демонстративном поведении птиц.

а — попугай-какаду *Cacatoa* sp.; б — турухтан *Philomachus pugnax*; в — глухарь *Tetrao urogallus*; г — серая цапля *Ardea cinerea*; е — райская птица *Paradisaea rudolphi*. Из: Morris 1956

ляя наружу лишь свой ярко-оранжевый хохол. Дальнейшие взаимоотношения партнеров напоминают игру в прятки, продолжающуюся до момента спаривания иногда по полчаса<sup>104</sup>.

Аналогичную роль пространственного организатора взаимоотношений самца и самки могут играть и строящиеся гнезда у ряда других видов птиц. Во взаимодействиях между территориальными конкурентами в периоды формирования пары и на стадии синхронизации половой активности самца и самки при их подготовке к копуляции, а также непосредственно в момент спаривания для каждого вида птиц характерны специфические позы, в которых демонстрируются характерные покровные структуры (рис. 4.20) и особенности окраски. Сигнальная роль этих особенностей внешнего облика в ряде случаев показана экспериментально. Например,

закрашивание красных «эполет» у самца краснокрылого трупшала *Agelaius phoeniceus* (семейство Icteridae) сильно снижает его шансы удержать за собой территорию, чего, однако, не происходит даже при лишении самца способности петь<sup>105</sup>.

Особый случай использования всевозможных визуальных сигналов мы находим у птиц, практикующих гнездовой паразитизм. У них взрослые особи окрашены скромно-покровительственно или сходны в этом отношении с хищными птицами (как, например, наша кукушка), а полость рта птенцов удивительно сходна с таковой у птенцов их хозяев<sup>106</sup>. Если хозяин гнезда застаёт самку-паразита при попытке отложить яйцо в эту колыбель, та принимает особые позы приглашения к чистке оперения. Предполагают, что эти позы блокируют агрес-

<sup>104</sup> Pruett-Jones, Pruett-Jones 1983.

<sup>105</sup> Smith 1972; 1976.

<sup>106</sup> Payne 1967.

сивность вида-хозяина, позволяя паразиту осуществить задуманное (см. рис. 3.4 в предыдущей главе).

Эти позы во многом аналогичны тем, которые мы наблюдаем в преддверии аллопрининга у коммунальных видов птиц, таких, например, как джунглевые кустарницы *Turdoides striatus*, о которых речь шла в главах 1 и 3 (см. тот же рисунок).

*Млекопитающие.* При всей важности зрения для большинства видов млекопитающих, ведущих как дневной, так и ночной образ жизни, во многих группах этого класса позвоночных ведущей сенсорной системой является все же обоняние. В тех случаях, когда роль зрения достаточно велика в обеспечении функций добывания пищи и дистантной связи между особями, значительная часть внешней информации поступает за счет комплексных визуально-ольфакторных сигналов, а на коротких расстояниях — также с использованием информации, построенной на сочетании визуальных и тактильных стимулов. Следует, однако, сказать, что зрение выступает в качестве весьма важного канала связи со средой и с себе подобными у обитателей открытых пространств, в особенности у тех их видов, которым свойственен групповой образ жизни. Например, особь луговой собачки (наземные беличьи рода *Spermophilus*), помещенная в закрытое помещение посреди колониального поселения своего вида, быстро вырабатывает инструментальный рефлекс «открывания окна», причем единственным подкреплением при этом служит возможность наблюдать происходящее снаружи<sup>107</sup>.

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

Например, у ряда ластоногих, образующих в период размножения компактные лежбища, зрение развито относительно слабо, будучи ориентированным в основном на обмен визуальными сигналами ближнего действия. С другой стороны, у высших приматов с их менее развитым обонянием обмен дистантными сигналами обеспечивается в основном через визуальный канал. Именно в этой группе максималь-

---

<sup>107</sup> Steineger et al. 1972.



ное развитие получает цветовое зрение (по крайней мере, в некоторых ее подразделениях), в связи с чем, вероятно, многие виды приматов обладают яркой окраской меха или кожных участков лицевой и аногенитальной области. В ряде случаев показано, что эти особенности окраски выступают в качестве важных сигнальных структур, используемых при внутривидовом общении (такова, например, «половая кожа» у самок многих обезьян).

У млекопитающих, ведущих так называемый одиночный образ жизни, территориальность во многих случаях поддерживается без использования прямых визуальных контактов между обладателями соседних индивидуальных участков — в основном путем маркирования границ территории ольфакторными метками. Однако такие пограничные метки, как «поскребы» (следы когтей) на земле и на вертикальных предметах, несущие запах мочи и подошвенных пахучих желез, играют роль комплексных визуально-ольфакторных сигналов (например, у кошачьих<sup>108</sup>). Аналогичную функцию выполняют кучи помета, оставленные на границах территории и в ее пределах самцами территориальных копытных, что мы видим, в частности, у многих видов антилоп<sup>109</sup>.

В Национальном парке Аддо в Южной Африке черноспинные шакалы *Canis mesomelas* явно предпочитают оставлять свои фекалии на массивных кучах помета слонов, а там, где были более многочисленные черные носороги, — на их экскрементах. При отсутствии слонов и носорогов шакалы метили своим пометом возвышенные участки местности, например скальные выходы. Предполагается, что запах экскрементов носорогов усиливал заметность меток, оставляемых шакалами, добавляя к ним дополнительный ольфакторный стимул, тогда как мечение слоновьих куч и скал усиливало визуальный компонент маркировочного сигнала<sup>110</sup>.

Вместе с тем, как подчеркивает С. Джоуберт<sup>111</sup>, наиболее действенным механизмом территориального рассредоточения самцов у антилопы сассаби (*Damaliscus lunatus*) служит не ольфакторное мечение границ участка калом и мочой, а так называемая статико-опти-

---

<sup>108</sup> Tudge 1981.

<sup>109</sup> Joubert 1972.

<sup>110</sup> Hayward, Hayward 2010.

<sup>111</sup> Joubert 1972.

ческая маркировка территорий: территориальный самец выбирает наиболее возвышенные части своего участка (для этого часто используются старые термитники) и подолгу остается здесь, осматривая свои владения и контролируя акустическую среду приподнятыми и расставленными в стороны ушными раковинами. Эти периоды стационарного саморекламирания чередуются с систематическими обходами границ территории (патрулирование), во время которых живущие по соседству самцы нередко вступают в ближний визуальный контакт и обмениваются всевозможными демонстрациями или же вступают в агонистические взаимодействия (рис. 4.21). Важными визуальными сигналами служат позы дефекации и уринации.

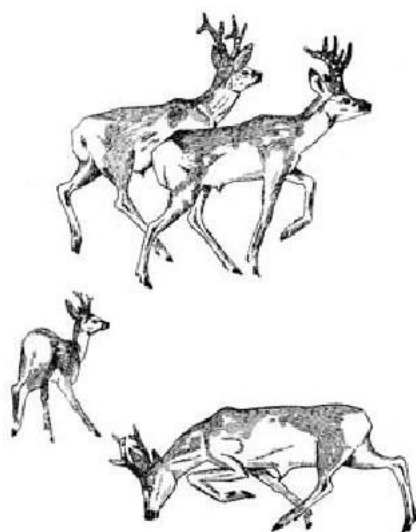


Рис. 4.21. Территориальный конфликт самцов косули *C. capreolus* (вверху) и бегство одного из соперников в ответ на угрожающую позу второго (внизу). Из: Смирнов 1977

Такого рода взаимное демонстрирование территориального статуса занимает основную часть времени и у тех видов антилоп, самцы которых формируют тока. Двигательная активность самцов в этом случае одновременно выполняет функции территориального сигнала и служит средством привлечения самок. При этом визуальные сигналы, поступающие от группы демонстрирующих самцов, действуют наряду с акустическими (хоровой свист) и ольфакторными (концентрированный запах мочи и кала)<sup>112</sup>. Принципиально сходную картину являют собой лежбища таких ластоногих, как морские котики, морские львы и сивучи (из семейства ушастых тюленей) и морские слоны (тюлени обыкновенные). Лежащие по соседству территориальные самцы постоянно обмениваются угрожающими демонстрациями, в силу чего каждый удерживает за собой индивидуальный участок с находящимся здесь гаремом самок.

К категории оптических сигналов, служащих, как полагают, социальными стимулами во внутривидовом общении млекопитаю-

<sup>112</sup> Buechner 1974.

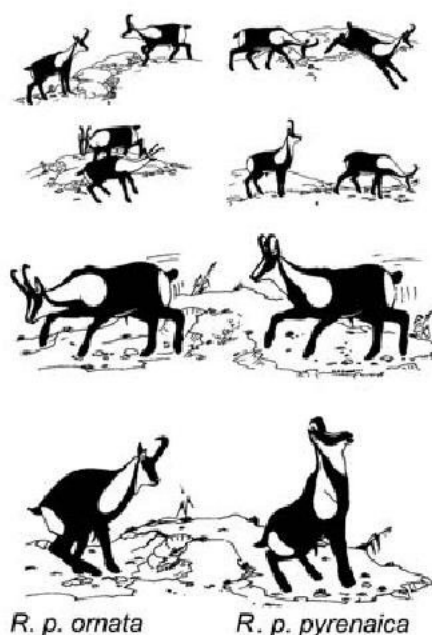


Рис. 4.22. Различия в гомологичных позах самцов, используемых в социальных взаимодействиях двух аллопатричных подвигов серны *Rupicapra pyrenaica*, одинаково окрашенных. Из: Lovari, Locati 1991

щих, принято относить всевозможные черты их внешней морфологии. Например, у парнокопытных в эту категорию следует включать, по мнению В. Гайста<sup>113</sup>, удлиненную бахрому шерсти на груди, передних ногах, брюхе, «бороды» и, в особенности, рога всевозможной формы. Все эти структуры Гайст называет «демонстративными органами». Как мы видим, они либо рассредоточены по всему телу, придавая специфические очертания контуру животного, либо располагаются на голове животного (рис. 4.22). Согласно гипотезе этого автора, можно говорить об эволюционном преобразовании формы рогов, которые лишь на начальных этапах этого процесса выполняют функцию нападения и защиты, а затем, через ряд промежуточных стадий, приобретают роль демонстративного органа и турнирного оружия (рис. 4.23). Эксперименты показывают, что у оленей утрата рогов самцами сильно снижает их иерархический ранг в системе доминирования и, соответственно, привлекательность для самок<sup>114</sup>. Подвижность хвоста у

<sup>113</sup> Geist 1966.

<sup>114</sup> Lincoln 1972. Эта точка зрения стала аксиомой в научно-популярной литературе. Однако ей противоречат наблюдения, проведенные Х. Джонсоном

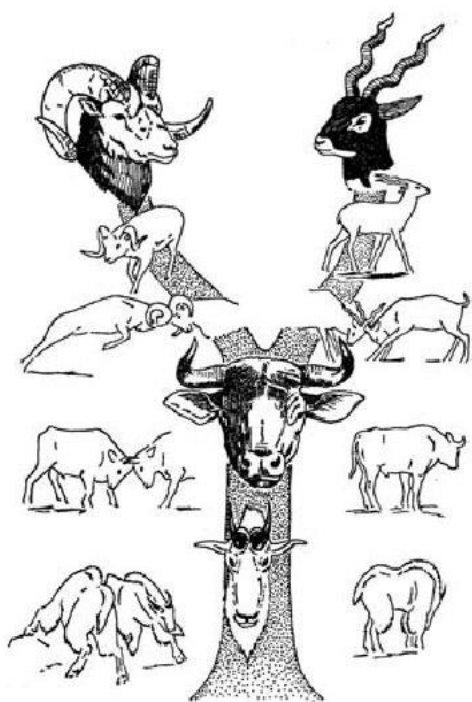


Рис. 4.23. Эволюция рогов и агрессивного поведения у копытных. Первая стадия — колющие рога, боковая стойка при встрече соперников, нападение сбоку. Через промежуточную стадию происходит переход к встрече соперников лицом к лицу, рога становятся средством утяжеления головы (вверху слева) или турнирным оружием борьбы (вверху справа). Из: Geist 1966

с соавторами над поведением благородных оленей *Cervus elaphus* в Калифорнии. В этом регионе в рационе оленей имеет место дефицит минеральных веществ, в силу чего рога самцов очень часто ломаются. На протяжении двух лет более чем у 80 % самцов из 112, находившихся под наблюдением, были утрачены отдельные отростки рогов, а у 35 % рога были сломаны у основания.

Наблюдали 446 столкновений между самцами, 59 до и 387 после того, как у их участников произошли поломки рогов. Авторы показали, что если при статистическом анализе таких качеств самца, как его способности адекватно оценивать потенции противника, результативность в драке и статус обладателя гарема, делать поправку на размеры и массу тела, приходится прийти к выводу, что морфология рогов как таковая *не влияет* на успех их обладателя. Авторы справедливо замечают, что способность оленей оценивать бойцовские качества оппонентов по характеру рогов едва ли соответствует тому, как характер этих образований выглядит для человека-охотника или зоолога.

В статье проводится мысль, что привычная «истина», согласно которой именно величина и форма рогов есть главный фактор, обеспечивающий репродуктивный успех самцов во время гона, есть следствие недооценки естественного соотношения между особенностями этих структур и физической силой самца, однозначно зависящей от массы его тела. Иными словами, величина и форма рогов есть, вероятно, не более чем побочный продукт возраста и, соответственно, общих размеров их носителя (Johnson et al. 2007).

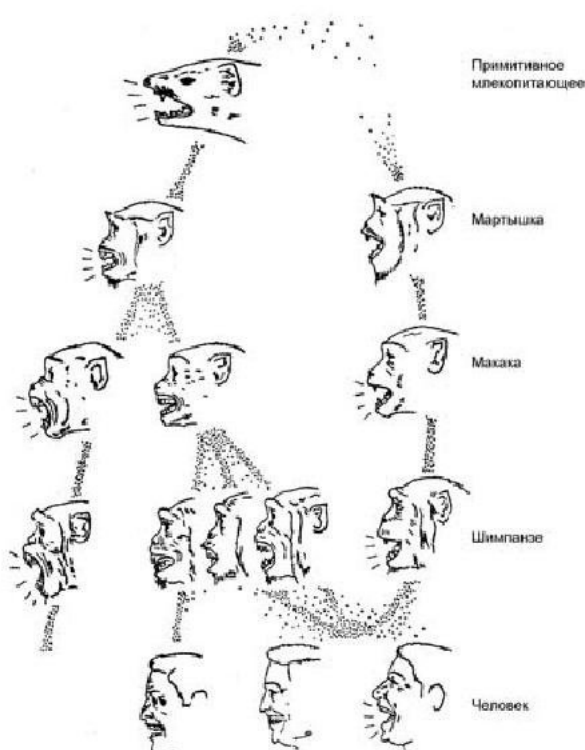


Рис. 4.24. Эволюция мимически-акустических сигналов у приматов от стадии гипотетического примитивного млекопитающего до человека. По: van Hooff, из: Hinde 1974

многих видов млекопитающих также определяет его возможные сигнальные функции<sup>115</sup>.

Значительное развитие лицевой мускулатуры у млекопитающих предоставляет им еще один, совершенно новый источник визуальной коммуникации — именно мимические сигналы (рис. 4.24). В сигнальном репертуаре у ряда видов приматов (в том числе человекообразных обезьян) важное место занимают действия с использованием объектов окружающей обстановки. Таковы, например, сигналы угрозы у шимпанзе, состоящие в интенсивном раскачивании рукой ветви дерева, или же особые пробежки, когда животное тащит за собой толстый сук, оторванный им от древесного ствола. Аналогичные демонстрации описаны и у макаков<sup>116</sup>. И наконец, у нашего бли-

<sup>115</sup> Kiley-Worthington 1976.

<sup>116</sup> Wolfe 1981.

жайшего родича шимпанзе обнаружена способность передавать себе подобным информацию о направлении и расстоянии до жизненно важных объектов, а также об их качестве и количестве, с использованием столь эфемерных визуальных сигналов, что исследователь не в состоянии обнаружить их и понять их специфику<sup>117</sup>. Можно предполагать, что по самой своей сути эти сигналы во многом родственны некоторым трудно регистрируемым, бессознательным формам невербальной коммуникации у человека<sup>118</sup>.

---

<sup>117</sup> Menzel 1971.

<sup>118</sup> См., например: Hess 1977.

## ГЛАВА 5. ТРАНСЛЯЦИЯ И ПРИЕМ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ. БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Все живые существа способны воспринимать колебания, возникающие во внешней среде. Если среда упругая (воздух или вода), то волны, вызванные этими колебаниями, принято называть звуком. Их восприятие осуществляется структурами, именуемыми фонорецепторами. Когда же колебания распространяются через плотный субстрат (например, через почву), то их называют вибрацией, а воспринимается она в основном при помощи разнообразных рецепторов, которые воспринимают любые механические воздействия извне, о чем будет сказано ниже.

Строго говоря, различия между восприятием колебаний посредством фонорецепторов, что принято называть «слухом», с одной стороны, и средствами механорецепции — с другой, достаточно условно. Главное различие между этими двумя процессами состоит в том, что они имеют дело с колебаниями разной частоты. При помощи слуха воспринимаются ультразвуки высокой частоты и те сигналы, которые лежат в зоне так называемого «слышимого звука». Уточню, что в последнем случае речь идет о диапазоне между 20 Гц и 20 кГц, который способно воспринимать *человеческое ухо*. Колебания с более низкими частотами — это инфразвуки<sup>1</sup>. Следует, однако, помнить, что природа возникновения инфразвуковых колебаний не отличается принципиальным образом от того, что происходит при генерации

---

<sup>1</sup> За верхнюю границу частотного диапазона инфразвука обычно принимают 16—25 Гц. Нижняя же граница инфразвукового диапазона условно определена как 0.001 Гц. Практический интерес могут представлять колебания от десятых и даже сотых долей герц, то есть с периодами в десяток секунд.

звуков более высоких частот, и для описания ее закономерностей используется тот же самый математический аппарат. Условность подразделения, о котором идет речь, состоит еще и в том, что возможны колебания с частотным спектром, охватывающим как звуки слышимые, так и инфразвук. Между тем эту категорию явлений в англоязычной литературе принято с недавних пор называть «вибрационной коммуникацией», что, как я постараюсь показать далее, может приводить к путанице в понимании истинного положения дел.

Вместе с тем попытки разграничения двух сторон единого, в общем, явления оказываются полезными в эволюционном контексте. Инфразвуки (или вибрации) порождаются в ходе всей жизнедеятельности организма — когда он движется по субстрату или, скажем, роет в нем нору. Это значит, что животное, генерирующее колебания, «не ожидает» ответа на него от прочих обитателей той же местности или даже снижает уровень своей активности, чтобы не быть услышанным. Так, например, ведет себя хищник, *подкрадывающийся* к намеченной им жертве. Я в дальнейшем буду называть подобные физические события «шумами».

Можно сделать предположение, что генерация шумов-инфразвуков могла быть первичным, исходным моментом в эволюции акустической коммуникации, которая предполагает взаимодействия между отправителем сигнала и его приемником. Однако в дальнейшем инфразвуки могли сохраниться в репертуарах отдельных видов в качестве вполне полноценных коммуникативных сигналов, как это будет показано в разделе о насекомых.

## Шумы в океанских глубинах

Хорошо известно, что жизнь зародилась в воде и что большая часть архаических подразделений беспозвоночных животных остается жить в ней по сию пору. Поэтому обратим для начала наши взоры к происходящему в морских глубинах. Они населены буквально несметным количеством видов беспозвоночных, не говоря уже о двух-трех десятках тысяч видов рыб. Одних только моллюсков насчитывается не менее 100 тыс. видов. Все эти существа, так или иначе, выдают свое присутствие, вызывая колебания воды, когда просто перемещаются в ее толще. Кроме того, многие из них генерируют возмущения в среде, которые можно назвать вибрациями шумового характера. Сюда мож-



но отнести ворчание, шипение, скрипение и разного рода шуршания, издаваемые всевозможными видами рыб (глава 6).

В большинстве случаев такого рода акустические проявления есть не более чем побочный эффект тех процессов, которые необходимы для повседневного выживания индивида и никак не связаны с оповещением конспецификов о происходящем. Так, у многих видов морских двустворчатых моллюсков свободно плавающая личинка при переходе к сидячему образу жизни, характерному для взрослой стадии, прикрепляется к субстрату с помощью многочисленных упругих биссусных нитей. При изменениях температуры эти белковые тяжи начинают поочередно растягиваться и укорачиваться, производя при этом своеобразные шумовые эффекты. Тропические креветки из родов *Crangon*, *Alpheus* и *Synalpheus* охотятся, оглушая свою жертву мощной струей воды, которую рачок с шумом выбрасывает по направлению к цели. Если множество особей проделывают это, находясь на небольшом расстоянии друг от друга, уровень шума, производимого ими, достигает порой 70 децибел. Возмущения, генерируемые усонгими раками, когда их хитиновые ножки трутся о пластинки известкового панциря, могут восприниматься другими обитателями моря за много километров от места локализации колонии этих ракообразных<sup>2</sup>. Еще раз подчеркну, что ритмичные потрескивания, продуцируемые ими, — это не более чем побочный продукт движений, направленных на добывание корма. Некоторые виды крабов и креветок реагируют звуками на нападение хищников. Высказывали мысль, что таким способом особь может озадачить нападающего и избежать гибели<sup>3</sup>.

Все эти отзвуки повседневной жизнедеятельности обитателей моря М. Стокер образно назвал вкуче «акустической иллюминацией», сравнив ее с вездесущим характером освещенности местности лучами солнца. Дело в том, что все те колебания, которые можно, с той ли иной мерой строгости, назвать «звуками», распространяются в воде с большей скоростью и с меньшими искажениями, чем в воздушной среде. По мнению этого автора, насыщенность среды океана звучанием мириад ее обитателей создает своего рода акустическое поле, позволяющее каждому по возможности адекватно ориентироваться в макрокосме окружающей среды.

---

<sup>2</sup> Stocker 2002.

<sup>3</sup> См., например, Patek et al. 2009.

### **Что и как «слышат» беспозвоночные, населяющие морские пучины**

Понятно, что подобная ориентация реально возможна лишь в том случае, если обитатели моря, о которых шла речь, обладают способностью воспринимать поступающую извне акустическую информацию.

Как указывает Х. Фрингс,<sup>4</sup> изучение такого рода способностей у актиний<sup>4</sup> показало все те трудности в определении понятия «слух», которые возникают, если отталкиваться от сущности структур, задействованных в процессах восприятия колебаний. Например, орган актиний, именуемый «ротовым диском», — это, по всей видимости, специализированный рецептор, подобный барабанной полости позвоночных животных. «Следовательно, — пишет автор, — об актинии можно сказать, что она “слышит” этим органом... Ротовой диск настолько тонок и благодаря этому настолько чувствителен, что термин “слышать” представляется нам уместным, а спор о толковании слов — искусственным и излишним»<sup>5</sup>.

Водные беспозвоночные располагают великим множеством разнообразных структур, которые могут, в принципе, воспринимать флюктуации акустической энергии. Считается, что рецепторами, реагирующими на уровень звукового давления, могут быть всевозможные отростки на стенке брюшной полости беспозвоночных — реснички, щетинки, волоски и подобные им образования. Полагают также, что ту же функцию в состоянии выполнять такие структуры, как щупальца, пароподии, антенны и даже опорные органы (например, «нога» брюхоногих моллюсков), которые воспринимают звуки через находящиеся в них проприорецепторы. Иными словами, почти любая подвижная выступающая часть стенки брюшной полости может быть активирована в ответ на ускорение движений частиц внешней среды. Как полагает Стокер, большинство подобного рода структур могут быть своего рода «гибридами» инструментов, воспринимающих направление сил тяготения и гидростатические эффекты<sup>6</sup>. Поэтому названный автор считает, что в применении к беспозвоночным точнее

---

<sup>4</sup> Актинии (морские анемоны) — одно из подразделений класса коралловых полипов. Как правило, одиночные формы — сидячие организмы, лишённые минерального скелета и обитающие на твердом грунте.

<sup>5</sup> Фрингс 1969.

<sup>6</sup> Stocker 2002.

будет говорить о «фонорецепторах» и «фонолокации», чем о «слухе» в нашем привычном понимании. Лишь у немногих организмов воспринимающие структуры, о которых шла речь, заключены в полости, именуемые «слуховыми пузырьками»<sup>7</sup>.

### **Умение слышать не обязательно связано со способностью к генерации звуков**

Как следует из сказанного выше, обладание возможностями фонолокации — это норма для водных беспозвоночных. Но если оставить в стороне тот факт, что вся их жизнедеятельность сопровождается шумами, свойство издавать структурируемые и регулярно воспроизводимые звуки присуще лишь очень немногим видам. Если понимать слово «вокализация» в таком ключе, то подавляющее большинство водных беспозвоночных и их потомков, в дальнейшем вышедших на сушу (таких, например, как моллюски), оказываются практически немыми. Это можно сказать почти обо всех беспозвоночных, не относящихся к типу членистоногих. Таковы кишечнополостные, иглокожие, черви плоские, круглые и кольчатые, моллюски, полухордовые и многие другие, которых насчитывается в общей сложности не менее 340 тыс. видов.

Что же касается членистоногих — самого многочисленного типа беспозвоночных, то у них способность продуцировать звуки коммуникативного характера имеет место у представителей всего лишь трех крупных подразделений — классов ракообразных и паукообразных и надкласса насекомых<sup>8</sup>. Показательно, что два последних таксона включают в себя организмы, либо порвавшие первоначальную связь с водной средой, либо ушедшие в воду вторично. В отличие от них, среди ракообразных преобладают первично водные виды, и лишь ограниченное число этих беспозвоночных можно назвать «земноводными», точнее — полуводными. Таковы, в частности, манящие крабы, к поведению которых я обращался уже неоднократно.

---

<sup>7</sup> Эти образования, как пишет Х. Фрингс (Frings 1964), могут присутствовать у осьминогов. Но М. Стокер в статье, опубликованной 38 лет спустя, утверждает, что у этих животных не обнаружили ни малейшей способности к восприятию звуков.

<sup>8</sup> Budelmann 1992.

Среди ракообразных, еще сохранивших, таким образом, приверженность к исходному для беспозвоночных водному образу жизни, насчитывается примерно 30 тыс. видов. К настоящему времени способность издавать звуки описана только у сорока двух из них. Они относятся к 16 семействам, которые подчас отстоят достаточно далеко друг от друга на эволюционной лестнице. И лишь представители примерно половины этих видов в норме издают звуки под водой<sup>9</sup>. Б. Шмитц, которая обобщила эти данные, включает в категорию «звуков» также и те акустические структуры, которые я выше назвал «шумами», сопровождающими процессы повседневной жизнедеятельности в качестве их побочного эффекта. Так, большое внимание этот автор уделяет шумным залпам выбрасывания водной струи креветками, охотящимися столь своеобразным способом. То же самое мы видим в работе Б. Будельманна<sup>10</sup>, который считает одним из немногих примеров «звуков, издаваемых под водой», упоминавшиеся выше потрескивания усоногих раков, производимые ими при ловле добычи.

Для нас сейчас важно то обстоятельство, что в отношении *водных* ракообразных, располагающих способностью к фонолокации, нет сколько-нибудь полных данных о возможности взаимодействий между особями с использованием акустических сигналов. В то же время у полуводных видов описаны видоспецифические звуки, используемые в сезон размножения при взаимодействиях между самцами и самками<sup>11</sup>. На этой стороне поведения некоторых видов крабов я остановлюсь ниже.

## Слух и зрение на ранних стадиях эволюции

Пожалуй, наиболее интригующий вывод, который можно сделать на основе всего сказанного, состоит в том, что развитие фонорецепции на начальных этапах эволюции животного мира заметно отставало от прогресса в формировании органов зрения. В самом деле, среди всего того огромного изобилия видов водных беспозвоночных, о которых я упоминал выше, очень многие располагают фоторецепторами, подчас довольно высокоорганизованными. Это относится даже к формам

---

<sup>9</sup> Schmitz 2002.

<sup>10</sup> Budelmann 1992.

<sup>11</sup> Salmon, Hyatt 1983.

прикрепленным или же медленно движущимся по субстрату, к числу которых относится большая часть моллюсков. Строение глаз головоногих моллюсков, например, во многом приближается к тому, что мы видим у позвоночных животных. Но те же самые осьминоги, как мы видели, практически лишены слуха. Это один из множества примеров того, что структуры, которые были бы строго специализированы для приема акустических сигналов, у водных беспозвоночных либо отсутствуют полностью, либо представляют собой исключительную редкость. Это кажется неожиданным, если принять во внимание, что водная среда, будучи мало благоприятной для зрительной связи, представляет широкие возможности для обеспечения дистантного обмена акустической информацией. Так или иначе, в эволюционной последовательности вовлечения каналов связи в процессы коммуникации я вынужден поставить акустический канал связи на третье место после химического и оптического.

Выходит дело, что, подобно тому как у водных беспозвоночных фоторецепция первоначально обслуживала потребности активного преследования жертв (см. преамбулу к главе 4), способность производить и воспринимать звуки могла быть на этом этапе эволюции побочным эффектом охоты «с места» и выполняла также важнейшую функцию избегания хищников. В обоих случаях коммуникация в строгом смысле этого слова могла развиваться вторично на основе этих главных потребностей выживания, а не путем направленной выработки специализированных механизмов двустороннего обмена информацией между конспецификами.

Эта точка зрения противоречит той, которая нередко отстаивается с позиций адапционистской парадигмы. Как пишет, например, У. Фитч<sup>12</sup>, слух был полезен ранним амфибиям, жившим в каменноугольном периоде, например, при охоте на насекомых. «Но наиболее вероятной его функцией, — продолжает автор, — была та же, которую слух обслуживает сегодня, — именно, восприятие голосов конспецификов». И далее следует совсем уж неожиданный вывод: «Это был первый предшественник речи у человека».

---

<sup>12</sup> Фитч 2013.

## Акустическая коммуникация в разных подразделениях животного мира

### Манящие крабы

Зоологам известны свыше 30 тыс. видов ракообразных. Около 15 тыс. ныне живущих видов<sup>13</sup> относятся к отряду Десятиногих. Среди них различают крабов настоящих *Brachyura*, длиннохвостых *Macrura* (креветки, раки, лобстеры и лангусты) и короткохвостых *Anomura*, куда относятся, в частности, раки отшельники.

Лишь сравнительно немногие виды крабов покинули морские глубины и перешли к полуводному или сухопутному образу жизни. Так, среди короткохвостых крабов они известны только в одном семействе из 20, среди настоящих — в семи из 93<sup>14</sup>. Из этих семи семейств одно (*Ocyrodidae*) представлено целиком такими «земноводными» видами: их 26 в роде крабов-привидений *Ocyrode* и около 100 среди манящих крабов *Uca*. Первые ведут преимущественно ночной образ жизни, покидая свои норы в поисках корма с наступлением темноты. Среди вторых многие виды образуют плотные поселения и активны в дневное время. Именно в силу этих двух причин наиболее полно изучена коммуникация манящих крабов.

В качестве примера происходящего в поселениях этих видов приведу наблюдения над манящими крабами *Uca lactea*. Оседлые локальные популяции этого вида населяют грязевую литораль в зоне морского прилива. Питанием этим мелким ракообразным (размерами менее 2 см) служат беспозвоночные, выбрасываемые на берег приливной волной. Своих жертв краб собирает с субстрата клешнями. Самцы хватают их маленькой правой клешней и отправляют в рот, тогда как левая, сильно увеличенная, используется в качестве инструмента сигнального поведения и противостояния соперникам. Местная популяция организована в виде мозаики территорий, занятых вперемешку самцами и самками. На площади 1.5 × 1.5 м побережья о-ва Тайвань в два разных года самцы по численности несколько превосходили самок (63—62 и 44—48 соответственно). Пример пространственной

<sup>13</sup> Плюс 3300 вымерших; ископаемые *Brachyura* известны с юрского периода (около 200 млн лет назад).

<sup>14</sup> Bliss 1968.

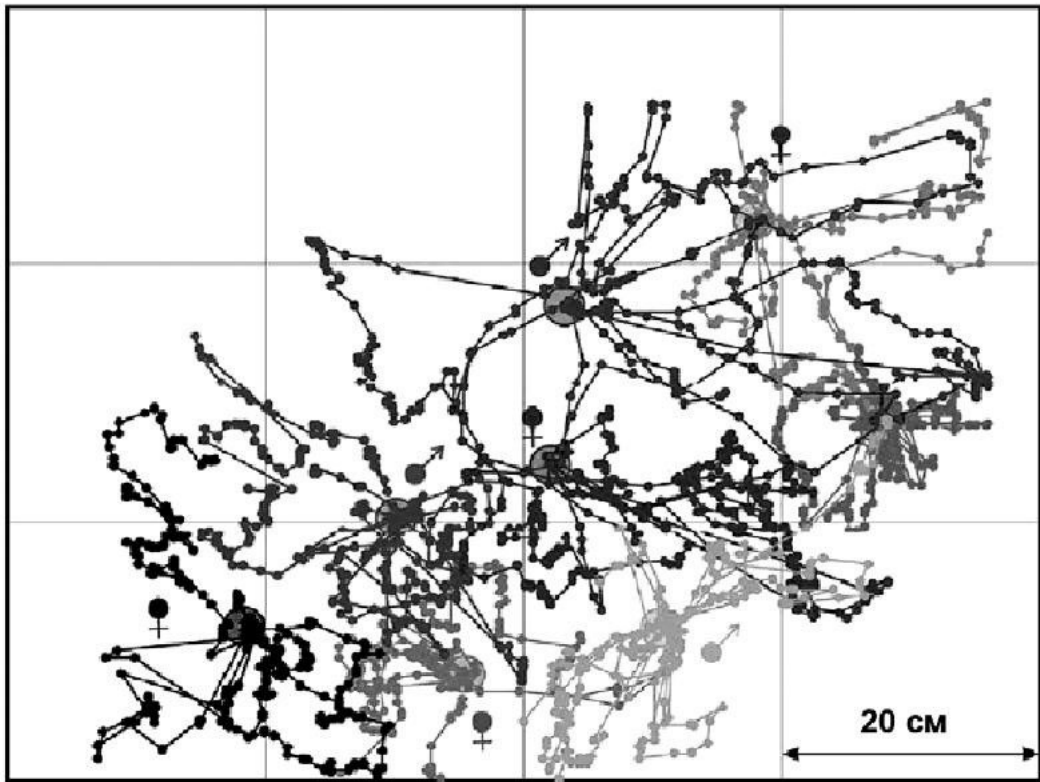


Рис. 5.1. Насыщенность событиями в участке колонии манящего краба *Uca vomeris* на протяжении 10 мин. Местоположение каждой особи после выхода их из нор (показаны крупными кружками) зафиксировано видеокамерой с промежутками в 1 с. Из: Zeil, Hemmi 2006

организации таких поселений и динамики происходящих в них событий показан на рис. 5.1.

Центрами территорий служат норы их обладателей, краевые участки соседей частично перекрываются. Среднее расстояние между норами, по данным Л. Северингхаус и Х. Лин, составляет  $7.91 \pm 2.80$  см<sup>15</sup>. На границах территорий и в зонах их перекрывания отношения между соседями антагонистичны. Этот антагонизм проявляется как во взаимодействиях между особями одного и того же пола, так и при контактах разнополых крабов. Самцам проще изгонять из своих владений самок, не обладающих крупной хватательной клешней, хотя и те иногда пытаются дать отпор агрессору. Впрочем, сколько-нибудь серьезные драки редки и между самцами.

<sup>15</sup> Severinghaus, Lin 1990.

В сезон размножения, приуроченный к максимуму весенних приливов, антагонизм между особями разных полов существенно снижается. Инициатива половых контактов принадлежит преимущественно самцам. При виде самки самец начинает проделывать ритмичные взмахи своей крупной клешней, на что та зачастую не обращает внимания. Если это происходит вблизи норы самки, она, если не готова в данный момент к копуляции, может сделать угрожающий выпад в сторону самца или же ретироваться в свое убежище. В последнем случае настойчивый самец подходит к норе и, касаясь отверстия стенок норы ходильными ногами, производит ими особые вибрирующие движения. Он может даже зайти в нору, а выйдя из нее спустя некоторое время, снова посылать эти «сейсмические» сигналы хозяйке убежища. Все это в норме оканчивается спариванием, которое имеет место на поверхности у входа в нору.

Анализ брачного поведения самцов показал, что их сигнальные движения крупной клешней не являются определяющими в успешности копуляции. Во-первых, эти движения не обязательно предшествуют спариванию. Во-вторых, в размножении могут участвовать самцы, лишившиеся до того крупной клешни. Такой самец сближается с самкой и начинает ритмично постукивать ходильными ногами по ее ногам или панцирю. Копуляция невозможна без этих сигналов, направленных на стенки входа в нору самки либо на нее самое. Длительность вибрирующих движений самца при попытках склонить самку к спариванию варьирует от 20 до 25—27 с. Оказалось, что самцы, добивающиеся при этом успеха, вибрируют ногами достоверно дольше. Кроме того, преуспевали в основном те самцы, которые были более резистентны к попыткам самцов-конкурентов интерферировать с ними в то время, когда они адресовали вибрацию самкам<sup>16</sup>.

Известны два основных способа генерации инфразвуков самцами манящих крабов. Для вида *U. tangeri*, например, наиболее характерны ритмичные удары нижней поверхности крупной клешни о землю, которые самец воспроизводит как в полости норы, так и на поверхности. Они следуют сериями разной длительности, в зависимости от уровня эмоционального возбуждения особи. Короткие серии, состоящие из 1—3 импульсов, следуют, когда самец пытается привлечь самку к своей норе. В ночное время в таких ситуациях эти сигналы

---

<sup>16</sup> Severinghaus, Lin 1990.



служат заменой демонстрации размахивания клешней. Длительность этих серий близко совпадает с временем, затрачиваемым на один цикл сигнального движения клешней. Длинные серии (7—12 импульсов) имеют место в момент наиболее интенсивного ухаживания самцом за самкой перед копуляцией. Впрочем, создается впечатление, что сигнальные функции этих барабанных дробей очерчены не столь уж четко. Если самец барабанит у входа в нору, занятую другим крабом, при выходе того на поверхность может последовать драка, если потревоженный окажется самцом, или копуляция, если это самка.

У другого вида, *U. rapax*, о существовании описанного выше способа сигнализации не упоминается. Самец посылает инфразвуковые импульсы, вибрируя и притоптывая ходильными ножками. М. Сельман так описывает происходящее: «Самец перестает размахивать клешней, когда самка приблизилась к отверстию его норы на 5—10 см. Клешня нависает над панцирем, оставаясь неподвижной. В это время ножки второй и третьей пары синхронно приподнимаются и опускаются по 2—6 раз подряд<sup>17</sup>. Каждая такая серия движений длится от одной до трех секунд. С каждым ударом ножек о землю самец приседает почти до уровня субстрата. Производя эти действия, самец может оставаться на одном месте, но если самка подошла очень близко, он делает бросок в ее сторону или скрывается в норе, пытаясь увлечь ее за собой»<sup>18</sup>. Киносъемка показывает, что вибрирующие ножки не всегда касаются земли. Длительность импульсов составляет 30—50 мс, серии — от 120 до 200 мс, при значениях несущей частоты 170—200 Гц.<sup>19</sup>

Здесь, опять же, мнения разных авторов о сигнальном назначении этих акций расходятся, на этот раз кардинально. Если Сельман относит их к категории брачного поведения, то Дж. Крейн утверждает, что лишь изредка наблюдала их в моменты интенсивного ухаживания самца за самкой. «Эти движения, — пишет она, — всегда сопутствовали либо агонистическим взаимодействиям крабов на поверхности, либо служили ответом на попытку присвоить себе чужую нору, вне зависимости от того, к какому полу принадлежал агрессор».

---

<sup>17</sup> Эти движения очень напоминают описанные Северингхауз и Лин в статье о поведении *U. lactea*.

<sup>18</sup> Salmon 1967.

<sup>19</sup> Crane 1975.

Для самцов крабов характерна спонтанная трансляция описанных сигналов и взаимная стимуляция этой активности. Некоторые авторы говорят даже о чем-то вроде «хорового пения». Впрочем, такую же реакцию можно вызвать, если слегка поскрести прутиком субстрат на расстоянии сантиметра от того места, где располагаются несколько нор с сидящими в них крабами.

Колебания, вызванные соприкосновениями конечностей крабов с субстратом, воспринимаются конспецификами через так называемые органы Барта. Это тонкостенное хитиновое «окошечко», расположенное на внутренних члениках каждой ходильной ноги. Через особую мышцу такая мембрана сообщается с биполярным нейроном, реагирующим как на информацию, поступающую от воздушных колебаний, так и на вибрацию субстрата. Верхний предел частот, воспринимаемых этим органом, составляет 300 Гц. Это дает возможность крабу ориентироваться в среде, фоновый шум которой в тихую погоду удерживается на уровне до 200 Гц.

Полагают, что манящий краб в состоянии воспринять вибрационный сигнал, подаваемый другим самцом, с расстояния около 1 м. Мы видели, что у вида *U. lactea* этот способ коммуникации может использоваться также при прямом контакте между особями, и в таком случае сигнал транслируется по тактильному каналу связи. Крабы привидения, вибрационные движения которых более интенсивны, способны передавать информацию на значительное расстояние — до 10 м. Это возможно даже при ветреной погоде, когда более высокочастотный компонент сигнала, распространяющийся колебаниями воздуха, тонет в посторонних шумах<sup>20</sup>.

Вопреки тому обстоятельству, что крабы семейства Ocypodidae далеко отстоят на эволюционной лестнице от прямокрылых насекомых (таких как кузнечики и сверчки), у тех и у других системы приема акустических сигналов подчиняются, по существу, одним и тем же принципам<sup>21</sup>. Так, например, тимпанальные органы, структурно и функционально подобные органу Барта, располагаются у названных насекомых в голенных сегментах передних ног<sup>22</sup> (см. ниже).

---

<sup>20</sup> Popper et al. 2001.

<sup>21</sup> Hall 1985.

<sup>22</sup> Жантиев 1981.

## Хелицеровые

Это еще одна группа членистоногих беспозвоночных, которая, порвав некогда с исходным водным образом жизни, успешно освоила сушу (рис. 5.2). В новых для них условиях эти существа постепенно выработали такие способы обмена информацией с себе подобными, которые диктовал весь строй их строения и образа жизни. Черты, присущие этой системе выживания, первоначально лишь косвенно соотносились с потребностями внутривидовой коммуникации либо вообще не имели с ними ничего общего.

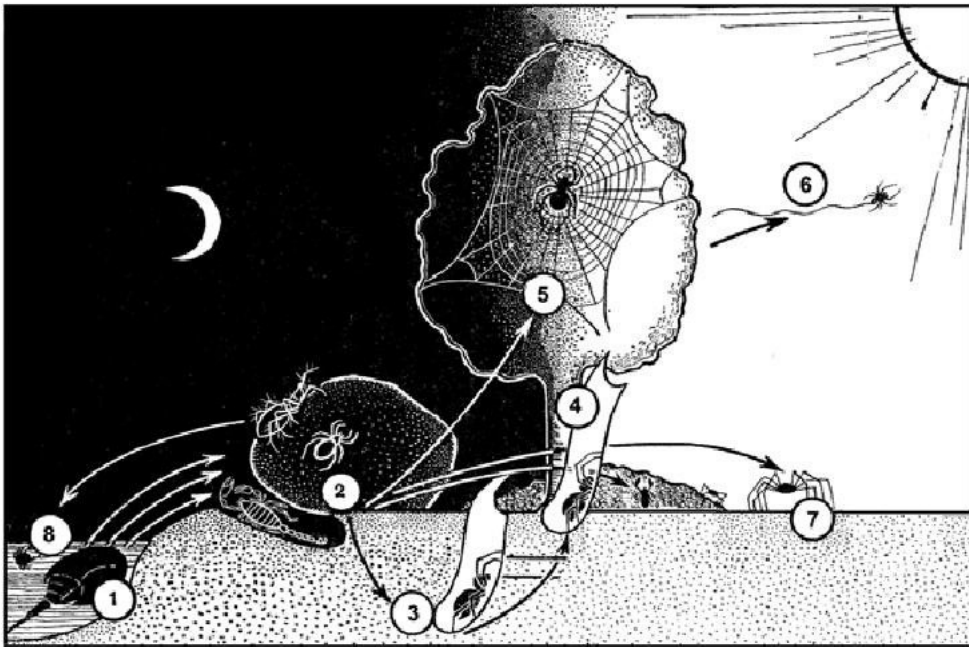


Рис. 5.2. Выход хелицеровых на сушу.

1 — первичноводные хелицеровые; 2 — ночные бродячие хищники (скорпионы, жгутоногие, сольпуги, низшие пауки и др.); 3 — устройство норок (норковые пауки и др.); 4 — выход пауков из норки с паутиной выстилкой-трубкой; 5 — заселение растительности высшими тенетными пауками; 6 — полет пауков на паутине и подъем клещей токами воздуха; 7 — прямое освоение дневной поверхности суши (некоторые сенокосцы, пауки и др.); 8 — переход из воды к жизни в скважинах почвы (кенении, низшие клещи); 9 — заселение гниющих органических субстратов (многие клещи, ложноскорпионы и др.); 10—14 — выход клещей из почвы и гниющих остатков в качестве паразитов животных и растений, пассивное расселение на хозяевах, по воздуху и иными путями; 15 — водяные клещи. Из: Ланге 1984

Считают, например, что пауки в те эпохи, когда они были животными водными<sup>23</sup>, обладали как минимум двенадцатью парами конечностей, из которых четыре пары задних (так называемые «жаберные ножки») выполняли функцию дыхания. Когда около 400 миллионов лет назад пауки начали осваивать сушу, где жабры бесполезны, две последние пары жаберных ножек начали постепенно преобразовываться в структуры, именуемые «паутинными бородавками». Предполагается, что первоначально паукообразные использовали паутину только для сооружения кокона, в который самка откладывает яйца и где, спустя некоторое время, под надежной защитой стенок колыбели происходит вылупление ее многочисленных отпрысков. Позже пауки разных видов сильно расширили возможности применения этого строительного материала. С его помощью они обустривают свои жилища, создают сложно устроенные сети для ловли добычи и даже пользуются паутиной для быстрого перемещения по воздуху на большие расстояния. Кроме того, у многих видов именно нити паутины стали использоваться в качестве подобия «проводов» для передачи коммуникативных сигналов себе подобным. Но об этом — немного ниже.

Древнейшая группа хелицеровых — это класс *меристомовых*. Из четырех доживших до наших дней видов мечехвостов<sup>24</sup> наиболее известен *Limulus polyphemus*, сохранившийся почти в неизменном виде на протяжении примерно 450 млн лет (рис. 5.2, в нижнем углу слева). Эти создания обитают на морских мелководьях и выходят для размножения на сушу во время наиболее высоких приливов. В эти периоды встреча самцов и самок на протяжении дня возможна лишь в короткий отрезок времени. За несколько часов до этого самцы уже плавают вдоль уреза воды, подстерегая самок, которые устремляются на пляж, где им предстоит откладывать яйца в песок. Завидев самку,

---

<sup>23</sup> Сегодня известны около 1 тыс. видов так называемых морских пауков (класс *Pantopoda*).

<sup>24</sup> Эти животные представляют собой жалкие остатки группы, процветавшей в палеозое (510—250 млн лет назад). Помимо мечехвостов, в нее входили также родственные им ракоскорпионы (отряд *Eurypterida*). Ранние формы обитали в морях, позже — на мелководье, а затем — и в пресных водоемах. На примере эволюции ракоскорпионов хорошо прослеживается переход членистоногих от водного образа жизни к сухопутному.

самец захватывает ее панцирь клешнями первой пары ходильных ног, после чего может удерживать ее подчас на протяжении нескольких недель. Между самцами происходит напряженная борьба из-за возможности оставить потомство<sup>25</sup>. Явное отсутствие избирательности в отношении половых партнеров наводит на мысль об отсутствии каких-либо дистантных сигналов (в том числе, разумеется, и акустических), которые способствовали бы поиску и распознаванию половых партнеров и обеспечивали бы сколько-нибудь организованный характер отношений в конфликтах между самцами. Опоздавший просто пытается оттолкнуть более удачливого конкурента от самки, которой тот уже успел овладеть<sup>26</sup>.

К наиболее древним паукообразным относятся также *скорпионы*. Представители этого отряда первоначально были животными водными. Палеонтологические данные позволяют достаточно полно проследить переход скорпионов от водного образа жизни к сухопутному в период от силурийского до каменноугольного периода — примерно между 430 и 330 млн лет назад. Ныне живущим скорпионам (их не менее полутора тысяч видов) свойственны высокодифференцированные брачные взаимодействия. Основной их компонент — это так называемый «променад». Самец, взявшись своими клешнями за клешни самки, водит ее взад и вперед на протяжении десятков минут — до тех пор, пока не отложит сперматофор на какой-нибудь твердый предмет, лежащий на субстрате. Затем он подводит сюда самку так, что ее клоака входит в контакт с этим слизистым мешочком, заполненным спермой. По окончании церемонии самке подчас удается поймать и съесть своего напарника, который неизменно уступает ей в размерах<sup>27</sup>.

У скорпионов отсутствуют какие-либо способы обнаружения полового партнера на расстоянии. В сезон размножения самцы широ-

---

<sup>25</sup> Brockmann 1990.

<sup>26</sup> Такая система отношений характерна для видов, которым свойственна высокая синхронизация половых контактов между самцами и самками. Все ограничивается коротким периодом в несколько дней, что обусловлено эндогенными ритмами в жизни вида. Эти системы спаривания получили название «взрывных» (см. об этом в главе 6).

<sup>27</sup> Polis, Farley 1979.

ко перемещаются и ищут самок, полагаясь на случайную встречу с ними. Опознавание пола другой особи возможно лишь при непосредственном телесном контакте с ней<sup>28</sup>. Предполагается, что это происходит за счет восприятия химических сигналов типа феромонов, а также, возможно, оптических, поскольку животным свойственен половой диморфизм в размерах и окраске<sup>29</sup>.

В то же время известно, что скорпионы способны издавать звуки, именуемые «стридуляцией». Они производятся за счет трения хитиновых сегментов первой пары ногощупалец (хелицер — рис. 5.3) друг о друга и о внутреннюю поверхность панциря. Однако если в эксперименте два скорпиона, разделенные непрозрачным листом бумаги, издают такие звуки, какая-либо реакция на них со стороны того или другого определенно отсутствует. Не наблюдается она и при непосредственном контакте двух особей. Как полагает А. Александер, стридуляция может служить скорпионам для отпугивания хищников<sup>30</sup>. По мнению другого исследователя<sup>31</sup>, эти существа обладают способностью обнаруживать своих жертв с помощью эхолокации, передаваемой через субстрат, особенно песчаный. Однако в этой работе ни слова не сказано о том, что существуют некие звуковые сигналы, приходящие в отраженном виде от объектов извне, как это происходит при эхолокации. Поэтому речь идет скорее о восприятии скорпионами колебаний субстрата с помощью механорецепторов, локализованных на конечностях животного. Короче говоря, создается ощущение, что звуки, издаваемые скорпионами, не служат целям внутривидовой коммуникации, а есть лишь побочный эффект повседневной их активности, как мы видели это у подавляющего большинства сугубо водных беспозвоночных.

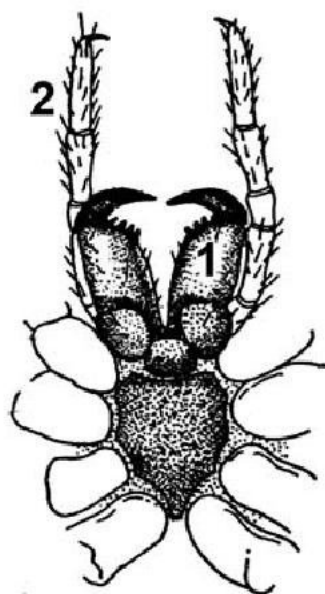


Рис. 5.3. Ротовые органы паука крестовика *Araneus diadematus*: 1 — хелицеры, 2 — педипальпы

<sup>28</sup> Polis, Farley 1979.

<sup>29</sup> Alexander 1959.

<sup>30</sup> Alexander 1958.

<sup>31</sup> Stephens 2000.

Среди других отрядов паукообразных группой, наиболее эволюционно успешной и ныне процветающей, оказался отряд настоящих пауков<sup>32</sup>. Он насчитывает более 37 тыс. видов, что составляет 75.3 % от числа всех паукообразных. Подавляющее большинство видов пауков — это активные хищники, в отличие, например, от клещей, ведущих паразитический образ жизни. Пауки практикуют два основных типа стратегий добывания пищи: охоту посредством свободного поиска жертв и их подстерегания. Во втором случае наиболее эффективным способом оказывается поимка добычи ловчими сетями, что мы видим у так называемых пауков-тенетников.

Понятно, что охота на дичь — это дело преимущественно индивидуальное. Поэтому большинство видов пауков ведет одиночный образ жизни. Это, естественным образом, должно приводить к выработке поведенческих механизмов, которые способствовали бы встрече половых партнеров в сезон размножения. У бродячих пауков-охотников поискам самок самцами способствует их хорошо развитое зрение. Такого преимущества лишены тенетники, но этот недостаток компенсируется тем, что самки держатся стационарно на своих ловчих сетях, а не бродят в поисках пропитания<sup>33</sup>. Известно, что самец приходит в состояние половой готовности в момент обнаружения сети самки своего вида, даже если она отсутствует здесь в данный момент. Реакция обусловлена присутствием на нитях паутины феромонов самки, распознаваемых самцом с расстояния до 1 м. При соприкосновении с сетью вступают в действие также тактильные стимулы, поступающие к самцу от этой структуры<sup>34</sup>. Все это существенно облегчает задачу самцов во время поисков самок.

В обоих подразделениях, о которых идет речь, в коммуникации между особями разных полов важную, а то и решающую роль играет сигнализация, именуемая вибрационной. Эти сигналы либо лишены звукового компонента, как у тенетников, либо могут включать его в себя в той или иной пропорции.

---

<sup>32</sup> Среди прочих 11 отрядов, помимо скорпионов, можно упомянуть клещей, фаланг (или сольпуг) и сенокосцев.

<sup>33</sup> Взрослые самцы тенетников не строят ловчих сетей и, судя по всему, практически не питаются. Однако создается впечатление, что об образе их жизни почти ничего не известно.

<sup>34</sup> Uetz, Stratton 1983.

Так, например, частотные характеристики сигналов, которые самец транслирует на ловчую паутину самки у пауков-тенетников, варьирует у разных видов в пределах от 2 до 150 кГц<sup>35</sup>. Эти сигналы передаются по паутинной нити, которую самец прикрепляет к сети самки, после чего дергает ее определенным образом, в соответствии со строгим видоспецифичным стереотипом. Если самка готова к спариванию, то рано или поздно она покидает свое убежище<sup>36</sup> и движется навстречу самцу, первоначально проявляя очевидные признаки агрессии в отношении пришельца. Мимоходом отмечу, что первые телесные контакты двух особей выглядят скорее как нападение самки на самца<sup>37</sup>. Лишь после того, как самка успокаивается и становится покорной, самцу удается поместить в ее половое отверстие сперму, которая запасена им заранее в полости так называемого циббума, локализованного в конечном членике педипальпы.

Таким образом, у тенетников вибрационные сигналы носят *контактный* характер и, по сути дела, «беззвучны». В то же время у представителей 26 семейств пауков<sup>38</sup>, объединяющих в себе виды бродячих охотников, описано поведение самцов, которое обеспечивает трансляцию *дистантных* вибрационных сигналов, адресованных самкам<sup>39</sup>. Это постукивание конечностями по субстрату, подрагивание туловищем и то, что называют «стридуляцией». У некоторых видов частотные характеристики сигналов, генерируемых этими движениями, таковы, что включают в себя звуковой компонент. Например, постукивание брюшком самца паука-волка *Hugrolycosa rubrofasciata* воспринимается человеческим ухом с расстояния в несколько метров. Это обусловлено тем, что самец производит соответствующие движения, используя в качестве субстрата сухие листья, служащие чем-то вроде резонатора<sup>40</sup>.

---

<sup>35</sup> Uetz, Stratton 1983.

<sup>36</sup> Самка обычно пребывает не на самой сети, а в убежище в стороне от нее, как правило, выше нее, удерживая лапкой сигнальную нить, соединенную с сетью. При попадании в нее добычи самка мгновенно спускается вниз, умертвляет жертву, опутывает ее паутиной и уносит к себе в убежище.

<sup>37</sup> То же самое описано у скорпионов. См. Polis, Farley 1979.

<sup>38</sup> 28 % от общего числа семейств пауков (93).

<sup>39</sup> Uetz, Stratton 1983.

<sup>40</sup> Kotiano et al. 1996.



Вообще говоря, сигналы, генерируемые бродячими пауками, являются преимущественно инфразвуковыми, передаваемыми через субстрат. Поэтому свойства последнего, связанные с его звукопроводимостью, во многом соответствуют выбору местообитания тем или иным видом. Считают, что в сезон размножения особи данного вида придерживаются таких мест, где порождаемые самцом инфразвуковые сигналы могут обогащаться более высокими частотами слышимого звука<sup>41</sup>. Местообитаниями паука *Schizocosa stridulans* служат слои опавших листьев на почве, а виды рода *Cupiennius* используют в качестве мест свиданий самцов и самок розетки листьев однодольных цветковых растений<sup>42</sup>. В первом случае сфера действия сигнала ограничивается тем, что он быстро дегенерирует, распространяясь по чередке листовых пластинок. Поэтому наиболее эффективен он лишь в пределах того листа, на котором самец, посылающий свои сигналы, находится в данный момент. Их, таким образом, можно назвать дистантными, но действенными на расстоянии всего лишь в несколько сантиметров<sup>43</sup>.

У паука-волка *Schizocosa ocreata* их сфера действия составляет всего лишь около 5 см, если самец в момент трансляции сигнала находится на земле, но увеличивается до 20 см, если он пребывает в это время на листе или на древесном субстрате. При этом звуковая сигнализация уступает по эффективности оптической<sup>44</sup>. У названного вида более 50 % самок способны реагировать на брачный танец самца с расстояния 35—40 см, но это предел, ибо на большей дистанции эффективность и этих сигналов резко снижается<sup>45</sup>.

При ухаживании за самкой самец паука *Schizocosa stridulans* широко расставляет первую пару ходильных ног, изогнутых дугой, и

---

<sup>41</sup> Uetz, Stratton 1983.

<sup>42</sup> Baurecht, Barth 1992.

<sup>43</sup> Elias et al. 2006.

<sup>44</sup> Хибитс с коллегами предприняли попытку оценить, насколько «важность» инфразвуковых и оптических сигналов коррелирует с их «сложностью» у разных видов пауков рода *Schizocosa*. Они обнаружили положительную связь между этими двумя качествами в сфере оптических сигналов и ее отсутствие, когда речь идет о сигналах. При этом оказалось, однако, что степени «сложности» сигналов обеих модальностей связаны положительной зависимостью (Hebets et al. 2013).

<sup>45</sup> Uetz et al. 1913.

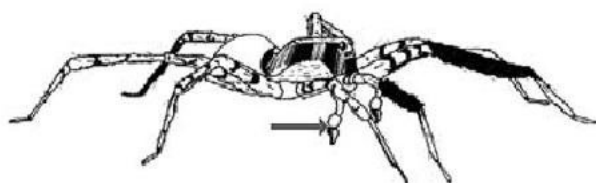


Рис. 5.4. Бродячий паук *Cupiennius salei*, издающий звуки при сгибании коцевого сочленения педипальп (показано стрелкой). Из: Elias et al. 2006

быстро постукивает ими о субстрат. Эти удары следуют сериями по 4—11 и слышны человеческим ухом. Серии таких низкочастотных сигналов сопровождаются короткими, трехсекундными пульсирующими звуками более высоких частот (450—1250 Гц с пиком около 950 Гц). Их самец воспроизводит, сгибая конечное сочленение педипальп (рис. 5.4). Здесь перед нами типичный полимодальный сигнал, в котором оптическая и акустическая компоненты разделимы только в абстракции<sup>46</sup>. При другом типе сигнальных акций эти же звуки подаются одновременно с подрагиванием брюшка, которое добавляет к сигналу низкочастотный компонент<sup>47</sup>.

Сходным образом ведут себя самцы бродячего паука *Cupiennius salei* (семейство Stenidae). Различие состоит в том, что движения брюшка сочетаются с ударами о субстрат не ходильных ног, а педипальп. В их дистальном сочленении у самцов бродячих пауков локализован особый стридуляционный механизм. На поверхности конечного членика (в котором, как уже было сказано, находится цибум — запасник спермы) располагается структура, именуемая «скребком». При сгибании сочленения этого членика с предыдущим скребок входит в соприкосновение с гребенчатым образованием («папкой»), за счет чего воспроизводятся звуки типа стридуляции. У *Cupiennius salei* наиболее помехоустойчивым при трансляции на расстояние оказывается низкочастотный компонент сигнала, генерируемого движениями брюшка<sup>48</sup>. Самка, готовая к спариванию, отвечает на описанные действия самцов интенсивным сотрясением всего туловища<sup>49</sup>. Сигналы,

<sup>46</sup> Подробнее об этом фундаментальном принципе организации сигнального поведения животных см. в главе 1 и, подробнее, в книге: Панов 2012.

<sup>47</sup> Ibid.

<sup>48</sup> Baurecht, Barth 1992.

<sup>49</sup> Kotiano et al. 1996.

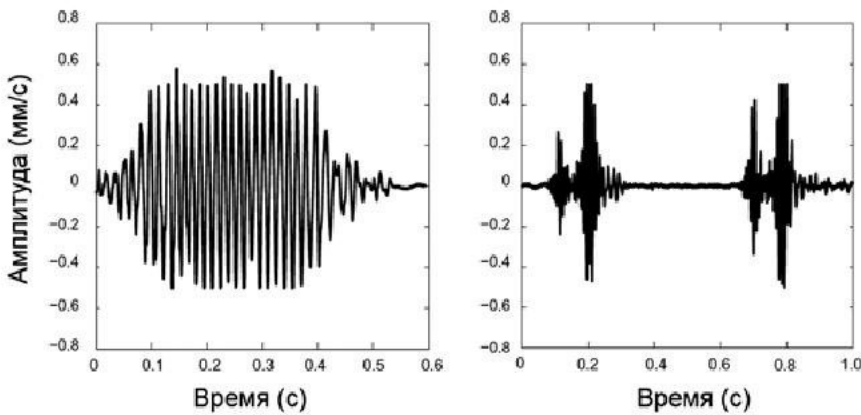


Рис. 5.5. Осциллограммы брачного (слева) и агрессивного (справа) сигналов паука *Phidippus clarus*. Из: Sivalinghem et al. 2010

адресованные самкам и самцам своего вида, хорошо различаются по ряду акустических параметров<sup>50</sup> (рис. 5.5).

В итоге можно сказать, что именно у пауков впервые в эволюционной истории появляются органы, специализированные к функции трансляции акустических коммуникативных сигналов. При этом разнообразие акустической структуры инфразвуковых сигналов, генерируемых самцами филогенетически близких видов, оказывается сопоставимым с тем, что мы видим у прямокрылых насекомых, бесхвостых амфибий и птиц (рис. 5.6). Соответственно, сформировались структуры, ответственные за восприятие колебаний во внешней среде и позволяющие выделять среди них те, которые несут жизненно важную информацию. Пауки-тенетники, например, способны по колебаниям ловчей сети, вызванных движением крыльев насекомых, определять направление, откуда потенциальная жертва приближается к ловушке.

Колебания воспринимаются двумя типами рецепторов. Это, во-первых, удлиненные чувствительные волоски (трихоботрии), локализованные на ходильных ногах<sup>51</sup>. В основании каждого волоска располагаются 2—4 чувствительные клетки, реагирующие на его движения. Эти рецепторы ответственны за восприятие колебаний воздуха, генерируемые, в частности, акустическими сигналами ближнего действия. Рецепторы другого типа представлены так называемыми целе-

<sup>50</sup> Sivalinghem et al. 2010.

<sup>51</sup> У бродячих пауков — на дистальных сегментах конечностей.

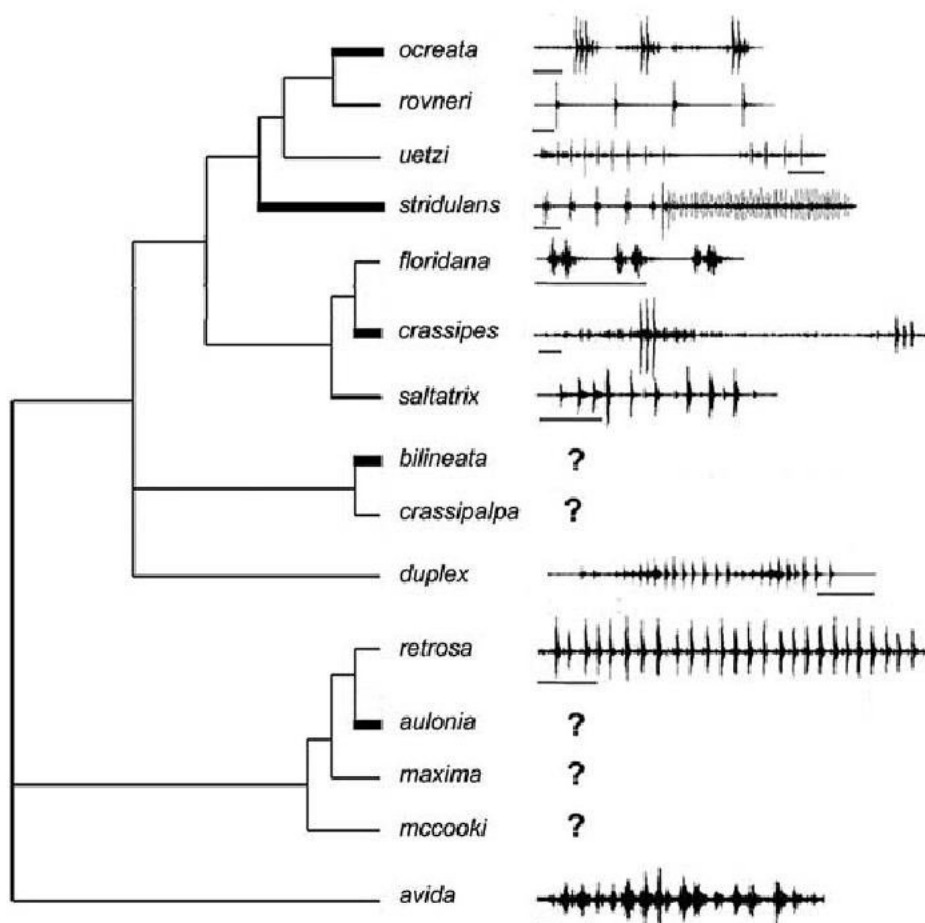


Рис. 5.6. Филогения пауков-волков рода *Schizocosa* (по молекулярным данным) с осциллограммами инфразвуковых брачных сигналов десяти видов. Зачерненными ветвями древа показаны виды с «манжетами» из густо собранных щетинок на голених передних ног (см. об этом в главе 4). Черточки под осциллограммами соответствуют длительности в 1 с. Из: Hebets et al. 2013

выми органами. Это узкие углубления ( $2 \text{ мкм}^{52}$  в ширину,  $5\text{—}200 \text{ мкм}$  в длину) в поверхности внешнего скелета конечностей, одетые снаружи тонкой мембраной. С ней связаны дендриты сенсорных клеток, отвечающих на сдвиги напряжения в покровах паука. У некоторых видов бродячих пауков количество этих структур превышает 3 тыс. Одиночные, наиболее крупные щели рассматриваются в качестве «органов слуха», поскольку они, как и трихоботрии, чувствительны к колебаниям воздуха. Существуют также комплекты параллельно идущих щелей, локализованные на предпоследних члениках ног перпен-

<sup>52</sup>  $1 \text{ мкм} = 0.001 \text{ мм}$ .

дикулярно их основным осям. Эти «лировидные» органы воспринимают информацию о характере колебаний субстрата<sup>53</sup>.

Для понимания истинной сути хода процессов эволюции сигнальных систем у животных очень важно иметь в виду мысль, высказанную в общем обзоре по способам коммуникации у пауков. Ее авторы пишут: «Во многих случаях поведение, служившее целям обнаружения жертвы и определения места ее локализации, оказалось лишь слегка модифицированным в применении к функциям коммуникации»<sup>54</sup>.

## Насекомые

Класс Насекомых представляет собой наиболее обширную — по числу видов — группу наземных животных<sup>55</sup>. Ныне среди них нет первичноводных форм: все те виды, которые обитают сегодня в воде, перешли к такому образу жизни вторично. Важно подчеркнуть, что наиболее древнее насекомое (вид *Rhyniognatha hirsti*), обнаруженное палеонтологами в девонских отложениях возраста порядка 400 млн лет, было, по-видимому, наземным и, возможно, уже обладало крыльями.

Вопрос о происхождении насекомых остается дискуссионным. Согласно одной из гипотез, наиболее обоснованной фактами, насекомые являются потомками ракообразных. По этой схеме, эволюционная ветвь насекомых отделилась от ракообразных в позднем силуре — раннем девоне, то есть около 410 млн лет назад<sup>56</sup>. Иными словами, насе-

---

<sup>53</sup> Baurecht, Barth 1992; Uetz, Stratton 1983.

<sup>54</sup> Uetz, Stratton 1983: 18.

<sup>55</sup> Класс насекомых неоднороден во многих отношениях. Самая древняя группа — это древнекрылые: стрекозы и поденки. Среди новокрылых, у которых, в отличие от древнекрылых, крылья складываются вдоль тела, выделяют три больших подразделения. Это, во-первых, ортоптероидный комплекс, куда входят термиты, тараканы, богомолы, палочники, уховертки и некоторые другие отряды. Другой комплекс, гемиптероидный, считают более поздним эволюционным ответвлением ортоптероидного. Сюда относятся клопы, вши, пухоеды и цикады. Наконец, третий комплекс, наиболее продвинутый эволюционно, включает в себя, среди прочих, жуков, двукрылых (мухи, комары и др.), бабочек и перепончатокрылых (муравьи, осы, пчелы, наездники). Все они, в отличие от ранее означенных групп, характеризуются полным превращением (стадии яйца, личики, куколки и имаго).

<sup>56</sup> Впрочем, Расницын (2008: 290) убедительно показал, что эта проблема весьма далека от решения. По его мнению, выдвинутые гипотезы настолько

комые моложе ракообразных, известных палеонтологам уже из отложений раннего кембрия (около 511 млн лет), примерно на 100 млн лет. Насекомые оказались обитателями суши также и позже хелицеровых.

По числу видов насекомые существенно опережают все прочие подразделения животного мира. Сегодня энтомологам известно до 1 миллиона видов насекомых, но ежегодно поступают сведения об открытии большого числа (до 7 тыс.) новых видов. По самым скромным оценкам, общее количество реально существующих видов насекомых приближается к 1.4—1.8 миллиона, что составляет около 20 % от числа всех ныне существующих видов животных. Впрочем, при попытках оценить истинное видовое разнообразие насекомых называют и более внушительные цифры: 5.9 и даже 8 миллионов.

У насекомых способность к порождению и восприятию звуков обнаруживается у численно преобладающей части их представителей. В этом состоит очевидное отличие насекомых от того, что мы видели в отношении, скажем, ракообразных и паукообразных. У тех развитое акустическое поведение есть, скорее, локальное явление, характерное лишь для отдельных, сравнительно узких групп видов (таких как манящие крабы и бродячие пауки). В настоящее время способность производить звуки, что может указывать в принципе на возможность организмов пользоваться акустической коммуникацией, обнаружена у представителей 20 из 32 отрядов насекомых. Полностью «молчаливы», как правило, особи тех видов, которые в сфере социального и полового поведения полагаются на свое хорошо развитое зрение (стрекозы, поденки), а также, естественно, паразиты (пухоеды, вши, блохи). Сюда же следует отнести примитивных, как правило, очень мелких насекомых с мягкими покровами, ведущих скрытный образ жизни, обычно в почвенной подстилке<sup>57</sup>.

Замечу, впрочем, что не во всех подразделениях класса насекомых порождение звуков оказывается свойством универсальным либо

---

многочисленны, что «...занимают почти весь спектр мыслимых возможностей (кроме, пожалуй, идеи происхождения насекомых прямо от хелицеровых). При этом каждая гипотеза в свое подтверждение ссылается на реальные наблюдения, но ни одна не может продемонстрировать своего бесспорного преимущества. Более важно, однако, другое: мы не имеем ни одной перспективной модели предка насекомых».

<sup>57</sup> Попов 1985.

распространенным достаточно широко. Типично это явление, например, для всего отряда прямокрылых, куда относятся всем хорошо известные саранча, кузнечики и сверчки. А вот у жуков (отряд жесткокрылых) интересующая нас особенность встречается у представителей по крайней мере 50 семейств, но далеко не у всех входящих в них видов. Причем известно, что во многих случаях генерация звуков приурочена только к стрессовым ситуациям и используется в основном как средство защиты от хищников, как мы видим это, например, у жулициц, листоедов и усачей. То же можно сказать в отношении отряда полужесткокрылых (клопы). У таких насекомых, как веснянки, палочники, тараканы, богомолы, двукрылые (комары, мухи) и бабочки, воспроизведение звуков представляет собой явление сравнительно редкое и наблюдается лишь у отдельных представителей тех или иных семейств<sup>58</sup>.

Органы, ответственные за генерацию звуков, у насекомых почти столь же разнообразны по структуре и принципам действия, как и общее строение их обладателей, относящихся к разным отрядам. Энтомологи приходят к выводу, что генераторы звука возникали многократно и независимо у представителей разных отрядов, иногда даже семейств и родов. Поэтому едва ли стоит удивляться тому, что в отдельных случаях сформировались структуры, функционирование которых выливается в порождение слышимых звуков с устойчивым временным узором и спектрами достаточной интенсивности и высокой помехоустойчивости. Звуки, производимые некоторыми видами прямокрылых, могут восприниматься человеческим ухом на расстоянии до полутора километров. Пение цикад основано на работе особой звуковой мембраны, приводимой в движение ритмичными сокращениями мышц туловища и усиливается по интенсивности особыми резонаторами. Все это выглядит как очевидный шаг вперед по сравнению с тем, что мы видели у манящих крабов и бродячих пауков.

По мнению А.В. Попова<sup>59</sup>, все известные способы генерации звуков насекомыми, которые развились на базе движений, можно считать фрагментами локомоторной активности: ходьбы, прыжка, полета, а также актов дыхания, жевания и др. Этот автор считает, что появление в эволюции инноваций, связанных с генерацией звуков, не

---

<sup>58</sup> Попов 1985.

<sup>59</sup> Ibid.

требовало значительных перестроек всех тех структур, которые служат обеспечению названных — фундаментальных и повседневных потребностей любого организма. Напомню, что к такому же выводу пришли специалисты по эволюции сигнальных систем у пауков.

Предпосылкой развития способностей к генерации механических звуков насекомыми, унаследованной ими от ракообразных, оказалось обладание жестким наружным скелетом, состоящим из упругих подвижных хитиновых щитков-склеритов.

Именно этим А.В. Попов объясняет, почему у насекомых возникли десятки типов разнообразных «музыкальных инструментов», отличающихся по строению, принципу действия и характеру излучаемых звуков.

К сказанному следует добавить, что большая часть видов насекомых располагает органами локомоции, которых лишены их отдаленные предки и родичи из мира членистоногих — ракообразные, скорпионы и пауки. Я имею в виду крылья, появление которых позволило насекомым существенно расширить морфологический базис для формирования инструментов генерации звуков. Можно предположить, что у большинства крылатых видов звуки, порождаемые движениями крыльев при полете, есть не более чем неустранимый отрицательный побочный эффект локомоторной активности<sup>60</sup>. Его можно уподобить шуму, вызванному работой, скажем, отбойного молотка, шокирующему как самого рабочего, так и всех тех, кто оказался рядом в радиусе ближайших ста метров. Совершенно не исключено, что хоровое жужжание пчел в гнезде способствует обнаружению места их пребывания хищными позвоночными, которые специализированы к питанию этими насекомыми (например, птицей медоуказчиком и млекопитающим медоедом). Громкое гудение при полете крупных жуков, хорошо слышимое с значительных расстояний, едва ли может способствовать лучшему выживанию этих существ в экосистемах с высокой концентрацией насекомоядных позвоночных.

Противный писк, слышимый при полете самки комара, позволяет человеку обнаружить насекомое и попытаться убить его прежде, чем он напьется вашей крови. В жизни самих комаров этот звук, как удалось

---

<sup>60</sup> О негативных эффектах такого рода, сопровождающих ление прямокрылых, см., например, Robinson, Hall 2002: 50—51.



выяснить, играет роль важного дистантного сигнала, эффективного на расстоянии около 25 см<sup>61</sup>. Оказалось, что им руководствуются самцы при поиске самок. Наблюдения, проводившиеся в природе, показали, что самцы комара *Aedes diaantaeus* преследуют роящихся самок трех видов рода *Aedes*, но спариваются только с теми, что принадлежат к их собственному виду. Однако их опознавание осуществляется самцом только при телесном контакте, по-видимому, с помощью тактильных и (или) химических стимулов. Таким образом, самцы *A. diaantaeus* не в состоянии опознавать конспецифических самок по одному лишь звуку их полета<sup>62</sup>.

*Разнообразие механизмов генерации звуков.* Тот способ порождения звука, который имеет место у комаров, не требует никаких дополнительных приспособлений, помимо способности к полету. То же можно сказать о генерации звуков путем вибрации крыльев сидящим насекомым. Эти акции входят в репертуар ухаживания самцов за самками у фруктовых мушек дрозофил, наряду с химическими, оптическими и тактильными сигналами.

В качестве другого примера можно упомянуть так называемую перекличку маток у медоносных пчел. В период подготовки к роению пчелиная семья выращивает большое количество маток, из числа которых после вылета роя из гнезда в нем остается только одна. Она добилась этого в борьбе со своими соперницами, которая завершается их поголовным истреблением победительницей. Проигравшие сами подписывают себе смертный приговор, выдавая свое местоположение среди множества рабочих особей тем, что подают вибрирующими крыльями звуковые сигналы с частотой 600—2000 Гц. Эти звуки стимулируются пением других маток, так что наиболее активная из них, воспроизводя такой сигнал, получает возможность выяснить, где именно находятся в данный момент все ее соперницы. Звуковые сигналы маток обладают довольно высокой помехоустойчивостью. Это-

---

<sup>61</sup> Было установлено, что на самцов оказывают такое же воздействие сигналы чистого тона, если они совпадают с основной частотой звуков, производимых крыльями самки. Другие компоненты сигнала (гармоники, амплитудная и частотная модуляции) не влияют на восприятие самцов (Жантiev 1981: 133).

<sup>62</sup> Жантiev 1981.

му способствует, прежде всего, то обстоятельство, что песня матки существенно отличается по акустическим параметрам от других звуков, воспроизводимых членами пчелиной общины. К тому же, согласно исследованиям Е.К. Еськова<sup>63</sup>, рабочие особи «замирают» во время пения маток, что, по его мнению, снижает интенсивность звукового фона в гнезде.

Долгое время считали, что звуки, издаваемые крыльями пчел во время так называемого танца, служат для других особей-фуражиров «сигналом дальности», то есть указывают на расстояние до источника корма<sup>64</sup>. А. Венер, который выдвинул эту идею еще в 1962 году и первым провел серьезные исследования по данному вопросу, впоследствии отказался как от нее, так и от представлений об информативном характере танцев у пчел. Сейчас все эти представления имеют чисто исторический интерес<sup>65</sup>.

Другой, пожалуй, наиболее распространенный способ генерации звуков у насекомых называется *фрикционным*. Он осуществляется за счет трения (фрикций) друг о друга двух хитиновых фрагментов тела. Один из них обычно представлен поверхностью, гофрированной за счет присутствия ряда параллельно идущих ребрышек или зубчиков. Это так называемый стрекотательный напильничек. Другим фрагментом служит обычно заостренный край какого-нибудь хитинового щитка или придатка тела — крыльев, ног, антенн (так называемый стрекотательный кантик, или скребок).

К числу наиболее известных примеров относится трение надкрылий друг о друга. Этот механизм считают первичным способом генерации звуков у прямокрылых. Недавно удалось установить, что виды этого отряда практиковали его уже в юрском периоде. Изучение морфологии крыльев прекрасно сохранившегося экземпляра *Archaboilus musicus*, жившего 165 млн лет назад, показало, что эти кузнечики, с использованием трения надкрылий друг о друга, могли издавать звуки чистого тона с частотой 6.4 кГц, слышимые с достаточно больших расстояний<sup>66</sup>.

---

<sup>63</sup> Еськов 1979.

<sup>64</sup> Ibid.: глава 7.

<sup>65</sup> См. об этом в книге: Венер, Уэллс 2011.

<sup>66</sup> Gu et al. 2012

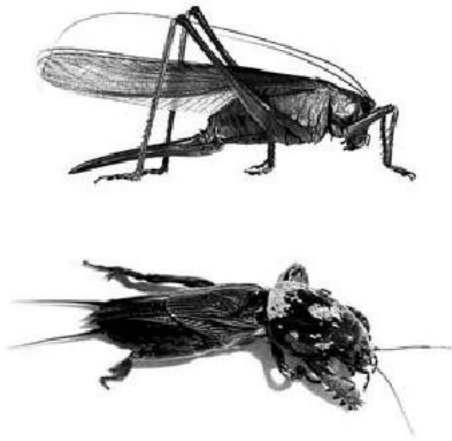


Рис. 5.7. Кузнечик зеленый *Tettigonia viridissima* (самка с яйцекладом) и медведка обыкновенная *G. gryllotalpa*

Ископаемый вид, о котором идет речь, относится к вымершему семейству Naglidae, предковому для всех ныне живущих кузнечиков Tettigoniidae. Принцип действия звукового аппарата, используемого поныне всеми видами так называемых длинноусых прямокрылых (кузнечики и сверчковые, куда относятся собственно сверчки и медведки), состоит в следующем. Левое надкрылье (у всех без исключения прямокрылых) совершает колебательные движения в горизонтальной плоскости и трется своим основанием об основание правого.

Первоначально смычком служила единственная стридуляционная жилка<sup>67</sup> на левом, верхнем надкрылье, а вся поверхность основания правого надкрылья выполняла роль «скрипки». Последующие изменения в строении надкрылий привели к появлению в основании каждого из них углублений между жилками (так называемые «зеркала»). Источником звука стало трение стридуляционной жилки о край правого зеркала, которое, вибрируя, усиливает акустический эффект по принципу резонатора. У сверчков звуковой аппарат подвергся дальнейшим преобразованиям, при которых надкрылья сильно укоротились, так что их важнейшей функцией (помимо механической защиты мягких задних крыльев) стала генерация звуков.

Поразительным представляется эволюционный консерватизм этих структур, генерирующих звук. Они чрезвычайно сходны по своему устройству у столь морфологически различных ныне живущих видов, как кузнечики, обитающие в травянисто-кустарниковых биотопах, и медведки, приспособившиеся к подземному, роющему образу жизни (рис. 5.7). Эволюционные пути этих двух подразделений прямокрылых разошлись около 200 млн лет назад<sup>68</sup>. Самцы медведок,

<sup>67</sup> Жилки крыла — это система хитиновых трубочек, выполняющих роль его арматуры и несущих опорную функцию. В жилках содержится гемолимфа (аналог крови позвоночных), проходят трахеи и нервные пучки.

<sup>68</sup> Flook et al. 1999.

поющие в камерах, которые они выкапывают в почве, воспроизводят звуки с доминантной частотой около 2 кГц, слышимые с расстояния до 400 м<sup>69</sup>.

Что касается другого подразделения прямокрылых — так называемых короткоусых (кобылки и саранча), то у них этот исходный тип порождения звуков оказался полностью утраченным. Вместо него здесь сформировался иной механизм. Смычком у них служат внутренние поверхности бедер обеих задних ног, несущие ряды острых бугорков, а скрипкой — поверхности надкрылий. У некоторых видов функция скрипки переходит к новой («ложной») жилке, появившейся на наружной поверхности надкрылий в качестве новообразования.

Показательно то, что некоторые виды прямокрылых вторично утратили, полностью или частично, способность к полету на значительные расстояния. Они используют крылья в качестве подспорья для удлинения прыжков, как это свойственно, например, зеленому кузнечику *Tettigonia viridissima*. Таким образом, первоначальная локомоторная функция во многом уступила место другой, связанной с генерацией звуков и возможной благодаря описанным изменениям в строении надкрылий.

Разнообразие фрикционных аппаратов генерации звуков не поддается описанию. Их расположение на разных участках тела и его придатков, так же как конкретное строение, широко варьируют не только в разных отрядах и семействах, но часто и в пределах одного семейства. Трудно найти часть тела, которая не использовалась бы для стрекотания у тех или иных насекомых<sup>70</sup>.

Среди «поющих» насекомых, помимо кузнечиков и сверчков, всем хорошо известны цикады. Они относятся к отряду равнокрылых, объединяющему в себе крупные формы из семейства Cicadidae и мелких представителей ряда других семейств, у которых звуки издают не только самцы, но и самки. Звуковой аппарат этих насекомых устроен принципиально иным образом, чем у прямокрылых. Его обычно

---

<sup>69</sup> Bennet-Clark 2011. По данным, приведенным в работе: Hill, Shadley 2001, самцы медведки *Gryllotalpa major* помимо этих слышимых звуков генерируют инфразвуки с частотой от 30 до 300 Гц, транслируемые через толщу грунта. Авторы предполагают, что первые адресуются самкам, разыскивающим самцов в полете, а вторые самцам, что способствует их рассредоточению.

<sup>70</sup> Попов 1985.

приводят в качестве наиболее показательного примера того способа генерации звуков, который именуется *тимбальным*. У цикад тимбальные органы располагаются в первом брюшном сегменте. Основу этого органа образует выпуклая упругая мембрана, к которой изнутри прикрепляется мощная тимбальная мышца и еще несколько вспомогательных волокон. При сокращении тимбальной мышцы мембрана прогибается внутрь, а при расслаблении тяги возвращается в исходное положение, что сопровождается двумя звуковыми импульсами. Они усиливаются различными резонирующими структурами, в первую очередь — большими воздушными полостями (трахейными мешками), занимающими значительную часть брюшка<sup>71</sup>. Вспомогательные мышечные волокна регулируют, как принято думать, натяжение и кривизну мембраны, оказывая тем самым влияние на интенсивность и частоту следования импульсов<sup>72</sup>.

---

<sup>71</sup> У цикад функцию резонатора выполняет воздушный трахеальный мешок (или два мешка, вплотную прилегающие друг к другу и разделенные очень тонкой перегородкой). Эти образования заполняют почти все брюшко и часть заднегруди самцов, оттесняя внутренние органы в крайнее задне-верхнее положение. Их стенки вплотную прилегают к хитиновой стенке брюшка, к поверхности тимпанальных мембран и тимбалов. Поэтому вибрации тимбалов прямо передаются воздуху, заключенному в мешке. Тот открывается наружу через крошечные отверстия-дыхальца. Заполненное мешком брюшко можно рассматривать как закрытую полую коробку с двумя окошками, затянутыми тимпанальными мембранами (см. далее раздел «Слух»), в стенку которой вмонтированы тимбалы.

Первоначально основная функция воздушного мешка состояла в том, чтобы исключить давление внутренних органов и жидкостей на тимбалы. Чем обширнее мешок, тем меньше такое давление и выше эффективность генерации звуков. У некоторых видов цикад заполненное воздухом брюшко достигло столь больших размеров, что самцы утратили способность к активному полету.

У большинства современных видов семейства Cicadidae тимбальный аппарат генерации звуков есть только у самцов. Однако исходно он существовал, по-видимому, и у самок. Утрата функции звукоизлучения самками связана, вероятно, с тем обстоятельством, что они, из-за необходимости продуцировать яйца, не могли позволить себе роскошь освободить почти все брюшко для воздушного мешка. Тимбальные мышцы превратились в мышцы, управляющие тимпанальными мембранами (Попов 1985: 39, 47).

<sup>72</sup> Жантiev 1981.

Этот механизм представляет собой частный случай более широкой категории явлений, известной под названием *кумулятивно-релаксационного* способа генерации звуков<sup>73</sup>. Суть его в том, что какая-либо хитиновая структура под воздействием мышечного усилия сначала накапливает, а затем резко высвобождает механическую энергию, генерируя короткий импульс в форме инфразвуковой вибрации (у клопов-щитников из отряда полужесткокрылых и у мелких цикадок), слышимого звука, как это происходит у крупных цикад<sup>74</sup>, или ультразвуковых колебаний — у ночных бабочек (отряд чешуекрылые).

Тимбальными органами оснащены многие виды ночных бабочек-совок. В одном только семействе волнянок *Lymantriidae* они обнаружены у видов, относящихся к 70 родам. Разнообразие местоположения и строения этих органов у совок сопоставимо с тем, что мы видели в отношении фрикционных структур у насекомых вообще. У самцов всех видов волнянок тимбалы располагаются на верхней стороне третьего брюшного сегмента.

В. Коннер обобщил сведения о строении этих органов у 22 видов совок, в отношении которых предполагается использование акустических сигналов в брачных взаимодействиях особей<sup>75</sup>. У всех 11 видов семейства медведиц *Arctiidae* тимбалы локализованы, в отличие от их расположения у волнянок, по бокам торакса<sup>76</sup>. Здесь у трех видов одного из подсемейств ими обладают только самцы, у двух видов другого подсемейства — только самки, и у шести видов еще из двух подсемейств — особи обоих полов.

В семействе огневок *Pupalidae* у трех видов одного из подсемейств эти органы имеются только у самцов, располагаясь в основании крыльев. Еще у одного вида самцы издают звуки с помощью таких же устройств, а самки — иным способом. У одного вида из другого подсемейства тимбалы есть только у самцов, но локализованы они на брюшке. Наконец, у одного вида из третьего подсемейства огневок звуки генерируются самцами по фрикционному принципу, путем трения друг о друга фрагментов видоизмененных половых придатков.

---

<sup>73</sup> Попов 1985.

<sup>74</sup> Ibid.

<sup>75</sup> Conner 1999.

<sup>76</sup> Передняя часть туловища, к которой крепятся конечности.

В семействе ночниц Noctuidae у трех изученных видов из двух подсемейств генераторы звуков присутствуют только у самцов. Они более или менее однотипны по строению и связаны с работой крыльев. У четвертого вида, принадлежащего к одному из этих подсемейств, самцы генерируют звуки фрикционным способом — путем трения крыльев об одну из пар ног. У одного из видов семейства бражников Sphingidae самцы издают звуки в соответствии с тем же принципом, используя для этого видоизмененные соответствующим образом половые придатки, подобно тому, как это происходит у одного из видов огневок.

Генерация звуков ночными бабочками в соответствии с кумулятивно-релаксационным принципом, действующим при работе тимбалов, может осуществляться и несколько иным способом. Именно за счет того, что специализированные участки крыльев прогибаются и выходят из зацепления с туловищем при достижении определенного порога механического напряжения. Такой механизм обнаружен, в частности, у ночницы *Amphipyra perflua*<sup>77</sup>.

Импульсные звуки, продуцируемые совками, характеризуются широким спектром частот с большой их долей в ультразвуковой зоне спектра (20—130 кГц у разных видов). Существует устойчивое мнение, что генерация звуков у этих насекомых есть механизм противодействия хищничеству летучих мышей, который формировался в эволюции многократно и независимо у разных видов. Как полагает В. Коннер, он возникал по меньшей мере по одному разу в 7 родах трех разных подсемейств. Относительно того, как этот механизм работает, выдвинуты несколько гипотез, на мой взгляд, скорее умозрительных, чем достоверно подтвержденных<sup>78</sup>. Полагают, например, что звуки, производимые бабочками, порождают эхо, которое интерферирует с ультразвуковой эхолокацией рукокрылых и тем самым дезориентирует их. Некоторые исследователи говорят об отпугивающем эффекте, производимом ультразвуками бабочек на летучих мышей. Другие считают, что эти звуки служат предупреждением хищнику о несъедобности добычи<sup>79</sup>.

Не следует, однако, забывать о том особенно важном обстоятельстве, что в брачном поведении ночных бабочек акустическая продук-

<sup>77</sup> Лапшин, Воронцов 2000.

<sup>78</sup> Обзор публикаций на эту тему см. в работе: Conner 1999.

<sup>79</sup> Многие виды ночных бабочек, например медведиц, ядовиты.

ция генерируется *одновременно с выделением феромонов* особями одного пола или обоих и, возможно, была бы неэффективной в отсутствие этого второго химического компонента. Об это уже было упомянуто в главе 2 и будет еще раз сказано ниже.

Помимо описанных способов генерации звуков, у насекомых известны два других, гораздо менее распространенных. Один из них назван *пневматическим*. Принцип его работы состоит в том, что насекомое с силой выбрасывает из дыхальцев струйку воздуха или порцию той или иной субстанции, находящейся в трахеях либо вырабатываемой особыми железами<sup>80</sup>. Так, хорошо слышимым звуком сопровождается выделение пены из грудных дыхалец у некоторых саранчовых. У ночных бабочек из семейств *Arctiidae* и *Zygaenidae* выбрасываемая наружу пена есть продукт специальных желез. У жуков-бомбардиров рода *Brachinus* звук возникает в результате «взрыва», сопровождающего выбрызгивание из анального отверстия легко испаряющейся жидкости, которая содержит азотнокислые соли и окись азота. Бражник «мертвая голова» *Acherontia atropos* может всасывать воздух через хоботок в глотку, что приводит к вибрации хитиновой пластинки, образующей верхнюю стенку ротовой полости. При этом возникают колебания с частотами 5—15 кГц. Когда же воздух выходит наружу через ротовое отверстие, частоты могут возрасти до 30 кГц<sup>81</sup>. Все эти звуки относятся к категории «протестных», поскольку они воспроизводятся в ответ на нападение хищников<sup>82</sup> как особями-имаго, так, иногда, и личинками<sup>83</sup>. Сигналы эти, как полагают, могут увеличивать шансы потенциальной жертвы на выживание<sup>84</sup>. Иными словами, они не входят в репертуар коммуникативных сигналов вида.

Именно такое мнение долго существовало в отношении «пневматического» шипения, издаваемого гигантским мадагаскарским тараканом *Gromphadorhina portentosa*. Эти насекомые издают его,

---

<sup>80</sup> Дыхание у насекомых осуществляется системой трахей, в которые воздух поступает через дыхальца. Это отверстия, открывающиеся наружу на спинной стороне задней половины торакса и передней части брюшка.

<sup>81</sup> Жантiev 1981.

<sup>82</sup> Masters 1980.

<sup>83</sup> Bura et al. 2011.

<sup>84</sup> Ibid.



выпуская воздух из парных, видоизмененных дыхалец на брюхе. Как выяснилось позже, в данном случае использование этих звуков не ограничивается реакцией протеста на тревожащие стимулы. Так, на них реагируют не только взрослые особи, но и нимфы разных возрастов. Что же касается взрослых самцов, то они обмениваются такого рода сигналами при агонистических контактах, во время ухаживания за самками и в момент спаривания. Те самцы, которым в эксперименте заклеивали дыхальца, адекватно выполняют стереотип ухаживания, но самки отказываются копулировать с ними. Поскольку предполагается, что вместе со струей воздуха выделяются феромоны, которые могут оказаться носителем информации, существенно более значимой для самок, чем сами звуки<sup>85</sup>, коммуникативная роль последних потребовала специальной экспериментальной проверки. Оказалось, что, если в момент контакта самца и самки проигрывать магнитофонную запись шипения, спаривание особей проходит вполне успешно.

Для полноты картины стоит сказать два слова еще об одном способе генерации звуков — посредством ударов конечностями либо той или иной частью тела о субстрат. В отличие от описанных выше способов, которые можно считать инновациями в эволюции членистоногих, этот, именуемый ударным, выглядит как наиболее примитивный. Напомню, что он уже практиковался на более ранних этапах эволюции — манящими крабами и бродячими пауками.

Ударный способ используется, например, наиболее древними насекомыми — термитами. Считается, что особи касты солдат оповещают прочих членов общины об опасности, синхронно постукивая головой по стенкам гнезда. Аналогичным образом ведут себя другие насекомые, живущие, подобно термитам, в замкнутых полостях, в частности в древесине. Некоторые жуки-точильщики из семейства *Anobiidae* издают звуки, напоминающие тиканье часов (так называемые часы смерти), ударяя головой о стенки ходов. Нечто похожее наблюдается и у отдельных видов муравьев.

Понятно, что колебания, генерируемые таким способом, приходятся в основном на инфразвуковую зону спектра частот, для которых характерно быстрое затухание. Поэтому такого рода сигналы могут, в принципе, обеспечить потребности коммуникации лишь на относи-

---

<sup>85</sup> Roth, Hartman 1967.

тельно малых расстояниях в несколько дециметров. Дальность связи может быть повышена лишь за счет использования резонирующих субстратов с хорошими звукопроводящими свойствами, таких, например, как сухие растения и стенки сот. Звукопроводящей средой может служить также поверхность воды. Некоторые клопы (такие как водомерки) и жуки, связанные с этой средой обитания, одним лишь давлением конечностей на поверхностную пленку генерируют волновые колебания, которые могут, в принципе, восприниматься конспецифичками с небольших расстояний<sup>86</sup>.

Использование разными представителями одного и того же отряда или даже семейства существенно разных механизмов генерации звука — это явление, вполне обычное у насекомых<sup>87</sup>. Мы уже познакомились с ним, когда речь шла о ночных бабочках. Другим ярким примером могут служить тараканы. К этому отряду относятся наиболее архаичные насекомые, останки которых известны палеонтологам уже с конца каменноугольного периода, более 250 млн лет назад<sup>88</sup>. За миллионы лет эволюции тараканы «опробовали» большую часть способов генерации звуков, известных у всех прочих насекомых, «усовершенствовав» по крайней мере один из них — пневматический, о чем было сказано выше. У разных представителей этого отряда известны следующие способы порождения звуков: трением брюшка о крылья; ударами крыльев о брюшко; постукиванием о субстрат, стридуляцией (трением латеральных жилок передней части крыла о верхний щиток первого сегмента торакса); выпускаянием струй воздуха через дыхальца. Предполагается, что все эти звуки первоначально выполняли функцию протестных сигналов со стороны особей обоих полов<sup>89</sup> и лишь впоследствии могли стать средствами коммуникации. В частности, стридуляция самца при ухаживании за самкой, одновременно с выделением им феромонов, была описана к середине прошлого

---

<sup>86</sup> Подробнее см. в книгах: Жангиев 1981; Попов 1985.

<sup>87</sup> См. Жангиев 1981: 18.

<sup>88</sup> Shaw 1994.

<sup>89</sup> Нимфы центральноамериканского таракана *Megalobfatta blaberoides* отвечают на беспокойство стридуляцией (трением хитиновых покровов соседних сегментов брюшка друг о друга) и выделением особой химической субстанции. Такое поведение считают весьма эффективной защитой от хищников (Schal et al. 1982).

века лишь у одного вида — южноамериканского мраморного таракана *Nauphoeta cinerea*<sup>90</sup>. Приходится прийти к выводу, что разнообразие механизмов генерации звуков может быть попросту функцией времени. Иными словами, совершенно не исключено, что степень разнообразия положительно коррелирует с эволюционным возрастом того или иного подразделения в классе насекомых и, таким образом, может служить показателем времени существования данной группы видов<sup>91</sup>.

*Органы слуха.* Наиболее широко распространены среди насекомых так называемые тимпанальные органы (не путать с тимбалами). По сути дела, у представителей разных отрядов это более или менее усовершенствованные версии органов Барта манящих крабов и «щелевых органов» бродячих пауков. Разнообразие тимпанальных органов затрагивает в основном их месторасположение. Чаше всего они располагаются в верхней части голеней передних ног, но у некоторых видов бабочек и водных полужесткокрылых (клопов) — в груди, у саранчовых и цикад в брюшке, у других видов бабочек — там же или в крыльях. Различаются насекомые и по числу тимпанальных органов: у бабочек их обычно 2—4, у прямокрылых — несколько десятков, у цикад — несколько сотен.

Что же касается принципов функционирования и строения этих органов, то они на удивление единообразны у представителей всех отрядов, различаясь лишь в тонких деталях<sup>92</sup>. Снаружи тимпанальный орган выглядит как истонченный участок общего хитинового покрова насекомого<sup>93</sup>. Это тимпанальная мембрана приходит в колебание под действием звуковых волн, подобно барабанной перепонке в ухе позвоночных. В наиболее продвинутом варианте этого механизма (например, у некоторых длинноусых прямокрылых — кузнечиков и сверчков) мембрана примыкает к трахее, служащей резонатором (рис. 5.8В). Информация о характере колебаний передается в центральную нервную систему посредством рецепторных образований (хордотональных сенсилл), к которым подходят отростки чувствительных нейронов.

<sup>90</sup> Roth, Hartman 1967.

<sup>91</sup> Попов 1985: 15.

<sup>92</sup> Göpfert et al. 2002: 89

<sup>93</sup> Эта зона не всегда с легкостью опознается исследователем визуально.

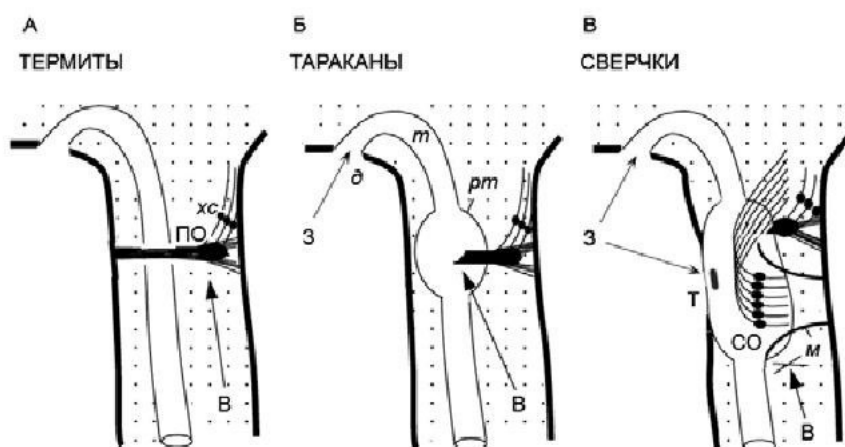


Рис. 5.8. Схема преобразования в эволюции насекомых подколенных (хордотональных) органов (ПО), воспринимающих вибрации, в слуховые (СО).

А. У некоторых ныне живущих видов термитов (А) подколенный орган и связанные с ним хордотональные сенсиллы (хс) погружены в гемолимфу голени, куда транслируются воспринимаемые им вибрации (В). Б. Чувствительность к вибрациям может быть усилена путем соединения одного края ПО к расширению трахеи, способной к сжатию (рп), как это наблюдается у тараканов. В. Это предрасполагает ПО к восприятию звуковых стимулов (З), поступающих в ножную трахею через дыхальца (д), что приводит к формированию органа, способного воспринимать слышимые звуки наравне с вибрациями. В. У некоторых сверчков сформировался орган, более специализированный к восприятию звуков. Это следствие того, что развивается тимпанальный орган (Т) или несколько, заключенных в мембрану (м), которая редуцирует ответ на вибрационные колебания. Из: Shaw 1994

В большинстве случаев тимпанальные органы имеют гораздо более простое строение. Например, у ночных бабочек совок из семейства Noctuidae к центрам тимпанальных мембран изнутри подходит тонкий нерв, который заканчивается двумя хордотональными сенсиллами. Приблизительно таким же образом устроены тимпанальные органы саранчовых и цикад, но у этих насекомых число хордотональных сенсилл достигает нескольких десятков и даже сотен. У саранчи эти рецепторы (60—80 сенсилл) прикрепляются к утолщениям мембраны, а у цикад около 1500 сенсилл заключены в общую капсулу, в которую входит утолщенный отросток тимпанальной мембраны. У некоторых бабочек (семейство Satyridae) и сетчатокрылых (златоглазки, муравьиные львы и др.) сравнительно простые тимпанальные органы расположены в крыльях<sup>94</sup>.

<sup>94</sup> Жантiev 1981.

Была предпринята попытка реконструировать эволюционные преобразования механизмов восприятия низкочастотных вибраций в наиболее совершенные слуховые тимпанальные органы, воспринимающие колебания воздуха в форме слышимого звука<sup>95</sup>. В том подразделении насекомых, которое обозначается в качестве «ортоптероидного комплекса»<sup>96</sup>, представители которого известны с раннего каменноугольного периода (около 360 млн лет назад), первый из названных механизмов свойственен термитам, а второй — некоторым видам сверчков. В последнем случае перед нами один из наиболее сложно устроенных способов приема звуков, поступающих как минимум к четырем входным устройствам (по две тимпанальные мембраны в каждой голени передних ног).

Орган слуха сверчков предположительно считают дериватом так называемого коленного органа, который у видов, предковых сверчкам, располагался во всех шести ногах. Установлено, что у кузнечиков эти органы восприимчивы в основном к контактной вибрации, поступающей от субстрата, но реагируют также на звуковые колебания низкочастотной зоны спектра. Определенную ясность в отношении того, как именно это происходит, удалось внести, изучив механизмы восприятия колебаний у американского таракана *Periplaneta americana*.

Оказалось, что коленный орган у особей этого вида, помимо вполне совершенного восприятия вибраций с помощью механорецепторов, воспринимает также звуковые волны. Это происходит за счет установления связей между коленным органом и системой трахей, куда воздух, проводящий звуковые колебания, проникает из дыхалец (рис. 5.8Б). Часть звуковой энергии поступает также непосредственно через кутикулу, одевающую ногу, — при отсутствии здесь чего-то похожего на тимпанальную мембрану. В результате у тараканов сформировался полимодальный рецептор, воспринимающий одновременно вибрации и звуковые волны. Автор данной работы рассматривает это как преадаптацию к последующему процессу становления тимпанальных органов в этом подразделении насекомых. В наиболее продвинутой форме слуховой орган тимпанального типа оказывается заключенным в своего рода оболочку, освобождающую функцию восприятия звуков от влияния вибрационных колебаний.

---

<sup>95</sup> Shaw 1994.

<sup>96</sup> См. сноску 29 к этой главе.

Параллельное формирование на одной и той же исходной морфологической основе звуковоспринимающих органов, различных по структуре, но равнозначных функционально, показано на примере двух подразделений ночных бабочек бражников — *Chocogocampina* и *Acherontina*, которые лишь отдаленно родственны друг другу<sup>97</sup>. Среди около 1050 видов бражников большинство лишено слуха. Способность воспринимать ультразвуки обнаружена лишь примерно у 150 видов первого из этих подразделений и у 13—14 — из второго. У бражников-херокампин слуховой орган принадлежит к тимпанальному типу. Роль тимпанальной мембраны выполняет зона кутикулы на внутренней поверхности членика губного щупика. Сам членик заполнен воздушными (трахейными) мешками, а кутикула, о которой идет речь, утончена и лишена чешуек. Именно она воспринимает звуковые колебания и передает их так называемому пилиферу<sup>98</sup>, в основании которого расположен рецептор в виде клетки, чувствительной к колебаниям.

У слышащих видов из второго подразделения тимпанальная мембрана отсутствует, а на ее месте находится углубление, выстланное перекрывающимися чешуйками. В остальном механизм восприятия звуков аналогичен описанному выше. Амплитуда вибрации губного щупика в момент поступления звукового сигнала в этой системе ниже, чем у бражников *Chocogocampina*, но это каким-то образом компенсируется на следующей стадии работы рецептора в основании пилифера. Обе системы сформировались на базе гомологичных структур, к которым относятся, в частности, чувствительные рецепторные клетки. Обе они выполняют функцию локации ультразвуковых сигналов летучих мышей и используются бражниками, как полагают, чтобы избежать хищничества с их стороны. При этом аппараты восприятия этих сигналов принципиально иные, чем у совок, преследующих те же самые цели.

Авторы этого исследования подчеркивают, что для восприятия ультразвуков насекомыми совершенно не обязательно использование ими тимпанальных органов. В самом деле, у представителей других отрядов слуховой аппарат оказывается построенным на совершен-

---

<sup>97</sup> Göpfert et al. 2002.

<sup>98</sup> Пилифер — структура из двух миниатюрных щетинистых отростков, расположенных по обе стороны от языка бабочки.

но иных принципах. Например, у двукрылых и, возможно, у мелких цикад прием звуковых сигналов осуществляется так называемыми *джонстоновыми органами*. Они локализованы на антеннах, которые снабжены множеством длинных радиально расходящихся волосков. У комаров, например, в этих структурах задействованы до нескольких тысяч звукочувствительных сенсилл<sup>99</sup>.

У сверчков, помимо тимпанальных органов, воспринимающих слышимый звук с расстояний порядка одного метра и более, и упомянутых выше коленных, чувствительных к вибрациям субстрата, имеются также церкальные органы. Они специализированы для восприятия воздушных потоков и, в том числе, колебательных смещений звукового поля. Представлены эти рецепторы нитевидными волосковыми сенсиллами, локализованными на парных церках, отходящих от конца брюшка<sup>100</sup>.

Три названные рецепторные системы могут быть тесно функционально связаны, так как иногда принимают участие в осуществлении одного и того же поведенческого акта, хотя вклад каждого из них может быть различным. На близком расстоянии все они активируются одновременно, а воспринятая ими информация интегрируется на том или ином уровне входов в центральную нервную систему<sup>101</sup>.

*Примеры использования насекомыми акустического канала связи.* Здесь речь пойдет о том, как и в какой степени трансляция акустической продукции сочетается с информацией, поступающей по другим каналам связи — химическому, оптическому и тактильному.

---

<sup>99</sup> Жантiev 1981.

<sup>100</sup> Церки — это парные конусовидные придатки, характерные для представителей всех отрядов, входящих в ортоптероидный комплекс (вспомните, например, как выглядит ухвертка). У взрослых сверчков они имеют длину до 10 мм. На их поверхности располагаются разнообразные сенсиллы: дистантные механорецепторные; контактные щетинковидные тактильные, также механорецепторные; нитевидные волосковые, или трихоидные (ТВС), воспринимающие воздушные потоки и колебательные смещения ближнего звукового поля; колоколовидные, реагирующие на напряжения в хитине при сильной активации ТВС; грушевидные, служащие рецепторами гравитации; хеморецепторные. По происхождению сенсиллы церкальных органов связаны с системой тактильной рецепции (Попов 1985).

<sup>101</sup> Ibid.

**Сверчок полевой *Gryllus campestris***<sup>102</sup>. В звуковом репертуаре этого вида выделяют четыре основных сигнала: призывный, территориальный и два, сопровождающие взаимодействия самца с самкой (песни предкопулятивная и звучащая во время акта спаривания). Все эти акустические конструкции подчиняются общему принципу: посылки, состоящие из двух или более импульсных звуков, разделены во время трансляции сигнала паузами примерно одинаковой длительности. Сигналы построены на базе единого ритма повторения пульсов в пределах посылок. Это говорит о том, что их генерация основана на работе одного и того же базового нейромоторного комплекса. Считают, что он локализован на уровне грудных ганглиев, нейроны которых посылают ритмичные разряды к мышцам крыльев, производящих звуки. В этом процессе задействованы два пейсмекера<sup>103</sup>: «быстрый», определяющий ритм повторения пульсов в посылках, и «медленный», контролирующий ритм следования посылок. Принято считать, что первый пейсмекер участвует также в формировании программы полета, а второй управляет ритмами дыхания и ходьбы.

Призывная песня звучит как нескончаемая монотонная последовательность мелодичных звуковых посылок, каждая из которых состоит всего лишь из двух звуковых импульсов. В песне изолированного, спокойно поющего самца интервалы между посылками могут значительно варьировать, отражая, по-видимому, динамику возбуждения в нервном центре, управляющем этим параметром. Интересно, что значения временных параметров песни, когда самец испытывает повышенное возбуждение, изменяются в том же направлении, что и при повышении температуры воздуха. Постоянным остается лишь число импульсов в самих посылках.

Оно меняется сразу же, как только к самцу подсаживают другую особь того же пола. Число пульсов в посылках хозяина территории во время конфликта с пришельцем может увеличиваться до шести. Взаимодействие переходит в драку, если чужак поворачивается головой к хозяину, бьет антеннами и делает резкие движения. В таком случае, как пишет А.В. Попов, «... соперники, чуть приподнявшись на перед-

---

<sup>102</sup> Этот раздел написан по материалам, приведенным в книге А. В. Попова (1985). Поведение сверчков автор изучал не в естественных условиях, а в лаборатории, с использованием экспериментальных методик.

<sup>103</sup> Пейсмекер — нейронный водитель ритма.



них ногах, упираются лоб в лоб друг другу, поднимают и раздвигают в стороны антенны, широко раскрывают челюсти и совершают резкие броски всем телом вперед и назад. Все это сопровождается очень громкой и резкой песней агрессии, издаваемой обоими самцами. Чем более остро протекает драка (особенно в присутствии самки), тем короче интервалы молчания, больше длительность посылок и громкость пения. В целом временной узор сигнала агрессии не фиксирован и целиком определяется ходом схватки и уровнем возбуждения самцов. Хотя средние значения длительности и периода повторения пульсов в сигнале агрессии и призывной песне очень близки, их коэффициенты вариации резко различаются. Число пульсов в посылках может изменяться в широких пределах. Очень изменчивыми оказываются также форма и амплитуда самих пульсов».

В предкопулятивной песне, длящейся обычно не более 2—5 с, число пульсов в посылках постепенно увеличивается от 2—3 в ее начале до 6—8 в конце. Посылки значительно варьируют по всем параметрам. Так, начальные пульсы близки по характеру к тем, из которых построена копулятивная песня, тогда как последняя их пара в песне, напротив, сходна обычно по своим параметрам с посылками призывного сигнала. Общее свойство всех посылок состоит в том, что каждая начинается с пульсов малой амплитуды, а заканчивается пульсами большой амплитуды. В целом пульсы в этом варианте песни короче, а период их повторения близок к соответствующим параметрам как призывного сигнала, так и сигнала агрессии.

Песня в момент спаривания резко отличается от описанных звуковых сигналов по ряду признаков. Прежде всего, в ней, помимо пачек импульсов (посылок), присутствуют также высокочастотные «щелчки» с максимумом энергии в области выше 12 кГц. Посылки же состоят из низкоамплитудных пульсов, частотные характеристики которых те же, что и в посылках ранее рассмотренных сигналов (около 4 кГц). Далее, посылки копулятивного сигнала значительно более длительны и могут содержать до 20 пульсов. И наконец, эта песня значительно тише всех прочих сигналов, и лишь входящие в ее состав высокочастотные щелчки могут достигать по интенсивности уровня призывного сигнала. В целом длительность пульсов и период их повторения в посылках этого сигнала близки к соответствующим параметрам предкопулятивной песни. Что касается общей длительности песни в момент копуляции и амплитуды этого сигнала, то они

определяются в значительной степени поведением самки и поэтому сильно варьируют.

Комментируя эти сведения по акустическим характеристикам и временной организации четырех звуковых сигналов сверчка, следует констатировать отсутствие резких структурных границ между ними — в силу широкого перекрыwania большинства признаков, которые использованы в предлагаемой классификации звуковых конструкций. Соответственно, перед нами явно континуальный характер всего акустического репертуара вида — явление, фундаментальное для акустических репертуаров практически всех видов животных<sup>104</sup>. Поэтому функциональное значение каждого из четырех сигналов выявляется наблюдателем во многом за счет учета всех прочих особенностей контекста, в котором данная конструкция имеет место.

Об одном из таких контекстов уже было сказано. Это драка самцов, где агрессивная песня служит, по сути дела, не более чем аккомпанементом процесса, контролируемого преимущественно зрительными и тактильными стимулами. Посмотрим теперь, как организован другой тип взаимодействий, на этот раз позитивного характера — именно подготовка к акту спаривания и его осуществление.

Вот что пишет по этому поводу А.В. Попов: «Самец узнает, что другая особь — это самка, по-видимому, прежде всего по характеру колебаний субстрата, которые она создает, что в свою очередь определяется характером ее движений. При удалении самки самец преследует ее. Реакцию поиска и преследования легко вызвать с помощью искусственных слабых колебаний субстрата кисточкой. Нельзя полностью исключить возможность участия и обоняния в распознавании пола при встрече у полевых сверчков, как это имеет место у другого вида сверчков, *Teleogryllus commodus*. Однажды нам удалось наблюдать, как поющий самец проделывал поисковые движения, точно следуя по пути, незадолго до этого пройденному самкой. Самка в момент поиска оставалась совершенно неподвижной, так что самец при выборе пути не мог руководствоваться сигналами, поступающими через субстрат. Во время поиска он постоянно ощупывал землю антеннами».

А вот описание самого акта копуляции. «Если самка замирает вблизи самца, поющего предкопулятивную песню, и не двигается

---

<sup>104</sup> Панов 2012.

в течение нескольких секунд, самец быстро переходит к копулятивному сигналу. При этом он поворачивается на  $180^\circ$  так, что конец его брюшка оказывается у головы самки, прижимается к земле, опускает крылья и издает ими тихий, похожий на шуршание копулятивный сигнал, в котором периодически слышны очень короткие высокочастотные щелчки. Антенны самца направлены назад, к самке, а тело совершает ритмические движения из стороны в сторону. Одновременно самец очень медленно пятится, стараясь подлезть брюшком под голову самки. Если самка готова копулировать, то она под влиянием стимулов, исходящих от самца, взбирается к нему на спину. Возникающее при этом механическое раздражение дорсальной поверхности брюшка самца вызывает у него *немедленное прекращение пения* и рефлекторное поднятие конца брюшка с обнаженным сперматофором в направлении полового отверстия самки. Рефлекторное поднятие брюшка можно легко вызвать путем искусственного легкого давления мягкой кисточкой на верхнюю поверхность брюшка ухаживающего самца. Самец совершает ритмические движения кончиком брюшка с поднятыми вверх церками, лежащими вдоль тела самки, так что церки касаются боков брюшка самки<sup>105</sup>. Возможно, именно эти движения стимулируют самку опускать конец брюшка до контакта с гениталиями самца. При контакте гениталии самца закрепляются у полового отверстия самки и передают сперматофор.

Если самка не реагирует на копулятивную песню самца или пытается уйти, *эта песня вновь сменяется предкопулятивной*. Если самка все-таки уходит, *самец преследует ее, переходя на призывную песню*. Самка, подготовленная к копуляции ухаживанием самца, может копулировать с другим самцом, лишенным крыльев и, следовательно, “безгласным”, если тот предоставит ей необходимые при ухаживании тактильные стимулы. В отсутствие поющих самцов копуляцию с бескрылым самцом нам наблюдать не удавалось» (курсив мой. — *Е. П.*).

Комментируя эти свои наблюдения, автор пишет: «Если призывный сигнал является дистантным по своему действию и может работать изолированно от всех прочих стимулов, обеспечивая привлечение самок, то все остальные сигналы являются сигналами ближнего

---

<sup>105</sup> См. сноску 97 к этой главе об оснащении церков всевозможными рецепторами.

действия и работают вместе с многообразными разномодальными стимулами, которыми обмениваются особи».

**Цикада семнадцатилетняя *Magicicada septendecim*.** Биология этого североамериканского вида (и так называемых 13-летних цикад, обитающих совместно с ним) не имеет аналогов среди прочих живых существ. Большую часть жизненного цикла, целых 17 лет, особь проводит под землей на стадиях многократно линяющей нимфы. И лишь около трех недель отведено ей на то, чтобы окончательно созреть до состояния взрослого животного, на что уходит около пяти дней, найти полового партнера и оставить потомство.

Из-за того что в данной местности выход нимф на поверхность происходит весьма синхронно, численность популяции этих насекомых может достигать на протяжении примерно месяца до 3 млн 700 тыс. особей на гектар<sup>106</sup>. Цикады концентрируются в кронах слабооблиственных деревьев, так что в пределах одной кроны могут присутствовать сотни и даже тысячи этих насекомых. Все самцы принимают участие в хоровом пении, которое способствует еще большей концентрации особей, привлекая сюда новых самцов, а также, что немаловажно — и самок. Эффективность в этом плане хорового пения обеспечивается как акустическими, так и оптическими стимулами, причем, по мнению исследователей, вторые «очевидным образом» важны ни в чуть не меньшей степени<sup>107</sup>. По крайней мере, у другого, близкого вида (*M. cassini*) устойчивое поддержание синхронности хора невозможно в условиях, при которых самцы не могли бы постоянно видеть друг друга. Это происходит потому, что при слабой освещенности они не в состоянии совершать короткие вылеты за пределы кроны (на расстояния от нескольких сантиметров до нескольких метров) в промежутках между произнесением песен (рис. 5.9). Эти полеты служат необходимым компонентом брачного поведения самцов, которое есть, таким образом, полимодальная, *оптико-акустическая* активность.

Важность оптических стимулов становится очевидной при рассмотрении взаимодействий между особями на коротких дистанциях. При виде другого индивида самец, находящийся в активном

<sup>106</sup> Cooley, Marshall 2004.

<sup>107</sup> Alexander, Moore 1962.

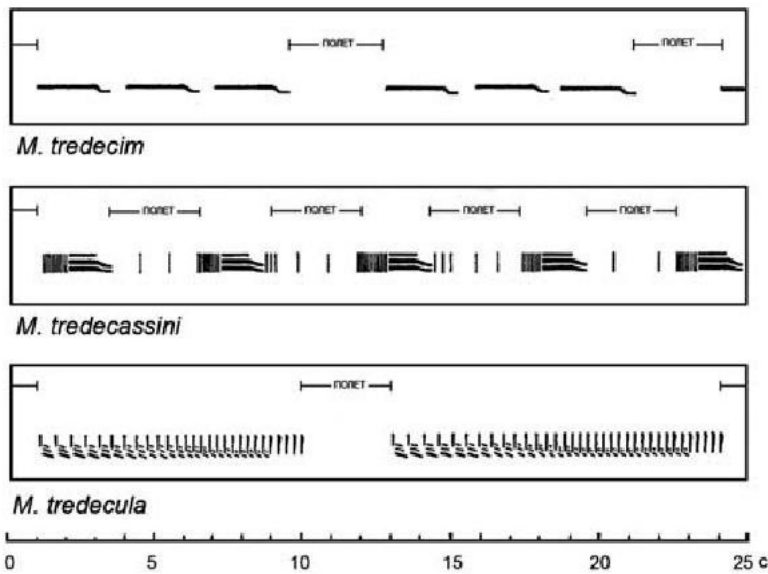


Рис. 5.9. Организация песни у трех видов цикад рода *Magicicada*. Из: Alexander, Moore 1962

состоянии, быстро движется по направлению к нему. В ответ тот может улететь, удалиться пешком или выставить одно крыло в сторону приближающегося, чтобы остановить его. Помимо «песни сбора», о которой уже шла речь, самцы, направляясь к другим особям, чаще — к самкам, воспроизводят другую, так называемую брачную песню<sup>108</sup>. Готовая к спариванию самка в такой ситуации не двигается с места и отвечает на звуковые сигналы самца подергиванием крыльев. Это выливается в своеобразный «дуэт» путем обмена сигналами разных модальностей — акустической и оптической. Приблизившись к самке, самец становится бок о бок с ней, поднимает и вытягивают переднюю ногу на стороне, обращенной к партнерше, и быстро вибрирует этой конечностью около головы самки — перед ее глазом. При этих взаимодействиях брачная песня самца звучит далеко не всегда, что порождает вопрос о мере ее значимости в предкопуляционных взаимодействиях<sup>109</sup>.

Обычно самец затрачивает на ухаживание за самкой менее минуты. Но иногда попытки обольстить партнершу затягиваются на несколько часов. Сама копуляция длится 3—4 часа. В течение суток

<sup>108</sup> У этих цикад описан еще один тип звуков — пронзительный скрип, который следует, по-видимому, отнести к категории сигналов протеста.

<sup>109</sup> Alexander, Moore 1962.

по ее окончании самка откладывает яйца в землю, с чего начинается семнадцатилетнее заточение здесь ее потомства.

В дополнение к примерам относительно роли акустической сигнализации у бабочек совок, представленным в главе 2, приведу краткие сведения по тому же вопросу, полученные в отношении еще трех видов этих чешуекрылых.

**Австралийские свистящие совки *Hecatesia exultans*, *H. thyridion* и *H. fenestrata* (Noctuidae: Agaristinae).** Эти совки относятся к числу тех сравнительно немногих, которые активны в дневные часы. Некоторые самцы изо дня в день оказываются после полудня на одних и тех же участках вересковых порослей. Здесь самец постоянно перелетает между несколькими излюбленными им присадами, издавая при этом характерные звуки. Таким образом, самец как бы обозначает принадлежащий ему участок диаметром 10—20 м. Временная организация акустических сигналов сходна, в принципе, с тем, что мы видели в призывной песне полевого сверчка. Это ультразвуки, которые представляют собой чистый тон с частотой около 30 кГц и не могут быть слышимы человеческим ухом. Запись и изучение этих сигналов авторы работы проводили с помощью аппаратуры, сконструированной для анализа вокализации летучих мышей.

Самец производит звуки следующим образом: сидя на присаде, он поднимает крылья вертикально вверх (рис. 5.10), а затем начинает вибрировать ими. При этом передние края передних крыльев, на каждом из которых имеется плотное утолщение, бьются друг о друга, производя ритмичные серии звуковых импульсов. Такой аппарат генерации звуков получил название «кастаньет».

Издаваемые самцом звуки привлекают как самцов того же вида, так и самок. В первом случае бабочки пытаются сблизиться, причем, по словам авторов статьи, хозяин участка проявляет намерение ударить пришельца. Во время этих взаимодействий интенсивность и продолжительность трансляции звуков существенно возрастает. Тот же эффект интенсификации звукоизлучения наблюдается, если самцу предъявлять мертвых особей того же вида и даже живых индивидов других видов совок.

Трижды наблюдали процесс спаривания. В двух случаях самки прилетали к одному и тому же индивидуально помеченному самцу. Пришелеца садилась на его присаду примерно в 10 см от самца.

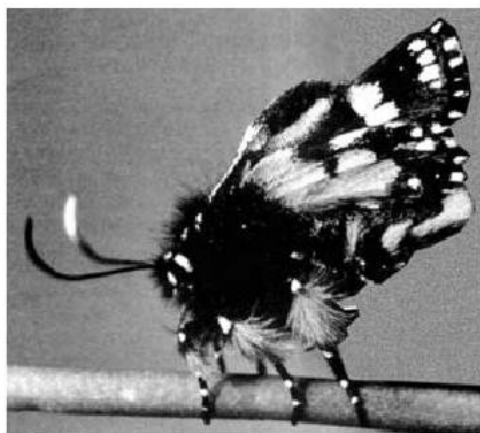


Рис. 5.10. Самец свистящей совки *Hecatesia exultans* в момент генерации ультразвуков. Из: Alcock, Bailey 1995

Тот сразу же подлетал к ней и садился ниже ее, продолжая издавать звуки. Он делал поворот на  $180^\circ$ , так чтобы мог быть осуществлен контакт гениталий, после чего следовала копуляция, длившаяся в разных случаях от 6 до 11 мин.<sup>110</sup>

Авторы статьи, сосредоточившись на анализе акустического поведения, ничего не говорят о возможной роли сигналов других модальностей. Они лишь упоминают, что территориальные самцы меняют характер пения в ответ на предъявление им бумажных моде-

лей конспецификов. Этот факт с очевидностью свидетельствует о важной роли оптических стимулов в социальном поведении изученного вида.

У двух других видов из того же рода *Hecatesia*, *H. thyridion* и *H. fenestrata*, в отличие от только что рассмотренного, самцы воспроизводят звуки в полете, используя тот же самый механизм кастаньет. Хозяин территории совершает в ее пределах полеты по зигзагообразной траектории, держась против ветра. Издаваемые самцами звуки, как их магнитофонные записи, привлекают особей того же пола. При появлении на территории соперников обе бабочки предельвают совместные полеты в сопровождении издаваемых ими звуковых сигналов<sup>111</sup>. Они характеризуются широким спектром частотного заполнения с концентрацией энергии в ультразвуковой зоне. Однако нижний порог лежит значительно ниже, так что звуки слышимы человеческим ухом.

В данном случае не удалось установить, привлекают ли самок акустические сигналы самцов. Выяснилось, однако, что самцы метят свой участок субстанциями, содержащими феромоны. Самец ползет

<sup>110</sup> Alcock, Bailey 1995.

<sup>111</sup> Длительные совместные полеты очень характерны при территориальных конфликтах самцов стрекоз красоток рода *Calopteryx*, разумеется, без звукового сопровождения. См. Панов и др. 2010.

по крупному листу, тесно прижимаясь к его поверхности, и одновременно вибрирует крыльями, как мы видели это в отношении самцов *H. exultans*<sup>112</sup>.

### Заключительные замечания

А.В. Попов во введении к своей весьма содержательной книге пишет: «Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что уже около 250 млн лет тому назад, в начале пермского периода, появились прямокрылые насекомые (например, надсемейство Oedischiidae) с примитивным аппаратом звукоизлучения и, по-видимому, с развитыми слуховыми органами. С тех пор система акустической коммуникации насекомых прогрессивно развивалась под давлением увеличивающейся сложности акустической среды и взаимоотношений в биоценозе — в результате бурного видообразования “поющих” насекомых, дифференциации внутривидовой звуковой коммуникации и появления других групп наземных животных (земноводных, птиц и млекопитающих), также широко использующих акустическую сигнализацию и питающихся если не исключительно, то, по крайней мере, частично различными насекомыми. Поэтому современные насекомые, использующие акустические сигналы для обеспечения встречи полов, видовой изоляции, должны иметь высокоспециализированные слуховые системы, способные выделять видоспецифичные сигналы из сложного акустического окружения и обнаруживать хищников, а также высокоэффективные аппараты звукоизлучения для генерирования сложных звуков с определенным временным узором и спектром достаточной интенсивности и высокой помехоустойчивости»<sup>113</sup>.

Мне трудно согласиться с этим, вроде бы самоочевидным, объяснением причинности того поистине бескрайнего разнообразия структур, описанию которого я сознательно уделил столь много места — возможно, даже в ущерб легкости и «развлекательности» текста, требуемого от популярного изложения научных данных. Я стремился показать, насколько разными оказываются структуры, которые используются даже близкородственными видами для осуществления, по сути дела, одной и той же функции.

<sup>112</sup> Alcock et al. 1989.

<sup>113</sup> Попов 1985: 3.



В подтверждение этой мысли полезно вернуться, в частности, к цитированной работе В. Коннера, которая посвящена теме, центральной для моей книги, — именно к вопросу об эволюции коммуникации, в данном случае — акустической у ночных бабочек. Автор статьи настаивает на идее, согласно которой предпосылками для возможности использования акустического канала в их социальном поведении стало формирование, во-первых, сенсорной системы слуха, настроенной на прием ультразвуковых сигналов летучих мышей, и, во-вторых, способностей издавать звуки, снижающих вероятность гибели насекомых от этих хищников (что, как я полагаю, гораздо сомнительнее). Коннер называет эти качества «преадаптациями»<sup>114</sup> к становлению акустической коммуникации.

В любом случае, здесь мы в очередной раз сталкиваемся с процессом постепенного перехода от приспособлений, задействованных в обеспечении фундаментальных жизненных потребностей организма, к таким, которые выглядят<sup>115</sup> в качестве коммуникативных сигналов, несущих информацию конспецификам. Как мне кажется, использование термина «преадаптация» в данном случае рискованно, поскольку рассуждения приобретают оттенок телеологизма. Возможно, правильнее было бы говорить о расширении или смене функций. Так, по словам самого автора, некоторые виды совок перешли к дневному образу жизни, избавившись тем самым от давления на них хищничества летучих мышей. Возможно, продолжает Коннер, что в этих новых условиях генерацию ультразвуков стало возможным использовать «для других целей», именно в качестве компонента коммуникативного поведения. В этом контексте очень важно также иметь в виду, что акустическая продукция генерируется одновременно с выделением феромонов особями одного пола или обоих и, возможно, была бы неэффективной в отсутствие этого второго компонента. В силу всего сказанного здесь более уместно следующее замечание Коннера: «Совки ведут себя как типичные оппортунисты,

---

<sup>114</sup> К числу предполагаемых преадаптаций к коммуникации Коннер относит также моторные реакции бабочек, наблюдаемые при схватывании их летучими мышами. Автор считает, что эти акции могли стать элементами движений, вызывающих стридуляцию во время ухаживания самцов за самками.

<sup>115</sup> Увы, мы склонны поспешно, без раздумий воспринимать все их без исключения именно в таком качестве.

эксплуатируя [в общении друг с другом] ранее существовавшие сенсорные системы»<sup>116</sup>.

Строго говоря, Коннер придерживается идеи, высказываемой и другими исследователями, что слух, как наиболее эффективная система ориентации в трехмерном пространстве, сформировался в эволюции раньше, чем способность к генерации звуков. Что же касается структур, обеспечивающих возможность трансляции звуковых сигналов, то создается впечатление, что в их последующей эволюции действовали две разнонаправленные тенденции. Одна из них — это так называемая «эволюционная инерция», которая действует в направлении консервации однажды достигнутого результата у всех представителей данного филума (пример — использование левого надкрылья в качестве смычка, а правого — в роли скрипки у всего огромного числа видов длинноусых прямокрылых). Вторая тенденция — неудержимая диверсификация структур, объяснимая лишь с позиции их *автономного саморазвития* в тех или иных группах видов, как мы видим это в эволюции механизмов генерации ультразвуков у ночных бабочек — совок и бражников. В обоих случаях более оправданными кажутся структурные объяснения происходящего<sup>117</sup>, нежели апелляция к адапционистским построениям функционального характера, изложенным в приведенной выше цитате из книги А.В. Попова.

---

<sup>116</sup> Conner 1999: 1719.

<sup>117</sup> В методологии наиболее продуктивной стратегией научного объяснения принято считать объяснение функции системы через ее структуру, а не структуры через ее функцию и эволюцию (Никитин 1970: 107). О применении этих принципов к анализу социального и сигнального поведения животных см. Панов 1983.

## **ГЛАВА 6. ТРАНСЛЯЦИЯ И ПРИЕМ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ. РЫБЫ И АМФИБИИ**

Изучая коммуникативное поведение животных, ученые склонны придавать особое значение тому, что принято называть акустическими сигналами, зачастую игнорируя при этом все прочие составляющие «сообщений», транслируемых одновременно со звуковыми по каналам других модальностей. Тому, на мой взгляд, есть несколько причин. Это, прежде всего, существование наивных представлений обывателя о том, что звуки, издаваемые братьями нашими меньшими, непременно что-то «означают». Отсюда — ложная аналогия между звуковой сигнализацией животных и речью людей. Именно на этой почве в середине прошлого века родилось дезориентирующее словосочетание «язык животных». Так, в частности, озаглавлена книжка за авторством знаменитого эволюциониста Джулиана Хаксли и его менее известного коллеги Людвиг Коха, вышедшая в свет в 1964 г<sup>1</sup>. Авторы мимоходом упоминают о том, что в общении животных важны самые разные сигнальные средства (например, специфические позы в брачном поведении птиц), но вся книга посвящена именно звуковой сигнализации, приравненной, таким образом, к «языку животных».

Вторая причина приоритета, отдаваемого этологами рассмотрению акустического поведения в ущерб всем прочим способам оповещения индивида о своем присутствии и «своих намерениях», объясняется большей простотой получения первичных данных о звуковом оснащении животных. Показательно в этом смысле название первой главы книги Хаксли и Коха: «С микрофоном по зоопарку». С появлением портативных звукозаписывающих устройств в первой поло-

---

<sup>1</sup> Huxley, Koch 1964. Русский перевод: Гексли, Кох 1968.

вине XX столетия, а также совершенных анализаторов звука, многие воспользовались отпавшей необходимостью изучать поведение животных, часами напряженно глядя в бинокль и фиксируя в блокноте тонкие детали происходящего. Гораздо проще стало выставить на территории самца того или иного вида птиц магнитофон и записать столько его песен, сколько требуются каноны статистической репрезентативности первичных данных. Далее можно было спокойно обрабатывать эти записи количественно в комфортной обстановке биоакустической лаборатории<sup>2</sup>.

Все сказанное привело к формированию у некоторой части научного сообщества идеи, согласно которой именно в вокализации позвоночных вообще и млекопитающих, в частности, следует искать предтечу речи людей. Эта точка зрения наиболее последовательно проводится в недавней книге У. Фитча «Эволюция языка»<sup>3</sup>, где автор ратует за развитие новой, на его взгляд, области знаний, именуемой им «биолингвистикой»<sup>4</sup>. Весь раздел книги, посвященный коммуникации животных, явным образом сводится исключительно к вопросу об использовании ими акустического канала связи. Из этого текста читатель может вынести ошибочное представление о том, что эта модальность лежит в основе *главного* и универсального инструмента обмена жизненно важной информацией между особями, по крайней мере у позвоночных.

Однако при более широком взгляде на происходящее выясняется, что это не так. Оказывается, существуют целые весьма обширные подразделения животных, где акустическая сигнализация либо отсутствует полностью, либо обнаруживается в виде исключения у немногих отдельных видов. Насколько известно сегодня, она не характерна, в целом, для огромного класса рыб, включающего более 20 тыс. видов. Не используется она и представителями отряда бесхвостых амфибий, к которым относятся около 430 видов. В этом отношении они резко отличаются от своих близких родичей — бесхвостых зем-

---

<sup>2</sup> Я, разумеется, сильно упрощаю картину, хотя и подозреваю, что эта технологическая революция стала одной из причин угасания классической этологии как науки о комплексном характере сигнального поведения животных. См. об этом: Панов 2005.

<sup>3</sup> Фитч 2013.

<sup>4</sup> Критика этих воззрений дана в книге: Панов 2012.

новодных, у которых акустическое поведение почти всегда хорошо развито. Наконец, «немыми» оказываются почти все рептилии, которые по числу видов (около 6 тыс.) превосходят видовое разнообразие млекопитающих (примерно 4.5 тыс. видов) и лишь немногим уступают тому, что мы видим в этом плане у птиц (8.6 тыс. видов). Все это говорит о том, что жизненное благополучие в животном мире может прекрасно поддерживаться при полном отсутствии возможностей к использованию акустической сигнализации.

Далее в этой главе речь пойдет о том самом интересном и важном, что известно сегодня о разнообразии процессов обмена акустической информацией в разных подразделениях животного мира.

## Рыбы

О том, что рыбы способны издавать звуки, было известно еще Аристотелю и Плинию. Однако серьезное изучение этих явлений смогло начаться лишь в 1940-е годы, когда началось конструирование специальной аппаратуры для обнаружения и записи подводных звуков. Основные сведения по этому вопросу, накопленные за последующие 20 лет по темам генерации и восприятия звуков рыбами, были сведены воедино в работе энтузиаста по акустике этих животных У. Таволги<sup>5</sup>. Другой исследователь, Г. Винн, в том же 1964 году обобщил данные по использованию звуков рыбами в разных поведенческих контекстах (звуки, генерируемые спонтанно и в ответ на взятие особи в руки, в конфликтах на основе конкуренции за корм, в момент образования косяков, в нерестовых скоплениях и при их миграциях)<sup>6</sup>. Среди прочих рассматривались и такие звуки, в отношении которых предполагалось их использование во внутривидовой коммуникации — при территориальных конфликтах и в половых взаимодействиях самцов и самок. В общей сложности автор использовал данные по 22 видам из 20 родов.

Много позже, в 1999 году, в другой обобщающей работе, где внимание было сконцентрировано на роли звуков в акустической коммуникации рыб<sup>7</sup>, в том же аспекте были рассмотрены данные по 25

---

<sup>5</sup> Таволга 1969.

<sup>6</sup> Винн 1969.

<sup>7</sup> Zelick et al. 1999.

видам из 15 семейств. Это были представители 19 родов, из которых 15 оказались новыми по сравнению с упомянутыми в статье Винна. Автор этой статьи подчеркивает фрагментарность сведений, которыми мы располагаем по акустическому поведению и их роли в коммуникативном поведении у представителей этого самого обширного класса позвоночных. Автор пишет: «Например, из 69 видов семейства *Batrachoididae* только для четырех описаны издаваемые ими звуки. Из 209 видов семейства *Ophidiidae* то же можно сказать лишь в отношении одного вида. Из 285 видов семейства *Macrouidae* ни один не изучен в этом аспекте». К сказанному следует добавить, что класс рыб объединяет почти 390 семейств. Эти цифры хорошо иллюстрируют меру нашего незнания темы, о которой речь пойдет далее. Особенно неясно, сколь широко акустическая сигнализация представлена у более чем 20 тыс. видов рыб и насколько существенную роль она играет в их жизни.

Принято полагать, что у рыб, как и у членистоногих, способность воспринимать возмущения волнового характера во внешней среде (что кратко и условно обозначается в качестве «слуха») существовала ранее, чем возможность генерации звуков. В самом деле, органы слуха присутствовали уже у наиболее примитивных ископаемых водных форм (так называемых «бесчелостных»)<sup>8</sup>, которых можно считать предковыми по отношению к рыбам как таковым, вымершим и современным<sup>9</sup>. К бесчелостным относятся ныне живущие миноги и миксины, обладающие внутренним ухом, хотя и более просто устроенным, чем у рыб.

Предполагается, что первоначально внутреннее ухо этих существ было органом, контролирующим положение головы и тела относительно направления силы тяжести. В дальнейшем эта структура обрела функцию распознавания низкочастотных колебаний и реагирования на них. Верхняя граница этих частот составляла предположительно около 500 Гц, а на последующих этапах эволюции шел процесс расширения спектра восприятия в более высокочастотные зоны<sup>10</sup>.

---

<sup>8</sup> Forey, Janvier 1994.

<sup>9</sup> Donoghue, Sansom 2002.

<sup>10</sup> Ladich, Popper 2004.

Авторы процитированной работы называют представления, согласно которым слух у рыб вырабатывался ради выполнения коммуникативных функций, *антропоцентрическими*. По их мнению, эта сенсорная система первоначально служила элементарным потребностям выживания особей, именно, ориентации в пространстве, поискам пропитания и избегания хищников. Той же точки зрения, о первичности слуха по сравнению с механизмами генерации звуков, придерживаются и другие авторы<sup>11</sup>.

*Восприятие колебаний, поступающих из внешней среды.* Ткани тела рыб имеют примерно такую же плотность, как сама вода, в которой они живут. Поэтому колебания ее частиц, чтобы быть воспринятыми организмом, должны встретить на своем пути какую-то структуру внутри тела, которая обладала бы иной плотностью и стала бы сама колебаться *в ином ритме* в ответ на эти возмущения извне. Таких структур в теле рыбы две.

Это, во-первых, три костных образования, именуемых отолитами, которые помещаются в улитке внутреннего уха<sup>12</sup>. В силу того, что их плотность существенно выше, чем у всех прочих тканей, они в ответ на внешние колебания движутся с замедленной скоростью. Эти колебания воспринимаются чувствительными волосковыми клетками, локализованными на стенках каналов улитки, и передаются по системе нейронов в форме нервных импульсов в мозг, который интерпретирует различия между колебаниями тканей тела и отолитов в качестве «звука».

Величина и форма отолитов сильно различаются у разных видов, и это отражается на их способностях воспринимать колебательные возмущения в среде. Эти различия между видами обусловлены также свойствами другой структуры — именно, плавательного пузыря. Он наполнен газом, так что его плотность заметно ниже, чем у воды и тканей тела рыб. Поэтому пузырь может легко сжиматься в собственном ритме в ответ на колебания, поступающие извне. Если плаватель-

---

<sup>11</sup> См. например, Rogers, Trivett <http://www-old.me.gatech.edu/minami.yoda/FLOIDLab/fishhearing/>

<sup>12</sup> Улитка — замкнутая полость трех полукружных каналов, плоскости которых лежат под разными углами относительно друг друга. Отолиты взвешены в жидкости, заполняющей полость улитки.

ный пузырь расположен в непосредственной близости от внутреннего уха, соединяется с ним системой контактирующих друг с другом косточек<sup>13</sup> или даже примыкает к нему вплотную, то его колебания воздействуют (через смещения отолитов) на чувствительные клетки внутри улитки. Те виды рыб, организм которых отвечает этим условиям, обладают достаточно высокими слуховыми способностями. Они могут воспринимать колебания с частотами 3 кГц и выше.

В этом отношении они существенно отличаются от видов, у которых плавательный пузырь отсутствует (акулы и скаты) или же помещается поодаль от внутреннего уха. У таких рыб способности слышать сильно ограничены, как и у придонных, обладающих маленьким плавательным пузырем. У них верхняя граница воспринимаемых частот не превышает 1 кГц.

Другой инструмент восприятия колебаний у рыб — это так называемая боковая линия. Она представляет собой набор чувствительных структур, размещенных линейно по обеим сторонам головы и тела. Эти так называемые *нейромасты* локализованы либо на поверхности тела, либо в канале, который имеет выходы во внешнюю среду через поры, размещенные регулярно на одинаковых расстояниях друг от друга. Нейромаст построен из волосковых клеток того же характера, что находятся в улитке. Они отвечают на колебания частиц воды электрическими разрядами, поступающими в качестве сигналов в мозг рыбы. Боковая линия воспринимает только те колебания, источник которых находится не далее дистанции, равной длине тела рыбы, в лучшем случае — двух ее корпусов. Частоты таких колебаний не превышают 160—200 Гц. Именно работа боковой линии позволяет всем членам стаи рыб совершать во время ее движения на редкость синхронные маневры.

*Генерация звуков.* Как писал Таволга, аппараты рыб, производящие звуки, настолько же разнообразны, насколько многообразны строение и образ жизни самих рыб (рис. 6.1). По мнению этого автора, едва ли удалось бы уложить различные типы звуковых механизмов рыб в рамки общей классификации эволюционных взаимосвязей между их семействами. Если оставить в стороне те волновые колебания воды, которые

---

<sup>13</sup> Так называемый *веберов аппарат*.



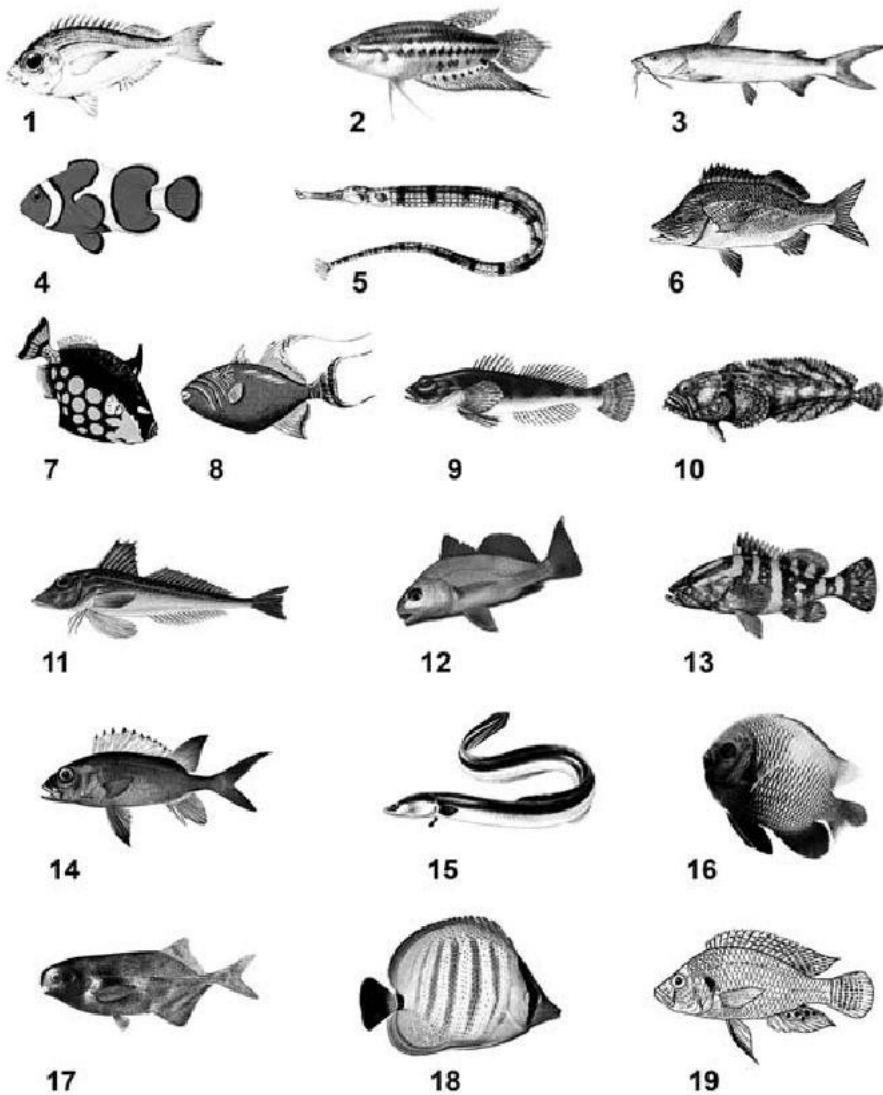


Рис. 6.1. Разнообразие морфологического облика некоторых видов рыб, для которых описана генерация звуков (в порядке упоминания в тексте).

1. *Diplodus macroththalmus* (Sparidae); 2. *Trichopsis vittatus* (Anabantidae); 3. *Galeichthis felis* (Ariidae); 4. *Amphiprion percula* (Pomacentridae); 5. *Syngnathus acus* (Cygnathidae); 6. *Chaemulon plumieri* (Pomadasyidae); 7. *Balistes conspicillus* (Balistidae); 8. *B. vetula* (то же); 9. *Myoxocephalus gobio* (Cottidae); 10. *Opsanus tau* (Batrachoidae); 11. *Trigla gumardus* (Triglidae); 12. *Aplodinotus grunniens* (Sciaenidae); 13. *Epinephelus striatus* (Serranidae); 14. *Holocentrus rufus* (Holocentridae); 15. *A. anguilla* (Anguillidae); 16. *Dascyllus aibisella* (Pomacentridae); 17. *Poilimyrus isidori* (Mormyridae); 18. *Chaetodon multicinctus* (Chaetodontidae); 19. *Astatotilapia burtoni* (Cichlidae)

порождаются самими перемещениями рыбы<sup>14</sup>, то все прочие механизмы можно разделить в грубой схеме на две категории. Это, во-первых, трение жестких структур друг о друга, за счет чего возникают механические звуки типа стридуляции. И, во-вторых, сокращения мышц, воздействующие на изменения конфигурации и объема плавательного пузыря. Что касается гидродинамических эффектов, вызванных плаванием рыб, то они относятся, скорее всего, к побочным эффектам их жизнедеятельности и, таким образом, могут, вероятно, иметь лишь косвенное отношение к коммуникации в строгом смысле этого слова. Их иногда называют звуками, издаваемыми «непреднамеренно»<sup>15</sup>.

**Стридуляция.** Наиболее распространенный способ генерации механических звуков — это трение друг о друга противолежащих участков так называемых глоточных зубов, которыми обладает большинство видов рыб. Известно, что скрежетание глоточными зубами наблюдается у представителей многих семейств костистых рыб. Почти любая рыба, которая питается крупной добычей, вероятно, издает звуки в процессе питания. Воздействие зубов на пищу даже средней твердости будет неизбежно порождать звуки. Челюстные зубы большинства видов представляют собой простые захватывающие устройства, подобными клещам или ножницам. Но у некоторых видов они преобразовались в костные пластинки.

У представителей отряда скалозубообразных (*Tetraodontiformes*), который включает в себя около 320 видов, обитающих в тропических и субтропических морских акваториях, зубы видоизменились либо в клюв, подобный клюву попугая, либо в дробящие пластинки. Эти создания могут издавать звуки путем трения фрагментов таких структур друг о друга. Важно заметить, что тем же способом пользуются морские караси из семейства *Sparidae*, совершенно неродственного скалозубообразным. Следует сказать, что скрежетание глоточными зубами наблюдается у этих и у других видов рыб не только во время поедания пищи.

Механические звуки могут быть вызваны трением друг о друга более или менее видоизмененных лучей плавников. Лабиринтовая

---

<sup>14</sup> Эти возмущения, которые могут, в принципе, восприниматься другими особями, получили название «гидродинамических». См. Таволга 1969.

<sup>15</sup> Zelick et al. 1999: 369.

рыба *Trichopsis vittatus* (семейство Anabatiidae) производит «бренчание» путем трения четвертого и пятого лучей грудных плавников о второй и третий лучи. Результатом может быть высокий по тону скрип, воспроизводимый, в частности, морским сомиком *Galeichthys felis* (семейство Ariidae). У спинорогов рода *Batistes* звуки воспроизводятся движением передних игл спинных плавников. У амфиприонов рода *Amphiprion* (семейство Pomacentridae), а также морских коньков *Hippocampus* и морских игл *Syngnathus* (семейство Cygnathidae) описаны звуки, порождаемые трением одной кости о другую. У хемулена *Haemulon plumieri* (семейство Pomadasyidae) генератором механических звуков оказываются жесткие структуры в основаниях жаберных дуг. Считают, что сигнал приобретает специфическое звучание за счет резонанса, создаваемого плавательным пузырем. Аналогичные явления имеют место у одного из видов спинорогов (род *Badistes*, семейство Balistidae) и неродственного ему бычка-подкаменщика (род *Muoxocephalus*, семейство Cottidae). У них звуки порождаются щелканием сочленения между двумя костями грудного пояса. Этот глухой звук удара возникает при соприкосновении этих костей с передним концом плавательного пузыря, который, очевидно, выполняет роль резонатора.

**Генерация звуков плавательным пузырем.** Понятно, что основная функция плавательного пузыря — это поддержание тела рыбы на плаву. Но он же, как мы видели, играет важную роль в восприятии волновых колебаний. Одновременно плавательный пузырь может служить не только в качестве резонатора, как у хемуленов и ряда других видов, но и аппаратом, генерирующим звуки. Это происходит за счет сокращения мышц, находящихся либо в стенках самого плавательного пузыря, либо соединенных одним концом с ним, а другим — прикрепленным к костям скелета. Сокращение мышц вызывает быстрое изменение объема плавательного пузыря, что и служит источником звука. Плавательный пузырь и его мускулатура, даже будучи извлечены из тела, могут служить эффективным устройством для изучения подводных звуков — стоит лишь заставить мышцы вибрировать под действием электрического стимулятора<sup>16</sup>.

К числу наиболее известных видов, которым свойственен такой тип генерации звуков, относятся опсанусы (род *Opsanus*, семейство

---

<sup>16</sup> Таволга 1969.

Batrachoididae). У них плавательный пузырь выглядит как сердцевидное образование с закругленной вершиной, направленной назад. Две основные группы мышц, вызывающие изменения объема этого органа, крепятся к его боковой поверхности. Сходным образом устроен механизм порождения звуков у рыб других семейств, далеко отстоящего от описанусов на эволюционной лестнице. Таковы, в частности, морские петухи из родов *Trigla* и *Prionotus* (семейство Triglidae).

У рыб-барабанщиков из семейства горбылевых (Sciaenidae)<sup>17</sup> барабанные звуки производятся парой мышечных волокон, расположенных в боковых стенках тела. Они идут от массы спинных мышц, которые расположены почти вплотную к стенке плавательного пузыря. Результатом мышечных сокращений оказывается сжатие этого органа. Детали устройства этих мускулов и плавательного пузыря различны у разных видов, но их принципиальное строение сходно у всех тех многочисленных представителей названного семейства, которые способны издавать звуки<sup>18</sup>. Важно заметить, что описанные особенности мускулатуры свойственны обычно только половозрелым самцам<sup>19</sup>.

Несколько по-иному, хотя и похожим образом, устроен аппарат генерации звуков у видов семейства ариевых (Ariidae) — морского сомика *Galeichthys felis* и косатки *Bagre marinus*. Парные короткие мышцы тянутся от верхних ушных костей в задней части черепа и проходят вдоль тонких, гибких костей — отростков первых четырех позвонков. Эти кости прилегают к верхней стенке плавательного пузыря. Сокращения названных мышц уравниваются эластичностью кромок этих костей. В результате быстрые серии мышечных сокращений вызывают вибрацию таких пружинистых образований и приводят к колебаниям газа, заполняющего плавательный пузырь. У южного атлантического побережья США ученые констатировали высокий уровень шумов, создаваемых большими косяками морских сомов.

Сходный механизм генерации звуков выработался у представителей двух других семейств, неродственных как ариевым, так и друг другу. Это групер *Epinephelus striatus* (семейство каменных окуней Serranidae) и рыба-белка *Holocentrus rufus* (семейство Holocentridae).

<sup>17</sup> Это семейство включает в себя 56 родов и около 250 видов.

<sup>18</sup> См., например, Фиш 1969: 211.

<sup>19</sup> Ibid.

У них две мышцы, участвующие в порождении звука, также берут начало от затылочной области черепа, но проходят не по отросткам позвонков, а вдоль нескольких первых пар брюшных ребер. Эти ребра оказываются уплощенными и словно бы вырастают в верхнюю стенку плавательного пузыря. Предполагается, что такой механизм может быть обычным и у других видов двух названных семейств<sup>20</sup>.

Еще один механизм генерации звуков, обнаруженный, в частности, у европейского угря *Anguilla anguilla* (семейство Anguillidae), состоит в том, что маленькие пузырьки газа с силой выдавливаются из плавательного пузыря в пищевод или в глотку. Возникающее при этом трение выливается в звук, усиливаемый резонаторными свойствами плавательного пузыря.

*Характеристики звуков.* Временная организация и основные частотные параметры тех изученных звуков, которые генерируются с помощью плавательного пузыря, определяются ритмом сокращений связанных с ним мышц. Он, в свою очередь, зависит от частоты разрядов соответствующих моторных нейронов. Скорость следования разрядов положительно коррелирует с температурой воды. Для большинства изученных видов характерны импульсные звуки. Межвидовые различия затрагивают длительность пульсов (от 10 до 50 мс), а также их количество в одной посылке и ритм следования.

При прослушивании через гидрофон эти акустические конструкции напоминают быстрые удары молотка о полый деревянный чурбан, барабанный бой, скрипение деревянных петель, кваканье либо визг пневматической дрели, сверлящей бетон. Все они имеют широкую полосу заполнения, лежащую в низкочастотной зоне спектра — обычно от 20 до 350 Гц, редко до 1200 Гц. Немногим изученным видам свойственны тональные звуки, напоминающие глухой свист. Например, у опсануса *Opsanus notatus* его частоты варьируют в пределах от 80 до 180 Гц<sup>21</sup>. Понятно поэтому, что у большинства рыб наиболее чувствительная зона слуха лежит в области от 300 до 800 Гц, и мало существует видов (если они есть вообще), которые были бы способны обнаруживать звуки частотой свыше 3000 Гц<sup>22</sup>.

<sup>20</sup> См., например, Фиш 1969: 211.

<sup>21</sup> Фиш 1969; Zelick et al. 1999.

<sup>22</sup> Водинский, Таволга 1969.

Основная частота звука зависит от размеров производящей его рыбы: в целом, чем крупнее размер особи, тем ниже частота и тем глуше звучит сигнал. Эта закономерность объясняется, как полагают, различиями в резонирующих свойствах плавательного пузыря у рыб разной величины<sup>23</sup>. Виды, которые генерируют звуки с помощью этого органа, издают звуки более громкие, чем те, для которых характерна стридуляция. Впрочем, как указывают эти авторы, звуки большинства видов, которые, в принципе, могут подавать сигналы с использованием плавательного пузыря, учеными не описаны. Это относится, в частности, ко всем видам глубоководных рыб<sup>24</sup>.

*Эффективная зона распространения звуков.* Эта сторона вопроса была изучена к концу прошлого века только лишь для мелководных рыб. При этом удалось установить, что низкочастотные звуки, то есть как раз те, которые наиболее свойственны рыбам и отвечают требованиям их слуховой системы, имеют в воде весьма узкую эффективную зону распространения<sup>25</sup>. Например, при изучении степени деградации звуков, издаваемых зеленой рыбой-ласточкой *Dascyllus albisella* на глубине 7 м, оказалось, что большая часть параметров сигнала (длительность пульсов, основная частота и амплитудная модуляция пульсов внутри посылки) претерпевают существенные искажения уже на расстоянии 2 м от его отправителя. Лишь один показатель, именно период частоты следования пульсов, сохраняет относительное постоянство в радиусе до 11—12 м<sup>26</sup>. Самцы африканской слабоэлектрической рыбы *Pollimyrus isidori* (семейство Mormyridae) издают два типа широкополосных звуков («ворчание» и «завывание»), адресуемых самкам. Несущая частота этих звуков — около 340 Hz, при верхней границе частотного диапазона около 3 kHz. Звуковое давление составляет 130 дБ на расстоянии 10 см, но уже в полуметре от источника звука его акустические характеристики сильно искажаются. Это можно было бы рассматривать в качестве дефектности сигнала, если не принимать во внимание, что размер территории самца обычно не пре-

---

<sup>23</sup> Zelick et al. 1999.

<sup>24</sup> Ibid.

<sup>25</sup> Как и предсказывают теоретические соображения из соответствующего раздела физики.

<sup>26</sup> Mann, Lobel 1997.

вышает 1 м в диаметре<sup>27</sup>. Эти и ряд других исследований заставляют сделать вывод, что коммуникация с использованием акустического канала у рыб возможна, в принципе, лишь на очень коротких дистанциях. Это связано еще и с тем, что на мелководье искажению сигналов способствует близость средового раздела вода-воздух, а на больших глубинах очень высок уровень фонового шума, производимого как беспозвоночными (см. главу 5), так и множеством видов рыб, живущих совместно<sup>28</sup>.

Иными словами, приходится прийти к заключению, что рыбы лишены возможности пользоваться чуть не главным преимуществом акустического канала связи. Я имею в виду возможность особи, живущей в местообитании с *ограниченной видимостью*, извещать о своем присутствии конспецификов, находящихся от нее на значительных расстояниях, и, соответственно, принимать звуковые дистантные сигналы, поступающие от прочих членов данной локальной популяции. Этот вывод подтверждается еще и тем обстоятельством, что рыбы способны определять местонахождение источников звука только в ближнем поле, но не способны делать это в масштабе значительных расстояний<sup>29</sup>.

*О возможных коммуникативных функциях звуков рыб.* Причины, побудившие биологов заняться вплотную изучением акустики рыб оказались довольно неожиданными. Дело происходило в годы Второй мировой войны. В это время серьезной проблемой для военных моряков стали непонятные шумы, мешавшие, в частности, связи между судами. Вероятно, первыми об их возможном биологическом происхождении начали догадываться японцы, озабоченные защитой Токийского залива от управляемых акустических мин, которые могли быть использованы военными судами США. Те же непонятные явления беспокоили и американских моряков: в сообщениях подводных лодок, патрулирующих побережье США, часто содержались жалобы на необъяснимые «шипение» и «треск» в обширных мелководных районах, которые улавливались шумопеленгаторами, маскировали при этом все прочие шумы в воде и тем самым становились серьез-

---

<sup>27</sup> Crawford et al 1997.

<sup>28</sup> Zelick et al. 1999.

<sup>29</sup> Ван-Бергайн 1969.

ной проблемой. В обеих воюющих странах по поручению командований их вооруженными силами начались всесторонние исследования источников подводных шумов, заметная доля которых оказалась звуками, производимыми рыбами. ВМС США установили гидрофоны вдоль всего юго-западного тихоокеанского побережья страны, а также вокруг Гавайских островов и других, находящихся в южной части Тихого океана. Интересно, что первые записи звуков, генерируемых морскими сомиками *Galeichthys felis* в естественных условиях обитания, были получены в 1943 г. Лабораторией оружия ВМС США у побережья штата Северная Каролина<sup>30</sup>.

В последующие два-три десятилетия изучение голосов рыб проходило в основном по линии накопления сведений относительно их разнообразия и составления каталогов магнитофонных записей. Поскольку коллектирование вели, по сути дела «вслепую», с помощью гидрофонов, в этот период могли высказываться лишь догадки о возможной роли звуков в коммуникативном поведении рыб<sup>31</sup>. Предположения о том, что акустический канал связи играет существенную роль в социальном и половом их поведении, основывались на данных по сезонной и суточной динамике интенсивностей акустической активности. Например, систематическая фиксация звуков нескольких (по крайней мере трех) видов рыб-барабанщиков, обитающих совместно у побережья США, показала, что в одном из районов эта активность быстро возростала после середины мая, достигала пика в течение первых трех недель июня и затем постепенно снижалась. Подобная одновременная вокализация множества особей вошла с тех пор в научную литературу под наименованием «хоров». При прослушивании через гидрофон, звуки хора рыб-барабанщиков вызывают воспоминания об уровне шума в кузнечном цехе, оборудование которого находится на полном ходу, или шума авиационного мотора, работающего на расстоянии около 4.5 м от наблюдателя. Эти хоры, в данном случае, начинались ежедневно в примерно в 17 ч, когда шум становился различимым, достигали пика около 22 ч, а затем медленно затихали к 2 ч 30 мин. Все это давало основания предполагать, что хоры каким-то образом тесно вплетены во взаимодействия на почве репродукции.

---

<sup>30</sup> Фиш 1969.

<sup>31</sup> Одновременно в лабораториях шло интенсивное изучение физиологии слуха рыб и их звукопроизводящих аппаратов.



В отношении хоров морских сомиков вида *Galeichthys felis*, которые имеют место в августе у побережья Флориды, Таволга писал, что вызываемый ими шум напоминает «кипение гигантского кофейника», и что в нем, вероятно, участвуют сотни, а то и тысячи особей<sup>32</sup>. Все эти наблюдения наводили на мысль, что в «колониях» того или иного вида рыб эти звуки могут обозначать «страх, защиту от оппонента, выражение дружеских связей и т. д.»<sup>33</sup>.

Осуществление реальных попыток понять, соответствуют ли эти предположения действительности, и если да, то в какой степени, стало возможным лишь после того, как поведением рыб вплотную занялись этологи, оснащенные современной аудио-видео аппаратурой. В качестве примера тех результатов, которые могут быть получены с применением этих методов, приведу результаты одного из недавних исследований на интересующую нас тему.

Полевые наблюдения и эксперименты были проведены с обитателями коралловых рифов — рыбами-бабочками *Chaetodon multicinctus* (семейство Chaetodontidae). Этому виду свойственна моногамия, и оба члена супружеской пары охраняют от конспецификов границы своей кормовой территории. Т. Трикас<sup>34</sup> с коллегами помещали в пределы территорий семнадцати пар банку с одной либо двумя живыми особями того же вида, что позволило описать в деталях поведение резидентной пары в момент охраны ею своего участка, а также реакции «пришельцев» на попытки хозяев изгнать их прочь (рис. 6.2). Примерно спустя 10 с после внедрения чужака хозяева приближались к банке и оставались на расстоянии менее метра от нее на протяжении 80 % времени всего эксперимента. В это время они пытались атаковать рыб, помещенных в резервуар.

В статье детально описана моторика агонистического поведения: сближение с конкурентом и «прыжок» в воде с резким поворотом, после чего активная особь становится головой к оппоненту а затем поворачивается так, что вся его боковая поверхность, украшенная вертикальными полосами, оказывается обращенной в его сторону (рис. 6.2Б). В последовательность действий входят резкий удар хво-

---

<sup>32</sup> Одновременно в лабораториях шло интенсивное изучение физиологии слуха рыб и их звукопроизводящих аппаратов.

<sup>33</sup> Greene 1924.

<sup>34</sup> Tricas et al. 2006.

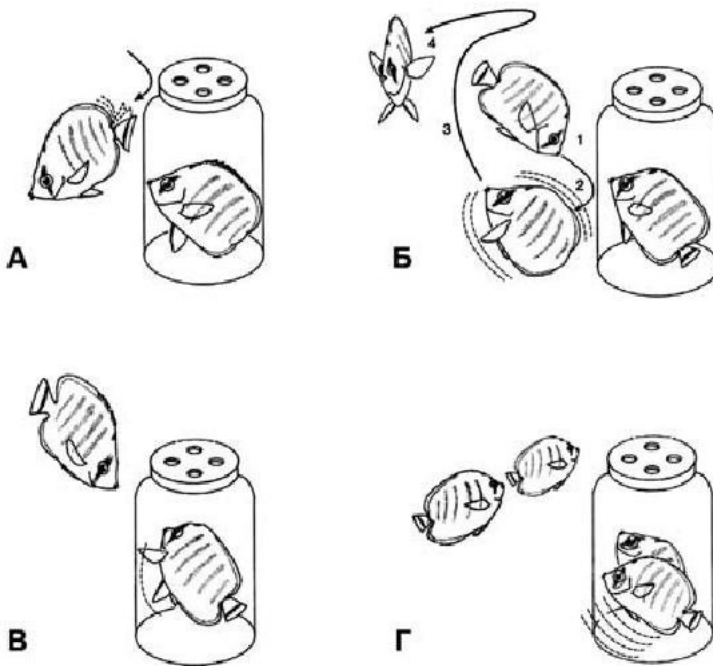


Рис. 6.2. Территориальное поведение рыб-бабочек *Chaetodon multicinctus*. Объяснения в тексте. Из: Tricas et al. 2006

стом (рис. 6.2A) и растопыривание грудных плавников (рис. 6.2B), а также приподнимание заднего верхнего плавника. Все эти двигательные реакции порождают гидродинамические колебания<sup>35</sup> воды с частотами менее 100 Гц. Помимо них авторы обнаружили 5 разных типов сигналов, которые они называют «акустическими» и «звуками», причем 4 из них производится синхронно с той или иной моторной акцией. Например, при ударе хвостом слышен короткий (154 мс) широкополосный щелчок со средним значением концентрации энергии 69 Гц (разброс 51—109 Гц)<sup>36</sup>. Короткий пульс со средней частотой 229 Нз слышен при оттопыривании грудных плавников. Во время прыжка рыба издает серию пульсов (4—9) с пиком частотного заполнения в зоне 466 Нз. Лишь один вариант звуков, который издавала только одна из рыб, помещенных в банку, если их там было две, не сопровождался какими либо движениями из числа обозначенных выше. Это «хрюканье» с основной частотой 163 Гц.

<sup>35</sup> См. сноску 14 к этой главе.

<sup>36</sup> В другом месте сказано, что максимальная частота этого звука составляет 3.6 кГц.

На мой взгляд, трудно быть уверенным в том, что описанное акустическое сопровождение вносит существенный дополнительный вклад в регулирование агонистического взаимодействия, построенного, очевидным образом, на обмене оптическими сигналами. Авторы работы констатируют использование рыбами-бабочками изученного вида «комплексных сигналов с оптическими, гидродинамическими и акустическими составляющими». Здесь перед нами вновь полимодальная конструкция, компоненты которой, транслируемые одновременно по нескольким каналам связи, разделимы лишь в грубой абстракции. По сути дела, каждая такая полимодальная акция представляет собой гештальт, который может быть воспринят адресатом сигнала как нечто единое и неразделимое целое<sup>37</sup>.

Ф. Ладиш обобщил данные по использованию звуков в агонистических взаимодействиях (охрана территории, конфликты из-за доступа к корму и половому партнеру и т. д.) у 41 вида рыб из 29 семейств<sup>38</sup>. Автор подчеркивает, что звуки почти всегда служат аккомпанементом к двигательным актам сигнального характера, что затрудняет выявление функционального значения акустического компонента. Так, например, у коралловой рыбы дасцилла трехполосого (*Dascyllus aruanus*, семейство Pomacentridae) самец приветствует самку, приплывшую к изготовленному им гнезду, характерным прыжком. Он взмывает вверх в толще воды, а затем устремляется вниз, одновременно издавая серию звуковых широкополосных импульсов (в среднем 5.4 в посылке) с несущей частотой около 370 Гц<sup>39</sup>. По словам авторов статьи, то же самое поведение может служить «территориальным сиг-

---

<sup>37</sup> Первоначальным стимулом для постановки этого исследования послужил факт необычного («уникального») устройства звуковоспринимающей системы у видов рода *Chaetodon*. Билатеральные (парные) выступы на переднем конце плавательного пузыря достигают того места, где сходятся боковые линии головы и туловища и входят в контакт с ними (т. н. laterophysic connection), а у некоторых видов тянутся и далее вперед — к среднему уху. Из этого было сделано предположение, что названные рыбы должны обладать обостренным слухом. Эта идея, на взгляд авторов работы, подтверждается тем, что эти рыбы действительно издают звуки, о чем ранее не было известно.

<sup>38</sup> Ladich 1997.

<sup>39</sup> Частотные характеристики этого звука не отличаются достоверно от другого, именуемого авторами «агрессивным». Одинаково и число пульсов в двух этих «типах сигналов». См. Mann 1998: Table 2.

налом», поскольку в эксперимент, в котором самцу предъявляли особей того же пола, он воспроизводил сигналы того же характера.

У цихловой рыбы *Tramitichromis intermedius* (семейство Cichlidae) участки самцов сгруппированы в плотные кластеры, и каждый строит в своих владениях гнездо, к которому пытается привлечь самок<sup>40</sup>. Этой цели служит акция, именуемая «дрожанием». Самец становится к самке боком, растопыривает непарные плавники, вибрирует задней частью туловища в горизонтальной плоскости с одновременными интенсивными боковыми движениями парных плавников. Акция оканчивается сильными боковыми ударами хвоста. Такое поведение приходится наблюдать все чаще с приближением сезона размножения. В 81 % случаев акция дрожания сопровождается генерацией звуков. Они воспроизводятся исключительно в ходе такого поведения. Однако тот факт, что лишь 19 % дрожаний проходят беззвучно, заставляет авторов предположить, что звук подается самцом преднамеренно, а не есть побочный механический эффект движений при дрожании. Впрочем, они сами указывают, что справедливость этой идеи следовало бы доказать дополнительно в последующих исследованиях.

Репродуктивная биология другого вида цихловых рыб, *Astatotilapia burtoni* аналогична тому, что описано для *T. intermedius* (скопления самцов, готовых к репродукции, вынашивание молоди во рту самок). Здесь звуки также ассоциируются с акциями дрожания. Звуки представляют собой пачки пульсов (2—19, в среднем 22 в посылке), с широким спектром частотного заполнения — от менее чем 50 Гц до 1.5 кГц, с несущей частотой около 22 Гц. Звучание сигнала тем глуше, чем крупнее размер самца. Авторы работы полагают, что эти звуки составляют важный компонент успеха самца у самок. В эксперименте самки значительно чаще нерестились с теми самцами, при контактах с которыми проигрывали записи звуков самцов, нежели с «молчаливыми» партнерами<sup>41</sup>.

Оказалось, что наравне с использованием модальностей оптической и акустической, в социальных отношениях между особями этого

---

<sup>40</sup> Если ему это удастся, самка выметывает икру и забирает ее в рот вместе со спермиями, выбрасываемыми в воду самцом. Во рту самки происходит оплодотворение яйцеклеток и вынашивание молоди, которые отправляются в плавание под надзором матери спустя 24 дня.

<sup>41</sup> Maruska et al. 2012: Fig. 6.

вида цихлид важную роль играет также и химическая. Самцы регулярно проделывают акты уринации при взаимодействии с самками (в особенности — с рецептивными) и с самцами-территориальными конкурентами. Частота этих актов возрастает у самца в 10 раз при виде самки, находящейся в состоянии готовности к икрометанию. Импульсы выбрасывания мочи не совпадают во времени с собственно половыми либо агонистическими взаимодействиями особей, а имеют место в коротких промежутках между такими контактами<sup>42</sup>. Тем не менее, все то, что исследователи считают коммуникативными сигналами, имеет, как и во всех прочих ситуациях такого рода, сложнейшую полимодальную природу, никак не сводимую к действию сигналов какой-либо одной «преобладающей» модальности.

*Заключительные замечания.* Анализ акустического поведения рыб позволяет увидеть в этих явлениях нечто общее с тем, что мы наблюдали у насекомых. Там и тут, при колоссальной степени морфологической диверсификации видов, в каждом таксоне уровня рода или семейства *независимо* вырабатываются самые разные механизмы генерации звука. Они могут быть общими для большинства представителей данного таксона, либо варьировать в той или иной степени даже в его пределах. В то же время, похожие решения зачастую осуществляются у видов *неродственных*, далеко отстоящих друг от друга на эволюционной лестнице. Именно это мы видим у рыб.

Так же как у насекомых (о чем было сказано в предыдущей главе), аппараты генерации звуков возникают, как полагают многие, на базе структур, которые первоначально служили целям оптимизации слуха, а отнюдь не потребностям внутривидовой коммуникации.

Рыбы, в отличие от насекомых, находятся в двойственном положении в силу того, что обитают в среде с совершенно иными физическими свойствами. Дело в том, что самые разнообразные волновые возмущения в воде возникают вследствие передвижения в ней самой особи, как и любого «твердого тела». Эти возмущения позволительно назвать «звуками», лежащими в инфразвуковой зоне спектра. Такие возмущения можно подразделить на три основные типа: 1) более или менее ритмичные эффекты волнообразного движения; 2) турбулентность, порождаемую гидродинамическими шумами; 3) звуки, произ-

---

<sup>42</sup> Maruska. Fernald 2012: Fig. 2.

водимые изменениями напряжения внутренних органов при движении особи<sup>43</sup>. Наиболее интенсивные из этих эффектов наблюдаются тогда, когда животное быстро поворачивается или меняет скорость. Так, например, при повороте волновое возмущение происходит за счет того, что головная часть рыбы описывает круговую траекторию, используя хвост в качестве точки вращения.

Очевидно, что даже прямолинейное передвижение рыбы вызывает горизонтальные перемещения среды, и эти перемещения будут ритмичными, поскольку ритмичны и движения тела рыбы. Поворот головы приводит к сильному перемещению среды. Возникают волны сжатия, обнаруживаемые большинством гидрофонов в качестве звуков.

Иллюстрацией сказанному может служить картина агонистического поведения рыб-бабочек *Chaetodon multicinctus* (рис. 6.2). В этом случае сами по себе движения всего тела с резкими его поворотами, а так же вибрации тех или иных плавников генерируют акустические «сигналы» гидродинамического характера с собственными специфическими параметрами. Возникает вопрос, действительно ли звуковой аккомпанемент усиливает информативность этих гидродинамических сигналов, генераторы которых (сами движения рыбы и ее плавников) к тому же параллельно воспринимаются другим участником взаимодействия по оптическому каналу связи? Ответ будет положительным, если встать на широко распространенную точку зрения, согласно которой животные столь же хорошо распознают тонкие оттенки поведения своих социальных компаньонов, как это делает наблюдатель-исследователь. Я же придерживаюсь совершенно иных взглядов и полагаю, что звук в подобных случаях едва ли несет значимую функциональную нагрузку и может скорее рассматриваться в качестве некой избыточной компоненты (категория «непреднамеренных сигналов» или, точнее говоря, побочных механических эффектов)<sup>44</sup>.

Сами конструктивные основы строения тела рыб не дают им возможности использовать те или иные структуры для генерации высокочастотных звуков. Это невыполнимо посредством стридуляции или экстренных изменений объема плавательного пузыря. Такого рода механизмы в состоянии породить лишь низкочастотные звуки, кото-

---

<sup>43</sup> Таволга 1969.

<sup>44</sup> Об иных интерпретациях происходящего я упоминал при цитировании работ, где эти звуки рассматриваются как функционально значимые.

рые в воде быстро дегенерируют и не могут, таким образом, служить инструментом дистантной акустической связи. Таким образом, на мой взгляд, акустическая компонента в тех сферах сигнального поведения рыб, которые регулируют половые и территориальные отношения, играет, в лучшем случае, совершенно подчиненную роль по сравнению с информацией, поступающей по химическому и оптическому каналам связи.

Иное дело — гидродинамические эффекты, воспринимаемые органом боковой линии и обеспечивающие высокую согласованность траекторий направленного движения в мобильных стаях рыб. Этот тип анонимных связей между особями, обеспечивающий, к примеру, экстренное избегание хищников, можно было бы рассматривать в качестве слабой формы коммуникативного поведения, но вопрос этот следовало бы отнести к категории чисто терминологических.

## Бесхвостые амфибии

Около 370 млн лет назад, в девонском периоде, начался процесс освоения суши позвоночными. Это стало возможным благодаря тому, что некоторые первоначально водные формы смогли постепенно перейти от жаберного дыхания к легочному. Становление этого нового способа потребления кислорода и использования его в качестве ресурса, без которого существование на суше немислимо, обязано тому обстоятельству, что у видов-первопроходцев сформировалась принципиально новая система органов. Ее главным компонентом стали легкие — полые резервуары, которые через эластичную трубку-трахею могли свободно обмениваться своим газовым содержимым с массами воздуха во внешней среде.

Именно эти структуры стали в дальнейшем основой для формирования *голосовых аппаратов* у всех тех ныне живущих наземных позвоночных, которым в той или иной мере оказалось свойственно акустическое поведение<sup>45</sup>. Как я уже упоминал в начале главы, эта черта присуща ныне подавляющему большинству представителей

---

<sup>45</sup> Все эти системные образования сходны по основным принципам функционирования, но могут различаться в той ли иной степени в отдельных деталях, о чем будет подробнее сказано ниже.

всего лишь трех крупных подразделений позвоночных. Это бесхвостые амфибии, птицы и млекопитающие.

*Земноводные — первопродцы в освоении наземного образа жизни.* Среди ныне живущих позвоночных кандидатом на роль ближайшего прямого предка амфибий до последнего времени считали так называемых кистеперых рыб. Эти представления основывались на идее, согласно которой лопастевидные плавники этих рыб могли постепенно преобразоваться в конечности, обеспечивающие передвижение по твердому субстрату (ноги амфибий, рептилий и млекопитающих, относимых, вместе с птицами к животным «четвероногим», по научному — к *тетраподам*).

Этой общепринятой точкой зрения противоречил, казалось бы, один очень важный факт. Дело в том, что из всех ныне живущих рыб дыхание кислородом воздуха свойственно также другой их группе, родственной кистеперым. Это двоякодышащие рыбы, обитающие в пресноводных водоемах, и способные существовать в воде, обеднённой кислородом и даже переживать в состоянии анабиоза периоды высыхания этих акваторий. Помимо жабр, двоякодышащие располагают своеобразными органами лёгочного дыхания — в виде одного либо двух пузырей, открывающихся в пищевод на его нижней стороне. Двоякодышащие известны палеонтологам с девонского периода (около 400 млн назад). Именно в это время, как полагают, некая предковая группа рыб разделилась на две ветви — двоякодышащих и кистеперых. Они процветали на протяжении последующих примерно 150 млн лет, до начала триасового периода. Изучены ископаемые останки представителей 11—12 семейств, существовавших в это время. Из них до нашего времени дожили лишь два семейства с шестью видами. Один вид — обитающий в Австралии — рогозуб *Neoceratodus forsteri* обладает одним легким, у пяти других их по два. Та же судьба угасания постигла и весьма многочисленных некогда кистеперых, с той разницей, что из них до нашего времени смогли выжить всего лишь два вида латимерий<sup>46</sup>.

Предположение о том, что именно кистеперые, а не двоякодышащие были непосредственными предками амфибий, основывалось

---

<sup>46</sup> Открытие этого «живого ископаемого» описано в замечательной книге Дж. Смита «Старина четверног».



на ряде соображений сравнительно-анатомического характера. Считали, что амфибии произошли от древних, ныне вымерших кистеперых рыб, таких в частности, как относящиеся к родам *Eusthenopteron* и *Sauripterus*. Однако молекулярно-генетическое исследование, проведенное совсем недавно обширным международным коллективом ученых, позволило выдвинуть гипотезу, альтернативную этой устоявшейся точке зрения. Исследователи пришли к выводу, что двоякодышащие исторически моложе кистеперых и, таким образом, стоят ближе к той эволюционной ветви, которая дала начало всем наземным позвоночным, и амфибиям в том числе<sup>47</sup> (рис. 6.3).

Современные амфибии подразделяются на три отряда. Наименее многочисленный из них по числу выживших форм — это амфибии безногие (около 190 видов), которые, как следует уже из их названия, внешне напоминают змей. Другой отряд — хвостатые, к которым относятся тритоны и саламандры (около 550 ныне живущих видов)<sup>48</sup>. Наконец, третье подразделение — бесхвостые (лягушки и жабы), оказалось со временем наиболее процветающим. По числу видов они составляют примерно 90 % от общего числа современных нам видов амфибий (около 7 тыс.).

Предполагается, что разделение древних амфибий на эти три группы началось около 250 млн лет назад, на рубеже палеозойской



Рис. 6.3. Филогения тетрапод и место в ней амфибий. Из: Amemiya et al. 2013.

<sup>47</sup> Amemiya et al. 2013.

<sup>48</sup> Молекулярный анализ дает основания полагать, что безногие и хвостатые стоят ближе друг к другу, чем каждый из этих таксонов к бесхвостым амфибиям.

и мезозойской эр. Однако типичный облик представителей каждого из этих отрядов сформировался существенно позже — примерно ко времени, датируемом 165 млн лет назад.

Как я уже упоминал в начале главы 4, способность генерировать звуки и использовать их во внутривидовой коммуникации сформировалась лишь у бесхвостых амфибий. Она свойственна подавляющему большинству, хотя и не всем, представителям этого отряда. Именно об акустическом поведении лягушек и жаб речь пойдет далее.

*Дыхание и генерация звуков.* Интересующие нас животные дышат не так, как все прочие наземные позвоночные. У них отсутствует система мышц (брюшных, межрёберных и диафрагмы), которая обеспечивает механизм вдоха-выдоха, скажем, у млекопитающих. То, что можно назвать «вдохом», происходит следующим образом. Лягушка опускает нижнюю стенку ротовой полости, увеличивая тем самым ее объем. За счет этого воздух затягивается в полость через ноздри. Они затем замыкаются, дно ротовой полости поднимается, и воздух устремляется в легкие через открытую голосовую щель. При выдохе сокращение мышц тела выталкивает воздух из легких наружу.

В момент вокализации воздух с силой выталкивается из легких, и его струя заставляет вибрировать парные голосовые связки, ограничивающие просвет голосовой щели. Эта вибрация носит пассивный характер, так что животное в состоянии контролировать только силу воздушной струи<sup>49</sup>. У самца, генерирующего звук, рот и ноздри закрыты. Это приводит к тому, что под давлением струи воздуха расширяется полость рта, так что у некоторых видов она превращается в надутый пузырь, сильно выступающий вниз и вперед (рис. 6.4а, б). В данном случае он играет роль резонатора, вибрирующего с определенной частотой и усиливающего интенсивность именно этой акустической составляющей звукового сигнала. Другой вариант резонаторов представлен двумя тонкостенными пузырями, которые раздуваются под напором воздуха по углам сомкнутых челюстей (рис. 6.4в).

Эксперименты, выполненные на лягушках *Micrixalus saxicola*, обитающих по берегам стремительных водных потоков, где весьма высок уровень зашумленности, показали, что сам по себе раздувающийся резонатор самца может служить для конспецификов важным

<sup>49</sup> Christensen-Dalsgaard et al. 2002

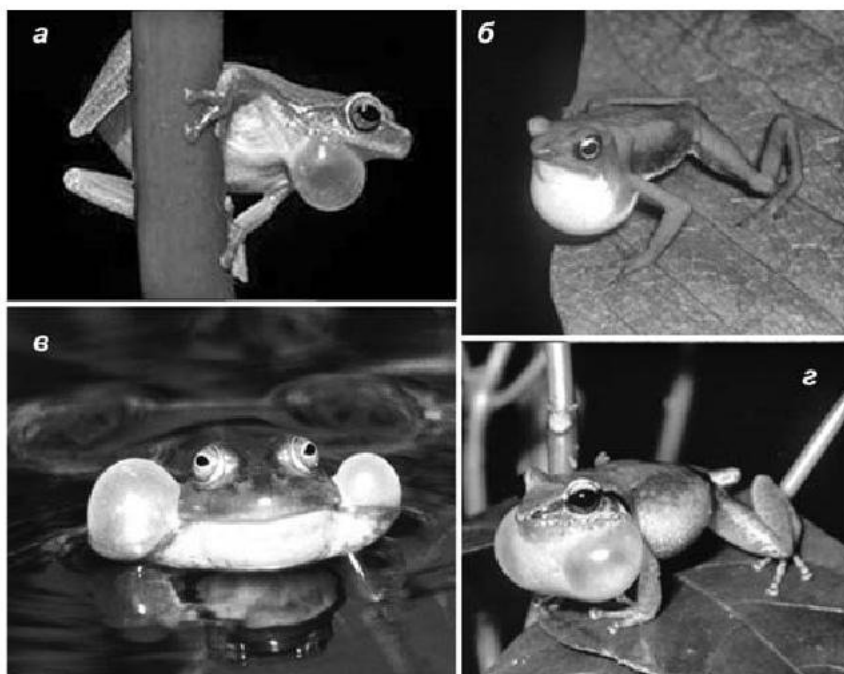


Рис. 6.4. Резонаторы лягушек. а — *Dendropsophus microcephalus*, б — *Atelopus franciscus*, в — *Rana esculenta*, з — *Eleutherodactylus martinicensis*. а, б, з — из: Boistel et al. 2011, в — фото автора

оптическим стимулом. По мнению авторов работы он, в сочетании с характерными движениями задних ног, должен усиливать заметность самца для конкурентов и потенциальных половых партнеров (рис. 6.5). Здесь перед нами еще один яркий пример полимодальности сигнального поведения<sup>50</sup>.

Интересно, что присутствие резонаторов, которые выглядят как приспособление, резко увеличивающее эффективность дистантной звуковой сигнализации, присуще далеко не всем видам бесхвостых амфибий. Пожалуй, еще любопытнее тот факт, что даже в группах близкородственных видов самцы одних обладают хорошо развитыми резонаторами, тогда как у других они присутствуют лишь в зачаточном состоянии либо вообще отсутствуют. Более того, описана изменчивость этого признака даже в пределах одного вида. Изучение этого вопроса на примере шести близких видов лягушек рода *Rana* из западных районов Северной Америки показало, что такая ситуация имеет место у трех из них. Например, у *R. retiosa*, по данным трех

<sup>50</sup> Preininger et al. 2013.



Рис. 6.5. Вокально-оптическая сигнализация самца лягушки *Micrixalus saxicola*. Из: Preininger et al. 2013

разных авторов, резонаторы либо отсутствуют, либо слабо развиты, либо представлены парными структурами внутри ротовой полости. В одних популяциях *R. raytonii* самцы лишены усилителей звука, в других они обладают парными наружными резонаторами. У двух видов резонаторы отсутствуют полностью<sup>51</sup>. Нет их и у представителей некоторых таксонов бесхвостых (например, австралийских роющих лягушек родов *Heleioporus* и *Neobatrachus*), которые, тем не менее, способны издавать достаточно громкие звуки. Это пытались объяснить тем, что у них сама ротовая полость увеличена в объеме (в высоту) и, таким образом играет роль резонатора<sup>52</sup>.

Считается, что генерация дистантных сигналов с закрытыми ртом и ноздрями приводит к сужению спектра частот и, соответственно, к акцентированию несущей частоты. Это, в свою очередь, делает сигнал лучше воспринимаемым в присутствии фоновых шумов и тем самым увеличивает дальность его действия<sup>53</sup>. Рекламная вокализация некоторых видов могут быть услышана с расстояния более километра.

Самцы лягушки *Leptodactylus albilabris*, обитающей в Карибском бассейне, во время вокализации частично погружаются в мяг-

<sup>51</sup> Hayes, Krempels 1986.

<sup>52</sup> Однако такую трактовку не считают соответствующей действительности. См. Gridi-Papp 2008.

<sup>53</sup> Gridi-Papp 2008.

кий грунт, так что сильно развитый резонатор приходит в тесное соприкосновение с ним. В результате, наряду со звуком распространяющимся в воздухе, воспроизводится также вибрация, передаваемая через почву. Эти инфразвуковые колебания распространяются на дистанцию до 3—6 м, то есть охватывают все персональное пространство самца (около 1—2 м в диаметре) внутри хорового скопления нескольких особей этого пола<sup>54</sup>.

*Репертуар звуковых сигналов и их акустические характеристики.* Как правило, вокальные сигналы дальнего действия издают только самцы. У большинства видов их репертуар ограничивается немногими типами звуков, каждый из которых используется в разных ситуациях. Чаще всего выделяют 1) рекламную песню, служащую для обозначения границ индивидуальной территории самца и привлечения сюда самок, и 2) звуки, сопутствующие непосредственным агрессивным контактам самцов. Во взаимоотношениях между самцами вокализация первого типа способствует их рассредоточению в пространстве: это так называемое антифональное<sup>55</sup> пение, позволяющее каждому получать текущую информацию о местонахождении потенциальных конкурентов. Сказанное относится как к тем видам, самцы которых держатся более или менее изолированно, так и к таким, у которых они образуют компактные группировки, именуемые «хорами». Во время прямых столкновений между хозяевами соседних участков «агрессивный сигнал» второго типа нередко служит попросту концовкой рекламной песни. У ряда видов звуки, которые наблюдатель расценивает в качестве звуков угрозы, оказываются включенными, более или менее регулярно, в рекламную песню. В целом, звуки, о которых идет речь, достаточно стереотипны а вокализация каждого их исполнителя, длящаяся подчас часами, воспринимается как весьма монотонная (рис. 6.6А).

Известно лишь несколько исключений из этого общего правила. Например, акустический репертуар самцов южноазиатской древесной лягушки *Polypedates leucomystax* (семейство Rhacophoridae) включает в себя 12 типов звуков. Правда, почти половина (49 %) из 1344 проанализированных звуков были однотипными, относимыми авторами

---

<sup>54</sup> Lewis, Narins 1985.

<sup>55</sup> Антифональная вокализация — дуэт, в котором партии партнеров следуют поочередно (подробнее см. в главе 7).

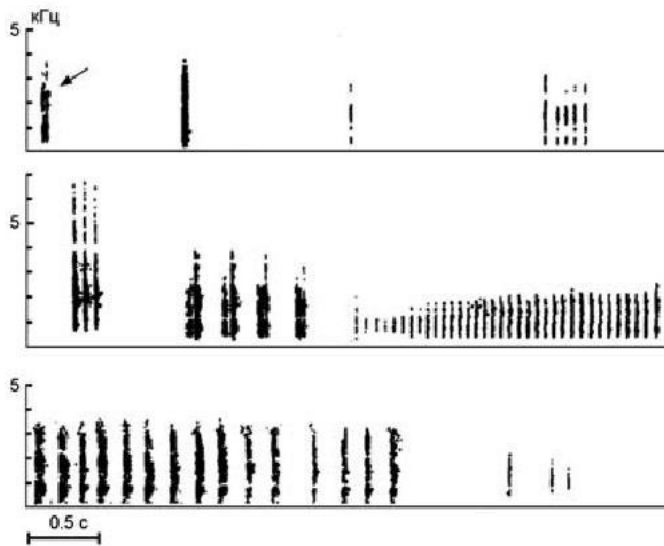


Рис. 6.6. Разнообразие вокализации лягушки *Polypedates leucomystax*. Стрелкой показан «нормальный крик». Из: Christensen-Dalsgaard et al. 2002

к той категории, которую они называют «нормальным криком»<sup>56</sup>. Этот сигнал самец, находящийся в одиночестве, повторял не чаще, чем 3 раза в минуту. Дальность его действия составляла около 50 м. Это, по сути дела, и есть рекламная песня самцов данного вида, которая служила функции привлечения самок. По наблюдениям авторов статьи, самки молча двигались направленно к источнику этого звука. Все прочие звуки сопровождали конфликты между самцами.

Чемпионом по разнообразию вокализации среди бесхвостых амфибий считают мадагаскарский вид *Boophis madagascariensis*, относящегося, что показательно, к тому же семейству *Rhacophoridae*<sup>57</sup> (рис. 6.7). В репертуаре самцов насчитали 28 вариантов элементарных звуков, которые складываются по меньшей мере в 8 различных акустических конструкций. Среди них присутствуют звуки с широким спектром заполнения, представленные почти чистыми тонами и своеобразные трели, включающие в себя до 23 ритмически следующих

<sup>56</sup> Christensen-Dalsgaard et al. 2002.

<sup>57</sup> Семейство *Rhacophoridae* объединяет лягушек, которые большую часть времени проводят в кронах деревьев тропических лесов южной Азии и Африки. Сюда относятся и так называемые летающие лягушки *Rhacophorus nigropalmatus*, у которых передние и задние конечности на каждой стороне тела соединены растягивающимися перепонками.



Рис. 6.7. Самец лягушки *Boophis madagascariensis* (слева) и пара в амплексусе

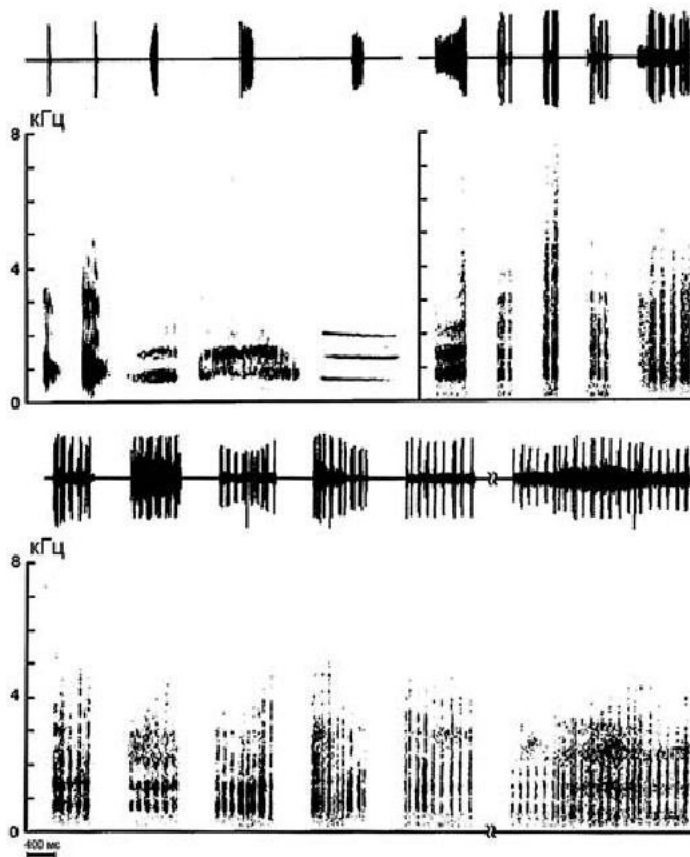


Рис. 6.8. Разнообразие вокализации лягушки *Boophis madagascariensis*. Показаны осциллограммы и сонограммы сигналов. Из: Narins et al. 2000

пульсов (рис. 6.8). Анализ последовательностей звуков в сеансе вокализации самца показал, что разные их варианты следуют, в общем, в случайном порядке, как это показано на рис. 6.9. Интересно, что не удалось обнаружить никаких морфологических особенностей голосового аппарата, которые были бы ответственны за столь уникальный характер вокализации у этого вида<sup>58</sup>.

Помимо сигналов, именуемых рекламными и агрессивными, в репертуарах многих видов присутствует еще один звук — так назы-

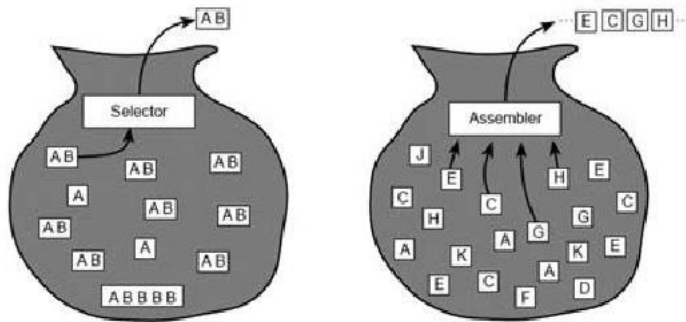


Рис. 6.9. Принятие решений самцом, каким будет следующий звук в транслируемой им серии сигналов. Слева — виды семейства *Leptodactylidae*, справа — семейства *Rhacophoridae*. Из: Narins et al. 2000

ваемый сигнал протеста, или высвобождения. Его издает самка, не готовая данный момент к копуляции, в ответ на попытку самца охватить самку передними лапами, что предшествует нормальному спариванию (амплексусу). Тот же тихий звук можно слышать и от самца, которого по ошибке пытается схватить другой самец — ситуация, вполне обычная у видов, где сексуально активные самцы образуют плотные скопления (видео 28). Протестный звук, в отличие от рекламных и агрессивных, производится с открытым ртом<sup>59</sup> и слышен лишь на небольшом расстоянии.

У большинства видов амфибий, чья вокализация изучена достаточно полно, у самок не известно никаких других звуков, кроме такого сигнала протеста. Однако у очень немногих видов описана вокализация самок, приуроченная к моментам ухаживания за ними самцов и нормального амплексуса. О редкости этого явления свидетельствует

<sup>58</sup> Narins et al. 2000.

<sup>59</sup> Gridi-Papp 2008.



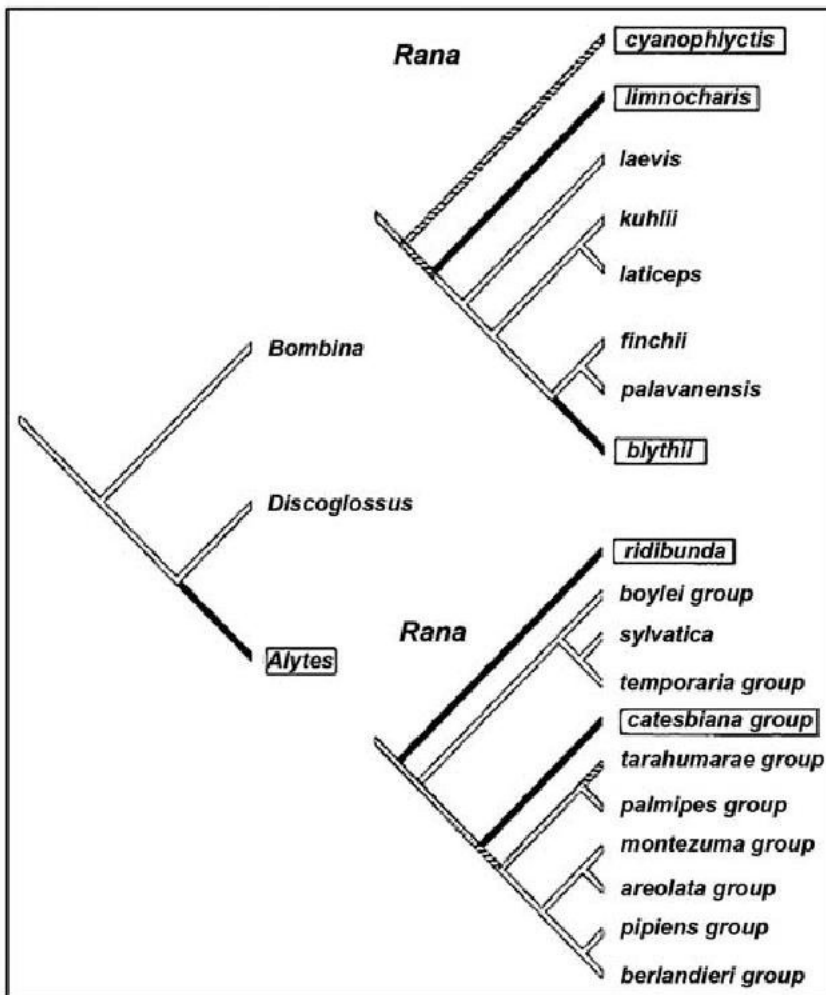


Рис. 6.10. Появление вокализации самок в филогенезе разных подразделений бесхвостых амфибий. Эти ветви обозначены черным. Заштрихованы ветви, в которых необычное взаиморасположение самки и самца в пространстве могло бы способствовать развитию вокализации самок ради оптимизации поиска полового партнера (например, при пении самца под землей). Из: Emerson, Boyd 1999

тот факт, что из 19 видов рода *Rana* (семейство Ranidae), исследованных в этом отношении, такие сигналы обнаружены лишь у четырех (рис. 6.10). Известны они также у отдельных видов жаб рода *Alytes* (семейство Discoglossidae)<sup>60</sup>. По своей акустической структуре эти звуки более сходны с рекламной песней самцов, нежели с сигналом протеста. Различия связаны с теми, которые затрагивают морфологию мышечного обеспечения голосового аппарата у особей разных полов.

<sup>60</sup> Emerson, Boyd 1999.

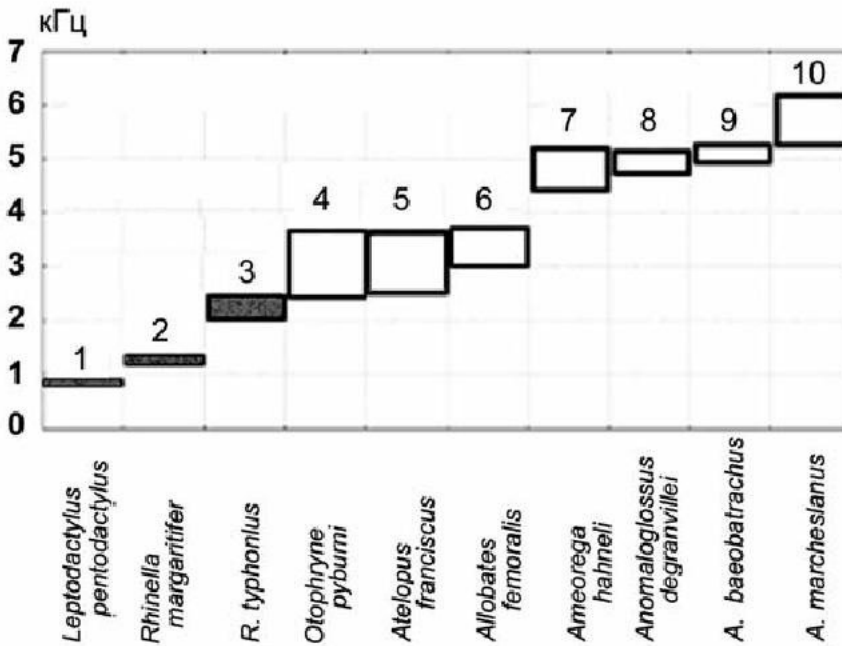


Рис. 6.11. Частотные характеристики десяти симпатрических видов бесхвостых амфибий. Темным обозначены виды, активные в темное время суток. Из: Voistel et al. 2011

Установлено, что это явление можно связать с повышенным уровнем мужских половых гормонов в крови самок в период размножения.

Частотные характеристики звуков варьируют в широких пределах, как по высоте, так и по ширине спектра заполнения. При этом очень близкие параметры часто характеризуют систематически неродственные виды (позиции 4 и 5 на рис. 6.11), тогда как близкие виды, относящиеся к одному роду, могут существенно различаться по названным параметрам (позиции 2 и 3, а также 9 и 10 на том же рисунке). Это явление весьма широко распространено среди бесхвостых амфибий, причем речь может идти не только о частотных характеристиках звуков, но также об их временной организации и прочих структурных параметрах<sup>61</sup>.

*Роль рекламной вокализации самцов.* В многочисленных современных исследованиях по теме вокализации бесхвостых амфибий внимание наиболее часто сконцентрировано на обсуждение вопроса о том, как именно она обеспечивает контакт половых партнеров в период раз-

<sup>61</sup> Rand 1985: 625; Fears 2010.

множения. Ученые пытаются выявить принципы, в соответствии с которыми самки могут отдавать предпочтение тем или иным характеристикам звуковых сигналов, подаваемых разными потенциальными половыми партнерами. Первоначально большая часть таких работ была выполнена в лабораторных тестах на одновременный выбор самками лягушек или жаб между магнитофонными записями голосов самцов того же вида, которые транслировались самкам через разные динамики. Один из выводов, сделанных на основе этой методики, состоял в том, что самки склонны отдавать предпочтение звукам с преобладанием низких частот. Поскольку известно, что низкочастотность сигналов характерна для крупных особей, отсюда следовало заключение, согласно которому самки выбирают в качестве половых партнеров именно таких самцов<sup>62</sup>.

В дальнейшем, когда исследования были перенесены из лаборатории в природу, эта простая идея была поставлена под сомнение, как и сама способность самок осуществлять направленный поиск конкретного самца. Все более преобладает точка зрения, высказанная, в частности, в следующей цитате. «Поиски самками половых партнеров у видов бесхвостых амфибий... резко лимитированы в естественных условиях, где рекламные сигналы самцов заглушаются средовыми шумами, которые генерируются вокализацией других видов лягушек и жаб, не говоря уже о хорах самцов-конспецификов. Поскольку самка в состоянии оценить характер звуков, издаваемых лишь немногими самцами, ближайшими к ней, возможности ее поисков ограничены лишь малой выборкой потенциальных половых партнеров»<sup>63</sup>. Авторы добавляют, что основная задача самки в таких условиях состоит в поисках конспецифического самца, дабы избежать нежелательного, с их точки зрения, межвидового спаривания.

В отношении лягушки *Micrixalus saxicola*, обитающей в условиях повышенного абиотического шума (см. выше), удалось показать, что он оказывает меньшее маскирующее воздействие на вокализацию самцов, нежели звуки хорового пения конспецификов<sup>64</sup>.

То, что таково общее состояние дел, подтверждено экспериментально. Например, самки *Hyperolius marmoratus* в тестах на одновремен-

<sup>62</sup> См., например, Marquez 1995.

<sup>63</sup> Friedl, Klump 2005: 1149.

<sup>64</sup> Preininger et al 2013.

менный выбор из нескольких видоспецифических сигналов с разными частотными характеристиками действительно отдают предпочтение тем, которые лежат в нижней зоне спектра. Однако если самок тестируют в условиях хоровой вокализации самцов, то при увеличении их числа реакции самок сдвигаются от предпочтений к этим сигналам в сторону случайного выбора половых партнеров<sup>65</sup>. То же самое показано в отношении самок квакши *Hyla ebraccata*. В отсутствие шума (соотношение сигнал/шум >25 децибел) они предпочитают низкочастотные видоспецифические сигналы. При умеренных уровнях шума (6 и 9 децибел), возможность распознавать звуки снижается. При высокой зашумленности предпочтения самок к низкочастотным сигналам уступает место поискам источников таких, которые по частотным характеристикам соответствуют модальным для изученной популяции. Таким образом, подчеркивается снижение способностей к дискриминации самками частотных характеристик рекламной вокализации самцов даже при умеренных уровнях зашумленности акустического канала связи<sup>66</sup>.

Понятно, что истинный ход событий может быть различным у разных видов, будучи зависимым от общих особенностей их репродуктивной биологии. Наиболее важным фактором здесь оказывается характер размещения самцов в пространстве в период размножения. В этом плане все виды можно разделить, в грубой схеме, на две основные категории.

К одной из них относятся такие виды, у которых размножение не приурочено к какому-то краткому периоду времени. У них самцы остаются, постоянно или время от времени, в пределах своих индивидуальных участков и активно рекламируют свое присутствие видоспецифическими сигналами, по большей части (хотя и не всегда) акустическими. Эти участки посещаются теми самками, которые готовы к спариванию в данный момент. Образ жизни разных видов, относящихся к этой категории, может быть принципиально различным — главным образом, по степени их зависимости в период размножения от доступа к водной среде. Этот фактор определяет в значительной степени и характер взаимоотношений между полами

---

<sup>65</sup> Telford et al. 1989.

<sup>66</sup> См. Wollerman, Wiley 2001.

у разных видов, например, в сфере развития заботы о потомстве<sup>67</sup>. Большинство видов остаются привязанными в период размножения к открытым акваториям, другие приспособились либо обходиться в это время вообще без воды, либо нашли способ пользоваться лишь ограниченными ее количествами, без чего личинки-головастики не смогли бы выжить.

У видов второй категории период размножения ограничен сжатыми сроками. Подавляющее большинство таких видов привязаны в период размножения к акваториям большей или меньшей площади, где самцы вынуждены концентрироваться, формируя плотные агрегации. В результате численность самцов и плотность их размещения в водоеме оказываются весьма значительными. Из-за этого конкурентные взаимоотношения между ними принимают хаотичный характер. Контакты, преимущественно агонистические, неупорядочены, что придает происходящему характер непрекращающейся свалки (видео 28). Такие системы получили название «взрывных».

Следует сказать, что такое подразделение социальных системы бесхвостых амфибий на две обозначенные категории в значительной степени условно<sup>68</sup>. В действительности, речь здесь может идти скорее о крайних полюсах единого континуума<sup>69</sup>. Дело в том, что и у видов первой из них самцы зачастую удерживают за собой небольшие индивидуальные участки, вплотную примыкающие друг к другу. В таких случаях перед нами достаточно плотные агрегации особей, топологически сходные с характерными для взрывных систем. И там и тут за счет концентрации самцов формируется некое *сигнальное поле*: акустическое, ольфакторное или же полимодального характера.

---

<sup>67</sup> См., например, Haddad 2000.

<sup>68</sup> Границы между взрывными системами и теми, которые функционируют на протяжении более длительного периода, не абсолютны. Они могут быть свойственны даже разным популяциям одного и того же вида, как это показано для жаб *Bufo bufo* и *B. calamita* в Европе (Cherry 1992). Какая из двух систем имеет место, зависит от локальной численности вида, которая определяется, в свою очередь, климатическими условиями региона и динамикой их изменений из года в год. От состояния погоды зависит длительность периода размножения вида в данной местности (см., например, Höglund 1989).

<sup>69</sup> Wells 1977a.

Посмотрим теперь на нескольких примерах, что же все-таки удалось узнать о роли вокализации самцов при выборе ими самок у нескольких видов лягушек.

**Лягушки древолазы семейства *Dendrobatidae*.** Эти амфибии замечательны тем, что существенно продвинулись в направлении сугубо наземного образа жизни<sup>70</sup>. К семейству относятся около 250 видов этих ядовитых древесных лягушек, обитающих в Южной Америке. Их образ жизни детально изучен на примере 12 видов<sup>71</sup>. Это типичные представители категории 1, поскольку размножение у них идет круглый год. У девяти изученных видов территориальны только самцы, у одного — только самки и у двух — предположительно, особи обоих полов. Площадь территории особи обычно не превышает 5 м<sup>2</sup>, но для некоторых приводятся значительно большие цифры (до 7, 11, 16 и даже 44 м<sup>2</sup>). Для девяти видов описана вокализация самцов, служащая для охраны территории и привлечения самок.

После спаривания на влажном субстрате кто-либо из родителей охраняет кладку<sup>72</sup>, а после вылупления головастиков этот член временной пары переносит их на спине туда, где есть хоть немного воды. Многие виды дендробатид используют для этой цели розетки листьев эпифитных растений из семейства бромелиевых (*Bromeliaceae*), в которых скапливается дождевая вода. Это свойственно, в частности, амазонским лягушкам вида *Dendrobates ventrimaculatus*, у которых головастиков в эти розетки транспортируют самцы, а самка подкармливает свое потомство ее же оплодотворенным яйцами, если появляется опасность высыхания личинок<sup>73</sup>.

У этого вида территории самцов локализованы в местах с наибольшей плотностью бромелий. Самки, участки обитания которых

---

<sup>70</sup> К их числу таких видов, в частности, также многие виды семейства *Mantellidae*, эндемичного для о. Мадагаскар. У части из них наблюдается прямое развитие, минуя личиночную стадию головастиков (*Randrianiaina et al.* 2007).

<sup>71</sup> Pröhl 2005.

<sup>72</sup> Исходным состоянием считают уход за потомством со стороны одного лишь самца, а участие в этом процессе также и самок рассматривается как состояние вторичное в эволюции группы.

<sup>73</sup> Poelman, Dicke 2008.

больше территорий самцов, должны быть хорошо осведомлены о распределении на местности колыбелей для будущих головастиков. Поскольку в данном случае, в отличие от ряда других видов дендробатид, самцы не практикуют широковещательную рекламную вокализацию, очевидно, что самки выбирают территории тех самцов, где бромелии произрастают в наибольшем количестве. После появления самки на территории самца она следует за хозяином участка, обходящим последовательно известные ему экземпляры бромелий. Эта церемония, сопровождаемая вокализацией самца, может длиться несколько часов. Нередко один и тот же экземпляр растения пара посещает несколько раз. Вокализация самца может привлечь на место действия самца-соперника. В таких случаях хозяин участка отвлекается от взаимодействий с самкой, пытаясь изгнать пришельца с помощью угрожающих вокальных сигналов и прямого физического контакта с ним. Иногда пришлому самцу удается увести самку на свою территорию. Все это говорит о том, что при поисках полового партнера самка может ориентироваться главным образом на качество его территории, а не на характер его вокализации.

У амазонского вида *D. pumilio* самцы занимают участки обитания площадью до 25—55 м<sup>2</sup> (в среднем в соответствующих популяциях 11.0—16.5 м<sup>2</sup>), охраняя внутри них территории величиной от 0.3 до 5 и более м<sup>2</sup> (в одной из популяций в среднем  $4.8 \pm 2.0$  м<sup>2</sup>) посредством рекламной вокализации. Дистанция между кричащими самцами может составлять 2—3 м. Когда другой самец приближается к территории хозяина, тот сменяет рекламное пение на агрессивный сигнал, воспроизводя его в форме антифонального дуэта с пришельцем.

По данным Х. Прол<sup>74</sup>, на протяжении 9 месяцев половой активности количество спариваний самца может варьировать в разные годы от нуля до 18 или даже 26. Самец может спариваться подряд с двумя и тремя самками. Прол поставила своей задачей оценить зависимость репродуктивного успеха самца от характера его вокализации (Pröhl 2003). Исследовательница приходит к выводу, что единственный показатель, коррелирующий с успехом самца — это уровень его акустической активности, которая выражается в высокой, устойчивой повторяемости сигналов во времени. Физические параметры сигнала (такие, как его частотные характеристики и дли-

---

<sup>74</sup> Pröhl 2005.

тельность отдельных криков) можно в этом плане не принимать во внимание.

В то же время, как пишет автор, сомнительно, чтобы самка могла оценивать качество партнеров, основываясь только на уровне их акустической активности. Во-первых, самка не в состоянии оценить значение этого параметра за длительное время. Во-вторых, тот факт, что она может отвергнуть самца, уже пребывая на его территории, говорит, по мнению автора, о том, что ее выбор основывается иных на стимулах, действующих на небольших расстояниях (очевидно, химических). Кроме того, поскольку участок обитания самки перекрывает сферы обитания двух-шести самцов, самка вынуждена ограничиваться этой небольшой выборкой, что не дает возможность вывести строгие корреляции между особенностями вокализации самца и его репродуктивным успехом.

Прослеживание судеб одних и тех же самцов на протяжении двух лет показало, что успех их у самок повышается с возрастом и коррелирует с длительностью удержания ими территорий. В отличие от многих других исследований по вокализации бесхвостых амфибий, здесь не удалось найти корреляций между доминантной частотой сигнала и размерами и массой самцов, а также указаний на ассортативность скрещиваний по размерным признакам самцов и самок<sup>75</sup>.

**Гиперолииды, квакши, филломедузы.** Здесь ситуация отличается от тех, которые имеют место у других видов лягушек с растянутым сезоном размножения, лишь в том отношении, что у них самцы присутствуют на своих индивидуальных участках эпизодически, а не постоянно, как у древолазов-дендробатид<sup>76</sup>. Таковы, в частности, мелкие лягушки из семейств *Hyperoliidae* и *Hylidae* (куда относятся квакши рода *Hyla* и филломедузы рода *Phyllomedusa*). Все они ведут наземно-древесный образ жизни, концентрируясь только эпизодически вблизи водоемов и/или на полупогруженной в воду растительности, в силу

---

<sup>75</sup> У этого вида, как и у других дендробатид, амплексус во время спаривания отсутствует.

<sup>76</sup> Впрочем, то же, по-видимому, справедливо и для древолазов, у которых самец остается на крошечной охраняемой территории внутри своего более обширного участка обитания только в момент готовности привлечь сюда самку.





Рис. 6.12. Разнообразие микробиотопов, в которых формируются хоры лягушек. По часовой стреле от правого нижнего угла: *Hyla femoralis*, *H. squirella*, *H. cinerea*, *Bufo quercicus*, *Microhyla carolinensis*, *Acris gryllus*, *B. terrestris*, *Rana pipiens*, *H. gratiosa*. По: Bogert 1960 из: Zelick et al. 1999

необходимости воспроизведения потомства (рис. 6.12). Группировки самцов этих видов принято называть «хоровыми сборищами»<sup>77</sup>.

В тех исследованиях по этим видам, где обсуждается тема успеха самцов у самок, важное значение придают временным показателям присутствия самца в такого рода агрегациях. Как пишут М. Дайсон с соавторами, «хотя некоторые фенотипические особенности самца, такие, как настойчивость в эманации вокальных сигналов и их длительность, существенно влияют на частоту спариваний самца, в качестве наиболее важного фактора считают время его пребывания в группе кричащих самцов»<sup>78</sup>.

В брачных агрегациях квакши *Hyla regilla* дистанции между самцами варьируют от 40 до 130 см, максимально — до 190 см. Модальное значение равно 90—100 см<sup>79</sup>. Средняя дистанция между кричащими самцами квакши *Hyla goiana* составляет  $2.7 \pm 1.5$  м, значения

<sup>77</sup> Grafe 1997; Dyson et al. 1998.

<sup>78</sup> Dyson et al. 1998.

<sup>79</sup> Whitney, Krebs 1975.

менее 1 м наблюдали редко<sup>80</sup>. Средняя дистанция между самцами в агрегациях вида *Hyperolius marmoratus*, особи которого примерно такой же величины (до 4.5 см в длину), еще значительно, в среднем  $7.58 \pm 6.45$  м (в 75 % случаев менее 10 м)<sup>81</sup>. В отличие от этих видов, хоровые сборища которых формируются на поверхности акватории, у филломедуз самцы концентрируются на ветвях деревьев или кустарников, нависающих над водой. Здесь самец филломедузы *Phyllomedusa rohdei* перемещается между своими песенными постами в радиусе около метра ( $101.7 \pm 50.0$  см)<sup>82</sup>.

*Древесные лягушки семейства Hyperoliidae.* Поведение африканской раскрашенной лягушки *Hyperolius marmoratus* группа исследователей во главе с Мирандой Дайсон изучала на протяжении всего сезона размножения, с сентября по февраль. Самцы, участвующие в хоре, держатся в водоеме на выступающей из воды растительности. Они активны только в темное время суток, когда можно слышать их хоровую вокализацию. Чем многочисленнее самцы в составе агрегации, тем меньше средняя дистанция между ними. В среднем в радиусе 10 м вокруг самца присутствуют 5—7 других.

Состав самцов в данном фрагменте водоема непостоянен. Время пребывания здесь самца составляет от одной до 11 ночей (в среднем  $2.4 \pm 1.6$ ). 79.5 % самцов присутствовали в составе хора три ночи или менее. В среднем только 20 % самцов были встречены две ночи подряд. Те, которых отмечали повторно, оставались неподалеку от места своего пребывания в предыдущую ночь: 80 % на расстоянии не более 8 м от него и почти 50 % — вдвое ближе.

Удалось показать, что у самца, который спарился однажды, повышается вероятность добиваться успеха у самок в дальнейшем. Выяснили также, что продолжительность вокализации у таких самцов в каждую данную ночь ниже (в среднем на 2.5 ч), чем у тех, которые не получили доступа к самкам. Первые транслируют в среднем 2137 звуковых сигналов (разброс от 9 до 7286), вторые — 6110 (1852—11281)<sup>83</sup>. Авторы не объясняют причин этих различий, но

<sup>80</sup> Menin et al. 2004.

<sup>81</sup> Dyson et al. 1992.

<sup>82</sup> Wogel et al. 2005.

<sup>83</sup> Dyson et al. 1998

можно думать, что участие в спаривании ведет к снижению половой мотивации и, соответственно, к снижению интенсивности саморекламирования.

*Филломедузы.* У видов этого рода самки откладывают яйца в свернутый лист дерева или куста, нависающих над водой. Сворачивание листа осуществляется или самкой, готовой к спариванию<sup>84</sup>, или обоими партнерами после садки самца на самку<sup>85</sup>. Вышедшие из яиц головастики падают в воду и там завершают свое развитие.

Группа зоологов во главе с Хенрик Фогел исследовала в деталях брачное поведение вида *Phyllomedusa rohdei* в Бразилии, на пересыхающем водоеме площадью около 170 м<sup>2</sup><sup>86</sup>. Число кричащих самцов варьировало в разные ночи от 8 до 61 (в среднем  $26.6 \pm 14.3$ ). При сравнительно невысокой плотности самцов в хоре выявлена очевидная тенденция к контагиозному их размещению. Число самцов в кластерах составляло от 2 до 6 ( $3.2 \pm 1.0$ ).

Самцы держались на ветвях прибрежной растительности на высоте около полуметра и не далее 70 см от воды. Здесь они перемещались с ветки на ветку в радиусе около метра ( $101.7 \pm 50.0$  см), оставаясь на той или иной присаде по 6—7 минут. При остановках они вертели головой или поворачивались всем телом в разные стороны, сканируя окружающую обстановку. Самцов подразделяли на 1) «державшихся в группе» (ДГ) и 2) «изолированных» (И). К числу первых относили тех, в радиусе 1 м от которых находился по крайней мере еще один самец. И-самцы находились на расстоянии более одного метра от всех прочих. Вокализация самцов не была одновременной и постоянной. Интервалы между сериями сигналов длились по несколько минут. И-самцы присутствовали в хорах любой величины.

В зоне хора пребывали на протяжении ночи от 0 до 10 самок. Их число положительно коррелировало с численностью самцов в хоре, но не обнаружено четкой зависимости обилия самок от величины каждого данного хора. Когда самка приближается к скоплению самцов, она перемещается с ветки на ветку, явно разыскивая нависающий над водой лист, пригодный для постройки гнезда. Найдя подходящий

<sup>84</sup> Wogel et al. 2006

<sup>85</sup> Vaira 2001; Rodrigues et al. 2007.

<sup>86</sup> Wogel et al. 2005, 2006.

лист, она пробует его пригодность и может переместиться на другой. Когда самка свертывает лист, работая всеми четырьмя лапами, к ней быстро приближается самец, иногда издавая при этом тихий вариант рекламного звукового сигнала. Если активных самцов более одного, они начинают конфликтовать друг с другом, что подчас переходит в подобие драки. Самец, оказавшийся первым рядом с самкой, сразу же делает садку на нее. После того, как произошел амplexус, самка начинает откладывать яйца, одновременно оплодотворяемые самцом.

Двадцать семь (55 %) спариваний из 49 осуществили ДГ-самцы, 18 (37 %) — И-самцы. При этом показано, что те и другие не различались достоверно по размерам ( $39.2 \pm 1.7$  и  $38.4 \pm 2.9$ , соответственно) и по массе тела. Единственным показателем, коррелирующим с успехом самцов, оказалось число ночей, проведенным тем или иным их них в составе хора.

Следует заметить, что у *Hyperolius marmoratus* и квакш рода *Hyla*, в отличие от того, что мы видим у филломедуз, самка, идущая на крики самца, движется очень медленно и целенаправленно, с остановками. Самец *Hyperolius marmoratus*, опознающий самку с расстояния около 20 см, остается неподвижным и лишь увеличивает темп вокализации. Только после того, как самка коснулась его, он делает садку. Создается впечатление, что самки избегают тех самцов, которые проявляют двигательную активность в момент сближения потенциальных партнеров<sup>87</sup>. Аналогичную картину мы видим у европейской квакши. Даже когда самка оказывается в нескольких сантиметрах от самца, он продолжает кричать и никогда не делает садку, прежде чем она коснется его мордой. Также и самцы, кричащие на расстоянии в несколько сантиметров от пары в амplexусе, не предпринимают попыток сместить самца, добившегося успеха. Исследователи никогда не наблюдали у этого вида активного поиска самцами самок<sup>88</sup>. Совершенно аналогичное поведение партнеров в преддверии амplexуса описано также у зеленой лягушки *Rana clamitans*, относимой к категории территориальных видов<sup>89</sup> — в противоположность тому, что мы видим у «территориальных» филломедуз.

<sup>87</sup> Telford, 1985; Telford, Dyson 1988.

<sup>88</sup> Friedl, Klump 2005.

<sup>89</sup> Wells 19776.

**Виды с взрывной системой размножения.** Период размножения таких видов занимает обычно от нескольких дней до двух недель, как это описано, например, для пяти видов американских лягушек рода *Rana*. У них икрOMETание происходит весьма синхронно, так что большая часть самок откладывает яйца на протяжении одной ночи<sup>90</sup>. В репродуктивных агрегациях этих амфибий дистанции между самцами сопоставимы с размерами их тела. Агрегации самцов часто бывают очень плотными, состоящими из сотен особей. Например, у озерной лягушки *Rana ridibunda* насчитывали от 25 до 30 особей на 1 м<sup>2</sup>, при дистанциях между самцами в 10—20 см<sup>91</sup>. Самцы пытаются делать садку на ближайших к ним особей, вне зависимости от их пола. Иногда до 5—6 самцов борются за обладание одной самкой<sup>92</sup>. Естественно поэтому, что в ситуации хаотической «борьбы без правил» всех со всеми преимущество получают, хотя и не всегда, более крупные в среднем самцы старших возрастных групп, способные отбить самку у меньших по размерам конкурентов. При этом победитель может даже вытеснить самца, уже схватившего самку, занимая его место. Такое явление описано для 10 видов жаб рода *Bufo* из 14, детально изученных в этом отношении, и для двух из четырех видов лягушек рода *Rana*<sup>93</sup>.

Важно заметить, что как только внешние условия позволяют удлинить период размножения, взрывная система уступает место более или менее четко выраженной территориальности. Последняя описана у двух североамериканских видов зеленых лягушек: *Rana catesbeiana* и *Rana clamitans*. Как показал Т. Вайвандт<sup>94</sup>, три наиболее активно кричавших самца первого из этих видов занимали широко разнесенные в пространстве участки пруда площадью 30 x 25 м и охраняли от посягательств конспецификов фрагменты береговой линии длиной от 9 до 25 м. У второго вида размеры участков самцов зависят от плотности водной растительности. В плотных зарослях камыша, где видимость ограничена, самцов-соседей разделяли дистанции в 1.0—1.5 м. Там, где участки водной глади были обширнее, самца охраняли друг

---

<sup>90</sup> Wells 1977a.

<sup>91</sup> Kyriakopoulou-Sklavounou, Kattoulas 1990.

<sup>92</sup> Wells 1977a.

<sup>93</sup> Cherry 1992.

<sup>94</sup> Wiewandt 1969.

от друга зоны диаметром 4.0—6.0 м, стараясь не выходить за их границы и вступать в конфликты с соседями<sup>95</sup>. Этот автор не обнаружил очевидных поведенческих различий между самцами и пришел к выводу, хорошо обоснованному эмпирически, согласно которому самки ориентируются не на размеры и/или акустическую активность самцов, но на качество их территорий. После посещения нескольких из них самка останавливается, как правило, на участках с самыми плотными зарослями элодеи, создающими наиболее благоприятные условия для развития яиц.

В завершение этого обзора данных по вопросу о роли акустической сигнализации в обеспечении процессов размножения у бесхвостых амфибий приходится прийти к выводу, что это весьма важный, но далеко не единственный фактор оптимизации этого процесса. Кроме того, его значение может существенно различаться у видов с разными системами социальной организации в репродуктивный период.

---

<sup>95</sup> Wells 1977б.

## ГЛАВА 7. АКУСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

### Птицы

Среди современных тетрапод («четвероногих») птицы оказываются группой, наиболее родственной рептилиям. И те и другие — это прямые потомки динозавров. Более того, согласно современным представлениям, к «птицам», в широком смысле слова, принадлежат и некоторые оперенные динозавры. Например, два вида так называемых «четырёхкрылых динозавров» *Microraptor zhaoianus* и *M. gui*, у которых были оперены не только передние конечности («крылья»), но также и задние<sup>1</sup>. Предполагают, что они жили в начале мелового периода, примерно 130—125 млн лет назад<sup>2</sup>. Это, вероятно, и есть время зарождения современных птиц, хотя вопрос об их непосредственных предках и о хронологии их появления на эволюционной сцене остаётся дискуссионным.

С точки зрения эволюционистов наиболее близкими родичами птиц среди рептилий являются крокодилы (рис. 7.1). В ряде анатомических особенностей крокодилов есть много общего с тем, что мы видим у птиц. Это касается, в частности, строения мозга в обеих группах, а также их внутреннего уха<sup>3</sup>. Обе эти категории признаков имеют более или менее опосредованное отношение к акустическому поведению тех и других. Птиц, вместе с крокодилами, а также с отдельными таксонами динозавров некоторые исследователи объединяют в составе клады *Архозавров*<sup>4</sup>.

---

<sup>1</sup> Вопреки тому факту, что эти животные располагали развитым оперением, их длинные ноги наводят на мысль, что они скорее быстро бегали, чем летали.

<sup>2</sup> Xu et al. 2003.

<sup>3</sup> Vergne et al. 2009.

<sup>4</sup> Gauthier, de Querioz 2001.





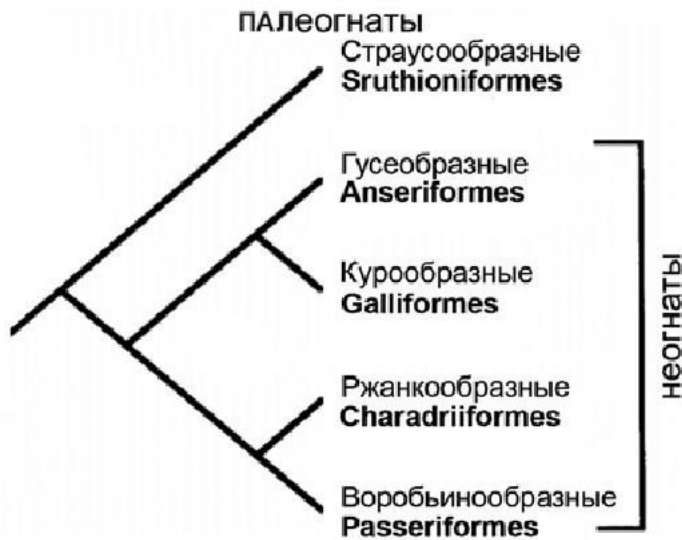


Рис. 7.2. Упрощенная схема филогении птиц. Из: Kimball, Ligon 1999 с изменениями

*Голосовой аппарат птиц* принципиально отличается от всего того, что мы видим у всех тех животных, у которых он локализован в области глотки (например, у крокодилов и, разумеется, у всех млекопитающих). Эта структура именуется сириноксом, или нижней гортанью. Она располагается в том месте, где бронхи, идущие от легких, сходятся и переходят трахею, которая сообщается с ротовым отверстием и ноздрями.

Когда обсуждают поразительное разнообразие и изощренность звуков, генерируемых сириноксом, обычно имеют в виду лишь одно подразделение птиц, именно, так называемых «певчих» (отряд Воробьинообразные — см. рис. 7.2). Следует, однако, иметь в виду, что это эволюционно самая молодая группа пернатых. У большинства, хотя и не у всех видов певчих сиринокс обладает максимальными возможностями разнообразить акустическую продукцию.

Но того же нельзя сказать о птицах многих других таксонов, которые по сравнению с Воробьинообразными являются более архаичными. Так, например, у палеогнат (древнечерепных) сиринокс, по выражению Г. П. Дементьева<sup>8</sup>, «недоразвит» либо отсутствует полностью. Относящиеся сюда киви (4 вида рода *Apteryx*) вообще лишены голоса. Африканский страус *Struthio camelus* способен издавать лишь громкое гудение, резонирующее за счет раздувания покровов шеи (видео 25).

<sup>8</sup> Дементьев 1940: 271—280. Исключение составляет только американские палеогнаты — 2 вида нанду рода *Rhea*.

Строение сиринкса в разных таксонах птиц в высшей степени многообразно<sup>9</sup>. В самой грубой схеме принцип его работы таков. В месте схождения бронхов располагается сферическая тонкая мембрана, заполненная воздухом, поступающим в нее из воздушных мешков, лежащих в основании бронхов. Этот тонкостенный пузырь может менять свой объем, тем самым частично перекрывая просветы бронхов у основания трахеи. Ширина просвета каждого бронха регулируется одновременно степенью наполнения мембраны воздухом и работой мышц, прикрепленных к наружным стенкам бронха. При этом изменяется как сила звука, так и его частотные характеристики, зависящие от характера вибрации мембраны<sup>10</sup>.

Степень контроля над этими параметрами звука, таким образом, определяется в значительной степени работой упомянутых мышц. А их число неодинаково у птиц разного эволюционного возраста. Их вообще нет у большинства палеогнат (страусов, эму, казуаров и киви). В той ветви, которая объединяет Гусеобразных и Курообразных (рис. 7.2), у их представителей имеется только одна пара мышц, у попугаев их три, у некоторых архаических Воробьинообразных<sup>11</sup> — четыре. У большинства же певчих птиц число этих мышц обычно равно семи, но их может быть и девять. При этом каждая пара мышц работает независимо от всех прочих, чем и объясняется богатство вокализации этих пернатых. Кроме того, два генератора звуков в сиринксе (локализованных в правом и левом бронхах) могут работать одновременно. Например, при пении самцов каменок испанской и плешанки (*Oenanthe hispanica*, *O. pleschanka*) один из них производит ноты чистых тонов, а другой — щелканье, напоминающее стук пишущей машинки.

Принято считать, что поют только самки (что не всегда верно<sup>12</sup>), и у каждого данного вида их сиринкс отличается от голосового аппарата самцов лишь более слабым развитием мышц, о которых идет речь<sup>13</sup>.

---

<sup>9</sup> Дементьев 1940: 271—280. Исключение составляет только американские палеогнаты — 2 вида нанду рода *Rhea*.

<sup>10</sup> См. Гринуолт 1983.

<sup>11</sup> Например, у видов тропического семейства Monarchidae (монархи и веерохвостые мухоловки).

<sup>12</sup> См. например, Панов 1978: 116—117, 157, 189, 260—261б, 275.

<sup>13</sup> Дементьев 1940: 277—279.

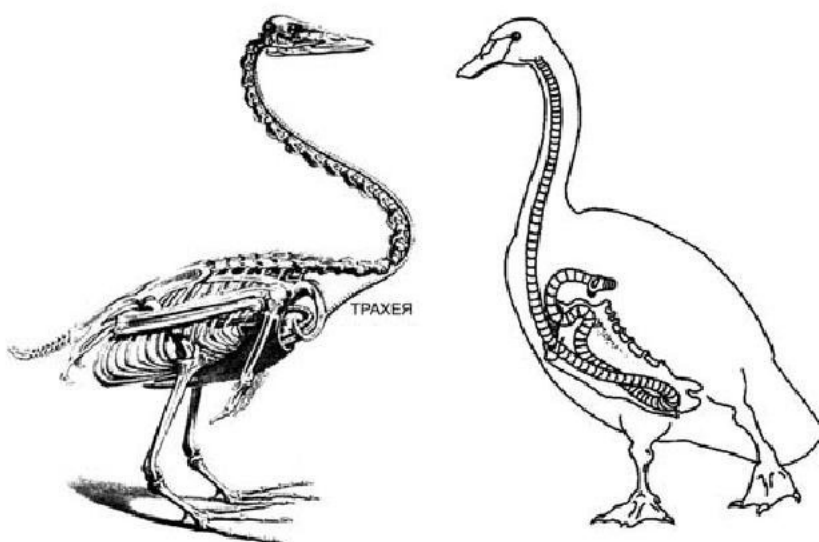


Рис. 7.3. Строение трахеи у лебедя трубача *Cygnus buccinator*. Петли трахеи располагаются в полости грудины. Слева — из: Eyton 1838, справа — из Fitch 1999

В качестве резонатора чаще всего выступает сама трахея, причем звук тем мощнее, чем длиннее эта трубка. У ряда видов она достигает такой длины, что может поместиться в полости тела лишь за счет того, что образует более или менее многочисленные петли (рис. 7.3). У видов, у которых сиринокс имеет сравнительно простое строение, важную роль в регулировании параметров звука играют изменение длины и изгиба шеи при акте вокализации (видео 34, 36, 37). При отсутствии сиринокса и, соответственно, голоса, коммуникативные сигналы могут воспроизводиться не трахио-бранхиальными структурами, а механическим способом. Таково, например, трещание клювом у аистов (видео 35).

*Структура акустического репертуара.* В орнитологической литературе сложилось устойчивое представление о том, что акустический репертуар каждого данного вида можно подразделить на две категории сигналов. Вот что сказано об этом в одной из недавних статей крупного специалиста по биоакустике П. Марлера. «У каждого вида *песня* есть часть обширного репертуара звуковых сигналов. В процессе коммуникации особь использует также разнообразные *позывки*. Позывки короче и проще, чем песня и выполняют множество функций. В то время как песня специализирована для обслуживания территориальности и репродукции, позывки, помимо этого, обеспечивают такие

функции, как сигнализацию о корме, поддержание контактов между особями, синхронизация перемещений в пространстве и разрешение агрессивных и половых конфликтов. Ряд важных функций выполняют тревожные позывки. Репертуар позывок включает в себя от 5 до 10 сигналов, максимально до 20 хорошо различимых. Большинство позывок считаются генетически детерминированными (в отличие от песни, становление которой в онтогенезе особи во многом обязано научению).

В целом ряде проведенных мною исследований сделана попытка показать, что эти представления, основанные на проведение резкой границы между категориями «позывка» и «песня», не только совершенно искусственны, но, что еще важнее, препятствуют более глубокому проникновению в сущность становления видовых акустических систем в онтогенезе и их функционирования в качестве сигнальных структур на дефинитивной стадии. В одной из недавних статей<sup>14</sup> приведена подробная аргументация идеи, согласно которой категории «позывок» и «песен» широко перекрываются как в структурном, так и в функциональном аспектах. Важно также заметить, что на ранних этапах развития песни у многих видов она формируется на базе позывок.

Будучи, таким образом, аналитически неразделимыми, они складываются в системное образование, все элементы которого претерпевают согласованные преобразования в процессе дивергентной эволюции. Важно заметить, что в этот комплекс входят не только акустические сигналы, но и моторные компоненты сигнального поведения. Нет ни малейшего сомнения в том, что рекламная вокализация птиц неотделима от тех поз и телодвижений, которым она сопутствует (видео 32—38).

К этому стоит добавить, что при изложенном выше традиционном подходе за пределами рассмотрения остаются, по сути дела, все виды, не относящиеся к собственно певчим птицам (подотряд *Oscines*). Это все Неворобьиные (15 отрядов и около 40 % всех видов птиц), а также подотряд кричащих и полупевчих из отряда Воробьинообразных. Считается, что их акустические репертуары построены целиком из «структурно простых» сигналов типа «позывок». Отсюда — интуитивное представление, согласно которому «сложную» песенную вокализацию певчих следует рассматривать как наиболее

---

<sup>14</sup> Панов, Опаев 2011.

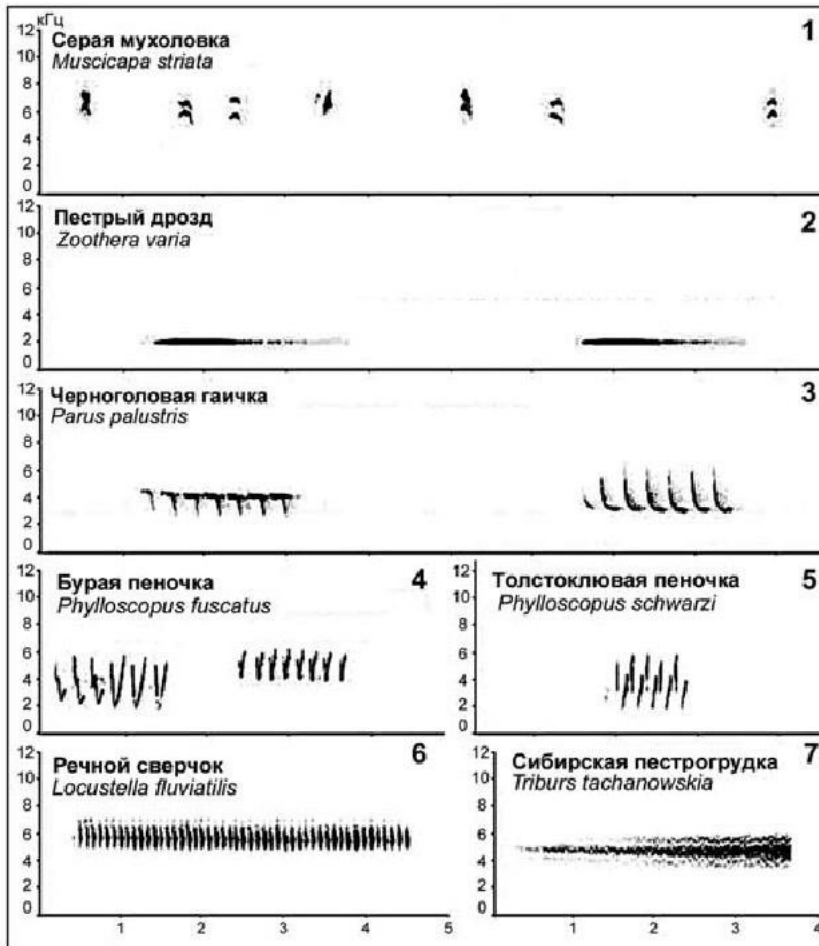


Рис. 7.4a. Разнообразие структурных вариантов песен птиц.

1. Посылки следуют без очевидной системы.
2. Посылки с равномерными паузами.
3. Короткая гомотипическая серия.
4. Несколько коротких гомотипических серий.
5. Серия слогов, состоящих из 2—3 нот.
6. Гомотипическая серия плотно упакованных нот. Ограничения на длину песни отсутствуют.
7. Гомотипическая серия плотно упакованных нот. Песня фиксированной длительности.

Из: Панов, Опаев 2011

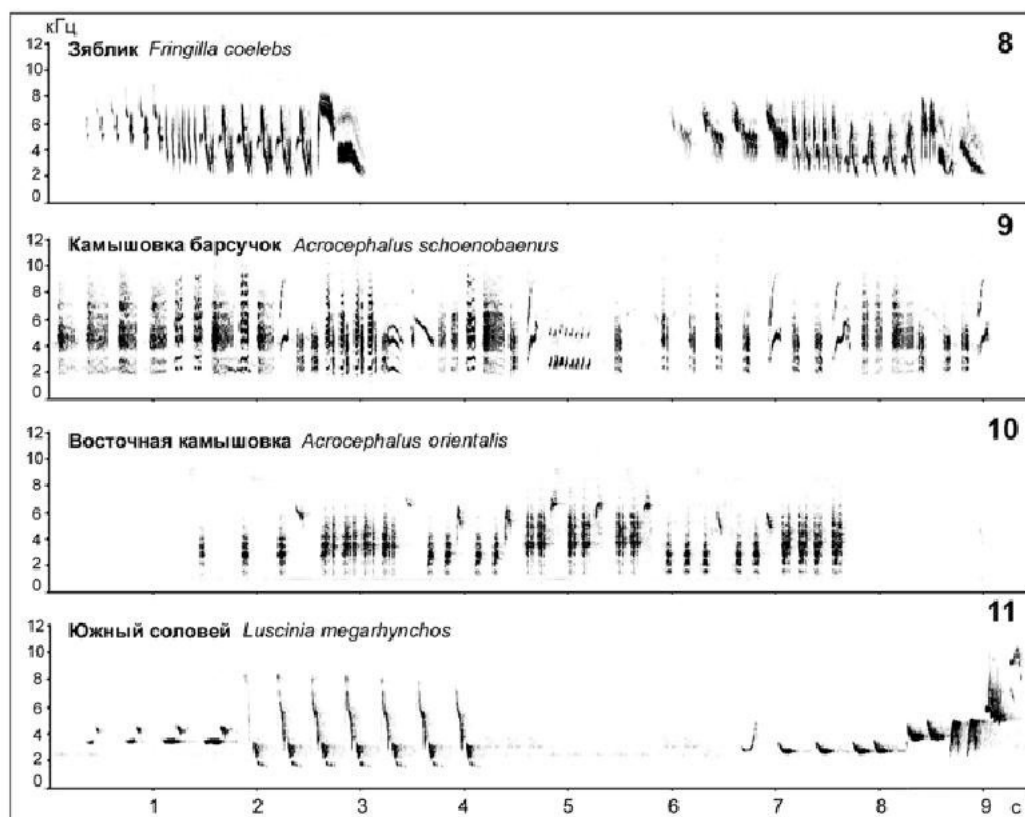


Рис. 7.4б. Разнообразие структурных вариантов песен птиц.

8. Дискретный многократно повторяющийся стереотип.
9. Импровизационная песня произвольной длительности.
- 10 Импровизационная песня фиксированной длительности.
11. В составе песни разные элементы комбинируются друг с другом по определенным правилам (не случайно).

Из: Панов, Опаев 2011

эволюционно продвинутую. Аргументом в поддержку этой идеи служит то обстоятельство, что сами певчие — это наиболее молодое подразделение птиц<sup>15</sup>. Между тем, нетрудно показать, что многие виды Неворобьиных располагают достаточно сложно структурированными вокальными сигналами (например, унисональные дуэты у журавлей, «песня» лебедя кликуна — см. видео 30), которые с этой точки зрения ничем принципиально не отличаются от песен Воробьинообразных. Кроме того, у представителей некоторых таксонов Воробьинообразных те сигналы, которые орнитологи склонны относить к категории «песня», столь структурно просты, что по этому признаку могут быть приравнены к «позывкам» (хороший пример — желтые трясогузки, см. видео 29).

Здесь, для краткости, удобнее всего проиллюстрировать разнообразие песен Воробьинообразных, ранжируя их по принципу от «простого» к «сложному», с помощью рис. 7.4а и б.

*Онтогенез вокализации.* Этот вопрос, опять же, наиболее полно исследован в применении к певчим Воробьинообразным<sup>16</sup>. В приведенной выше цитате из статьи П. Марлера справедливо отмечается, что сигналы, именуемые позывками, запрограммированы генетически, то есть свойственны каждой особи данного вида от рождения — также, как звуковые сигналы, например, сверчков, бесхвостых амфибий и крокодилов. То же можно сказать в отношении многих звуковых сигналов Неворобьиных<sup>17</sup>.

---

<sup>15</sup> В действительности, здесь перед нами типичный порочный логический круг.

<sup>16</sup> Обнаружено определенное сходство с тем, что мы видим у воробьинообразных, у не относящихся к ним голубей. Так, у самцов кольчатой горлицы *Streptopelia decaocto* звук «кууу» лишь постепенно приобретает окончательное звучание в период между двумя и восемью месяцами. У самок таких преобразований не наблюдается, так что их вокализация в зрелом возрасте во многом напоминает голос птенца. Половой диморфизм в вокализации становится заметным к годовалому возрасту, а спустя два месяца — четко выраженным (Ballintijn, Ten Cate 1997).

<sup>17</sup> Созревание дефинитивной вокализации на основе птенцового сигнала описано у чайки черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* (Панов, Зыкова 2001).

Что же касается песен, то у многих, но далеко не у всех пернатых, особи располагают *врожденной тенденцией* к развитию у них, по мере взросления, песни, характерной для данного вида. Это приводит к тому, что в нормальных условиях птица всегда обучается «правильной» песне. Это врожденное предпочтение получило название генетически детерминированной «песенной матрицы». В середине 1960-х годов американский орнитолог М. Кониши<sup>18</sup> выдвинул идею, согласно которой контроль над развитием песни в онтогенезе особи осуществляется посредством «обратной связи через ее слуховой канал».

Эта матрица функционирует еще до начала обучения молодой птицы пению от какого-либо внешнего источника. При содержании такой особи в изоляции матрица воплощается в реальную, зачаточную звуковую основу («болванку») видоспецифической песни. У некоторых видов (например, у певчего воробья *Melospiza melodia*) она автоматически реализуется у молодой птицы в таком виде, который не требует совершенствования за счет обучения от взрослых конспецификов. В таких случаях можно говорить о «жесткой» матрице. Если же матрица «шаткая», то первоначальная звуковая основа песни совершенствуется за счет ее подгонки под «правильную» песню конспецификов. При этом матрица выполняет вторую свою функцию, выступая в качестве фильтра, который из всего акустического окружения отсеивает как незначимое для особи все звуки кроме этих песен. Подгонка песенной «болванки» к этой адекватной вокализации становится возможной за счет того, что птица слышит себя и сравнивает услышанное с песнями конспецификов, постепенно уменьшая разницу между тем и другим. Процесс этот невозможен, если в эксперименте лишить птицу слуха (рис. 7.5). Различия в эффективности работы матрицы (жесткие либо шаткие в той или иной степени) могут существовать даже между близкими видами — например, в семействе Овсянковых (Emberizidae)<sup>19</sup>.

У южного соловья *Luscinia megarhynchos* некоторые самцы могут обладать репертуаром, включающим в себя до 200 вариантов короткой песни<sup>20</sup>. Каждый из них заучивается молодой птицей как устойчивый стереотип и в таком виде сохраняется в репертуаре взрослой осо-

<sup>18</sup> Konishi 1963.

<sup>19</sup> Marler 1975.

<sup>20</sup> Два таких варианта показаны в нижней строке рис. 7.4б.



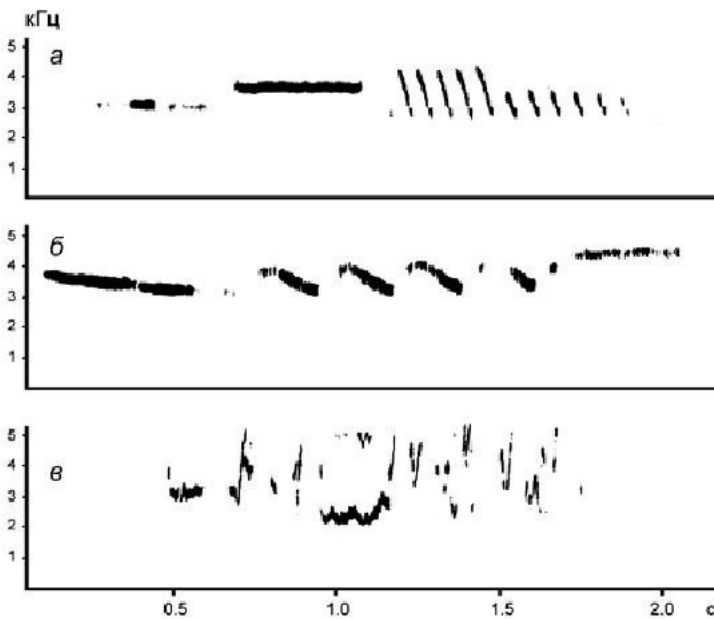


Рис. 7.5. Песни трех особей белоголовой зонотрихии *Zonotrichia leucophrys*.

*а* — дикая птица, *б* — выращенная в неволе, *в* — лишенная слуха в птенцовом возрасте. Из: Marler 1975

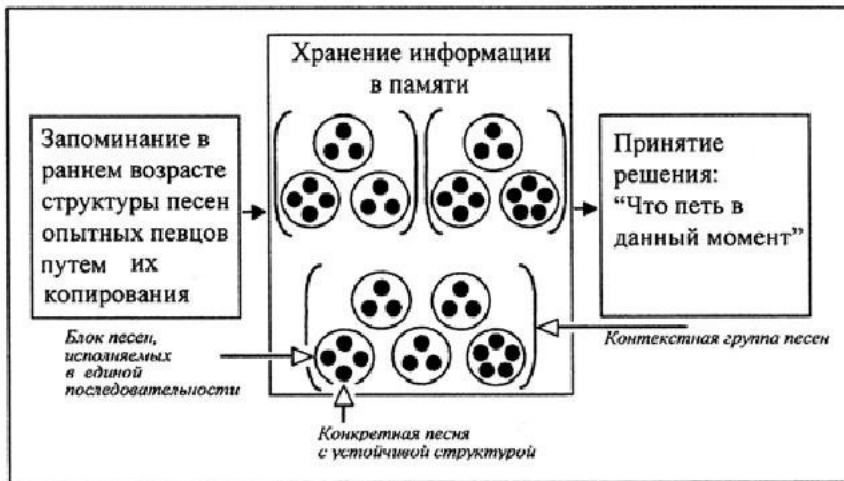


Рис. 7.6. Иерархический принцип хранения песенных вариантов в памяти соловья. От 3 до 5 разных вариантов (черные фигурки) запоминаются как элементы компактных сочетаний (окоптурыны окружностями). Несколько таких сочетаний птица держит в памяти совместно, в составе «контекстных групп» (большие скобки). Предполагается, что при пении соловей принимает ряд последовательных «решений», идя как бы от общего к частному: сначала он извлекает из памяти определенную контекстную группу, затем — сочетание песен и, наконец, некую конкретную песню. По: Todt, Hultsch 1998

би. При воспроизведениях такой акустической структуры возможны лишь изменения числа базовых элементов (нот) внутри нее. По сравнению с песенными циклами других видов у соловья появляются два новых уровня иерархии: блок песен и контекстная группа<sup>21</sup> (рис. 7.6).

При изучении врожденных основ формирования песни у трех пород домашних канареек, («waterslager», «roller» и «border») самцам предлагали в качестве «учебных пособий» для подражания магнитофонные записи типичных песен каждой из этих пород, а также песен гибридных самцов. Оказалось, что выбор самцом той песни, которая им охотно усваивалась, зависел от его генетической конституции. Самцы waterslager и roller склонны формировать песню с преобладанием относительно низких частот. Однако у особей первой породы такая песня развивается в том случае, если рецессивный фактор, приуроченный к аутосомам, оказывается в гомозиготном состоянии. У птиц же породы «roller» низкочастотная песня детерминирована рецессивным фактором, сцепленным с полом. Что касается самцов породы «border», то они охотнее обучались песням с преобладанием высокочастотных элементов<sup>22</sup>.

*Как и когда происходит процесс обучения песне.* У сорокопутов рода *Lanius* протяжный писк, издаваемый голодными птенцами еще во время их пребывания в гнезде, в дальнейшем постепенно преобразуется в «ювенильный» сигнал, который стимулирует кормление отпрысков родителями. Вскоре после вылета из гнезда у молодежи появляется и типичный сигнал тревоги, почти неотличимый от такового у взрослых. Его издают слетки, хвостовые перья которых не достигли еще и половины окончательной длины

У подрастающих птенцов туркестанского жулана *L. phoenicuroides* птенцовая и тревожная позывки нередко произносятся попеременно, иногда в очень быстрой последовательности. Эта мешанина звуков у молодых в месячном возрасте временами почти внезапно может преобразовываться в так называемую подпесню, которая по мере ее насыщения чистыми тоновыми звуками становится тем, что принято называть «первичной песней».

<sup>21</sup> Todt, Hutch, 1998.

<sup>22</sup> Mundingер 2010.

У маскированного сорокопуга *L. tubicus* песня даже на дефинитивной стадии выглядит как многократное повторение коротких, однотипных шумовых посылок, напоминающих основную (повседневную) «позывку», и практически лишена тоновых элементов. У других видов по мере взросления особей их песни насыщаются тоновыми элементами, часть которых представляет собой имитации голосов прочих видов птиц.

Важно однако, подчеркнуть, что ювенильный писк, который на начальных этапах онтогенеза оказывается основой дальнейшего развития вокализации, сохраняется в дефинитивном репертуаре в качестве сигнала, широко используемого в брачном и территориальном поведении. У видов целого ряда филетических линий сорокопутов (в частности, относимых к так называемой группе жуланов) именно сигнал типа «позывки» выполняет функцию дистантной территориально-брачной песни, а «песня» как таковая используется здесь в основном при контактах потенциальных брачных партнеров в момент формирования пары<sup>23</sup>.

У слетков обыкновенной и белошапочной овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*) развитие песни происходит в том же ключе, что и у совершенно не родственных им сорокопутов. Первоначально это неоформленное чередование коротких звуков типа «позывок», которое затем становится более мелодичным. Эта сплошная первичная песня постепенно распадается на фрагменты примерно одинаковой длительности, которые со временем преобразуются в стереотипные короткие песни<sup>24</sup>.

В качестве третьего примера, указывающего на универсальный характер описанного хода событий в отряде Воробьинообразных, рассмотрим его воплощение у некоторых видов подсемейства дроздовых (Turdinae, семейство Muscicapidae). У каменок рода *Oenanthe* ювенильный локаторный сигнал (ориентируясь на который, родители определяют местонахождение слетка), представлен коротким широкополосным звуком, который по характеру звучания может быть назван «дребезжанием». Наблюдения в неволе за развитием вокализации у каменки плешанки показали, что птенцовое дребезжание служит основой для формирования первого дефинитивного сигнала,

---

<sup>23</sup> Панов 2008: 80—85; Panov 2011.

<sup>24</sup> Панов 1973.

именуемого далее «глухим щелчком» (импульсная шумовая посылка). Он же оказывается первым дефинитивным сигналом у слетков чеканов *Saxicola* и каменных дроздов *Monticola*. У каменок этот сигнал служит основой для самых начальных этапов формирования песен и, сохраняясь затем в дефинитивном репертуаре особи, используется ей в широком спектре социальных контекстов.

На самых начальных этапах становления песни в онтогенезе ряда видов каменок, в частности, обыкновенной *O. oenanthe*, черношейной *O. finschii*, плясуньи *O. isabellina* и плешанки, — это, первоначально, многократные повторения глухих щелчков вперемешку с импульсными тоновыми послылками («звонкий щелчок»). В это время песня напоминает дефинитивный сигнал тревоги, представляющий собой чередование «позывок», но без четко выраженной ритмики, характерной для нее. В дальнейшем к этим двум звукам постепенно добавляются тоновые элементы (ноты), которые со временем «вытесняют» глухие щелчки из формирующейся песни. Однако они сохраняются в качестве постоянного дефинитивного элемента рекламных песен у каменок черношейной, траурной *O. lugens*, златогузой (*O. xanthoprymna*), пустынной *O. deserti* и чернопегой *O. hispanica* и плешанки. У плясуньи они включаются в песню эпизодически, а некоторые ее варианты у данного вида могут состоять из одних лишь глухих щелчков.

Для обсуждаемой здесь темы очень важно следующее. Ювенильный сигнал (локаторный, выпрашивания корма у родителей), послужив на ранней стадии постнатального онтогенеза базой для формирования позывки «глухой щелчок», не исчезает из дефинитивного репертуара особи, но широко используется почти во всех типах социальных взаимодействий, где предполагается повышение уровня мотивации (сексуальной, агрессивной) либо неспецифической активации.

Глухой щелчок, в свою очередь, сохраняется в своем первоначальном виде, функционируя у слетков, а затем и у взрослых особей в качестве повседневной «позывки», тревожного сигнала и элемента самых разных социальных взаимодействий. Эти преобразования сигналов в постнатальном онтогенезе схематически показаны на рис. 7.7.

Все эти наблюдения сделаны над птицами, которых я брал птенцами из гнезд и содержал в клетках, то есть в изоляции от взрослых поющих самцов того же вида. Тем не менее, по крайней мере у некото-

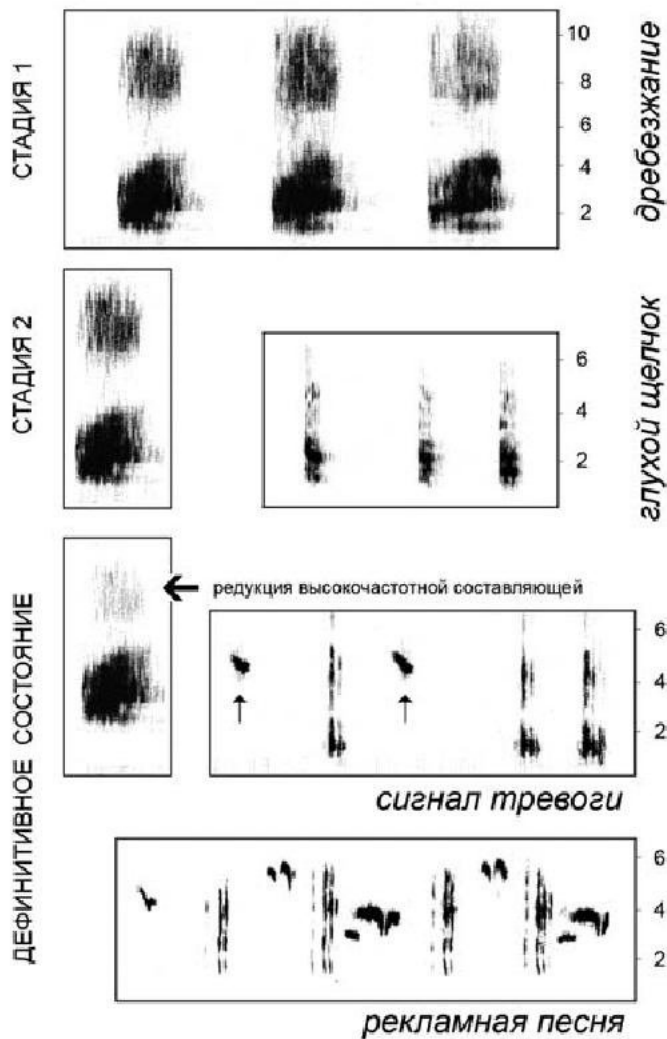


Рис. 7.7. «Позывки» в становлении песни у черношейной каменки *Oenanthe finschii*. Объяснения в тексте. Из: Рапов 2005

рых из них к началу следующей весны сформировались песни, более или менее соответствовавшие видоспецифическому образцу.

Другие исследователи изучали процесс усвоения песни юными самцами в менее искусственных условиях их содержания, именно, в присутствии нескольких взрослых самцов. Оказалось, что молодые самцы зебровой амадины *Taenopygia guttata* активно выбирают «учителя» из числа взрослых самцов, живущих в том же вольере. Делая этот выбор, юнец ориентируется не только на акустическую активность старшего, но во многом также — на его внешний вид и характер поведения в роли социального партнера. Так, в данном случае юнцы

чаще выбирают в качестве учителей тех взрослых самцов, которые проявляют агрессию по отношению к ним<sup>25</sup>. Понятно, что со временем у ученика выработается песня, наиболее похожая на песню избранного им учителя<sup>26</sup>.

Возникает вопрос, происходит ли нечто подобное в естественных условиях, и от кого в действительности учатся пению молодые самцы, имеющие, казалось бы, возможность слышать песни множества самцов своего вида, живущих в окрестностях места рождения данного юнца? Казалось бы, наиболее естественно ожидать, что молодой самец должен усваивать песню, характерную для его отца. Чтобы проверить, так ли это, Л. Петринович записал голоса более чем 600 окольцованных самцов беловенечной овсянки *Zonotrichia leucophrys* и на протяжении нескольких лет прослеживал их дальнейшие судьбы<sup>27</sup>. Среди них было 47 особей, окольцованных птенцами. Песни этих птиц автор сравнивал с песнями их отцов, а также тех самцов-соседей, которых молодые овсянки могли слышать на ранних стадиях своего созревания. Оказалось, что только в 11 % случаев в одной популяции и в 14 % — в другой, молодые самцы в точности копируют песни своих отцов. Чаще вокализация молодых включала в себя отдельные элементы песен их отцов. Но достаточно часто песни, заученные молодняком, более соответствовали по своим характеристикам песням тех самцов, которые гнездились на территориях, соседних с участками самцов-родителей. Кроме того, у некоторых молодых формировались песни, отличные от всего того, что они могли слышать в первые месяцы своей жизни. Оказалось также, что самки совсем не обязательно выбирают в качестве половых партнеров самцов, чья песня звучит так же, как свойственная отцу данной самки.

Похожие методы были использованы в исследованиях группы американских орнитологов применительно к другому виду — певчему воробью *Melospiza melodia*<sup>28</sup>. Авторы пришли к выводу, что процесс обучения песне не ограничивается первыми неделями и месяца-

---

<sup>25</sup> Clayton 1988.

<sup>26</sup> Следует помнить, что при общем едином типе, характерном для песен данного вида, она неизменно индивидуальна, отличаясь в мелких деталях от песен всех прочих самцов.

<sup>27</sup> Petrinovich 1988.

<sup>28</sup> Nordby et al. 1999.

ми жизни молодого самца, но идет особенно интенсивно в годовалом возрасте, когда тот впервые занимает свою гнездовую территорию. Оказалось, что песня усваивается от нескольких самцов-учителей (до пяти или даже десяти). Это те особи, с которыми самец так или иначе взаимодействует в период поиска свободного участка, где он затем будет размножаться. При этом такой участок самец выбирает по возможности так, чтобы он граничил с территориями одного учителя или нескольких. Это обстоятельство имеет отношение к теме формирования *диалектов* пения у птиц, о чем речь пойдет ниже.

*Имитативное пение.* Коль скоро птицы склонны к обучению звукам, поступающим из внешнего окружения и сохраняют эту способность по крайней мере на протяжении многих месяцев<sup>29</sup>, неудивительно, что самцы многих видов обогащают с возрастом свою вокализацию, копируя голоса других видов животных и даже звуки неорганической природы. Это так называемые виды-пересмешники.

К их числу относится всем хорошо известный обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris*. У самцов этого вида способность обогащать свою вокализацию новыми звуками сохраняется до возраста 18 мес<sup>30</sup>. М. Хаузербергер<sup>31</sup> с коллегами изучили в деталях принципы, которым следуют скворцы, имитируя голоса других видов птиц. В собственной видовой песне скворцов выделяется две компоненты: громкие свистовые ноты чистых тонов и мелодичное верещание, лишенное выраженной ритмики. Скворцы заимствуют у прочих видов звуки обеих этих категорий. Разница состоит лишь в том, что свистовые ноты копируются всеми самцами популяции от всего лишь четырех «избранных» видов: черного дрозда, иволги, хищной птицы сарыча и совы — домового сыча. Это никак не связано с тем, многочисленны ли эти виды в данной местности или встречаются лишь изредка. Иными словами, модель для подражания активно выбирается скворцами из общего звукового фона. Совершенно по иному обстоит дело, когда речь идет о копировании звуков типа мелодичного верещания. В данном случае каждый самец проявляет свои индивидуальные пристрастия к такого рода звукам в песнях других видов птиц. Авторы приходят к выводу,

<sup>29</sup> См. например, Margoliash et al. 1994.

<sup>30</sup> Chaiken et al. 1994.

<sup>31</sup> Hauserberger et al. 1991.

что у скворцов существует не одна, а две разные матрицы, лежащие в основе научения песне — как видоспецифической, так и той, которая формируется благодаря заимствованиям из голосов других птиц.

Эффект излюбленной модели для подражания известен и у ряда других видов птиц. Характерным примером могут служить песни черной каменки подвида *Oenanthe picata opistholeuca* в тех его популяциях, которые гнездятся в долинах горных рек высокогорий Памира. Здесь очень силен уровень белого шума, производимого стремительными потоками воды. Из этого фона хорошо выделяются лишь голоса тех птиц, исконных обитателей таких местностей, для которых характерна высокочастотная вокализация (горная трясогузка *Motacilla cinerea*, бурая оляпка *Cinclus pallasii*, белоножка *Enicurus scouleri*, синяя птица *Myophonus caeruleus*). Звонкий крик особей последнего вида присутствует в песнях практически всех местных самцов черной каменки.

У другого вида каменок — испанской, столь же постоянным компонентом песни оказывается характерный «визг» черного стрижа *Arus arus*. Самцы другого, близкого вида — плешанки обычно копируют фрагменты песни малого жаворонка *Calandrella brachydactyla* и еще по меньшей мере четырех видов птиц<sup>32</sup>. Но наиболее искусный имитатор среди каменок северной Палеарктики — это плясунья *Oe. isabellina*, именуемая в народе «соловьем пустыни». Самцы подражают голосам не только прочих видов птиц, лягушек и некоторых млекопитающих, но могут также в совершенстве воспроизвести звон колокольчика, висящего на шее идущего домашнего верблюда. Эти птицы с необычайным мастерством имитируют звуки, акустические характеристики которых лежат, казалось бы, за пределами вокальных возможностей миниатюрного певца.

*Диалекты.* Все сказанное выше объясняет, почему особи, проводящие жизнь в акустическом контакте друг с другом, склонны приводить свою песенную продукцию, уникальную для каждого индивида, к некой достаточно общей схеме. Это касается как видов, живущих сплоченными группами типа коммун (см. главу 1), так и тех, у которых самцы в период гнездования занимают соседствующие территории, объединенные в более или менее компактные кластеры.

<sup>32</sup> Panov 2005: 306.



Среди видов первой категории, вокализация которых была изучена достаточно полно, можно назвать австралийскую сороку *Gymnorhina tibicen*. Е. Браун с коллегами записали и проанализировали песни 23 особей, которые были членами шести коммунальных группировок<sup>33</sup>. Каждая из этих птиц обладала песней, отличной от соответствующих акустических конструкций всех прочих особей. Эти песни представляют собой комбинации сравнительно простых звуков (нот), каждая из которых характеризуется набором нескольких параметров (высота звука, форма огибающей, степень частотной и амплитудной модуляции и т. д. Они объединяются в конструкции более сложного состава, именуемые «слогами». Единичная песня состоит из нескольких слогов. Всего удалось выделить 893 типов слогов. Из них 67 % оказались индивидуально специфичными, то есть обнаруживались только в песнях отдельных особей. Остальные присутствовали в песнях нескольких птиц (от двух до пяти и более). При этом, как и следовало ожидать, степень сходства в структуре песен была выше у членов каждой данной группы по сравнению со всеми прочими. При этом, однако, того же нельзя было сказать при сопоставлении тех более мелких ячеек внутри группы, которые включали в себя кровно родственных сорок, с одной стороны, и неродственных друг другу, с другой. Это может служить указанием на то обстоятельство, что преемственность в структуре песен основывается, преимущественно, на культурных традициях и в меньшей степени обусловлена генетическими механизмами наследования.

Именно механизмами культурной преемственности склонны объяснять существование диалектов у многих видов, занимающих обширные области распространения. Наиболее известен орнитологам пример диалектов у обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella*. Песня этого вида представляет собой ритмичную серию нескольких однотипных нот (максимально до 10—11), к которым в конце добавляется один либо два элемента с иными акустическими параметрами. Именно различия в характере этой концовки придают специфику пению всех самцов, обитающих в данной местности. В европейской части ареала этого вида разным его популяциям свойственны три типа терминальных нот. Это либо единственная одиночная удлиненная посылка, звучащая как протяжное «тиии», либо две ноты, различающиеся

---

<sup>33</sup> Brown et al. 1988.



Рис. 7.8. Диалекты обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella* в Германии. Из: Wonke, Wallshlager 2009

по частотным характеристикам («зи-тии» и «тее-си»<sup>34</sup>). Как видно из рис. 7.8, размещение локальных популяций, придерживающихся того или иного из этих диалектов, выглядит достаточно непредсказуемым<sup>35</sup>. В то же время в восточной части ареала (Западная Сибирь и Алтай) во всех изученных популяциях полностью господствует диалект «зи-тии»<sup>36</sup>.

Считают, что формирование диалектов — это чисто стохастический процесс. Появление в популяции некоей новой для нее манеры пения сравнивают с мутациями генетических факторов, которые есть своего рода сбои в наследовании, из поколения в поколение, аллелей стандартного типа. Весте с тем, легко провести аналогию между диалектами у птиц и тем, что мы видим в языковом поведении человека. Вспомним, к примеру, «оканье», преобладающее в говоре жителей русского севера, и «аканье», столь характерное для москвичей.

*Дуэтная вокализация* — это вполне обычная форма поведения птиц. Принято различать дуэты полифональные и антифональные. В пер-

<sup>34</sup> Panov et al. 2003.

<sup>35</sup> Wonke, Wallschläger 2009.

<sup>36</sup> Панов и др. 2003.

вом случае голоса партнеров накладываются друг на друга, подчас с удивительной степенью синхронности и звучат, таким образом, в унисон (видео 33). При антифональных дуэтах, напротив, единичные акты вокализации обоих партнеров чередуются таким образом, что могут складываться в некую единую мелодию. Провести резкую границу между названными двумя типами дуэтной вокализации не всегда просто. Например, при просмотре на экране видеозаписей дуэтов двух видов журавлей (видео 36, 37) трудно сказать, звучат ли голоса самцов и самок поочередно или же в унисон. Это можно выяснить лишь при покадровой расшифровке записей и путем детального анализа сонограмм (визуализированный звук).

В дуэтах лебедей кликунов (видео 1—38) принципы антифональной и полифональной вокализации сочетаются. Инициатор дуэта начинает его сериями коротких звуков (порядка 80—100 мс) гармонической природы. Если второй партнер подхватывает инициативу, звуки первого удлиняются (до 150—240 мс). При просмотре сонограмм создается впечатление, что второй партнер действует с таким расчетом, чтобы его крики попадали точно в паузы между криками первого. Если эти паузы относительно коротки, то и звуковые посылки второго партнера могут оказаться заметно более короткими, чем у первого. Таким образом, начало дуэта кликунов носит четко выраженный антифональный характер. Однако зачастую уже после 3—5 «спаренных» вокализаций обе партии воспроизводятся практически одновременно, в унисон. Эта полифональная фаза может сохраняться в нескольких последовательных спаренных вокализациях — до 6 подряд<sup>37</sup>.

Пожалуй, наиболее яркий пример антифонального пения дают нам африканские кустарниковые сорокопуть семейства *Malacoptidae*. Среди них такое поведение свойственно всем 15 видам рода *Laniarius*. Эти птицы, обитающие в местах с густой тропической растительностью, формируют семейную пару на всю жизнь. Оба партнера ревностно охраняют от конспецификов свою территорию, на которой не только размножаются из года в год, но и остаются в ее пределах в промежутках между сезонами гнездования. Таким образом, обитая в местности с ограниченной видимостью, они вынуждены постоянно поддерживать контакты друг с другом с использованием акустического канала связи.

<sup>37</sup> Панов, Павлова 2007: рис. 21

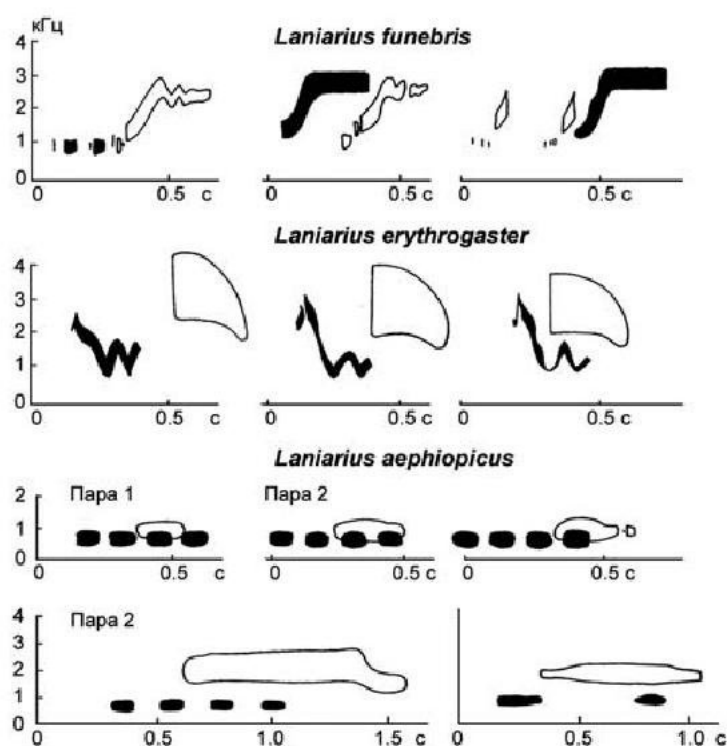


Рис. 7.9. Дуэты трех видов кустарниковых сорокопутов. Черным обозначены партии самцов, белым — самок. Из: Van Tyne, Berger 1957 по: Т. Hooker, В. I. Hooker

Своеобразие дуэтов у этих сорокопутов состоит в том, что партии самца и самки принципиально различны (рис. 7.9). Как правило, инициатором дуэта оказывается самец, а самка отвечает ему фактически без паузы. Не видя партнера в густой листве, она вступает в переключку практически мгновенно. В серии из восьми последовательных дуэтов одной пары краснобрюхих кустарниковых сорокопутов (*L. erythrogaster*) латентный период реакции самки составил в среднем  $144 \pm 12,6$  мс, то есть менее одной седьмой доли секунды<sup>38</sup>.

Наблюдения за развитием песенного поведения черноватых певчих сорокопутов (*L. funebris*), выращенных в неволе, показали, что самцы обучаются пению от учителей-самцов, а самки — от самок. Но в исключительных случаях птица может получить эти навыки от особи противоположного пола. Если же содержать сорокопута в полной акустической изоляции, то он со временем выработает пес-

<sup>38</sup> Торп 1983.

ню генерализованного характера. Процесс обучение завершается на шестом-восьмом месяце жизни, после чего характер приобретенной песни практически не меняется. Члены пары регулярно поют дуэтом. При смене полового партнера второй не меняет характера своего пения<sup>39</sup>.

Очевидно, за время, отведенное на обучение собственной песне, птица должна выучить еще и песню своего постоянного полового партнера. Если в ходе лабораторных экспериментов с тропическими бубу *L. aethiopicus* на время удалить одного из членов пары, то второй, оставшись в одиночестве, обычно воспроизводит весь дуэт целиком, т. е. исполняет не только свою партию, но и партию партнера. После возвращения второй птицы они часто несколько секунд поют в унисон, а затем восстанавливается обычный антифональный дуэт. Вообще говоря, создается впечатление, что дуэт каждой пары уникален по своим акустическим характеристикам и, таким образом, может служить своего рода ее «звуковым паспортом»<sup>40</sup>.

Если изолированному самцу воспроизвести магнитофонную запись песни его самки, он ответит соответствующей «самцовой» песней. Гораздо реже он реагирует на воспроизведение своего собственного голоса. В лучшем случае самец попросту повторит услышанное. В неволе самка бубу отвечает на песню только своего самца, игнорируя голоса членов других пар. В одном из опытов самца содержали в клетке по соседству с вольтером пары, распевавшей свои дуэты. Этот самец никогда не пел до тех пор, пока постоянный партнер самки оставался при ней. Когда же его удалили, выяснилось, что «третий лишний» в какой-то степени изучил репертуары как самца-соперника, так и его самки. Самка же стала отвечать на песни нового самца, но не реагировала на вокализацию других птиц.

Поскольку у сорокопутов рода *Laniarius* самцы и самки внешне неотличимы друг от друга, при расселении их по клеткам в опытах, проводимых В. Торпом, орнитологи время от времени ошибались и по оплошности создавали «пары» из особей одного и того же пола. В некоторых случаях подобные ошибки практически не влияли на вокализацию и поведение птиц на протяжении недель и даже месяцев. Таким образом, стало ясно, что два сорокопута одного пола (неважно,

<sup>39</sup> Wickler, Sonnenschein 1989.

<sup>40</sup> Торп 1983.

самки или самцы) могут долгое время вести себя в точности как члены нормальной пары. Они могут петь дуэтом, собирать материал для гнезда, ухаживать за оперением друг друга по типу аллопрининга<sup>41</sup>.

*Организация песенных циклов.* Пение птиц дает хороший пример так называемого сериального поведения. Для стороннего наблюдателя оно выглядит как монотонное повторение одинаковых или похожих друг на друга звуков, длящееся почти без перерывов час за часом. Если песни достаточно мелодичны и разнообразны, то такой концерт подчас доставляет нам эстетическое удовольствие, но в других случаях он может сильно раздражать нервного человека или даже приводить его в неистовство. Последнее справедливо, например, если речь идет о пении коростелей *C. crex*. Это птица из семейства пастушковых, величиной немногим больше дрозда (масса около 150 г). Хотя хриплые крики коростелей можно слышать в дневное время, большинство самцов поют преимущественно по ночам, часто почти без перерыва на протяжении нескольких часов. При переходе от вечернего пения к ночному происходит удлинение серий двойных криков, их более частое повторение и, соответственно, сокращении пауз между ними. В период ночного пения акустическая продукция одной птицы может составлять до 1000—2500 двойных звуковых посылок в час<sup>42</sup>. А ведь обычно кричат одновременно несколько коростелей. Понятно, что все это не способствует здоровому сну обитателей летней дачи.

Соловей-самец начинает понемножку петь еще во время весеннего перелета со своих зимовок в Экваториальной Африке к местам гнездования в Европе и Азии. Вернувшись на родину, он занимает собственный индивидуальный участок и поджидает здесь прилета самок. Уже в это время песня соловья звучит почти без перерыва с предзакатных часов и до наступления утра. Реже соловьиное пение слышится днем. Найдя себе подругу, самец продолжает столь же щедро расточать свои чудесные напевы, пока самка занята постройкой гнезда и насиживанием яиц. После вылупления птенцов самец поет уже значительно реже,

---

<sup>41</sup> Торп 1983.

<sup>42</sup> Grabowsky 1993. Этот исследователь жаловался мне на зяблика, который поселился около его дома и донимал хозяев своим непрерывным пением. Он говорил мне, шутя, что начал уже подумывать о том, что лучше: застрелить его или продать дом.

и примерно к середине июля соловьиные хоры постепенно стихают. Если учесть, что за час поющих самец произносит свыше 500 песен, а за короткую летнюю ночь — не менее 3500, то на протяжении всего периода размножения каждый маленький певец успевает спеть никак не меньше полумиллиона песенных строф. Интенсивность пения самцов большой синицы в начальной стадии периода гнездования составляет от 2 до 11 песен в минуту<sup>43</sup>. Самец лесного конька воспроизводит в среднем 4.1 песен в минуту и немногим менее 250 в час<sup>44</sup>.

В действительности, в большинстве случаев модусы порождения последовательностей звуков при пении далеко не столь монотонны и механически единообразны, как это кажется на первый взгляд. Вопрос о том, как именно поющий самец оперирует с разнообразием доступного ему акустического материала, весьма содержателен с биологической точки зрения. При детальном рассмотрении этих явлений выясняется, что процесс пения подчиняется вполне определенным правилам и ограничениям, так что здесь уместно говорить о существовании определенной организации этих достаточно сложных форм поведения. В частности, не вызывает сомнения тот факт, что характер этой организации базируется на реализации механизмов долговременной, и кратковременной памяти. Пристальное изучение процесса пения при разных масштабах времени дает возможность уяснить, каковы могут быть общие принципы того, что в последнее время склонны обозначать в качестве «синтаксиса» в акустическом поведении птиц.

В общем случае песенное поведение реализуется как последовательность более или менее стандартных акустических конструкций, многократно воспроизводимых особью на протяжении длительных отрезков времени. Сама такая акустическая конструкция, отделенная отчетливыми паузами от других, предшествующей и следующей за ней, именуется собственно песней. Характер их широко варьирует от вида к виду по продолжительности и по структурному разнообразию (рис. 7.4). Последовательность песен, регулярно воспроизводимых особью в обозримый промежуток времени, может быть названа песенным циклом.

В процессе пения происходит более или менее регулярная смена одних акустических конструкций другими. Вся сумма таких конструк-

---

<sup>43</sup> Slagsvold et al. 1994.

<sup>44</sup> Панов 2012.

ций составляет индивидуальный песенный репертуар особи, а каждый акт выбора певцом конкретной песни для ее исполнения в данный момент мы рассматриваем как своего рода «принятие решения». Иными словами, песенное поведение представляет собой импровизацию, осуществляемую в рамках ограничений, накладываемых лишь объемом индивидуального песенного репертуара. Если разнообразие слагающих его песен значительно, возможности каждого акта выбора со стороны певца весьма широки. В таком случае возможности комбинаторики по ходу песенного цикла сильно возрастают, а ее структурный анализ оказывается связанным с большими техническими трудностями. Таково положение дел в случае видов, самцы которых устойчиво избегают повторения только что воспроизведенных звуков и их комбинаций (по принципу АБВГД...). Характер пения этого типа называют «непрерывной вариативностью»<sup>45</sup>.

Совершенно иным образом организован процесс пения у видов, самцы которых располагают весьма ограниченным песенным репертуаром, состоящим из высоко стереотипных песенных конструкций, число которых обычно не превышает полдюжины. Песенные циклы у таких видов построены по принципу «периодической вариативности». У таких видов песенный цикл слагается из серий, каждая из которых представляет собой многократное повторение одной и той же песни (АААААБББББ...). В данном случае очевидный акт принятия решения со стороны певца — это переключение с серии песен одного типа на серию другого<sup>46</sup>.

Принято полагать, что акустическое поведение видов, которым свойственна периодическая вариативность пения, представляет собой прекрасную модель для понимания общих принципов самоорганизации поведения и, в частности, механизмов перехода от одного типа активности к другому. С этой точки зрения разные варианты пения (реализуемые в ходе исполнения певцом альтернативных серий) представляют собой конкурирующие типы моторного поведения, так что результаты анализа их смены друг другом можно будет в дальнейшем распространить на гораздо более широкий круг явлений<sup>47</sup>.

---

<sup>45</sup> Пример структурного анализа такого рода акустических последовательностей см. в работе: Панов и др. 2004.

<sup>46</sup> См. Панов и др. 2006а.

<sup>47</sup> Обзор см. в работе: Riebel, Slater 1999.



Как оказалось, этот общий принцип оперирования с исходным акустическим материалом подвержен очевидным модификациям по ходу исполнения песни. При изучении организации песен камышовки барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* нашему коллективу удалось выявить два существенно разных типа комбинаторики. Они различаются по структурному разнообразию соответствующего фрагмента песни и по частоте чередования кластеров, состоящих из нот с разными акустическими характеристиками. Один тип мы назвали *инерционным*, второй — *инновационным*<sup>48</sup>. Инерционный модус в наиболее выраженной форме наблюдается в начале и в конце единичного сеанса пения, когда самец многократно повторяет ноты лишь одного единственного типа. Сходная манера исполнения возможна и в разгар однократного сеанса пения. Но здесь песенные конструкции инерционного типа состоят из монотонного чередованием серий, состоящих уже из двух или трех вариантов нот. По-иному выглядят фрагменты инновационного типа, поскольку здесь самец систематически вводит в песню все новые и новые варианты нот<sup>49</sup>.

В песнях камышовки барсучка наблюдается систематическое чередование инерционных и инновационных фрагментов. Инерционные фрагменты, разделенные инновационными, обычно (хотя и не всегда) различаются по составу используемых в них, чередующихся нот. Кроме того, в некоторых случаях два инерционных фрагмента, которые различаются по крайней мере по одному типу используемых нот, могут следовать непосредственно один за другим без промежуточной инновационной фазы. Различия между инерционным и инновационным типами указывают на определенную нестационарность

---

<sup>48</sup> Важно подчеркнуть, что чередование инерционных и инновационным фаз пения обнаружено еще у двух видов, неродственных камышовке барсучку и друг другу. Они отличаются от этого вида как по богатству базовых элементов вокализации, так и по общему типу организации песенных циклов. Так, обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella* относится к числу видов, для которых характерна периодическая вариативность в пении, а лесной конек *Anthus trivialis* занимает среднее положение между такими видами и теми, которые практикуют непрерывную вариативность. Все это наводит на мысль, что чередование инерционных и инновационным фаз может быть общим принципом организации песенных циклов у Воробьинообразных (см. Панов и др. 2006а, б).

<sup>49</sup> Панов и др. 2004.

процесса пения. Это обстоятельство существенно в плане формулирования гипотез о том, каковы могут быть нейрофизиологические механизмы контроля со стороны самца за исполнением его песни.

У вида, о котором идет речь, песня целиком построена на импровизации, характер которой явно предполагает *поддержание максимального вокального разнообразия* на протяжении всей песни (или, по крайней мере, в срединной фазе максимально активного пения). Возникает вопрос, как эта задача может быть эффективно решена при том сравнительно невысоком разнообразии строительных элементов песни, которыми располагает певец? Репертуар нот, из которых строится песня, ограничен у разных самцов примерно 40—50 структурными вариантами, большинство из которых (короткие широкополосные посылки) лишь в небольшой степени отличаются друг от друга по акустическим характеристикам.

Мы полагаем, что эффект неисчерпаемого разнообразия песни достигается в данном случае с помощью нескольких приемов. Часть из них используется на коротких временах (порядка первого десятка секунд), другие — при исполнении всей песни в целом. Первые можно назвать *тактическими* приемами, вторые — *стратегическими*. Главный тактический прием наиболее очевиден при анализе инновационных фрагментов пения. Имеется в виду систематическое чередование коротких (длящихся обычно не более 1.5 с каждый) кластеров нот. При этом каждая данная серия и непосредственно следующая за ней различаются сразу по трем параметрам: по длительности нот, по частотным характеристикам (спектр заполнения и/или распределение зон концентрации энергии) и по длине пауз между нотами. Сочетание определенной длины посылок и пауз между ними подчеркивает индивидуальность кластера в целом и акцентирует смену звучания (вокальной темы) при переходе к следующему кластеру.

Даже в тех фрагментах песни, где используется небольшое число типов нот (фазы инерционного пения), эффект разнообразия может быть усилен благодаря способности певца варьировать звучание одной и той же ноты. Например, в последовательности типа ... АААААВВВСССАААССВВ... вторые три ноты А могут звучать с несколько иным тембром, чем первые пять. То же справедливо и в отношении нот В и С. Определенный вклад в поддержание разнообразия неизменно вносят также систематические изменения количества посылок в сериях, состоящих из нот каждого данного типа. Разброс

длины серий увеличивается по сравнению со случайным пуассоновским процессом и в силу того, что вероятность повторения нот в серии зависит от числа предыдущих повторений. Этот фактор также работает в сторону увеличения разнообразия песни.

Наибольший эффект для поддержания вариативности пения дают эпизодические вставки тоновых (свистовых) нот в поток широкополосных посылок. Как серии коротких тоновых элементов, так и единичные вставки того или иного характера контрастируют в большей или меньшей степени с основной «темой», базирующейся на многократном повторении звуков шумового характера. Из всего сказанного становится понятным, что в данном случае возможности комбинаторики оказываются практически неисчерпаемыми.

Среди стратегических приемов поддержания разнообразия следует отметить варьирование длины паузы даже внутри серий, построенных из совершенно однотипных нот. Это, однако, относится лишь к таким кластерам, которые существенно разнесены во времени по ходу исполнения песни. За счет данного приема из одних и тех же исходных элементов можно построить несколько разных кластеров, отличающихся друг от друга только по длине пауз.

Другой, важнейший способ уйти от единообразия на больших временах, — это поэтапное введение в песню тех элементов репертуара, которые временно не использовались на значительном промежутке времени. Мы полагаем, что в этом приеме, который назван *эффектом поддержания новизны*, должны быть задействованы механизмы памяти. Можно предположить, что поющий самец держит под контролем всю последовательность генерируемых звуков, выбирая каждый раз из «запасников памяти» те строительные блоки песни, которые обеспечивают в данный момент эффект наибольшей новизны (с точки зрения потенциального приемника сигналов).

С другой стороны, ряд особенностей, имманентно присущих манере пения камышовки барсучка, в какой-то степени уменьшают вариативность воспроизводимых вокальных конструкций. Так, в силу выявленной корреляции между длинами серий в инерционных фазах наблюдается тенденция к повторению длинных серий. Другими словами, корреляция уменьшает изменчивость на некотором отрезке времени, но может, по-видимому, увеличивать её на больших отрезках. Повторение пар серий нот также снижает вариативность песни.

*Гипотетические механизмы самоконтроля над исполнением песни.* Следует подчеркнуть, что рассмотренный арсенал приемов, способствующих поддержанию разнообразия, используется в полной мере лишь в тех фазах пения, которые отвечают инновационному типу комбинаторики. Можно полагать, что именно на этих отрезках времени имеет место активное «принятие решений» — перебор в памяти ресурсов акустического репертуара и выбор тех или иных нот для их актуализации. Если это так, то как раз инновационные фрагменты песни находятся под центральным контролем (слуховая обратная связь).

Что касается инерционных фаз пения, то здесь, опираясь на гипотезу Фи с соавторами<sup>50</sup>, можно предполагать акустическую активность, которая, подобно дыханию, не контролируется центральной нервной системой. Резкий контраст между богатством акустической структуры в фазах инновационного пения и тем, что мы видим при инерционном типе вокализации, наводит на мысль, что в последнем случае акустическая продукция может быть результатом автономной работы дыхательной мускулатуры и мышц сиринкса.

По таким показателям как бедность репертуара нот и монотонность их следования эти последовательности звуков укладываются в стандартный тип так называемого сериального поведения. Для него характерна ярко выраженная инерционность: стремление животного повторять однотипные действия до тех пор, пока не произойдет смена внутреннего настроения<sup>51</sup>.

Этот тип поведения может служить хорошим примером процесса самоорганизации. Для некоторых таких процессов характерна смена относительно устойчивого поведения (например, с предсказуемыми циклическими колебаниями) с периодами неустойчивости, когда поведение меняется непредсказуемо. Первый из этих двух режимов можно отождествить с инерционными фазами в пении камышовки барсучка, а второй — с инновационными. Иными словами, мы приходим к выводу, что песня самцов этого вида птиц представляет собой спонтанный самоорганизующийся процесс, а не механическое развертывание заранее заданной программы.

Важной особенностью песен камышовки барсучка, как и ряда других видов, изученных в этом отношении, оказывается сочетание

---

<sup>50</sup> Fee et al. 1998.

<sup>51</sup> Непомнящих 2002.

непредсказуемости (отсутствие устойчивых сочетаний в использовании разных типов нот) и некоторой упорядоченности (определенная предсказуемость чередования серий, состоящие из нот разных типов в инерционных фазах пения). Именно такие системы, в которых регулярность соседствует со случайностью, интуитивно воспринимаются как структурно сложные<sup>52</sup>. Непредсказуемость (случайность) желательна с точки зрения разнообразия, поддержание которого в каждой конкретной песне барсучка выглядит как важнейшая функция «вокальной гимнастики» поющего самца<sup>53</sup> (термин заимствован из работы: Goller 1998). Что же касается упорядоченности, то она диктуется немногими видоспецифичными правилами построения песни.

Эти правила можно уподобить принципам синтаксиса, используемым в том или ином жанре музыки. Именно благодаря их существованию даже компьютеру доступно «сочинение» музыки из заданного ему набора единиц разного уровня (нот, аккордов, каденций, тем). В такой «стохастической» (случайной) музыке единицы подобного рода выстраиваются в соответствии с правилами музыкального синтаксиса. Как указывает Дж. Пирс, еще Моцарт составил перечень определенным образом пронумерованных музыкальных тактов и нескольких простых правил их соединения. «И если в соответствии с этими правилами соединять случайно выбранные (хотя бы бросая для этого кости) такты, то даже полный профан сможет «сочинить» почти неограниченное число маленьких вальсов, которые звучат как нечто вроде своеобразного «неорганизованного» Моцарта»<sup>54</sup>.

На наш взгляд, песня барсучка в плане своей структуры обнаруживает близкую аналогию со случайной музыкой. То же можно сказать о песнях других видов птиц, обладающих достаточно дифференцированным набором базовых акустических элементов. Среди таких видов, как уже было сказано, наиболее полно изучено песенное поведение южного соловья<sup>55</sup>.

*Роль памяти в организации песенного поведения.* Песенное поведение южного соловья и камышовки барсучка базируется на совершен-

---

<sup>52</sup> Adami, Cerf 2000.

<sup>53</sup> Термин заимствован из работы: Goller 1998.

<sup>54</sup> Пирс 1967: 297.

<sup>55</sup> Панов и др. 1978; Todt, Hultsch 1998.

но различных принципах. У первого вида в структуре вокализации обнаружено, как минимум, пять соподчиненных уровней иерархии. Частотно модулированные ноты (нередко — с причудливым характером огибающей и с обертонами), число которых в видовом репертуаре превышает одну тысячу, складываются в гомотипические<sup>56</sup> кластеры («фигуры»). Несколько фигур образуют стереотипную песню, включающую в себя до двадцати нот с широко варьирующими акустическими характеристиками. Структурные особенности таких песен, число которых в репертуаре самца может превышать 200, заучиваются самцом на протяжении первого года его жизни. В период обучения несколько песен (2—4) запоминаются в ассоциативной связи друг с другом, формируя в памяти так называемые «упаковки»<sup>57</sup>. Несколько таких кластеров, в свою очередь, формируют комплексы, именуемые «контекстными группами». Вполне очевидно, что два обстоятельства — именно, иерархия ассоциативных связей между песнями и их заученный, стереотипный характер — позволяют соловью оперативно управляться при пении с колоссальным объемом хранимых в памяти акустических структур.

Песенное поведение камышовки барсучка организовано совершенно иначе. В песне этого вида обнаруживаются, на наш взгляд, всего лишь два уровня иерархии: уровень нот и уровень гомотипических серий. Вопрос о том, как именно самец барсучка оперирует с разнообразием доступного ему акустического материала, остается, таким образом, открытым. Совершенно очевидно, что механизмы иерархически организованной памяти, обнаруженные у южного соловья, не могут функционировать у изученного нами вида и прочих пернатых, которые сходны с ним по типу организации песни.

*Об эволюции песенных конструкций.* В связи со сказанным позволено высказать несколько соображений о возможных путях эволюционных преобразований в структуре песен в семействе славковых *Sylviidae*, к которому принадлежит камышовка барсучок. В начале ряда мы поместим песни, состоящие из ритмичного, монотонного повторения одной и той же посылки, не подверженной ни малейшим вариациям (сверчки рода *Locustella*, пестрогрудки рода *Bradypterus*,

<sup>56</sup> Построенные из идентичных элементов.

<sup>57</sup> Todt, Hultsch 1998.

короткохвостка *Urosphena squameiceps*). Не исключено, что в вокализации этого типа жесткий машинный ритм «стрекотания» удерживается благодаря работе неких мотонейронов, обладающих пейсмекерными свойствами. Подобного рода ритмика наблюдается и у камышовки барсучка при воспроизведении самцом плотных пачек широкополосных и тоновых посылок. Однако разнообразие, привносимое в песню этого вида за счет периодической смены нот, позволяет рассматривать структуру в целом как переходную стадию от песен типа монотонного стрекотания к двум другим песенным структурам. Мы имеем в виду, во-первых, песни «коленами», где серии, построенные из однотипных нот, различаются по акустическим параметрам этих исходных элементов, отделены друг от друга продолжительными паузами (например, у толстоклювой пеночки *Herbivocula schwarzi*). Во-вторых, богатые имитациями импровизационные песни того типа, что свойственны, например, садовой камышовке, *Acrocephalus dumetorum*. Подчеркнем, что этот ряд построен вне связи с вектором возможных эволюционных преобразований, но представляет собой чисто гипотетический структурный («морфологический») ряд, который говорит лишь о том, как, в принципе, мог бы идти процесс преобразований.

*Об информационном содержании акустических сигналов птиц.* Учитывая богатое разнообразие вокализации многих видов пернатых, можно было бы предположить, что они в состоянии транслировать конспецификам достаточно содержательные сообщения. Однако непрекращающиеся попытки подтвердить эту мысль на поверку оказываются тщетными. Так, по мнению У. Фитча, создается впечатление, что «поиски каких-либо сложностей в коммуникации животных вышли, по всей видимости, на плато». «Животные — продолжает автор, — обладают весьма богатым внутренним миром и в то же время на удивление малой способностью выразить то, что у них в голове, в форме коммуникативных сигналов»<sup>58</sup>.

Детальный анализ акустических репертуаров птиц показывает, что задача разбиение его на некие структурно устойчивые сигналы — задача весьма неблагоприятная. По сути дела, перед нами почти идеальный континуум (рис. 6.10). В результате то, что называют «сигналами», несущими то или иное значение для конспецификов — это, по

<sup>58</sup> Фитч 2013: 176—177.

сути дела, не более чем виртуальные сущности. Почти каждый искусственно выделенный фрагмент репертуара может использоваться особью-отправителем в столь широком спектре контекстов, что лишается какой-либо конкретной ситуационно специфичности (табл. 6.1).

Такого рода инвариантность большинства сигнальных средств обычно склонны называть «полифункциональностью» (что попросту означает «многозначность»)<sup>59</sup>. Я же прихожу к выводу, что в отношении подавляющего большинства (возможно, всех без исключения) акустических структур более уместно понятие «вырожденность», которое подчеркивает идею полного отсутствия в них какого-либо устойчивого семантического содержания. То, что можно условно назвать «значением» сигнала для социального партнера, приобретает лишь в конкретном пространственно-временном контексте (например, во взаимодействиях, привязанных к центрам социальной активности коммуникантов). Иными словами, обмен сигналами идет по принципу «проб и ошибок». Понятно поэтому, что достижение результата требует колоссальной избыточности в трансляции сигналов, как мы видели это при описании циклов пения. Эта тема слишком обширна, чтобы здесь останавливаться на ней в деталях. Моя точка зрения подробнейшим образом аргументирована в ряде других работ<sup>60</sup>.

В этой связи достоин удивления тот факт, что с использованием изощренного акустического оснащения птицы не получают каких-либо существенных преимуществ в сфере коммуникации по сравнению, например, с бесхвостыми амфибиями, располагающими в этом отношении гораздо более скромными средствами. А ящерицы, например, ни в чем не уступают в своем биологическом успехе тем и другим, несмотря на то, что полностью лишены голоса. Во все случаях жизненно важные задачи сводятся, по сути дела, к тому, чтобы обозначить место своего присутствия<sup>61</sup> ради охраны индивидуального жизненного пространства, защитить его границы от посягательств соперников и конкурентов и привлечь сюда особь противоположного пола в целях успешного продолжения рода. О том же шла

---

<sup>59</sup> См., например, Beer 1975.

<sup>60</sup> Например, Панов 1978/2009; Панов, 2012.

<sup>61</sup> Крупный немецкий орнитолог О. Хейнрот, один из основателей этологии, писал, что «значение» крика петуха можно расшифровывать единственным образом: «Здесь есть петух» (Хейнрот 1947).



речь в начале главы 1, где я анализировал звуковой репертуар желтобрюхого сурка.

Все это можно осуществить с помощью минимального набора средств, вне зависимости о того, насколько они дифференцированы в структурном отношении. «Сложная» песня соловья не дает ему здесь никаких преимуществ перед, скажем, желтой трясогузкой, песня которой состоит всего лишь из одной-двух коротких нот (видео 29). На это обратил внимание еще А. С. Пушкин, когда писал следующие строки:

В лесах, во мраке ночи праздной,  
Весны певец разнообразный  
Урчит, и свищет, и гремит;  
Но бестолковая кукушка,  
Самолюбивая болтушка,  
Одно ку-ку свое твердит...

Все это заставляет прийти к парадоксальному выводу. Материалы этой и предыдущих глав, наводят, как будто бы, на мысль, кажущуюся самоочевидной — именно, что в процессе эволюции наблюдается явный прогресс в усложнении средств самовыражения у животных. Так, аппараты звукоизлучения у бесхвостых амфибий бесспорно более «совершенны», чем у рыб, а у птиц еще лучше отработаны, чем у амфибий. Вместе с тем, все это никак не сказывается на прогрессе процессов коммуникации, как таковых, поскольку само смысловое содержание сообщений остается, по сути дела одним и тем же, обеспечивая потребности наиболее кардинальных потребностей животных, необходимых для выживания вида.

Я склонен объяснять это таким образом, что органическая эволюция есть, прежде всего, имманентный процесс увеличения разнообразия. Здесь уместно вспомнит слова следующее замечание В. Коннера: «Совки (ночные бабочки. — *Е. Н.*) ведут себя как типичные оппортунисты, эксплуатируя [в общении друг с другом] ранее существовавшие сенсорные системы»<sup>62</sup>. Эту мысль следует расширить, сказав, что системы генерации акустических сигналов во всех рассмотренных группах животных, формируются автоматически (по принципу самоорганизации и саморазвития систем) на базе тех кардинальных

---

<sup>62</sup> Conner 1999: 1719.

особенностей морфологии и физиологии данного вида, которые обеспечивают каждой особи саму возможность выживания. Здесь прежде всего следует назвать особенности систем дыхания, а у птиц, к тому же, способность к активному полету. Можно думать, что именно высокая подвижность птиц привела к необходимости формирования у них акустических систем с дальним радиусом действия.

Этим положениям противоречат упорные попытки многих биологов найти какие-либо рациональные объяснения такому, например, факту, что у одних видов птиц песни «сложнее» (или, строго говоря, производят большее эстетическое впечатление на наблюдателя), по сравнению с другими видами. На этой почве в последние десятилетия идет активное возрождение натурфилософских взглядов Ч. Дарвина, полагавшего, к примеру, что в эволюции движущим фактором усложнения песен самцов были своего рода эстетические запросы самок, выбиравших в качестве половых партнеров самых лучших певцов. Развернутую критику этих воззрений, очевидно антропоморфического характера, можно найти в другой моей работе<sup>63</sup>.

## Млекопитающие

Окончательное завоевание Земли тетраподами могло свершиться благодаря тем коренным преобразованиям в наиболее кардинальных особенностях общего плана строения и физиологии выходцев на сушу, которые позволили им полностью порвать с зависимостью от водной среды в процессах воспроизведения потомства. Этого не удалось сделать амфибиям, для которых вода остается необходимым условием для развития яиц, а также на ранних стадиях существования личинок-головастиков, дышащих, наподобие рыб, жабрами. Эти земноводные относятся к категории так называемых *анамний*. В отличие от них, у *амниот* (куда относятся рептилии, птицы и млекопитающие) эмбрион, развивающийся в яйце, заключен в эластичную оболочку (амнион), внутри которой зародыш погружен в жидкость. Все это дает ему возможность осуществлять кислородный обмен с внешней средой и снижать энергетические затраты на развитие. Мембраны амниона выполняют названную функцию в яйцах рептилий и птиц, заключен-

---

<sup>63</sup> Книга готовится к печати: *Панов Е. Н.* Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания.

ных в плотную скорлупу, а у млекопитающих они служат дополнительной защитой эмбриона в утробе матери.

Организмы с признаками строения, характерными для амниот, известны палеонтологам с каменноугольного периода (примерно 340 млн лет назад). Считается, что, возникнув в качестве эволюционно продвинутых амфибий, амниоты вскоре расщепилась на две ветви. Одна из них получила название завроморф (от греческого слова *sauros* — ящер). Она затем воплотилась во все многообразие как ныне живущих рептилий (черепахи, змеи, ящерицы, крокодилы) так и вымерших динозавров, а также птиц. Другая ветвь — тероморфы (от греческого *therion* — зверь) дала начало млекопитающим<sup>64</sup>.

Первые млекопитающие с полным набором свойственных им черт известны с позднего триаса (около 225 млн лет назад.). Важно заметить мимоходом, что млекопитающие появились на Земле одновременно с динозаврами и сосуществовали затем с ними на протяжении не менее 120 млн лет. Более того, известные сегодня виды мезозойских млекопитающих численно превосходят разнообразие тогдашних динозавров<sup>65</sup>.

*Система дыхания и голосовой аппарат.* Как мы видели ранее, способности вокализации у всех тетрапод, обладающих голосом, теснейшим образом связаны с механизмами их дыхания. Более того, генерацию звуков можно рассматривать в качестве вторичной производной от самой возможности дышать воздухом. У млекопитающих, в отличие от бесхвостых амфибий и птиц, порождение звука происходит наиболее простым и естественным образом. При спокойном дыхании, воздух поступает в легкие через ноздри и рот, а на стадии выдоха его струя, за счет пассивного сокращения эластичных стенок легких, движется по трахее наружу. В момент вокализации выдох становится более интенсивным. При этом струя воздуха достигает гортани, которой заканчивается трахея. Проходя с силой через просвет гортани, воздух заставляет вибрировать лежащие здесь голосовые связки. Так рождается звук основной, несущей частоты, параметры которого

---

<sup>64</sup> Еськов 2004.

<sup>65</sup> Еськов 2008: 191. Как пишет этот автор, млекопитающие тех эпох были существами небольшими по размеру и «вышли в крупный размерный класс только в эоцене», то есть примерно 140 млн лет спустя).

затем претерпевают дальнейшие изменения в вышележащих отделах голосового тракта — в глотке, ротовой и носовой полостях. Значительная часть таких изменений обязана произвольным колебаниям структур, находящихся просвете этих полостей. За счет этого несущая частота обогащается дополнительными частотами — так называемыми *гармониками*. В то же время другие параметры звука могут регулироваться животным активно, например, путем изменений им объема своей ротовой полости и положения языка. Таким путем усиливается резонанс некой определенной зоны частотного спектра. Эти акцентуруемые частоты, определяющие сущностные характеристики данного типа сигнала и отличающие его от прочих, с иными функциональными значениями, именуются формантами (см. рис. 8.2 в следующей главе).

Так происходит генерация звука на выдохе. Следует заметить, что максимальной силы сила звук может достигнуть при этом, если он воспроизводится через рот. Этому способствует механизм перекрывания прохода из глотки в носовую полость. Это происходит за счет того, что мягкие ткани так называемой «занавески», которая служит задним продолжением твердого нёба, опускается и тем самым не позволяет струе воздуха проходить в полость носа<sup>66</sup>.

Помимо этого наиболее распространенного у млекопитающих способа генерации звуков известны и другие, в частности, на вдохе. А ревуший осел-самец использует оба эти механизма. Животное ритмично чередует в быстром темпе звуки, производимые при выдохе, с другими, следующими при вдохе и звучащими наподобие одышки запыхавшегося человека. Можно было бы упомянуть и другие способы порождения звуков млекопитающими. Например, возможно произнесение своего рода щелчков за счет снижения давления воздуха в полости рта, либо чмоканья губами.

Принципиально иным образом устроен голосовой аппарат так называемых зубатых китов, куда относятся около 70 видов, в том числе дельфины, косатка и белуха<sup>67</sup>. Предки китов стали постепенно возвращаться в воду в период, охвативший эоцен и олигоцен, примерно

---

<sup>66</sup> Фитч 2013: 349.

<sup>67</sup> Всего группа объединяет 9 семейств с примерно 70 видами. Одно из семейств, Кашалотовые — *Physeteridae* включает в себя три сильно уклоняющихся вида.

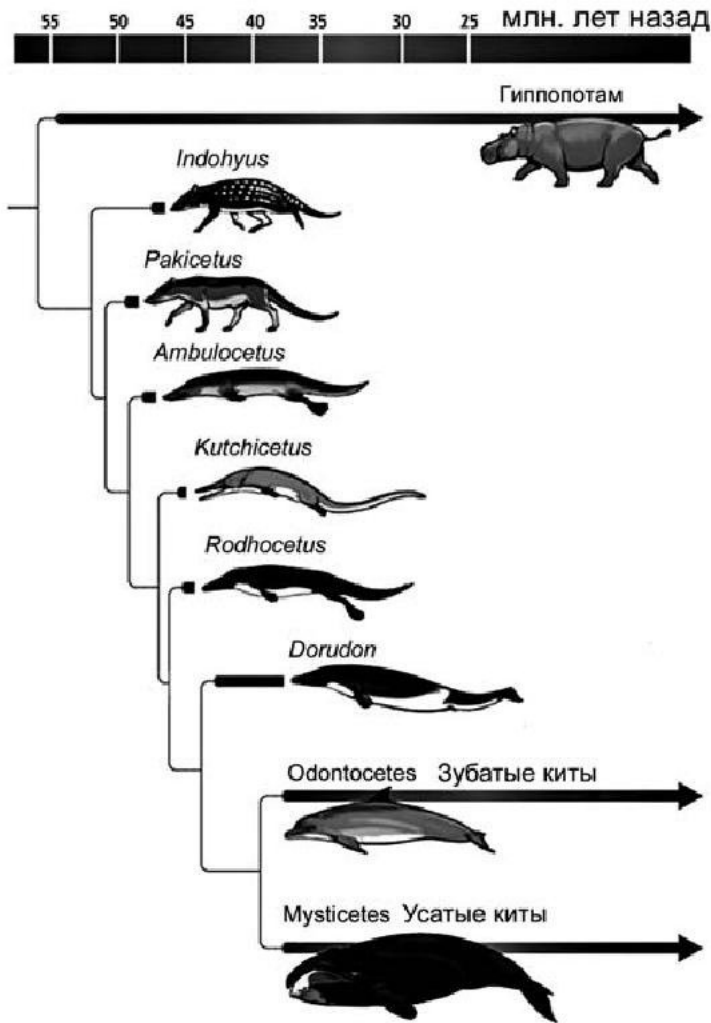


Рис. 7.10. Филогения китов. Из: [http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/evograms\\_03](http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/evograms_03), упрощенно

от 55 до 23 млн лет назад. Сначала это были типичные травоядные четвероногие, которые осваивали мелководья пресноводных водоемов и вели образ жизни земноводных животных (рис. 7.10). Позже около 30 видов освоили океанские глубины и дали начало двум большим группам — усатых и зубатых китов, разошедшимся около 35 млн. лет назад<sup>68</sup>. Уникален голосовой аппарат у представителей второй из этих групп. Он сформировался в соответствии с требованиями подводной вокализации и ориентации в местообитаниях с ограниченной види-

<sup>68</sup> O' Leary, Uhen 1999.

мостью — особенно на больших глубинах и в темное время суток. Это последнее обстоятельство привело к формированию звуковой эхолокации, с помощью которой пространство сканируется ультразвуками с частотами до 200 кГц. Некоторые авторы полагают, что именно становление такого поведения, требующего обработки весьма сложной информации о топологических аспектах внешнего окружения, способствовало развитию весьма крупного мозга, который по своим относительным размерам превосходит величину этого органа у человека<sup>69</sup>.

Один из обычных обитателей северных морей — дельфин, названный белухой за свою почти белую, со слабым желтоватым оттенком окраску, замечателен разнообразием издаваемых им звуков. Они напоминают хрюканье моржа, рев быка, глухие стоны, пронзительный женский крик, отдаленный хор детских голосов, флейтовые ноты, трели певчих птиц. Недаром животное получило у английских моряков прозвище «морской канарейки». Трудно было представить себе, что столь разнообразная вокализация производится совершенно иными структурами, нежели у всех прочих млекопитающих, именно голосовыми связками гортани.

Между тем, коллектив исследователей во главе с К. Норрисом<sup>70</sup> заподозрил, что звуки зубатых китов имеют принципиально иное происхождение. И действительно, анатомы обнаружили в голове всех изученных видов зубатых китов сложнейшие структуры, не имеющие аналогов в других группах млекопитающих (рис. 7.11). Это целая система сообщающихся друг с другом воздушных полостей и клапа-

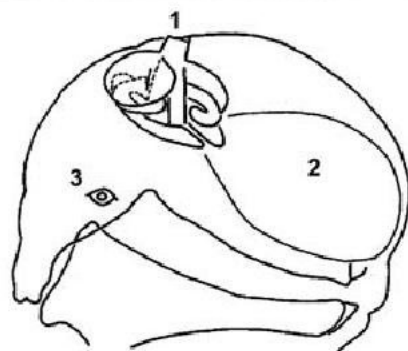


Рис. 7.11. Голосовой аппарат белухи *Delphinapterus leucas*. 1 — дыхало, 2 — акустическая линза, 3 — глаз. Из: Cranford et al. 1996

<sup>69</sup> Marino et al. 2004.

<sup>70</sup> См., например, Norris et al. 1966.

нов, открывающихся и закрывающихся в определенном порядке во время движения воздуха по лабиринту этих полостей.

Наподобие того, что мы видели у бесхвостых амфибий, генерация звуков определяется перепадами давления воздуха *в замкнутом пространстве*. Отличие состоит в том, что у дельфинов компрессия воздуха в системе прогрессивно нарастает и, достигает максимума в тот момент, когда мощный выброс газа из гортани приводит к излучению порции акустической энергии в виде ультразвукового импульса<sup>71</sup>. Но звук не может излучаться вовне через дыхало на темени, которое, хотя и сообщается с системой мешков, но сомкнуто во время пребывания животного под водой<sup>72</sup>. Не существует также прохода наружу через ноздри, которые отнесены далеко назад от рыла и скрыты в полости черепа. Поскольку система носовых воздушных мешков не сообщается с ротовой полостью, звук не может поступать вовне и через рот. Вместо этого акустические колебания отражаются от вогнутой передней поверхности черепа, перед которой располагается обширная жировая подушка. Эти два образования (кости черепа и опирающаяся на них спереди жировая подушка) выполняют роль акустической линзы.<sup>73</sup>

Первоначально ряд авторов предложили подразделить звуки, издаваемые дельфином афалиной *Tursiops truncatus* на «эхолокационные» и «коммуникативные»<sup>74</sup>. Первые — это ультразвуковые щелчки с очень высокой частотой (170—200 кГц<sup>1</sup>). Среди вторых чаще всего рассматривались свисты. Однако удалось установить, что те и другие могут произноситься одновременно, будучи генерируемы разными фрагментами описанного выше «носового аппарата», локализованными, соответственно, в правой и левой половинах головы. Дело в том, что этот орган парный, причем в его строении обычно наблюдается асимметрия: слагающие его структуры обычно обладают несколько меньшими размерами в левой части головы, по сравнению с находящимися справа.

---

<sup>71</sup> Jensen 2011.

<sup>72</sup> Через дыхало воздух попадает через трахею в легкие при коротком акте вдоха и выпускает газы наружу при выдохе. См., например, Irving et al. 1941.

<sup>73</sup> Череп китов дает нам пример перестройки взаиморасположения и конструкции костей, совершенно не свойственных прочим млекопитающим.

<sup>74</sup> См., например, Lilly, Miller 1961.

Далеко не все исследователи охотно согласились с тем, что звуки иные, чем эхолокационные щелчки (например, свисты), воспроизводятся описанным носовым аппаратом. Они настаивали на идее, согласно которой их генерация основана, как и у прочих млекопитающих, на вибрациях голосовых связок гортани. Эта дискуссия продолжалась на протяжении нескольких десятков лет и привела к полному поражению сторонников этой гипотезы<sup>75</sup>.

*Репертуар звуковых сигналов (на примере дельфинов).* Среди звуков, издаваемых дельфином афалиной, помимо щелчков и свистов, называют также скрипы, лай, тьяканье, мяуканье, вопли, бляение, короткие сигналы типа хлопка в ладоши или выстрела и т. д. Предполагается, что все эти звуки, за исключением щелчков, выполняющих функцию эхолокационного сканирования пространства, должны использоваться, так или иначе, в качестве коммуникационных сигналов.

Группа отечественных исследователей<sup>76</sup> выделила в «словаре» афалины 7 исходных звуковых элементов сигналов (щелчок, звонкий и длительный удары, треск, рык, вой и свисты), из которых могут быть сформированы 31 конструкций более сложного состава. Последние, комбинируясь друг с другом, образуют огромное количество различных звуковых цепочек. Но если сравнить эти цифры с оценками объемов «словарей» у прочих живых существ, то мы увидим, что по разнообразию первичных элементов дельфины вполне сопоставимы с ними. Например, домашняя свинья может издавать 23, а курица — 20 несходных между собой звуков, из различных сочетаний которых рождается большое количество разнообразных акустических конструкций. А если мы вновь вспомним соловья с его бесконечно разнообразными песнями, то здесь дельфин явно не имеет никаких преимуществ по богатству своей вокализации.

Беда, однако, в том, что далеко не ясно, как именно все эти «сигналы» используются афалинами в коммуникативном процессе. Как правило, ни один из них не связан сколько-нибудь однозначно с той или иной конкретной ситуацией. Например, лай, по мнению одних ученых, используется самцом, готовым к размножению и стремящимся войти в контакт с самкой. Но точно такой же звук можно слышать у

---

<sup>75</sup> Cranford 2000.

<sup>76</sup> Марков и др. 1974.



молодого неполовозрелого дельфиненка-самца, когда он только начинает проявлять неподобающий ему половой интерес к своей матери. Некоторые наблюдатели считают, что афалина нередко лает, находясь в спокойном состоянии. С другой стороны, при ухаживании самца за самкой и даже при спаривании зачастую слышен скрип, который принято рассматривать скорее в качестве локационного сигнала.

Звук наподобие хлопка в ладоши принято считать сигналом угрозы или предупреждения, который особи, занимающие высокое место в системе социальной иерархии, адресуют своим менее авторитетным компаньонам. Однако есть указание на то, что тот же звук дельфины издают в момент кормления их рыбой, причем одновременно с локационными щелчками и скрипами. Наиболее разнообразны ситуации, в которых можно слышать всевозможные свисты. Ими обмениваются дельфины, плывущие компактной стаей — как при отсутствии каких-либо явных внешних раздражителей, так и в состоянии возбуждения. В опытах американского ученого Дж. Дреера множество разных свистов было зарегистрировано в стайке, члены которой проявляли явные признаки полового возбуждения<sup>77</sup>. Но те же звуки издает только что пойманный дельфин, лежащий на палубе научного судна.

К этому следует добавить, что тьяканье можно рассматривать как удлиненный лай, мяуканье — в качестве удлиненного тьяканья, а вопль или вой напоминает протяжное мяуканье. Даже если брать для подсчета «промежуточные» варианты, такие, как тьяканье и мяуканье, то число исходных акустических элементов у афалины никак не превышает пятнадцати. Кроме того, целый ряд фактов свидетельствует о том, что деление сигналов на локационные и коммуникативные слишком упрощает картину. И те и другие, как я уже упоминал, нередко подаются животными одновременно. Известный исследователь эхолокации Д. Гриффин считает, что эхолокационные щелчки могут быть задействованы в коммуникации, в самом широком смысле этого слова<sup>78</sup>. Например, для обнаружения себе подобных в условиях плохой видимости. Учитывая совершенство локационных возможностей дельфинов и многообразие условий, в которых используется эхолока-

---

<sup>77</sup> Dreher 1966.

<sup>78</sup> Griffin 1995.

ция, можно допустить также использование в этом процессе сигналов иных, чем наиболее высокочастотные щелчки и скрипы.

Столкнувшись со всеми этими неясностями и противоречиями в толкованиях биологической значимости разнообразнейших звуков афалины, ученые оказались в тупике. Из него их попытался вывести американский исследователь Дж. Лилли, известный своими работами в области нейрофизиологии и психиатрии. Увязав в общую картину такие свойства дельфинов, как крупные размеры их мозга с обилием сложных извилин в его коре, способность к быстрой дрессировке, незлобивость в отношении к человеку, а также разнообразие вокализации и умение имитировать обрывки человеческой речи, он высказал в 1962 г. он мысль о возможности существования на нашей планете подлинно интеллектуального «гомоида», сопоставимого с человеком по уровню своего умственного развития. Но отсюда следовало, что дельфины могут обладать и языком, подобным человеческому<sup>79</sup>.

«Возможно, — писал Дж. Лилли в своей первой книге о дельфине афалине, — что весь накопленный опыт передается у дельфинов примерно так же, как передавались знания у примитивных человеческих племен, — через длинные народные сказания и легенды, передаваемые изустно от одного поколения к другому, которое в свою очередь запоминало их и передавало дальше». У человека, продолжает автор, для этой цели созданы письменность и книгопечатание. «Дельфинам же приходится все хранить в памяти, поскольку у них нет ни библиотек, ни картотек, ни языка (в частности, языка символов), кроме, возможно, звукового»<sup>80</sup>.

Поразительно то, что эта абсурдная гипотеза не только не была отвергнута с порога, но повлекла за собой в последующие 10—15 лет немало исследований, направленных на поиски так называемого «языка» дельфинов. К счастью, не все специалисты поддались желанию участвовать в этой весьма сомнительной деятельности, имевшей целью расшифровывать «словесное значение» звуков, производимых дельфинами. Так, известный французский физиолог, этолог и лингвист Р. Бюснель писал: «В строгом научном смысле мы должны согласиться с тем, что нам по сей день неизвестно, как интерпретировать единичные акустические сигналы, издаваемые дельфинами.

<sup>79</sup> Lilly 1967; см. также Лилли 1965.

<sup>80</sup> Ibid.

Совершенно неоправданно приписывать этим животным обладание языком — в свете того факта, что у нас нет ясного представления о величине их словаря (если таковой имеется), так же как и о сущности сигналов, которыми они пользуются»<sup>81</sup>.

Здесь мы сталкиваемся с теми же самыми явлениями, о которых речь шла совсем недавно в отношении сложных акустических репертуаров птиц. Как и там, задача разбиение репертуара на некие структурно устойчивые отдельные оказывается практически невыполнимой. Именно это мы обнаруживаем при попытках анализа вокализации дельфинов. По сути дела, и здесь перед нами почти идеальный континуум. Почти каждый искусственно выделенный наблюдателем фрагмент репертуара может использоваться особью-отправителем в столь широком спектре контекстов, что лишается какой-либо конкретной ситуационной специфичности. Короче говоря, сигналы дельфинов, которым, по аналогии со словами и фразами нашего языка, пытаются приписать некое конкретное «значение», в реальности оказываются вырожденными, виртуальными сущностями, лишенными сколько-нибудь определенного семантического содержания. При их использовании в общении между особями адекватный биологический результат достигается по методу проб и ошибок. А ошибки при этом — это скорее норма, чем исключение, так что процесс коммуникации оказывается в высшей степени избыточным в плане излишней траты времени и энергетических ресурсов.

*Акустические репертуары других млекопитающих.* Здесь мы находим все градации от репертуаров, построенных из очень небольшого количества звуков, до таких, которые могут кое-кому показаться поистине необозримыми. К первой категории относятся акустические системы многих грызунов. Так, у южноамериканского вида, известного под названием туко-туко (*Ctenomys talarum*), который ведет преимущественно подземный, одиночный образ жизни, описаны всего лишь 4 вокальных сигнала и еще один механический звук, производимый трением зубов верхней челюсти о зубы нижней. Большинство звуков носят шумовой характер с доминантными частотами 0.2—0.4 кГц, и

---

<sup>81</sup> Busnel 1966. Подробнее о том, как этот миф пал под напором тщательных экспериментальных исследований см. Панов 2005/2011: глава 8.

лишь один, издаваемый готовыми к спариванию самками, представлен тональными посылками<sup>82</sup>.

У ряда других одиночных видов из отряда грызунов, которые по образу жизни сходны с туко-туко, набор акустических сигналов ненамного больше: их 3 у гребнемыши *Stenomys pearsoni* и 6 — у слепыша *Spalax ehrenbergi*. Несколько богаче акустические репертуары у видов сходного экологического облика, но приверженных общественному образу жизни: 9 у куро-куро *Scalacopus cyanus*, 12 — у голого землекопа *Heterocephalus glaber* и 13 — у одного из представителей рода пескороев *Cryptomys*<sup>83</sup>.

Дельфины дают нам пример другой крайности. Но они в этом смысле совсем не одиноки. Так, на лингвиста Б. Ричмана сильное впечатление произвело многообразие и богатство вокализации обезьян гелад *Theropithecus gelada*, большие стада которых (до 300 особей) можно наблюдать в момент их кормления травой в саваннах плоскогорий. Эфиопии. Этот автор пишет: «Обилие звуков и спектр их вариаций в вокальном репертуаре гелад поистине поразительны. Почти все контакты между особями ... сопровождаются богатейшей вокализацией. Это случается всякий раз, как два индивида сближаются или расходятся, проходят мимо друг друга, начинают или заканчивают сессию аллогрумминга, угрожают особи, оказавшейся слишком близко, просят поддержки или ободрения, и так далее. Высота звуков варьирует от фальцета до той, что характерна для разговора людей, и до хрипения, типичного для некоторых павианов рода *Papio*. Можно слышать гнусавые хрюкания; протяженные сложно организованные мелодичные звуки, голоса напряженные и приглушенные и многое другое. Разнообразие касается не столько индивидуализации звуковых посылок, сколько ритмики и мелодической организации вокальных конструкций. Ритм может быть быстрым, замедленным, типа стаккато, скользящим, с ударением на начальном либо на конечном фрагменте. Возможны мелодии с равномерно распределенными музыкальными интервалами, покрывающие две или три октавы и другого характера — с повышением или понижением музыкального тона и с точным повторением про-

---

<sup>82</sup> Schleich, Busch 2002.

<sup>83</sup> Ibid.

изнесенных ранее тонов. Вопрос состоит в том, как объяснить такое богатство вокализации»<sup>84</sup>.

Ричман почти не касается вопроса семантики вокальных сигналов. Из тех десяти их типов, которые, по его словам, функцию которых можно установить на основе ответных реакций со стороны особей-реципиентов, только четырем придана функциональная окраска (выпрашивание, наступательная и «защитная» угроза, тревога). Автора интересовали главным образом те механизмы, которые обеспечивают согласованность вокализации коммуникантов при обмене ими акустическими сигналами. Например, каким образом один из них начинает свою партию, словно бы предвидя старт вокализации партнера. По мнению Ричмана, «...гелады обладают способностью угадывать намерения “собеседника”». Он пишет: «Индивидуальные звуки выглядят так, словно ответ на них предопределен их восприятием геладками в качестве неких реальных сущностей, надежно отличаемых каждым индивидом от всех прочих сигналов»<sup>85</sup>. При этом каждый из коммуникантов осуществляет, по мнению автора, точный контроль над временными параметрами своей собственной вокализации»<sup>86</sup>.

Несколько позже система вокализации у гелад была детальнейшим образом изучена группой немецких зоологов-профессионалов<sup>87</sup>. В обширном списке источников, цитируемых этими авторами, присутствуют ссылки на все работы Ричмана, но в статье ни словом не упомянуто «своеобразие» вокализации вида, которое выглядело столь поразительным с точки зрения лингвиста. В вокализации гелад не удалось обнаружить каких-либо принципиальных отличий от того, что известно в этом плане для других видов марышковых обезьян (роды *Papio* и *Macaca*). В работе, о которой идет речь, приведен каталог из 22 вокальных сигналов, с подробнейшим описанием ситуаций, в которых они используются. Но если, по Ричману, разные звуки связаны друг с другом постепенными переходами, то в работе Эйч с соавторами *все они без исключения* рассматриваются в качестве звеньев идеального континуума. К этому вопросу я еще вернусь позже, когда

---

<sup>84</sup> Richman 1987: 199; 1995.

<sup>85</sup> Ibid: 203.

<sup>86</sup> Ibid: 569.

<sup>87</sup> Aich et al. 1990.

речь пойдет о вокальном репертуаре шимпанзе — того нашего самого близкого родича из мира животных.

### **Общие черты в акустическом поведении млекопитающих и птиц**

Наиболее характерной особенностью вокализации птиц считают их способность подражать звукам из внешнего окружения и включать их в качестве составных элементов в свой индивидуальный репертуар. На этой способности основано формирование видоспецифической песни в онтогенезе особи, явление имитации голосов других животных и, в значительной степени, существование локальных диалектов. До недавнего времени считали, что такого рода имитативное поведение свойственно, помимо птиц, только человеку. Именно обладание этим качеством позволяет ребенку осваивать все богатство данного национального языка.

До недавнего времени способность к имитации звуков не была обнаружена ни у одного вида млекопитающих, за исключением *Homo sapiens*. Было твердо установлено, в частности, что ей, вопреки вполне обоснованным ожиданиям, не обладают ни в малейшей степени даже наши родичи приматы, в том числе и ближайший к нам вид — шимпанзе.

Несколько десятилетий назад у зоологов зародилось подозрение, что среди млекопитающих все же существуют виды, акустическое поведение которых может иметь нечто общее с тем, что мы видим у птиц. Причиной этому послужило обнаружение изошренных форм вокализации, внешне весьма сходных с пением птиц, у животных, от которых этого менее всего можно было ожидать. Ими оказались китообразные из того их подразделения, которое именуется усатыми китами. К настоящему времени из 14 их видов, подводное пение описано для шести. Сюда относятся, в частности, горбач *Megaptera novaeangliae*, гренландский кит *Balaena mysticetus*, финвал *Balaenoptera physalus* и синий кит *B. musculus*<sup>88</sup>.

Наиболее полными сведениями мы располагаем сегодня в отношении акустического поведения горбача. Песня самца представляет собой длинную последовательность фрагментов, именуемых «тема-

<sup>88</sup> Tervo et al. 2011; о вокализации синего кита см. Oleson et al. 2007.

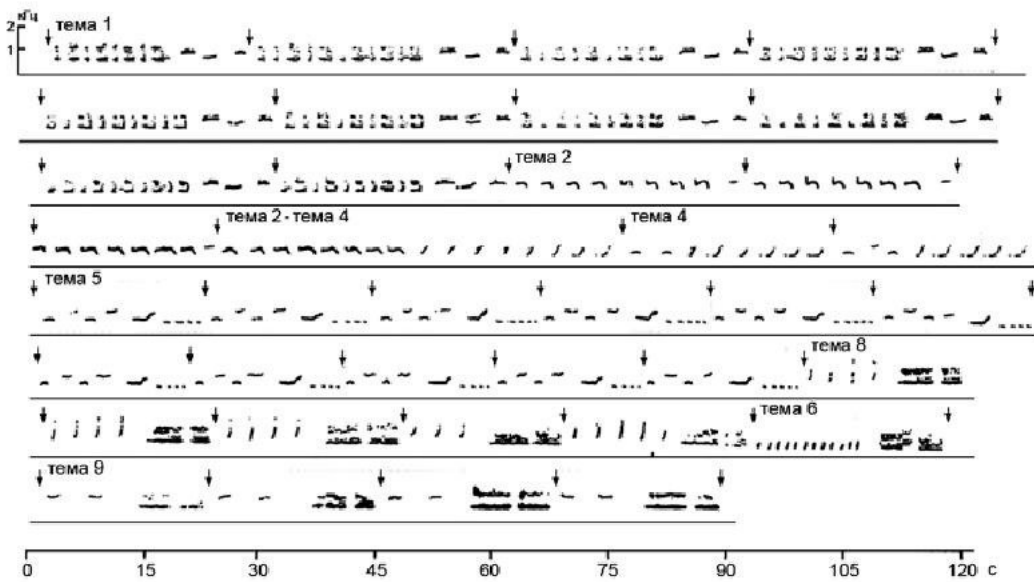


Рис. 7.12. Песня горбача *Megaptera novaeangliae*. Стрелками показаны границы между повторяющимися конструкциями. Из: Guinee, Payne 1988

ми». Каждая тема представляет собой стереотипный набор коротких звуков, повторяемый несколько раз подряд, после чего сменяется многократным дублированием иной стереотипной комбинации, и так много раз подряд (рис. 7.12). Каждая песня может длиться от 6 до 35 мин. А последовательность из многих песен (то, что в отношении птиц именуется «песенным циклом») охватывает подчас до 22 часов<sup>89</sup>. Область частотного спектра лежит в пределах от 130 до 3000 Гц. Многие элементарные звуки имеют гармоническую природу, а особенностям их частотной и амплитудной модуляции иногда придают значение «интонационной окраски» сигнала<sup>90</sup>.

Эти вокальные упражнения удивительным образом напоминают характер пения тех видов птиц, песенные циклы которых построены по принципу «периодической вариативности». Напомню, что у них песенный цикл слагается из серий, каждая из которых представляет собой многократное повторение одной и той же песни (AAAA-ABBBB...). Очевидно, в обоих случаях перед нами нечто, фигурально обозначенное словосочетанием «вокальная гимнастика», которое

<sup>89</sup> Tervo et al. 2011.

<sup>90</sup> Picot et al. 2008.

подразумевает отсутствие в проявлении этой активности какого-либо семантически содержательного начала. И в самом деле, как пишут Р. Сузуки с соавторами, вопреки четкой иерархической организации песенных структур, «совершенно очевидно, что они несут в себе очень мало содержательной информации. Оценки энтропии показывают, что ее количество составляет менее чем 1 бит в секунду»<sup>91</sup>.

Однако самый главный вопрос остается нерешенным. Действительно ли особь приобретает свою изошренную песню, обучаясь ей от конспецификов, как это происходит у птиц, а при освоении языка — у человека. Или же становление песни происходит по принципу *созревания* навыка, как это характерно для прочих форм поведения животных — например, в ходе приобретения птицами способности к полету.

Разумеется, ответы на эти вопросы невозможно, в принципе, получить в ходе экспериментов, как это было сделано в отношении птиц. Киты — животные слишком крупные, чтобы наблюдения за отдельными особями и манипуляции с ними (такие, например, как лишение особи слуха) можно было бы осуществить в достаточных масштабах в условиях неволи. Поэтому здесь приходится полагаться на косвенные данные, которые по тем же причинам добывать совсем не легко.

Известно, что песни всех самцов-горбачей в каждом данном районе тропиков, куда они мигрируют к началу сезона размножения из высоких широт с наступлением там холодов, в целом сохраняют постоянство на протяжении многих лет. Это показал, в частности, анализ 163 фонограмм, полученных у побережья Бермудских остро-

---

<sup>91</sup> Suzuki et al. 2006: 1849. Иного мнения придерживается У. Фитч (2013: 213). Он пишет: «Интересное явление в организации пения горбатого кита состоит в сходстве некоторых правил, используемых этим видом, с поэтическим творчеством человека. Речь идет о рифмах (соответствие между заключительными звуками последовательных фраз) и аллитерациях (совпадение начальных звуков). Возможно, эти правила служат китам своего рода «памятными записками, облегчающими запоминание протяженных акустических «текстов». Аналогично в некоторых человеческих культурах рифмы и аллитерации облегчают рассказчику изложение по памяти длинных поэм». Эти надуманные параллели вызывают в памяти фантастическую гипотезу Дж. Лилли о существовании у дельфинов чего-то подобного «длинным народным сказаниям и легендам».



вов в период между 1957 и 1975 годами. На протяжении каждого сезона репродукции все самцы поют более или менее одинаково. В то же время удалось установить, что характер песен заметно меняется с течением времени: выборки по разным годам могут различаться весьма существенно. Эти различия заметно превышают как степень межиндивидуальной изменчивости песен в каждом данном сезоне, так и меру несходства в этот период между песнями одного и того же самца. Авторам этого исследования не удалось предложить сколько-нибудь убедительного объяснения этому эффекту устойчивых изменений в структуре песенного поведения во времени<sup>92</sup>.

Примерно то же самое мы наблюдаем у гренландских китов. В их песнях, которые не отличаются принципиально от характерных для горбача, состав исходных элементов существенно меняется по годам — до такой степени, что каждый год в песенных конструкциях появляются новые ноты, а те, которые фиксировали в предыдущий сезон, исчезают полностью. При этом, однако, все самцы поют ту песню уникальной композиции, которая составляет норму для нынешнего сезона размножения. Авторы исследования склоняются к мысли, что становление новой песни происходит не загодя, а уже по прибытии китов в зимние места размножения. Как пишут О. Терво с соавторами, «Песня гренландских китов быстро преобразуется за счет того, что ноты, которые использовались ранее сменяются новыми, и эти новые конструкции включаются в репертуар по ходу сезона репродукции»<sup>93</sup>.

Все эти факты наводят на мысль, достоверно не подтвержденную, о возможной способности китов к быстрому вокальному обучению путем имитации. В том, что такой способностью обладают горбачи, совершенно уверены Е. Меркадо с соавторами<sup>94</sup>, хотя их убежденность в этом не подтверждена прямыми наблюдениями и основывается на хорошо известных фактах, изложенных мною выше. Иными словами, вопрос, к сожалению, остается открытым.

Более определенно о такой возможности сказано в статье Л. Ренделла и Г. Уайтхеда<sup>95</sup>, которая посвящена поведению еще одного вида китов — кашалота *Physeter macrocephalus*, относящегося на этот раз к другому подотряду китообразных, именно к китам зубатым.

<sup>92</sup> Payne, Payne 1985; Frankel 1996.

<sup>93</sup> Tervo et al. 2011.

<sup>94</sup> Mercado III et al. 2005.

<sup>95</sup> Rendell, Whitehead 2003.

Эти киты не поют. Их акустический репертуар состоит из более простых звуковых конструкций, именуемых «кодами»<sup>96</sup>. Кода представляет собой стереотипную последовательность из 3—40 широкополосных посылок общей продолжительностью менее 3 с. Сигналы используются самками, которые держатся устойчивыми группами из небольшого числа особей (обычно 10—12) и их неполовозрелых потомков<sup>97</sup>. Анализ генетической конституции членов групп указывает на то, что они являются объединениями родичей по материнской линии.

Члены группы постоянно перекликаются, причем характер этих переключек соответствует общим принципам антифонального пения<sup>98</sup>. При изучении восемнадцати таких группировок удалось описать акустическую структуру 33 типов коды. Выяснилось, что все особи, слагающие данную группировку, используют в переключках один и тот же репертуар сигналов-код, отличный от наборов звуков, свойственных каждому другому подобному коллективу. Группировки, использующие одинаковые репертуары звуков, склонны объединяться на время в более крупные коллективы. Все те из них, которым свойственно использование данного набора код, авторы называют «вокальными кланами»<sup>99</sup>. Таких кланов обнаружили пять в изученном авторами участке Тихого океана и один — в Карибском бассейне. Каждый клан включает в себя много тысяч китов, и занимает ареал площадью в тысячи километров. Авторы исследования убеждены в том, что детеныши кашалотов не только наследуют генетическую конституцию своих матерей в форме митохондриальной ДНК, но и обучаются у них деталям вокализации. Если это действительно так, то мы видим здесь близкую аналогию диалектам у птиц<sup>100</sup>.

Возможность преобразований акустических репертуаров во времени по принципу *культурной преемственности* получает определенную поддержку на основе результатов, полученных в последние годы при изучении акустического поведения другого вида зубатых китов, именно, хищного дельфина косатки *Orcinus orca*. К такому выводу

<sup>96</sup> Кода — термин, заимствованный из словаря теории музыки.

<sup>97</sup> Молодые самцы покидают материнскую группировку в возрасте около 6 лет и переходят к одиночному существованию.

<sup>98</sup> Schulz et al. 2008; аналогичную картину дают наблюдения за косатками *Orcinus orca* (Miller et al. 2004).

<sup>99</sup> О такого рода кланах у косатки *Orcinus orca* см.: Ford 1991.

<sup>100</sup> Rendell, Whitehead 2003.

склоняются Дики с соавторами<sup>101</sup>, которые на протяжении 13 лет прослеживали преобразования сигналов типа коды в двух матрилинейных группировках этого вида зубатых китов. Позже прямые наблюдения за двумя молодыми косатками, содержащимися в неволе, подтвердили способность этих животных к вокальной имитации. Так, одна из них научилась довольно точно копировать один из сигналов калифорнийского морского льва *Zalophus californianus*<sup>102</sup>

В заключение стоит сказать несколько слов о функциональном значении песен усатых китов. В местах их размножения распределение особей напоминает происходящее на токах, скажем, тетеревов или бесхвостых амфибий. Самцы-горбачи, однако, не охраняют индивидуальных участков и перемещаются достаточно широко. Для такой системы отношений предложено наименование «плавучий ток»<sup>103</sup>. Одновременно можно видеть как поющих самцов, так и молчаливых. Первые чаще тяготеют к таким временным группировкам, в которых есть самки с детенышами, но отсутствуют другие самцы. Самец обычно начинают петь лишь после того, как присоединится к такой группе. В дальнейшем самец старается держаться рядом с определенной самкой, упорно сопровождая ее. Эти самцы поют наиболее долго и интенсивно<sup>104</sup>.

Самцы не избегают друг друга, но поющий индивид прекращает пение, как только присоединится к молчаливы, одиночным в данный момент либо держащимся в составе небольшой временной группе. С другой стороны, довольно часто поющие самцы пытаются преследовать молчаливых, которые предпочитают ретироваться<sup>105</sup>. Впрочем, одиночные молчаливые самцы нередко сближаются по собственному почину с поющим в данный момент<sup>106</sup>.

Горбатые киты не образуют устойчивых брачных пар. Одна и та же самка может отдавать предпочтение нескольким самцам, держась с ними одновременно или поочередно. Точно так же ведут себя и самцы. Иными словами, на пловучем току господствуют промиску-

---

<sup>101</sup> Deecke et al. 2000.

<sup>102</sup> Foote et al. 2006.

<sup>103</sup> Clapham 1996.

<sup>104</sup> Smith et al. 2008.

<sup>105</sup> Tyack 1981.

<sup>106</sup> Darling, Bérubé 2001.

итетные половые отношения<sup>107</sup>. Конкуренция между самцами из-за доступа к самкам не выглядит чрезмерно интенсивной, а агонистические взаимодействия между претендентами возрастают в основном при повышении плотности размножающейся локальной популяции<sup>108</sup>.

В итоге можно сказать, что в пении китов нет ровно ничего такого, что функционально отличало бы их от коллективной вокализации самцов у всех прочих видов животных, размножение которых происходит в скоплениях разнополых особей на ограниченных по площади участках местности (так называемые тока).

### Акустическое поведение приматов

Отряд приматов не является, как многие думают, вершиной эволюции млекопитающих. Это древняя по происхождению, специализированная группа, характерная тем, что передние конечности, оставаясь органами локомоции, приобрели также функцию захватывания предметов и манипулирование с ними. Это обстоятельство привело к далеко идущим последствиям, став в конечном итоге предпосылкой становления «человека трудящегося»<sup>109</sup>.

Становление отряда приматов палеонтологи датируют началом кайнозойской эры (60—70 млн лет назад). В эоценовых слоях Европы и Северной Америки (около 50 млн лет и позже) обнаруживаются существа, у которых на пальцах конечностей идет смена когтей на ногти. Это было время появления так называемых полуобезьян, к которым относятся, в частности, лемуры и долгопяты.

Ныне отряд насчитывает около 200 видов. Среди настоящих обезьян выделяют две большие группы. Это, во-первых, так называемые низшие узконосые обезьяны, ареал которых ограничен преимущественно Южной Америкой. К другой эволюционной ветви относят-

---

<sup>107</sup> Baker, Herman 1984.

<sup>108</sup> Ibid.

<sup>109</sup> Или, по другому, *Homo faber* — человек творящий, то есть контролирующий свое окружение посредством использования орудий. Это понятие было использовано философом Анри Бергсоном в его работе «Творческая эволюция» (1907), где он определяет интеллект как «способность создавать искусственные объекты, в особенности инструменты для создания инструментов, и бесконечно разнообразить их производство».

ся широконосые обезьяны Старого Света. Среди них около 25 млн лет назад началось становление группы, именуемой надсемейством человекообразных обезьян (*Hominioidea*). Относящиеся сюда 6 видов неравноценны по своему эволюционному возрасту. Раньше других, 15—20 млн лет назад, от этого ствола отделились гиббоны. Несколько позже произошло отщепление от другой ветви (той что ведет к человеку) подсемейства орангутанов, из которого до современности дожил только один вид *Pongo pygmaeus*.

*Вокализация низших узконосых обезьян.* Для беличьих обезьян *Saimiri sciureus* характерна постоянная интенсивная вокализация. Наблюдая за группой из 8—10 особей, вы сможете на протяжении одного лишь часа услышать буквально сотни более или менее единообразных звуков, создающих беспорядочный, а общем, акустический фон. В нем, если прислушаться, выделяется сигнал «чак», произносимый либо в качестве одиночной посылки, либо сериями из 2—3 (редко из большего количества) однотипных элементов. Как правило, в вокализации каждой данной особи однократные и серийные звуки чередуются тем или иным способом. Помимо сигнала «чак» можно одновременно слышать три другие (трель, кудахтанье и чириканье, выполняющих, как полагают, неодинаковые функции. Так, кудахтанье наиболее часто используется в агонистических взаимодействиях умеренной напряженности<sup>110</sup>.

У тамаринов *Saguinus oedipus*, живущих небольшими замкнутыми группам, случайный контакт между ними сопровождается интенсивной вокализацией. С началом взаимодействия члены обеих групп начинают издавать серии так называемого «долгого крик». Эта акустическая активность сопровождается вздыбливанием шерсти и ольфакторным мечением мест пребывания зверьков. Помимо долгих криков, следующих с весьма высокой частотой, можно слышать еще 4 звуковых сигнала. У самок преобладает тенденция издавать типичный долгий крик, тогда как для самцов характерны иные, чирикающие звуки. По ходу взаимодействия они постепенно преобразались в чирикающие трели, которые издают преимущественно самцы. Еще позже трели трансформируются в свистовые чириканья, которые есть

---

<sup>110</sup> Biben, Symmes, 1991.

не что иное, как комбинации чирикающих трелей с долгим криком. Эти звуки издают на равных особи обоих полов<sup>111</sup>.

Перед нами прекрасная иллюстрация таких свойств сигнального поведения тамаринов как его полимодальность (параллельное использование акустического, оптического и химического каналов), избыточность (многократное монотонное повторение одних и тех же акций разных модальностей) и континуальность (плавная трансформация в структуре транслируемых звуков).

*Вокализация человекообразных обезьян.* Среди сигнальных средств, используемых *гиббонами*<sup>112</sup>, наибольшее внимание исследователей привлекает их вокализация, транслируемая на значительное расстояние. Наблюдатель может слышать крики гиббонов за 1—2 км. Подобно тому, что имеет место у певчих птиц, вокальные сигналы организованы иерархически. Базовый уровень иерархии представлен отдельными короткими звуками, в количестве не менее семи. Если судить по литературным источникам, все они могут быть выстроены в континуум: «ва» (с разными оттенками звучания) — «ваоо» — «оо» — резкое «вов» — «ху». На слух и на сонограммах надежно различаются только крайние звенья этого континуума («ва» и «ху»)<sup>113</sup>.

Считают, что такого рода звуки лишь в редких случаях воспроизводятся в форме одиночных посылок. Как правило, они организованы в комбинации того или иного рода. Простейшая из них — это серия однотипных низкочастотных звуков «ху», которые самец издает во время агонистических взаимодействий своей группы при встречах с соседней («конфликтная вокализация»).

Комбинации разных по звучанию исходных звуков именуется фигурами или фразами. Они, в свою очередь, оказываются элементами сложно организованной вокальной последовательности, которая воспроизводится либо в сольном исполнении, либо в форме дуэтов. Сольная вокализация самки более или менее стереотипна, тогда как при сольном пении самца серии нот постепенно удлиняются и становятся все более разнообразными. Создается впечатление, что здесь

<sup>111</sup> McConnell, Snowdon 1986.

<sup>112</sup> Три рода (*Hylobates*, *Hoolock* и *Symphalangus*) с семью видами. Здесь речь идет преимущественно о белоруком гиббоне *Hylobates lar*.

<sup>113</sup> Reichard, Sommer 1997; Clarke et al. 2006

существенную роль играет *импровизация*. Длительность сеанса такого пения может составлять 24—31 мин<sup>114</sup>.

При согласованном дуэте оба партнера произносят «вводные» фразы, за которыми следует звонкая стереотипная песня самки (так называемый «продолжительный крик»), и, затем, ответная песня самца. Партия самца в дуэте также постепенно усложняется, но не в такой степени, как при сольном его пении, поскольку он должен адекватно дозировать свою вокализацию в соответствии с акустической активностью самки. Таким образом, по мнению Коулишоу, в дуэте именно ей принадлежит доминирующая роль, а вклад самца имеет скорее компромиссный характер. Продолжительность дуэтов составляет от 7 до 26 мин, то есть она примерно такая же, как в случае сольной вокализации самок<sup>115</sup>.

Дуэты чаще всего приурочены к утренним часам (07—11 ч) и могут повторяться по много раз кряду.

Гиббоны живут замкнутыми группировками, включающими в себя не более чем трех-четыре особи. Чаще всего это моногамные семейные ячейки. Во время перемещений группы в пределах своей территории такой коллектив часто оказывается поблизости от ее границы, где и происходит ее встреча с какой-либо из соседних ячеек. Почти каждый раз, когда две группы оказываются на расстоянии в 100—150 друг от друга, они сближаются и входят в контакт.

Во время многих межгрупповых конфликтов самка многократно издает свой стереотипный «продолжительный крик» вне связи с «конфликтной вокализацией» своего супруга<sup>116</sup>. Кроме того, самка может воспроизводить, помимо присущей ей последовательности звуков, также песню, типичную для самцов. Такая акустическая конструкция представляет собой нечто вроде «псевдодуэта». Подобное поведение наиболее характерно для овдовевших самок<sup>117</sup>.

Помимо этого звука по ходу многих взаимодействий можно слышать и все те, которые сопровождают повседневную активность группы вне ситуаций ее контакта с соседями. Так, сольное пение самцов отмечено в 11.3 % случаев, сольная стереотипная вокализация

<sup>114</sup> Cowlshaw 1992: 133, 138.

<sup>115</sup> Ibid.

<sup>116</sup> Reichard, Sommer, 1997.

<sup>117</sup> Cowlshaw 1992.

самок — в 23.8 %, дуэты членов семейной пары — в 35 %<sup>118</sup>. Однако наиболее постоянным аккомпанементом взаимодействий были «конфликтные крики» самцов (90 %).

У. Рейхард и В. Соммер относят сольную вокализацию самок и самцов, а также их дуэтное пение к той категории, которую они называют нейтральными акциями. Авторы противопоставляют эти акустические конструкции «конфликтной вокализации» самцов и «пронзительным воплям» как проявлениям агрессивных мотиваций. Но сами они пишут, что акции нейтрального характера часто предшествуют агонистическим контактам, или же, напротив, аффилиативному («дружеском») поведению, например, *внебрачным копуляциям* самки с самцом из другой группы. Постепенность (континуальность) таких переходов от тех, которые составляют одну из этих постулируемых категорий, к актам другой, говорит об очевидной условности предлагаемого подразделения.

Нетрудно видеть, что вокализация, используемая гиббонами во время взаимодействий, лишена какого-либо конкретного содержания. Это либо акты повседневного поведения (брахияция<sup>119</sup> на виду у оппонентов, пребывание в неподвижности напротив них), либо звуки, которые выглядят вполне уместными лишь во взаимодействиях членов пары друг с другом (например, дуэтное пение). Что касается «конфликтного крика», который создает звуковой фон при контактах групп (особенно при хоровом его исполнении самцами всех возрастных групп), то здесь совершенно очевидна *избыточность* в его трансляции.

Репертуар вокальных сигналов **орангутана** *Pongo pygmaeus* включает в себя, по описанию Дж. МакКиннона, 15 типов звуков. Наиболее полные данные были получены этим автором в отношении использования в коммуникативном процессе сигнала, именуемого, подобно серийным звукам у других млекопитающих (и у птиц) «долгим» или «продолжительным криком». Это серия громких низкочастотных

---

<sup>118</sup> В пересчете на время дуэты в ходе взаимодействий воспроизводятся более чем вдвое чаще по сравнению с частотой их использования «по назначению» членами пар, не вовлеченных в конфликты с соседями. Сольная стереотипная вокализация самки вызывает в этих ситуациях аналогичный вокальный ответ со стороны взрослой самки-оппонента.

<sup>119</sup> Раскачивание на руках, предшествующее прыжкам в кроне на значительные расстояния.



(0.7—3.0 кГц) стонущих или рыкающих звуков, которую наблюдатель может слышать с расстояния по крайней мере одного километра. Звук усиливается резонатором, роль которого выполняет горловой мешок. Длительность серии составляет 1—3 мин<sup>120</sup>.

Эти крики воспроизводятся матерыми самцами нерегулярно: иногда по несколько раз в день, в другое время их не слышно на протяжении нескольких дней. Они звучат вне зависимости от сезона, наиболее часто в поздние утренние часы. Средняя частота их воспроизведения составляет 0.32—0.59 в день.

МакКиннон наблюдал кричащих самцов 59 раз. До начала вокализации, во время нее и по ее окончании орангутан проделывает особые «демонстрации устрашения». Об агрессивной мотивации, лежащей в основе этих акций, говорит, помимо всего прочего, вздыбленная шерсть животного.

Продолжительный крик нередко воспроизводится самцом спонтанно либо в ответ на громкие посторонние шумы (крики копытных млекопитающих, шум от порывистого ветра или грома, отдаленный выстрел — всего 8 случаев), чаще — на звуки, которые вызваны падением дерева или треском ломающейся ветви (20 наблюдений). На этом фоне зарегистрированная частота воспроизведения данного сигнала в ответ на тот же самый крик другого самца выглядит довольно скромной (11 наблюдений, или 39.3 % от числа регистраций в ответ на посторонние шумы).

Самцы издают продолжительный крик достаточно часто в периоды инактивности, но звук падающего дерева стимулирует эту вокализацию также во время перемещений и кормления самца. Издавая эти крики, самец, как правило, пребывает в одиночестве, в древесной кроне, редко на земле (2 наблюдения). Лишь в одном случае из 27, зафиксированных на о. Калимантан, кричащий самец находился в компании с самкой и ее детенышем. Еще один самец прекратил крики и быстро ретировался на землю, заслышав приближение самки.

Неоднократно высказывалась мысль, что продолжительный крик служит для привлечения рецептивных самок. Оказалось, что в некоторых случаях это действительно так. Однако самки подчас, напротив, активно избегают встречи с кричащим самцом. Самец может кричать и тогда, когда уже имеет временную супругу.

---

<sup>120</sup> MacKinnon 1974.

МакКиннон зарегистрировал реакции орангутанов на этот сигнал в 83 случаях. Самки, как правило, не обращали на такой звук никакого внимания — даже не поворачивали головы в ту сторону, откуда он доносился. В пяти случаях они в ответ на приближение кричащего самца взбирались на вершину дерева и пытались спрятаться там. Одна самка с детенышем достигла места, откуда кричал самец, через сутки после его активной вокализации, но самец уклонился от встречи с ней. Только в одном эпизоде самка, услышав продолжительный крик, доносившийся из очень отдаленной местности, с большой скоростью направилась в этом направлении. Интересно, что полувзрослые самцы, которые не издают интересующих нас звуков, оказываются более успешными в установлении временных половых связей с самками<sup>121</sup>.

Что касается реакции самцов на продолжительный крик, то она может быть двоякой. Иногда они в ответ на эти звуки издают те же самые или начинают перемещаться в сторону источника сигнала, интенсивно раскачивая ветви (элемент «демонстрации устрашения»). В других случаях самец в ответ на сигнал остается молчаливым или даже пытается удалиться от источника звука.

Резюмируя все эти данные, МакКиннон пишет: «Из всех этих наблюдений следует, что продолжительный крик и сопровождающие его демонстрации можно рассматривать в качестве средства транслирования агрессивных намерений на большое расстояние, при отсутствии конспецификов в месте действия»<sup>122</sup>.

По мнению этого автора, продолжительный крик выполняет функцию рассредоточения самцов в пространстве. Он полагает, что матерые агрессивные самцы посредством этих звуков охраняют «подвижную территорию» вокруг себя.

Что касается прочих четырнадцати «типов звуков» из репертуара орангутана, то здесь, на мой взгляд, пролеживаются явные признаки структурной континуальности. Кроме того, пара или тройка сигналов может быть приурочена к одному и тому же контексту, так что внутри такого кластера они выглядят функционально аналогичными, «взаимозаменяемыми». Например, сигнал, приведенный автором в таблице 1 под № 5, по его собственным словам оказывается

<sup>121</sup> MacKinnon 1974: 56.

<sup>122</sup> Ibid: 54. курсив мой. — *Е. П.*

промежуточным между № 4 и 6. Сигнал № 7 имеет составной характер: это единая последовательность несколько других звуков из общего их перечня. В единые конструкции могут объединяться сигналы с первого по четвертый. Сигналы № 6 и 15 построены из звуков одного типа, серии которых воспроизводятся, однако, в разной ритмической аранжировке. Сигнал № 14 (крик самки во время копуляции), по словам МакКиннона, «почти не отличается» от сигнала № 13, служащего выражением сильного испуга. Кроме того, пара или тройка сигналов могут быть приурочена к одному и тому же контексту, так что внутри такого кластера они выглядят функционально аналогичными, «взаимозаменяемыми».

Вокальный репертуар **горной гориллы** *G. gorilla beringei* насчитывает, по некоторым подсчетам, до 15 различных «типов звуков». Д. Фосси, которая первой провела количественный акустический анализ вокального репертуара этого вида, выделила 8 типов вокальных сигналов, из которых 7 были отнесены ею к вполне определенным контекстам. Использование трех типов звуков привязано в ее каталоге в основном к ситуациям воздействия на группу тревожащих факторов извне, а остальные пять Фосси отнесла к категории внутригрупповой акустической коммуникации<sup>123</sup>.

А. Харкурт и его коллеги сильно увеличили перечень звуковых сигналов горной гориллы — до 37<sup>124</sup>. При сравнении их списка с тем, который был предложен Фосси, каждому должно стать ясным, насколько субъективна процедура выделения «акустических коммуникативных сигналов» и подсчет их «количества»<sup>125</sup> в видовом репертуаре. При ознакомлении с исследованиями этих авторов создается впечатление, что гораздо логичнее было бы представить разнообразие всех, или, по крайней мере, большинства описаны звуков в виде почти идеального континуума, как это сделано мной в другой работе<sup>126</sup>.

Одна из статей А. Харкурта и К. Стюарта заканчивается следующими словами: «Животное- доминант, как кажется, чаще издает эти звуки, поскольку другие члены группы с большей готовностью обра-

---

<sup>123</sup> Fossey 1972.

<sup>124</sup> Harcourt et al. 1993.

<sup>125</sup> Панов 1983.

<sup>126</sup> Ibid: 2012.

щают внимание на акцентирование им факта своего присутствия, чем на аналогичное поведение особей более низкого социального статуса... Эта простота содержания сообщения, — продолжают авторы, — выглядит парадоксальной, когда речь идет о коммуникации одного из наших ближайших родичей из мира животных. И это в то время, как звуки некоторых видов обезьян<sup>127</sup> содержат богатую конкретную информацию, что делает их функционально репрезентативными»<sup>128</sup>.

Вокальный репертуар **обыкновенного шимпанзе** *Pan troglodetes* включает в себя, по разным оценкам, от 11 до 32 разных звуков<sup>129</sup>. К. Крокфорд и К. Бош говорят о 15 «сигналах»<sup>130</sup>. Уже одно это наводит на мысль, что перед нами структура, не поддающаяся простому дроблению на некие дискретные фрагменты.

Как показал Ж. Ван Хоофф, который проанализировал вокализацию шимпанзе в деталях, все 11 выделенных им естественных звуков, которые он называет «типичными», связаны друг с другом промежуточными вариантами, образуя очевидный континуум. К тому же выводу об отсутствии дискретности в вокализации шимпанзе приходит и П. Марлер. Он рассматривает каталог из 13 «типичных сигналов», указывая при этом, что 11 из них окружены «облаками» промежуточных вариантов. Число последних неодинаково для этих разных «типов звуков» и колеблется от 7 до 53 % (от частоты суммарного использования звуков «типичного» и промежуточных). В целом, доля промежуточных вариантов по отношению ко всем использованным «сигналам» составляет 13 %<sup>131</sup>.

Я позволю себе проиллюстрировать степень различий между характером самих звуков из репертуара интересующего нас видов и между контекстами, в которых они используются, только на одном примере. Это так называемое «ворчание в знак приветствия». По словам Ф. де Ваала: «...это версия тех звуков, которые Дж. Гудолл назы-

---

<sup>127</sup> Речь идет о так называемых мартышковых обезьянах. В действительности, авторы сильно преувеличивают эти качества у мартышковых.

<sup>128</sup> Harcourt, Stewart 1996.

<sup>129</sup> Goodall 1986; Clark 1991.

<sup>130</sup> 14 вокальных и один механический (drumming), производимый ударами рук и/или ного резонирующий ствол дерева (Crockford, Boesch 2005).

<sup>131</sup> Marler 1976: 268.

вает “пыхтением с поклонами”, или “ворчливым пыхтением”, а ван Хооф — “торопливым ох-ох”. И у диких шимпанзе в Гомбе Стрим и у содержащихся зоопарке Архема (Нидерланды) этот звук почти неизменно адресуется особи более высокого социального ранга. По этой причине де Ваал назвал этот паттерн “приветствием со стороны подчиненного” и интерпретировал его в качестве показателя иерархического неравенства<sup>132</sup>.

После того, что было сказано об отсутствии дискретности вокальных сигналов у шимпанзе, не приходится удивляться аналогичной картине в репертуаре вида, очень близкого шимпанзе, именно, бонобо *Pan paniscus*. По поводу той же самой акции «ворчание в знак приветствия» де Ваал пишет: «Когда этот сигнал имеет место во время борьбы на самоутверждение, звук может быть спутан с другим — «пыхтящим смехом», который также часто наблюдается в этом контексте. Этот смех также воспроизводится с придыханием, но более отрывист и лишен ритма стаккато, столь характерного для «приветственного ворчания». Вообще говоря, между этими двумя звуками существует промежуточная «серая зона». Таким образом, бо́льшая продукция звуков смеха подчиненными особями говорит о связи между двумя типами звуков в плане мотивации и функции»<sup>133</sup>.

Примерно так же обстоит дело с вокализацией «звонкое гиканье» в ее отношениях с другой — «плавное гиканье». Они различимы на слух, но переходы между той и другой имеют место регулярно, и обе можно слышать одновременно при хоровых криках бонобо. Поэтому, как полагает де Ваал: «... может быть много общего в их мотивационной подоплеке и в функциях».

Вокализацию «пронзительный визг» де Ваал подразделяет на четыре подтипа. При этом, однако, существует *полный спектр переходов* между одним из них и другой категорией звуков — «чирикающим повизгиванием». Эти промежуточные варианты получили собственное название — «чирикающие вопли». Вот лишь очень неполный перечень примеров, указывающих на континуальность вокального репертуара бонобо, которую мы находим и в акустическом поведении обыкновенного шимпанзе.

---

<sup>132</sup> de Waal 1988: 208.

<sup>133</sup> Ibid.

Помимо таких особенностей вокализации этих обезьян, как континуальность репертуара и семантическая вырожденность сообщений, ей присуще еще и свойство избыточности. Это, в частности, относится к воспроизведению конструкции «звонкое гиканье». У бонобо 87 % из 319 реализаций, записанных на магнитофон, были адресованы в пустоту. В ответ на изменения внешней обстановки (в предвкушении кормления, в качестве реакции на нестандартные внешние события) все члены группы начинали издавать эти звуки одновременно. Хор звучит как тявканье небольших собачек, с частотой следования звуков в криках каждой особи около двух посылок в секунду. При этом голоса всех исполнителей хора настолько синхронизированы, что гиканье каждого звучит как эхо голосов других.

Принимая во внимания ту зыбкость границ между «отдельными вокальными сигналами», которую мы обнаруживаем при анализе структуры акустического репертуара, выявление конкретных функций того или иного звука оказывается процедурой в высшей степени шаткой. Как пишет де Ваал в своем описании вокализации бонобо, «Опираясь на использование звуков в том или ином контексте, трудно отделить значение протяжного лая от того, что транслируется гиканьем. Как они слышатся мне, в мотивациях здесь преобладает агрессивность, в большей степени, чем возбуждение как таковое»<sup>134</sup>.

Еще более показательна следующая цитата из той же работы. Говоря о звуковом сопровождении «акции нагнетания эмоций» у бонобо, ее автор пишет: «Все сказанное свидетельствует о присутствии в такого рода вокальных конфронтациях, наряду с наступательным и защитным элементами, также кооперативного. Взаимодействие, как кажется, никогда не бывает выражением непримиримой агрессии. Хотя «враждебное уханье», которое наиболее часто сопровождает эти взаимодействия, обладает очевидным значением враждебности, *вся гамма эмоций может транслироваться*, включая желание прекратить диспут каким-либо иным способом»<sup>135</sup>.

А вот еще одно высказывание того же характера. «В итоге, “резкие вопли” могут быть менее агонистического характера, чем другие типы пронзительных воплей. В то время как эти и другие варианты служат выражением различных оттенков страха и подчинения, а

<sup>134</sup> de Waal 1988: 205.

<sup>135</sup> Ibid.: 208; курсив мой. — *Е. П.*

также протеста против агрессии других индивидов, “резкие вопли” могут нести в себе признаки более позитивных мотиваций, таких как социальная аттрактивность и сексуальное возбуждение»<sup>136</sup>.

Кроме того, де Ваал отдает себе отчет в том, что многие звуки, по сути дела, безразличны для самих обезьян. Обсуждая функции звука, имеющего «пищевым чириканьем», он пишет: «Эти звуки чрезвычайно вариабельны, также как и вокальные ответы на них со стороны других особей. Многие из них могут не нести какого-либо определенного значения для социальных партнеров»<sup>137</sup>.

Имея в виду сказанное выше, трудно отнестись всерьез к размышлениям К. Крокфорда и К. Боша<sup>138</sup>. Они обнаружили, что у шимпанзе Леса Таи (Берег Слоновой кости) половина вокализаций (49 %) представлены не изолированными звуками из списка «коммуникативных сигналов», но их комбинациями. Для объяснения этого факта авторы выдвинули предположение, согласно которому эти комбинации звуков «выполняют несколько функций, которые позволяют приемнику сигнала извлекать более *точную информацию* о ситуации, в которой пребывает ее отправитель»<sup>139</sup>.

Трудно представить себе, чтобы при комбинации двух или более звуков, каждый из которых не несет сколько-нибудь определенного содержания, возникло нечто, транслирующее «более точную информацию». По мнению самих авторов, контекст использования «ворчливого пыхтения» — это приветствие старшего по иерархии, а «пыхтящего гиканья» — кормление, перемещения плюс встреча с другой группой шимпанзе<sup>140</sup>. А вот как авторы интерпретируют контекст для связки этих двух звуков: «Встреча в присутствии корма и перемещение»<sup>141</sup>. Казалось бы, комментарии излишни.

Однако Крокфорд и Бош не останавливаются на этом. Они видят в своих данных повод заговорить о происхождении языка. «Кажется очень вероятным, — пишут они, — что мы недооцениваем харак-

---

<sup>136</sup> de Waal 1988: 214.

<sup>137</sup> Ibid.: 211; курсив мой. — *Е. П.*

<sup>138</sup> Crockford, Boesch 2005.

<sup>139</sup> Ibid.: 419; курсив мой. — *Е. П.*

<sup>140</sup> Ibid.: 402—403.

<sup>141</sup> Ibid.: 414.

тер и сложность информации, передаваемой шимпанзе посредством комбинаций звуков и будем заблуждаться на этот счет далее, пока не проверим, что она представляет из себя в действительности. Кроме того, такой анализ может оказаться ключевым для выяснения того, действительно ли корни языка человека могут датироваться временем порядка 4—6 миллионов лет, когда еще существовал общий предок людей и шимпанзе»<sup>142</sup>.

Авторы статьи не учитывают того факта, что комбинирование разных звуков вокального репертуара — это совершенно рядовое явление у множества разных животных. Оно было описано, в частности, у горилл<sup>143</sup>. Но поскольку в те годы мировоззрение, именуемое сегодня «когнитивной революцией»<sup>144</sup>, не достигла еще своего апогея, Харкорт с коллегами не стали наспех интерпретировать данный факт в качестве намека на существование зачатков языка у этих человекообразных обезьян.

*Коммуникация у человекообразных обезьян: резюме.* Если иметь в виду всю описанную неоднозначность спектра акустических проявлений у наших ближайших родичей из мира животных, становится понятным следующий любопытный факт, который кажется мне многозначительным. Только в одной из двух солидных монографий о социальном поведении шимпанзе, принадлежащих перу того же Ф. де Ваала<sup>145</sup>, дается краткое описание коммуникации шимпанзе с использованием ими врожденного сигнального кода. Этот текст, без учета многочисленных иллюстраций, занимает всего лишь около пяти страниц<sup>146</sup>. Создается впечатление, что при постоянных взаимодействиях друг с другом эти обезьяны пользуются преимущественно какими-то иными, более subtilными средствами обмена информацией<sup>147</sup>.

Все, что было сказано в этой главе о вокализации млекопитающих, и приматов в их числе, хорошо подтверждает следующую мысль известного приматолога и лингвиста М. Томаселло. «Голосо-

<sup>142</sup> Crockford, Boesch 2005: 419.

<sup>143</sup> Harcourt et al. 1993.

<sup>144</sup> См. Панов 2011.

<sup>145</sup> de Waal 1996; 1998.

<sup>146</sup> Ibid.: 18—27.

<sup>147</sup> См., в частности, Menzel 1971.



вые демонстрации приматов, — пишет он, — принципиально ничем не отличаются от голосовых демонстраций других млекопитающих. От прочих млекопитающих к приматам, или даже от марьяшкообразных к человекообразным обезьянам их сложность и уровень детализации не увеличиваются. Для всех млекопитающих, в том числе и приматов (за исключением человека), голосовые демонстрации, как правило, генетически закреплены, тесно связаны с эмоциями, проявляются как непроизвольные и негибкие реакции на жизненно важные события, и так или иначе дают преимущество использующему их животному. Как правило, они не предназначены для кого-либо специально, и потенциальным реципиентам уделяется очень мало внимания... Как такие механические рефлексy могут быть непосредственными предшественниками любой из сложных систем человеческой коммуникации и языка, выходящих за рамки крика “Ой!”?».

## **ГЛАВА 8. ЭПОХА РАЗУМА: КОММУНИКАЦИЯ НА ПИКЕ РАЗВИТИЯ**

В предыдущих главах я не раз подчеркивал ограниченность тех задач, которые могут быть выполнены индивидом при использовании им средств сигнального поведения, присущих данному виду. Каждое животное должно позаботиться о своем «самоутверждении», то есть обеспечить себе возможность сохранения за собой некоего персонального пространства. Именно это гарантирует особи своевременное приобретение полового партнера и взаимодействия с ним без угрозы вмешательства посторонних в эти интимные стороны жизни. Самкам следует вырастить потомство и уберечь, по возможности, своих отпрысков, в одиночку или с помощью самца, от многочисленных хищников.

Нельзя, впрочем, не упомянуть о тех, сравнительно немногих, видах животных, которые, сверх всего этого, вынуждены решать задачи гораздо более сложные. Они требуют высокой согласованности действий множества индивидов ради создания совместными усилиями специфической среды обитания, в которой только и возможно воспроизведение потомства и, соответственно, сохранение благополучия в столь возможно длительном существовании общины.

Речь идет о так называемых социальных насекомых, среди которых, опять же, лишь сравнительно немногие виды демонстрируют истинные чудеса созидательной деятельности. «Только человек ограниченный — писал Чарльз Дарвин, — может рассматривать удивительное строение сота, столь прекрасно приуроченного к своему назначению, не приходя в крайнее изумление. Было замечено, что даже для искусного рабочего, снабженного необходимым инструментом и мерами, было бы очень трудно сделать восковые ячейки надлежащей формы, тогда как рабочие пчелы устраивают их, рабо-

тая в темном улье». Эти слова одного из самых наблюдательных натуралистов прошлого не нуждались бы в комментариях, если не вспомнить, что сот как таковой есть лишь часть обустройства пчелиного жилища, размещено ли оно в естественном убежище древесного дупла или в улье, сконструированном руками пчеловода. Когда же мы станем рассматривать весь интерьер многолетнего прибежища медоносных пчел в целом, нашему «изумлению», по словам Дарвина, вообще не должно быть предела — столь рационально организована здесь каждая мелочь в соответствии с сиюминутными и будущими потребностями всех и каждого.

Поражают воображение примеры строительной деятельности термитов — этих крошечных «несмышленных» созданий. Например, в Центральной Африке надземные части их жилищ-термитников возносятся на 7—8 метров в высоту. У африканских термитов *Macrotermes bellicosus*, знаменитых еще и тем, что они разводят грибные плантации, термитники достигают иногда 8—9 м в высоту и 20—30 м в диаметре у основания. Постройки термитов *Amitermes meridionalis*, населяющих засушливые саванны Северной Австралии, выглядят наподобие очень крутых двускатных крыш, плоскости которых сходятся на конус по фронтальным фасадам. Эти впечатляющие сооружения длиной до трех и более метров и высотой — до четырех ориентированы своей длинной осью точно с севера на юг, почему и получили название «компасных термитников». Ученые предполагают, что особенности их архитектуры позволяют наиболее рационально использовать солнечную энергию: максимальные по площади поверхности имеют восточную и западную экспозицию и аккумулируют умеренное тепло солнца на восходе и ближе к вечеру. В самые знойные часы к палящему солнцу обращены острый зубчатый гребень и узкий южный фронтон, что отчасти препятствует чрезмерному нагреванию замка термитов в полуденное время. Замечу вскользь, что все эти строения сооружаются термитами из пережеванной клетчатки, замешанной на их слюне и испражнениях и не уступающей по твердости цементу лучших сортов. Масса такого рода сооружений составляет свыше 10 тонн, существуют они порой более 100 лет, а освободить от них осваиваемое людьми пространство можно лишь при помощи динамита.

Описание результатов коллективной деятельности пчел и термитов — это тема для толстых специальных книг, которых написано

немало<sup>1</sup>. Здесь же я намерен коснуться одной чрезвычайно интересной проблемы, имеющей непосредственное отношение к вопросу о том, что такое эффективная коммуникация и сколь неодинаковыми средствами она может осуществляться.

Казалось бы, результаты строительной деятельности пчел и термитов, как и способы поддержания микроклимата в их жилищах и обеспечение запасами корма общин, объединяющих подчас десятки тысяч, а то и миллионов особей, должны требовать согласованности действий, организованных по некому первоначальному плану, вроде того, что зафиксирован в чертеже планируемого здания. Между тем, тщательные исследования, проведенные по этому вопросу, свидетельствуют совершенно об ином.

### **Каждый действует импульсивно, не принимая во внимание акции других: стигмергия**

Изучая поведение нескольких видов термитов при их строительной деятельности в условиях эксперимента, французский энтомолог П. Грассе установил, что каждая особь, занята лишь своим делом и нисколько не интересуется тем, что в данный момент делают остальные. Этому едва ли следует удивляться уже и потому, что эти насекомые полностью лишены зрения, работают в полной темноте и могут ориентироваться, полагаясь лишь на тактильные и химические стимулы.

Грассе попытался выяснить, как идет строительство купола, под которым в термитнике живут плодущая самка-царица и ее супруг самец. Самку поместили в экспериментальную камеру вместе с некоторым количеством рабочих особей. Те долгое время беспорядочно ползали туда и сюда, обеспокоенные и возбужденные произведенным над ними насилием. Но затем некоторые из них принялись за работу, которая носила явно *несогласованный* характер. Рабочие начали переносить шарики строительного материала, которым им служат их собственные экскременты. Эти шарики они клали как попало. Но каждый безразличен к работе прочих до такой степени, что шарик, только что прилепленный одним термитом, может быть тут же оторван и унесен другим.

---

<sup>1</sup> См, например, Брайен 1986; Князев 1991. Эти сведения обобщены в главе 12 книги: Панов 2001/2011.

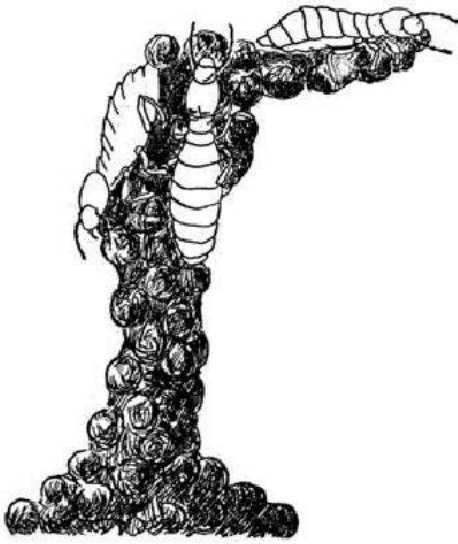


Рис. 8.1. Слепые рабочие особи термитов изгибают колонку из экскрементов так, что вторая половина свода, возводимая совершенно самостоятельно другой группой строителей, точно совпадает с показанной на рисунке (по Грассе, из: Шовен 1965)

Далее наступает фаза деятельности, которую, вслед за Грассе, можно назвать *согласованной*. Случайно в какой-то одной точке два-три шарика оказались прилепленными на приклеенный ранее. Эта маленькая гроздь становится мощным стимулом для других термитов, которые тотчас же начинают подносить сюда новые материалы. Из них постепенно складывается растущая вверх колонка. Как только она достигнет определенной высоты, шарики приклеиваются уже не на самой ее вершине, а чуть-чуть вбок: так закладывается начало свода арки (рис. 8.1). Если рабочие не найдут поблизости другой начатой арки, с которым они могли бы соединить свой свод, работа, по крайней мере на время, прекращается.

Выяснилось затем, что рабочие совершенно точно соединяют обе половины свода арки, строящиеся с противоположных сторон. Для объяснения механизма, лежащего в основе такой согласованности действий, выполняемых слепыми существами в глубокой темноте, была взята на вооружение гипотеза так называемого *топохимического обоняния*<sup>2</sup>. Следует заметить, что в термитниках видов *Bellicositermes* обнаруживаются массивные столбы, которые оканчиваются слепой вершиной. Вероятно это незаконченные арки — результат стремления рабочих строить и строить — «во что бы то ни стало».

Подводя итоги своему исследованию, Грассе писал: «Координация в решении задачи и регулирование деятельности в целом не зави-

<sup>2</sup> Гипотеза была выдвинута ранее А. Форелем — известным швейцарским врачом и натуралистом, внесшим большой вклад в изучение биологии и поведения муравьев. Форель полагал, что муравьи могут чувствовать «удлиненный запах» травинки, «округленный запах» гальки и т. д., а термиты, быть может, ощущают «выгнутый запах» арки (см. Шовен 1965: 162).

сит напрямую от того, что делают рабочие особи, но определяются самой создаваемой конструкцией. *Не рабочие управляют своими действиями, но характер их акций детерминирован самими ее результатами.* Это особая форма стимуляции, которую я называю стигмергией, что значит “стимулирование продуктом деятельности” (от греч. *stigma* — знак “выполнено”, *ergon* — работа)»<sup>3</sup>.

О. Холланд и К. Милхуиш предложили следующую аналогию происходящему. Автомобиль, проехавший по вязкой дороге, оставляет на ней глубокую колею. Водитель другой машины, едущей следом, вопреки своим попыткам избрать иную траекторию движения, вынужден ехать по колее, тем самым углубляя ее при этом. То же происходит далее с водителями все новых и новых машин, действующих против своей воли, но вынужденных подчиняться особенностям структуры, созданной другими ранее.<sup>4</sup>

Дж. Дененбург и С. Госс в своей программной статье относят строительное поведение социальных насекомых к весьма широкой категории «взаимного подражания»<sup>5</sup>. Примером, по их мнению, может служить, в частности, формирование стай у птиц. Там, где к одной особи присоединилась другая, следует ждать появления третьей, четвертой и так далее — до десятков и сотен особей. Эти явления авторы сравнивают с автокатализом и видят в нем очевидные проявления положительной обратной связи. Они постулируют по меньшей мере два следующих важнейших принципа явления. 1. Даже простейшие формы такого поведения могут приводить к социальным эффектам, на удивление сложным. 2. Результатом идентичных аллеломиметических акций могут оказаться принципиально различные последствия<sup>6</sup>.

---

<sup>3</sup> Grassé 1959: 65.

<sup>4</sup> Holland, Melhuish 1999.

<sup>5</sup> Allelomimesis: Denenbourg, Goss 1989.

<sup>6</sup> Авторы подчеркивают, что предлагаемый подход резко контрастирует с традиционными взглядами, согласно которым сложность социальных феноменов непременно должна базироваться на сложном поведении индивидов, задействованных в процессе. Среди других источников, идеи которых лежат в том же русле, см. Beckeres et al. 1992; Denenbourg, Franks 1995; Franks, Denenbourg 1997; Saffre et al. 1999.

## **На заре эры разума: становление самосознания обеспечивает взаимопонимание и прогресс рациональной согласованной деятельности**

Когда мы знакомимся с результатами практической деятельности гоминид, которые уже более 2,5 млн лет назад научились изготавливать каменные орудия и пользоваться ими при выполнении самых разных задач житейского характера, становится понятным, что основа их деятельности не могла основываться на механизмах, работающих в общинах социальных насекомых.

Чем шире и разнообразнее становилась сфера потребностей в защите от агрессивной внешней среды, а также в организации быта, способного обеспечить благоприятный социальный климат внутри коллектива и материальную базу его существования, тем насущнее оказывалась потребность обмениваться мыслями о происходящем вокруг. Множество возникающих на этой почве проблем требовали поисков новых решений, что можно было сделать лишь на почве рациональной кооперации интересов всех и каждого.

В этой обстановке необходимым условием, которое нельзя было обойти ни при каких обстоятельствах, стала потребность в средствах обмена *содержательной информацией*. Для этого объекты внешнего окружения и события в природе и в самом социуме требовали того, чтобы быть *названными*. Понятно, что становление коммуникации такого рода было бы невозможным, если бы до этого, за предшествующие миллионы эволюции гоминид, не созрел морфологический субстрат, способный выполнять эти принципиально новые функции. Таким субстратом оказался развитый головной мозг, который до этого выполнял решительно все задачи, необходимые для выживания.

Здесь мы видим очевидную параллель с эволюцией коммуникативных систем в самых разных подразделениях животных. Так, например, у пауков скакунов основой их коммуникации с использованием оптического канала связи стало совершенствование их охотничьего поведения. У рыб способность производить звуки стала возможной благодаря присутствию у них плавательного пузыря — основы их существования в водной среде. У гоминид же умение овладеть принципами обмена знаками не смогло бы развиваться, если бы прежде не созрело такое качество психики, как возможность дифференцировать происходящее вокруг и формировать концепты отдельных явлений

и событий. Именно это стало предпосылкой появления языка как отражения в мозгу картины окружающего мира.

Иными словами, как полагают некоторые исследователи<sup>7</sup>, и я в их числе коммуникация у ранних гоминид должна была быть вторичной по отношению к дремлющему еще подсудно «языковому поведению».

### **Материальная культура гоминид раннего палеолита**

Период между 2.6 и 1.8 млн лет назад палеоантропологи считают временем существования вида ранних гоминид, именуемых «человеком умелым» (*Homo habilis*). Древнепалеолитические стоянки этих пралюдей, открытые в 1960-е — 1980-е годы в Восточной Африке, позволили восстановить картину существования их обитателей во многих деталях. Всестороннее изучение найденных здесь артефактов заставило ученых существенно изменить бытовавшие ранее представления о начальных этапах материальной культуры ранних людей и, соответственно, об уровне развития их интеллекта. Оказалось, что олдувайская культура далеко не столь примитивна, как она виделась первоначально. Уже как минимум два миллиона лет назад наши далекие предки пользовались множеством орудий, которые они изготавливали несомненно для разных целей и из разных материалов. Материал подбирали так, чтобы инструмент наилучшим образом отвечал своему назначению. Для этого человек умелый разыскивал кварцевые заготовки вдали от своего жилища и приносил их в лагерь порой с расстояния в несколько десятков километров. Первые, технические находки в ряде случаев были настолько удачны, что набор каменных орудий олдувайской эпохи продолжал сохраняться еще на протяжении полумиллиона лет, а некоторые типы орудий просуществовали в культурной традиции до самого конца каменного века.

Давайте же перенесемся мысленно в охотничий лагерь человека умелого и посмотрим, как он жил и трудился. Очевидно, это были искусные охотники — среди трофеев человека умелого мы находим не только мелких зверьков, ящериц и птиц, но и таких внушительных животных, как ископаемый слон Река и дейнотериум.

---

<sup>7</sup> Бикертон 2012.



Место успешной облавы на столь крупную дичь превращалось во временный лагерь. Убитое животное разделяли прямо на месте. Для свежевания туши применялись весьма разнообразные орудия из камня. Самые крупные из них, служившие для грубой работы и выполнявшие, по-видимому, роль примитивного топора, обычно изготавливали из кусков лавы. Это так называемые чопперы и проторубила. Они имели разную форму: чаще коническую, иногда дисковидную.

Более тонкие операции по расчленению туши требовали других инструментов. К их числу относятся скребла различной величины, скребки и резцы. Режущие орудия для тонкой работы человек умелый изготавливал уже не из лавы, а из пластинок, которые он искусно отбивал от крупных кусков кварца или кварцита.

Получив в руки желанную добычу, люди не теряли времени даром. Об этом мы можем судить по такому, например, факту, что около расчлененного скелета слона на одной из охотничьих стоянок в Олдувайском ущелье найдено 129 каменных орудий.

Вопреки нашим привычным представлениям, люди раннего каменного века далеко не всегда жили в пещерах. Обитая в относительно открытой местности типа саванны, они, вероятно, делали первые попытки защищать себя и свое потомство от стихийных сил природы. Хотя это желание кажется нам вполне естественным, ученые долго не решались говорить о какой-либо строительной деятельности раннего человека. Однако в начале 70-х годов в том же Олдувайском ущелье были обнаружены несомненные остатки самого первого в истории человеческого жилища. Оно представляло собой кольцеобразный остов из камня, имеющий местами высоту до 30 см. Куски лавы, выложенные в виде круга диаметром 4—4,6 м, обычно не превышали размерами 10—15 см, хотя некоторые камни были более крупными — до 25 см в диаметре. Пол внутри этого каменного кольца немного углублен по сравнению с пространством, окружающим постройку. Антрополог М. Лики, изучавшая это сооружение, пришла к выводу, что оно очень напоминает временные постройки современных африканских охотников. У них такой остов из камней образует основу, где закрепляются ветви для защиты от ветра, или шесты, на которые натягиваются шкуры животных.

Этому открытию предшествовало изучение другой стоянки того же возраста (1,75 млн лет), где археологи хотя и не обнаружили непосредственных остатков жилища, но предположили, что оно должно

было существовать. Исследуя эту стоянку, ученые обратили внимание на одно любопытное обстоятельство. Рядом с богатейшими скоплениями обработанного камня и раздробленных костей животных выделялась небольшая площадка шириной 2—3 м, где осколки камня и костей почти полностью отсутствовали. Резонно было предположить, что в этом месте находилось какое-то сооружение. Видимо, люди жили в этом лагере достаточно долго: членам экспедиции удалось собрать здесь 2400 каменных орудий.

Еще интереснее было найти «мастерскую» человека умелого. На небольшом участке размерами 5 x 7 м археологи насчитали более тысячи осколков камня и кости. Среди них были рассеяны мелкие чешуйки камня — непосредственные свидетельства древнейшей трудовой деятельности.

Внимание исследователей привлекли отдельные крупные камни, поверхность которых выглядит так, словно они длительное время подвергались воздействию ударов, хотя и не столь сильных, чтобы намеренно деформировать камень. М. Лики назвала такие валуны «наковальнями», предположив, что они использовались в качестве подставки для изготовления каменных орудий.

### **Каменное орудие древних — «ископаемая концепция»**

Когда наш первобытный мастер обрабатывал тем или иным способом пока что первый свой инструмент, пытаясь придать ему наиболее рациональную форму, вокруг со звоном падали более мелкие, замечательно острые каменные осколки. И остается только преклоняться перед гением первого охотника той эпохи, который вдруг сообразил, что эти осколки не следует оставлять на месте, что они имеют свою самостоятельную ценность. А ведь для того чтобы прийти к такому заключению, наш выдающийся каменотес должен был иметь в голове достаточно ясное и детализированное представление о том, как такие осколки могут послужить в качестве ножей или скребков. Это значит, что он мог мысленно восстановить процесс разделки звериной туши, даже некоторые детали внутреннего строения зверя — блестящие, как перламутр, слои сухожилий, суставные сочленения костей, т. е. все те конструктивные особенности организма добычи, при расчленении которых применение грубого, тяжелого и сравнительно тупого рубила неудобно и неэффективно.

Итак, даже то небольшое, что нам сейчас известно о поведении наших самых далеких предков, позволяет с уверенностью утверждать, что они могли строить в уме и приводить в исполнение весьма сложные, многоэтапные, иерархически организованные планы, причем момент формулирования такого плана иногда был отделен от момента достижения конечной цели многими днями и неделями. Потребности этой цели были как бы в сокращенном виде «записаны» уже в самой форме тех каменных орудий, с изготовления которых начиналось осуществление плана. Именно это имел в виду английский археолог Гордон Чайлд, когда сказал, что «ручное рубило как стандартизованное орудие есть само по себе ископаемая концепция».

Деятельность, связанная с изготовлением орудий и последующим их использованием по назначению была, таким образом, разумной в прямом и полном смысле этого слова. А если это так, то она в той или иной степени требовала для своего осуществления более или менее развитого *языкового поведения*. Любая сложная произвольная (не детерминированная генетически) программа, требует построения ее «в уме» и последующего запоминания, без чего было бы невозможно осуществить ее в действии. Многоэтапный план операций должен быть каким-то образом зафиксирован, записан в мозге, причем этой записи следует быть более сокращенной и упрощенной по сравнению с реальной последовательностью действий, необходимых для реализации плана.

Иными словами, должна быть сформулирована стратегия плана, тогда как его тактическое воплощение будет оформляться уже по ходу выполнения задачи. Такой стратегический план может быть записан в мозге рядом отграниченных друг от друга, последовательных пунктов, каждый из которых требует обозначения самостоятельным символом или группой символов. Вновь и вновь возникающие знаки, равно как и связывающие их отношения, складываются в целостную картину мира, которую мы и называем языком.

Сила человеческого языка как способа планировать будущие действия (что и является, по существу, мышлением) состоит в том, что он предоставляет готовые символы для подобной стратегической записи. Намерение, требующее достаточно сложного выполнения, приобретает пригодный для этого вид лишь тогда, когда оно может быть выражено в языковой форме.

«Языковая форма, — писал крупнейший французский лингвист Э. Бенвенист, — является... не только условием передачи мысли, но прежде всего условием ее реализации. Мы постигаем мысль уже оформленной языковыми рамками. Вне языка есть только неясные побуждения, волевые импульсы, выливающиеся в жесты и мимику. Таким образом, стоит лишь без предвзятости проанализировать существующие факты, и вопрос о том, может ли мышление протекать без языка или обойти его, словно какую-то помеху, оказывается лишенным смысла»<sup>8</sup>. Речь здесь как раз и идет о том самом *концептуальном мышлении*, которое, на мой взгляд, предшествовало возможности первобытных людей выразить его содержание в виде коммуникативных знаков и использовать тем самым в процессе общения с соплеменниками.

### **Каковы могли быть средства коммуникации у ранних гоминид**

Чем шире и разнообразнее становится сфера внешнего окружения социума и новых потребностей, которые складываются в нем самом, тем больше требуется знаков-символов для описания происходящего в мысленных знаках-референтах. На первых этапах становления коммуникации они могли получить внешнее выражение в сигналах типа пантомимы. Но по мере того, как жизнь локального социума неуклонно усложнялась, возникла острая потребность дополнить арсенал таких мануальных сигналов новшеством, каковым стала *членораздельная речь*.

Сегодня мы не располагаем никакими строго обоснованными данными о том времени, на каком именно этапе эволюции гоминид она могла сформироваться и стать средством их общения. Поэтому ныне идут ожесточенные дискуссии по вопросу о том, основывалась ли коммуникация наших далеких предков на сигналах жестовых или звуковых<sup>9</sup>.

---

<sup>8</sup> Бенвенист 1974.

<sup>9</sup> Эта оппозиция не вполне точно, на мой взгляд, сводится к противопоставлению прото-«языков» *жестового* и *лексического*, хотя речь идет не о языке как таковом, а о возможных способах его реализации вовне в форме коммуникативных сигналов.

Интересная попытка выяснить, располагали ли членораздельной речью неандертальцы, жившие много позже человека умелого (120—70 тыс. лет назад), была предпринята Ф. Либерманом и его коллегами<sup>10</sup>. Они изучали строение тех органов неандертальца, которые у современного человека можно с полным основанием рассматривать в качестве органов речи. Вопрос ставился так: располагал ли неандертальский человек такими особенностями анатомического строения, которые могли бы обеспечить ему возможность достаточно тонкой и дифференцированной артикуляции?

Лингвистов особенно интересовало, мог ли эти палеоантропы произносить звуки, сопоставимые с английскими фонемами (*a*), (*i*) и (*u*). Эти фонемы по своему звучанию весьма сходны с русскими «а», «и» и «у», хотя произносятся чуть более растянуто. Близкие аналоги названных фонем имеются, по мнению Ф. Либермана, почти во всех языках мира. Одно из важных свойств этих звуков состоит в их акустической стабильности и в том, что они требуют для своего произнесения менее тонкой артикуляции, нежели все прочие фонемы. Будучи резко отличны друг от друга по своим акустическим характеристикам, эти гласные как бы формируют собой границы «фонетического поля гласных» в речи современного человека. Тем самым они обозначают высшую степень несходства среди гласных и, соответственно, максимальные возможности, достигнутые человеком в развитии членораздельной речи (применительно к гласным звукам).

Вероятно, нет необходимости восстанавливать перед читателем сложный и длительный процесс реконструкции тех органов горла и рта неандертальца, которые, естественно, не могли сохраниться в ископаемом состоянии. Моделируя местоположение гортани, форму языка и губ, общую конструкцию глотки и ротовой полости палеоантропа, антрополог Э. Крелин (сотрудник Ф. Либермана) пользовался, по сути дела, теми же принципами, в соответствии с которыми наш известный ученый и скульптор М. М. Герасимов воссоздавал в свое время внешний облик отдаленных предков человека. В результате долгой и кропотливой работы американскими исследователями был получен макет ротовой полости неандертальца, который можно было с полным основанием рассматривать в качестве исходной модели вокального тракта.

---

<sup>10</sup> Liberman, Krelin 1972; Liberman, Krelin, Klatt 1972.

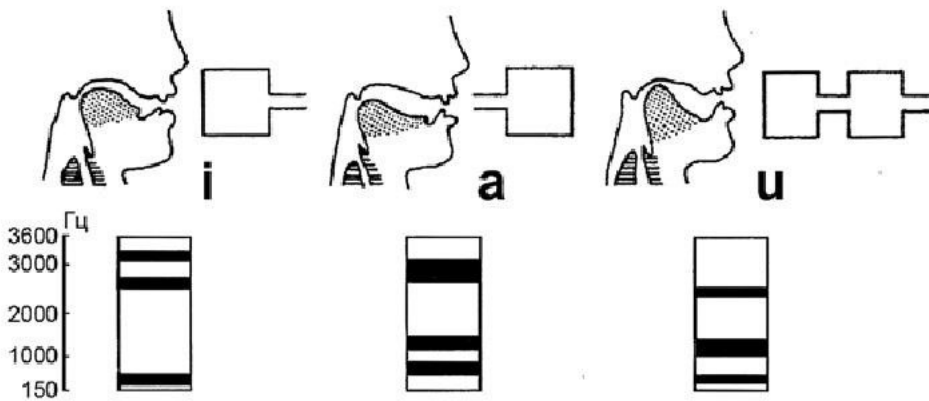


Рис. 8.2. Положение языка (показан точками) и конфигурация надглоточной области в момент произнесения английских гласных “i”, “a” и “u”. Горлань показана штриховкой. Показаны также предельно схематизированные изображения просвета вокального тракта. Внизу — частотные области первых трех формант тех же гласных

Эти данные были сопоставлены с тем, что известно об устройстве голосового аппарата шимпанзе — ближайшего к нам вида из отряда приматов. У шимпанзе голосовой тракт представляет собой нечто вроде трубки с постоянным диаметром и не способен быстро менять свою форму за счет движений языка (рис. 8.2) и других артикуляционных маневров, как это происходит у современного человека<sup>11</sup>. В этом смысле шимпанзе очень недалеко ушли от обезьян из тех эволюционных ветвей, которые оказались в стороне от филума, ведущего к гоминидам (например, от макаков).

В ходе исследования следовало неподвижный, статичный макет вокального тракта неандертальца рассмотреть во всех его динамических состояниях, возникающих при разнообразных движениях языка, губ, стенок глотки. Понятно, что спектр возможных положений этих органов хотя и не беспределен (поскольку свобода их движения ограничена специфическим строением мышц и связок), но, тем не менее, весьма велик. Таким образом, здесь было нереально манипулировать с самим макетом или даже с его копией, сделанной из какого-либо эластичного материала. Задачу такого рода может решить только компьютер, способный смоделировать любой непрерывный физический процесс в соответствии с заданной программой. Программа, заданная

<sup>11</sup> Этим объясняется провал многочисленных попыток научить шимпанзе произнесению слов.

вычислительной машине, состояла в данном случае в том, чтобы дать частотные характеристики всех звуков, которые мог продуцировать исследуемый вокальный тракт неандертальца при множестве возможных его состояний. Полученные данные оставалось теперь сравнить с частотными характеристиками тех звуков или фонем, из которых складывается членораздельная речь современного человека. Именно на восприятии и различении этих элементарных звуков и базируется наше понимание речевого потока.

Когда исследователи нанесли на график с изображением областей десяти гласных английского языка данные по формантной структуре гласных неандертальца, то оказалось, что последний, по-видимому, не мог произносить наиболее отличные друг от друга звуки «а», «и», и «у». Ученые ожидали такого результата, поскольку уже по окончании реконструкции вокального тракта палеоантропа стало ясно, что его надглоточная полость гораздо меньше, чем у современного человека, а язык значительно более тонок. Следовательно, надглоточная полость при движении языка не обладает таким запасом изменений своего просвета, как у нас с вами.

Однако было высказано предположение, что неандертальцы могли произносить целый ряд других гласных (в частности, «е», короткие «а» и «и» и т. д.). Очевидно, им было доступно и произнесение нескольких согласных, а именно «д», «б», «с», «з», «в» и «ф». Не исключено, что это совсем не полный перечень фонетических возможностей нашего удивительного испытуемого.

В результате всех этих изысканий группа американских лингвистов и антропологов пришла к заключению, что хотя неандертальцы и не обладали теми возможностями членораздельной речи, которыми располагает современный человек, их речевой аппарат тем не менее был развит настолько, чтобы обеспечить определенный уровень языкового общения. Очевидно, палеоантропы проделали уже большой эволюционный путь в сторону развития артикуляционного аппарата речи. Об этом можно судить на основе сравнения артикуляционных способностей неандертальцев с его гипотетическими предками — австралопитеками и человекообразными обезьянами.

Этот человек жил около 50 тыс. лет назад, и условия, в которых он был найден, ярко рисуют нам некоторые стороны жизни людей той далекой эпохи. Наш неандерталец похоронен своими собратьями в прямоугольной могиле глубиной около 30 см, которая сверху прикры-

та кусками известняка. Провожая охотника и воина в иной мир, его соплеменники снабдили умершего необходимым оружием и символами охотничьего успеха: рядом с похороненным сохранились остроконечник из яшмы, выполненных в традициях мустьерской культуры, рога бизона и множество костей других животных.

Все это говорит о достаточно высоком уровне интеллекта неандертальцев и, что самое важное — о далеко зашедших способностях к *символизации* действительности — качества, лежащего, в частности, в основе изобразительного искусства.

### **Возможна ли эффективная, содержательная коммуникация в отсутствие речи**

В тех семьях современного человека, в которых глухота оказывается наследственным признаком и члены которых традиционно связаны тесными узами с множеством прочих глухих членов социума, дети постепенно обучаются использовать дифференцированный, высокоразвитый язык знаков. Его корни, по-видимому, уходят в далекое прошлое, а «словарный» запас непрерывно пополняется и совершенствуется.

Хорошо известно, что для понимания иностранного языка — будь то произносимые вслух сентенции или же печатный текст — совершенно недостаточно знания его фонетики и лексики. Без знания грамматики мы сможем лишь приблизительно понять самые несложные фразы. Для глухого звуковой язык, на котором общаются люди его родины, выступает в таком же качестве, как, скажем, русский язык для француза или англичанина. И если перевод лексических понятий с разговорного языка на жестовый язык глухих должен вызывать заметные трудности, то эти трудности неизмеримо вырастают, когда мы сталкиваемся с проблемой жестового выражения грамматических категорий (таких, как род, падеж, время и т. д.).

Преодолеть эту проблему еще в конце XVIII века поставил своей задачей французский аббат Л'Эпе, боровшийся за вовлечения глухих в полноценную жизнь национального общества. Создавая свой «методический знаковый язык», он особое внимание уделил изобретению новых жестов, с помощью которых ему удалось бы обучать глухих французской грамматике. При этом он старался взять на вооружение все те жестовые знаки, которые уже имелись в языке людей, лишенных слуха и могли быть использованы для этой цели.



Например, для выражения прошедшего времени в жестикуляции глухих издавна применялся короткий взмах кистью руки назад, через плечо. Но во французском (как и в некоторых других европейских языках) существует несколько категорий прошедшего времени. Л'Эпе сохранил упомянутый жест для передачи «простого» прошедшего времени, а для выражения «совершенного» прошедшего и «давно прошедшего» времен ввел два новых знака — именно двойной и тройной взмах рукой назад. Специальные жесты были придуманы для выражения предлогов (например, прикосновение указательным пальцем ко лбу как заменитель предлога «для»).

После смерти Л'Эпе работу по созданию и дальнейшему усовершенствованию методического языка-посредника продолжил аббат Сикар, опубликовавший в 1908 г. двухтомный труд под названием «Теория знака». Это был фундаментальный словарь, при помощи которого вы могли бы передать любое высказывание на французском языке со всеми его смысловыми оттенками, пользуясь исключительно жестикуляцией и пантомимой.

Методический знаковый язык ни в какой мере не претендовал на роль нового средства общения глухих. Но он не мог не оказать сильнейшего влияния на тот «естественный» жестовый язык, которым лишённые слуха люди пользовались в своей среде до начала деятельности Л'Эпе, Сикара и многих других педагогов того же направления. Благодаря их усилиям естественный язык жестов не только обогатился множеством новых знаков, но и приобрел гораздо более унифицированный характер.

На смену бесконечному разнообразию жестовых «диалектов», имевших хождение внутри относительно замкнутых и изолированных друг от друга ячеек глухих, пришел так называемый «новый язык знаков», лексикон и правила которого стали регламентироваться в каждой стране специальными справочниками и словарями. Будучи общепризнанными руководствами для учителей, эти книги взяли на себя роль общенациональных кодексов. Они способствовали дальнейшему развитию жестового языка, повышению его униформности и установлению двусторонней связи между ним и разговорным языком данного государства.

Хотя история становления нового языка знаков изучена пока что совершенно недостаточно, здесь все же прослеживается одна очевидная и весьма интересная тенденция. Суть ее в том, что иконические

знаки (см. ниже) «домашней» пантомимы постепенно вытесняются символическими жестами, использование которых основано на соглашении и невозможно без предварительного обучения. В этом смысле жесты нового языка знаков становятся все более подобны словам разговорного, звукового языка, которые представляют собой типичные знаки-символы.

### **Иконические знаки и знаки-символы**

Понятие «знак-символ» было введено американским ученым Ч. Пирсом, который противопоставил его принципиально иной категории знаков, названных им иконическими.

Иконические знаки создаются в человеческой культуре путем более или менее точного копирования реальных объектов или явлений. Можно сказать, что вся реалистическая живопись — это собрание иконических знаков. Пейзаж, написанный кистью художника-реалиста, служит для посетителя выставки знаком определенного ландшафта или определенной местности, причем таким знаком, иконические свойства которого выражены наиболее полно.

Другим иконическим знаком той же самой местности может быть ее топографический план, хотя этот комплексный знак обладает уже определенными элементами символики (синий цвет здесь служит традиционным символом воды, коричневый — участков гористой местности, высота которой может быть обозначена концентрическими линиями горизонталей).

В отличие от иконического знака знак-символ не обязан иметь ни малейшего сходства с тем предметом или явлением, которое он обозначает. Так, ненавистный всем автомобилистам «кирпич» — красный круг с белым прямоугольником посередине может быть расшифрован словами «Проезд запрещен» лишь в том случае, если человек заранее заучил значение этой изобразительной инструкции. В противоположность «кирпичу», такие дорожные знаки, как «Осторожно, дети» или «Поворот налево запрещен», обладают уже явными иконическими свойствами.

Следуя этим терминам семиотики, мы можем более кратко сформулировать различие между мимикой необученного глухого и звуковым разговорным языком. Мимические жесты в своем большинстве иконичны (и в силу этого неразложимы на более мелкие единицы).

Напротив, знаки звукового языка (морфемы<sup>12</sup> и слова) являются чистыми символами, поскольку они, за малыми исключениями, не обладают ни малейшим сходством с тем, что обозначают.

Отчасти именно поэтому слова допускают достаточно вольное обращение с собой — правда, лишь в рамках тех правил, которые приняты для этого в каждом отдельном языке. Взяв, например, корневое слово «стол» (выступающее в качестве морфемы), мы можем склонять его — «к столу», «от стола», «под столом»; можем прибавлять к нему спереди приставки, а сзади — суффиксы, получая в результате совершенно новые языковые символы: «застольный», «столица», «столешница», «столовая» и т. д.

А теперь давайте представим себе, какие трудности должны были возникнуть перед аббатом Л'Эпе, который впервые серьезно задумался над тем, как именно научить человека, с момента рождения живущего в мире нерасчленимых иконических знаков, мыслить символическими категориями и свободно пользоваться этой новой для него символикой при общении с окружающими.

### **Эффективная коммуникация — результат многовекового соглашения между людьми**

Употребление любого знака-символа основано на договоре между людьми, условия которого «записаны» в многовековой человеческой практике общения и в наиболее явной и непосредственной форме отражены в толковом словаре каждого языка. Встречая незнакомое слово, мы открываем толковый словарь и в этот момент становимся участниками издавна существующего соглашения. Пользуясь общепринятой терминологией, можно сказать, что знаки-символы *конвенциональны* (от слова «конвенция» — договор, соглашение).

Посмотрим, например, как отличаются способы выражения понятия «плохо» у необученных глухих, пользующихся знаками «домашней» пантомимы, и в новом языке знаков. В первом случае мы видим чисто мимическую жестикуляцию: человек приоткрывает губы, слегка высовывает кончик языка и затем отрицательно покачивает головой с выражением неудовольствия.

---

<sup>12</sup> Морфема — минимальная значимая часть слова, например, его корень.

В новом языке знаков, принятом сейчас у англичан, используется совершенно другой знак. Кисти рук со сложенными пальцами и с отведенными в стороны мизинцами складываются вместе и слегка подаются в сторону собеседника. Первый, чисто иконический знак может быть легко понят каждым, даже и не вступавшим прежде в общение с глухими. Второй знак — это конвенциональный символ, значение которого можно только заучить.

А вот другой пример. Домашний знак согласия — это просто кивки головой. В новом языке знаков во Франции согласие выражается двумя последовательными движениями руки вниз и вверх, причем согнутые большой и указательный пальцы образуют подобие кольца. По существу, такое положение пальцев имитирует букву «о», с которой начинается французское слово «да» («oui»).

Употребление последнего знака довольно естественно для глухого, знакомого не только с принятым во Франции жестовым языком, но и с разговорным французским языком. Зная национальный язык своей страны, такой человек может пользоваться двумя принципиально различными способами коммуникации, один из которых абсолютно подобен фонетическому, а другой — идеографическому письму<sup>13</sup>. В основе первой из этих двух систем общения лежит так называемый «пальцевый алфавит», где каждой букве соответствует вполне определенная комбинация пальцев правой руки. Что касается идеографической системы, то именно она используется в «естественном» («новом») языке знаков, о которых речь шла перед этим.

Различие состоит в том, что при разговоре с использованием пальцевой азбуки каждый отдельный жест отвечает одному звуку, или фонеме, звукового языка, в то время как любой жест языка знаков соответствует слову (точнее морфеме) или даже целому короткому высказыванию. Алфавит пальцев — это не более чем беззвучная имитация, речи, своего рода «воздушная каллиграфия», один из суррогатов звукового языка данной страны. Что касается жестового языка знаков, то он представляет собой вполне самостоятельный язык, так что «высказывания», транслируемые с его помощью, требуют перево-

---

<sup>13</sup> В фонетическом письме каждому звуку речи соответствует буква. Этого нет в идеографическом письме, которое есть последовательность иероглифов. Такими иероглифами оказываются, в частности цифры. Иероглиф «5» может быть отображен в фонетическом письме словом «п-я-т-ь».

да на звуковые языки, причем такой перевод лишь в немногих случаях может быть совершенно буквальным.

Надо сказать, что, несмотря на столь существенные различия между символикой пальцевого алфавита и языком знаков, они очень часто используются в едином комплексе. Один из таких случаев мы уже наблюдали, когда познакомились с французским жестом для понятия «да». Однако, как правило, пальцевая азбука приберегается в жестовой сигнализации для тех слов и выражений, для которых не существует специальных символов в языке знаков. Таковы, в частности, имена и фамилии людей, а также названия географических местностей, фирм и т. д.

Интересно, что некоторые наиболее употребительные имена собственные получили свое символическое изображение в языке знаков. Таковы названия материков, стран, некоторых крупных промышленных фирм. Так, в США существует жестовый знак для фирмы «Понтиак», тогда как название фирмы «Форд» требует использования алфавита пальцев. Слово «Россия» передается американскими глухонемыми следующим жестом: ладони обеих рук кладутся на колени, якобы имитируя характерное движение русских народных танцев.

### **Фонемы, графемы и хиремы**

Перед нами удивительная аналогия в принципах построения совершенно различных по происхождению систем оптической сигнализации. Вспомним, например, морской флажный код. И там, так же как в жестикуляции глухих, любое сообщение может быть передано по буквам. Но в обоих этих типах коммуникации такая возможность используется лишь в крайних случаях — когда среди готовых конвенциональных символов отсутствуют такие, с помощью которых данное сообщение можно было бы транслировать быстрее и экономнее. Всем ясно, что если за одно и то же время можно передать или 10 букв, или 10 слов, то будет разумнее воспользоваться вторым вариантом. Но, с другой стороны, было бы проще каждый раз составлять нужные слова из флагов-букв, чем, например, заучивать на память многие сотни знаков-иероглифов.

Этот вывод, оказывается, в известном смысле приложим и к жестикуляции глухих. Если в результате определенного нейропсихического заболевания человек, с детства владеющий и пальцевым

алфавитом и языком знаков, утратил способность пользоваться обеими этими системами связи, то по мере выздоровления он раньше и с большей легкостью возвращается к азбуке пальцев. И это не удивительно, ибо число исходных, символов-элементов здесь намного меньше, чем в языке жестовых знаков, что дает определенные преимущества для восстановления памяти.

Имея много черт сходства с типичными идеографическими системами, жестовый язык знаков существенно отличается от них одной важной особенностью, которая сближает его с системами фонетическими. Как мы помним, создание новых идеограмм (например, в китайском иероглифическом письме) не подчинено каким-либо общим принципам комбинаторики, которые мы обнаруживаем при формировании слов (или морфем) из небольшого числа исходных элементов (фонем или букв). Оказывается, большинство знаков-символов жестового языка можно, подобно словам, разложить на более мелкие элементы. По аналогии с фонемой (элементарным звуком речи) и *графемой* (буквой) их принято называть *хиремами*. Ни фонема, ни буква, ни хирема не обладают собственным значением — это просто кирпичики, из которых складываются минимальные значимые единицы языка: слова в нашем звуковом языке, знаки — в языке жестов.

Американский лингвист В. Стоко, не будучи глухим, прошел полный курс обучения американскому языку знаков в самом крупном в США учебном заведении для людей, лишенных слуха (колледж Галлодета), а затем долгое время преподавал в нем. Он насчитывает в этом языке (именуемом *амсленом*) 37 хирем. Это не намного больше числа фонем и букв в европейских языках (в русском языке 32 буквы, в английском — 26)<sup>14</sup>.

Все хиремы распадаются на три большие группы. Элементы первой группы определяют ориентацию движения «сигнальной» руки. Элементы второй группы представлены конфигурацией пальцев обеих рук, а элементы третьей кодируются характером движений. Как правило, в движении находится правая рука (движения левой рукой, совершенно аналогичные движениям правой, используются в особых случаях и формируют символы с совершенно новым значением). Специфика знака зависит от того, к какой части лица, левой руки или туловища направлена кисть правой руки. Так, если сжатая в кулак рука прикаса-

---

<sup>14</sup> Stokoe 2005.

ется к подбородку, то этот жест читается как «мороженое»; если кулак дотрагивается до лба, то перед нами знак, обозначающий «Швеция»; наконец, поднося кулак к груди, наш собеседник говорит: «Сожалею».

При тех же самых движениях руки ее пальцы могут быть сложены пятнадцатью различными способами (в соответствии с теми наиболее контрастирующими между собой конфигурациями пальцев, которые отвечают пятнадцати буквам пальцевого алфавита), и в каждом таком случае мы получаем новый знак.

Играет роль также положение пальцев левой руки. Например, если правая рука с выпрямленным указательным пальцем (буква «d») движется мимо кисти неподвижной левой руки, все пальцы которой выпрямлены и слегка разведены (цифра 5), то это знак «что?». Если же кисть левой руки при этом отвечает букве «i» (только мизинец выпрямлен), знак читается как «последний».

Наиболее многочисленны хиремы, отвечающие разным типам движений правой руки. Например, при всех прочих равных (таких, например, как положение пальцев) движение правой руки к себе может означать «брать взаймы», от себя — «земля», а поочередные движения к себе и к собеседнику — «объяснять». Особые знаки формируются при комбинациях разных движений, быстро следующих друг за другом. Например, прикосновение руки, сопровождаемое ее движением вправо и покачиванием, расшифровывается как «сон», тогда как прикосновение, за которым следует подбрасывание руки вверх, означает «почему?»

Здесь можно задать очень важный вопрос: каковы же лексические возможности этого своеобразного языка? Казалось бы, ответ прост. Достаточно перемножить число хирем ориентации (9), конфигурации (15) и движения (13), и мы получим общее число возможных знаков, которое равно 1665. Но, к сожалению, эта цифра не может дать сколько-нибудь точную оценку числа «слов» в языке знаков. С одной стороны, ее следует занижить, поскольку многие комбинации хирем не используются. Но, с другой стороны, число значимых единиц может оказаться значительно большим, так как существуют дополнительные «надстройки» над комбинаторикой хирем.

### **Изменения в мимике лица меняют смысл «сказанного»**

Одна из таких «надстроек» — это лицевая мимика, сопровождающая жестикуляцию рук. Оказывается, значение одного и того же симво-

ла может существенно изменяться с изменением выражения лица. Например, знак «помнить», транслируемый при вопросительном выражении лица (брови приподняты, глаза широко открыты, подбородок немного вздернут кверху), читается как «помнишь?»; если же глаза слегка прикрыты, а подбородок чуть опущен, то совершенно идентичная жестикация расшифровывается так: «Да, я помню!» Знак «возможно», сопровождаемый чуть заметным отрицательным покачиванием головы, приобретает значение «невозможно».

Таким образом, по мнению В. Стоко, написанные на лице согласие, вопрос или отрицание играют в языке знаков роль синтаксических признаков: с их помощью можно перевести утвердительное предложение в вопросительное или отрицательное. И все же, по-видимому, можно приблизительно ответить на вопрос, поставленный в предыдущем абзаце, сказав, что число слов в новом языке знаков едва ли превышает 3—4 тысячи. Это, разумеется, намного меньше словарного запаса любого европейского языка.

Познакомившись с несколькими знаками жестового языка глухих, мы могли воочию убедиться в том, насколько далеки они от иконической мимики. Перед нами типичные знаки-символы, созданные на основе соглашения и потому требующие перед использованием длительного и трудоемкого периода заучивания.

## **Разнообразие жестовых языков**

Возникает естественный вопрос: какова степень сходства и различий в жестовых языках, формирующихся и развивающихся внутри культур, изолированных друг от друга?

Поскольку эти языки изучены пока что не вполне детализировано, их строгое научное сопоставление не представляется возможным. Следовательно, мы можем руководствоваться здесь лишь косвенными данными, которые крайне противоречивы. По мнению одних наблюдателей, глухие из разных стран, встречаясь на международных съездах, специально проводимых ими, не испытывают никаких трудностей, общаясь друг с другом без переводчиков. Но существует и другая точка зрения, согласно которой интернациональная коммуникация в таких ситуациях — дело не столь уж простое. И это не удивительно, поскольку даже в странах, говорящих на одном звуковом языке, способы общения с помощью жестов оказываются далеко не идентичными



друг другу. Знатоки вопроса указывают, что на международных конференциях (таких как Федерация глухих мира) часто требуется одновременное присутствие не менее чем пяти «переводчиков».

Когда лингвисты попытались сравнить несколько сот знаков из жестовых языков английских и американских глухонемых, то оказалось, что некоторые из них вполне сходны в обеих странах, другие совершенно различны, тогда как часть знаков, одинаковых по способу жестикуляции, может обозначать разные и даже неродственные понятия. Казалось бы, для глухих из Великобритании и США, знающих английский разговорный язык, такая ситуация не должна стать серьезным препятствием к взаимопониманию. Однако, как мне любезно сообщил отечественный специалист по общению глухих В.А. Цукерман, пальцевый алфавит англичан заметно отличается от американского, поскольку второй берет начало от первых испанских завоевателей Нового Света. Таким образом, идентичные по смыслу высказывания могут в разных странах передаваться с помощью неодинаковой жестикуляции.

Если встречаются француз и американец, то они едва ли смогут прибегнуть к пальцевой азбуке, но, скорее всего, достигнут хорошего взаимопонимания на почве «языка знаков». Причина этого в том, что американский знаковый язык является прямым детищем французского: основатель первой американской школы глухонемых Томас Гопкинс Галлодет взял за основу своей программы обучения метод Л'Эпе и Сикара. А теперь попытаемся представить себе, к каким средствам общения могут прибегнуть в немом разговоре русский и американец, которые несомненно должны располагать совершенно разными наборами знаков. Очевидно, упор здесь будет сделан на употребление мимических жестов пантомимы, которые в целом имеют более или менее интернациональный характер.

### **Насколько много можно «сказать» посредством жестов?**

Американский семиотик Г. Маллери, известный своими исследованиями жестового языка североамериканских индейцев, описывает такой случай. Однажды в колледже для глухих в Вашингтоне была устроена встреча учащихся с несколькими индейцами из племени юта. Одному из них при помощи жестов был задан вопрос, сколько времени он добирался со своей родины до Вашингтона. Индеец начал жестику-

лизовать. Он продел указательный палец левой руки между расставленными и направленными вниз указательным и средним пальцами правой руки; поднял вверх три пальца левой руки; держа обе руки с растопыренными пальцами перед собой, начал вращать их параллельно в вертикальном направлении; поднял указательный палец левой руки; свел вместе концы пальцев обеих рук, изобразив тем самым нечто наподобие крыши; повторил вращательные движения кистей рук на уровне груди; затем, держа слегка согнутую ладонь левой руки концами пальцев вправо, а правую — над ней, пальцами вверх, проделал правой кистью несколько коротких движений кверху. В конце этой беззвучной тирады индеец поднял четыре пальца левой руки<sup>15</sup>.

Все это должно было обозначать: верхом на лошади — 3 дня, колеса автомобиля — 1 день, крыша-автомобиль-дым (т. е. крытый вагон с дымом, или поезд) — 4 дня. Маллери пишет, что учащиеся колледжа поняли все, кроме изображения колес, для которых у них был иной знак: широкие круговые движения одной рукой. Допуская справедливость вывода, что ученики поняли общую идею, я не уверен в том, что они уяснили себе детали рассказа, в котором имитация движения колес занимала столь важное место.

Разумеется, пантомима располагает немалыми изобразительными средствами. Вспомните хотя бы искусство такого замечательного мима, как Марсель Марсо. И все же коммуникативные возможности иконической мимики далеко не безграничны. Я не убежден в том, что все мы легко опознали бы в последнем жесте индейца изображение дыма. И, разумеется, трудно было бы ожидать взаимопонимания между учащимися колледжа и приезжими, если бы им понадобилось сообщить друг другу о таких вещах, которые обычны и естественны в рамках одной из двух культур и совершенно несвойственны другой. Да и вообще, попробуйте-ка поговорить при помощи мимики на темы морали, этики, искусства или науки.

### **Речь и жестикаляция рукой совершенствовались параллельно**

Если мы теперь вновь вернемся к вопросу о том, какой именно модус коммуникации мог быть взят на вооружение пралюдьми рань-

---

<sup>15</sup> Mallery 1972.

ше — звуковой или жестовый, то увидим, что ни одна из двух конкурирующих гипотез не имеет ровно никаких преимуществ перед другой. Ни естественные, биологические звуки пралюдей (вроде наших междометий — «ах», «ох», «ай» и т. д.), ни столь же естественные для них жесты не могли бы стать материалом для формирования эффективной коммуникации до тех пор, пока человек не постиг идеи репрезентации явлений внешнего мира в знаках, а затем и их символизации. Когда же он смог постичь эти премудрости, то и звукоподражательные возгласы, и жесты примитивной пантомимы получили, вероятно равное право лечь в основу рождающегося обмена мыслями. И, скорее всего, с этого момента развитие обоих способов коммуникации пошло разными, но тесно переплетенными путями. Результатом такого развития и явилась, вероятно, теснейшая связь нашей речи с ее паралингвистическим аккомпанементом.

Американский антрополог и лингвист Г. Хейвс считает, что способность человека к дифференцированной жестикуляции (для которой мы не находим никаких аналогов в мире животных) могла возникнуть лишь в тесной связи с усовершенствованием манипуляционных возможностей руки. Питательной почвой для этого явилась необходимость изготовления, а затем и филигранной обработки орудий охоты и труда. Получив эти новые свойства, рука первобытного каменотеса смогла позже превратиться в руку неолитического художника. Умение изобразить увиденное с помощью линий и красок открыло человеку новые горизонты образного познания мира средствами изобразительного искусства. Звуковой язык, со своей стороны, явился идеальным инструментом для создания абстрактной, символической схемы реальности. Без него не смогла бы родиться наука. Но наука была бы немислима и в том случае, если бы человек не обладал возможностями, которые дает ему образное восприятие мира.

### **Жестовый аккомпанемент разговорной речи**

Вероятно, в случае острой необходимости каждый из нас смог бы объяснить с другим человеком без слов, при помощи одних только жестов, разумеется, если содержание такого «диалога» затрагивает лишь предельно простые темы. Кроме того, стоит лишь совсем недолго понаблюдать за разговаривающими людьми, чтобы убедиться в том, что речь почти всегда сопровождается жестикуляцией и мими-

ческими движениями мышц лица. Жестикуляция присутствует подчас даже в таких ситуациях, где она выглядит совершенно неуместной и способной повредить выполняемой человеком задаче (видео 44). Этот *паралингвистический* (или, в буквальном переводе, околязыковый) аккомпанемент речи присутствует неизменно, хотя и неодинаково развит у разных народов. В отличие от речи англичан, немцев и русских с их относительно сдержанной манерой общения, речь итальянца или француза обильно оснащена жестикуляцией наподобие книги с картинками.

Богатой пантомимой сопровождается обычно и речь детей. Помню, как моя пятилетняя дочка рассказывала мне о своем детском саде. Ее руки, а подчас и ноги находились в непрерывном движении. Напоминая мне о том, что комната их группы расположена на втором этаже, ребенок приподнимал ладони кверху. Плавными горизонтальными движениями руки изображались ступеньки лестницы, а ноги при этом переступали на месте, имитируя короткие шажки по этим ступенькам. Расположение столовой слева по коридору сопровождалось поворотом ручонки в эту сторону. Рассказывая о том, как дети помогают воспитательнице носить посуду и накрывать на стол, девочка держала ладонки так, словно удерживала воображаемый предмет, а затем разводила их в стороны, изображая плоскую поверхность стола, покрытого скатертью.

Знаменитый римский оратор Квинтилиан, живший в I в. н. э., дает яркое, красочное описание коммуникативных возможностей жестикуляции. «Движения всего тела помогают оратору, — писал он, — но руки (я почти уверен в этом) говорят сами. Не с их ли помощью мы требуем, просим, угрожаем, молим, выражаем отвращение и ужас, вопрос и отрицание? Не они ли передают нашу радость и печаль, сомнения, чувства вины и раскаяния, рисуют меру, количество, качество и время? Не они ли ободряют, просят, обуздывают страсти, осуждают, восторгаются, требуют сочувствия и, указуя в ту или иную сторону, на того или иного человека — не они ли освобождают нас от необходимости пользоваться наречиями и местоимениями?».

Конечно, нет спора в том, что изящная и умело отработанная жестикуляция украшает речь, делает ее эмоционально насыщенной, а порой и гораздо более доходчивой. Но не будем забывать о том, что, облекая наши высказывания в красочные одежды эмоций, жестикуляция и мимика выполняют сейчас лишь подсобную роль *помощников*

речи. Но было ли так всегда, не существовало ли в ранней истории человечества такого периода, когда речь еще не родилась, а жестовый способ общения был единственным доступным прачеловеку? Мне кажется, что на этот вопрос следует ответить отрицательно.

### **Зарождающаяся коммуникация едва ли была только жестовой**

Дело в том, что основной жестовой коммуникации могли быть стать, скорее всего, те черты жестикуляции и мимики, которые у людей детерминированы генетически. Они не менее характерны для общего биологического облика *Homo sapiens*, чем, скажем, строение его мозга, гортани, ушной раковины. Эти врожденные способы выражения эмоций, по сути дела, мало чем отличаются от так называемых «выразительных движений» у животных. Вспомним, к примеру, типичную мимику гнева у шимпанзе — плотно сжатые губы и пристальный взгляд, устремленный в сторону противника.

Спрашивается, могли ли эти чисто биологические средства общения послужить надежным основанием для обмена содержательной информацией и для планирования совместной деятельности. Думаю, что едва ли.

Дело в том, что такого рода сигналы способны передавать лишь один класс сообщений, уведомляющих зрителей о внутреннем состоянии того, кто их транслирует. Действительно, что может означать удивление само по себе, если никто из окружающих не знает, чем именно оно вызвано? Чего стоит вопросительная интонация, когда нам неизвестно, в чем суть вопроса? Проявление гнева может вызвать у присутствующих или желание удалиться восвояси, или потребность приблизиться с тем, чтобы успокоить разгневанное существо. Такие сигналы лишены основного признака языкового знака — именно, свойства перемещаемости, а потому и непригодны для описания явлений внешнего мира во всем разнообразии их свойств и отношений.

В этом смысле врожденные способы коммуникации бесконечно уступают даже столь несовершенной системе общения, как «домашняя» сигнализация глухих. Последняя, сохраняя в себе все богатство врожденной жестикуляции и мимики, обогащена вместе с тем и множеством иконических знаков пантомимы. Они копируют, хотя и весьма приблизительно, простейшие события и отношения внешней

действительности, делая тем самым первый робкий шаг в сторону создания ее схематического изображения, по пути становления второй сигнальной системы.

Многие из этих иконических жестов выражают собой попытку символизации пространственных отношений, требующих от человека определенного сенсомоторного опыта и конструктивного мышления. Если полуторагодовалый ребенок просто тянется ручонкой к лакомому кусочку (что делает и макак), то немногим более взрослый уже способен на жестикуляцию, имитирующую поднесение пищи ко рту. Очевидно, дитя, жестикулирующее подобным образом, прекрасно сознает, что лакомство может быть взято рукой матери и перемещено в желаемом направлении.

Совсем не исключено, что такого рода понимание доступно и животным, но они не способны символизировать свои ощущения, имитируя крылом или лапой воображаемую траекторию движения объекта.

Тот, кто внимательно наблюдал за умственным и языковым развитием своего малыша, вероятно, заметил, как трудно научить ребенка пользоваться словом «я». Только осознав себя как самостоятельную личность (процесс далеко не тривиальный), трех- или четырехлетнее дитя сможет пользоваться столь естественным, казалось бы, жестом, как движение указательного пальца по направлению к себе. Тем, кто полагает, что этот жест в эволюции нашего общения предшествовал слову «я», можно было бы возразить, что сейчас он возникает скорее как паралингвистический заменитель этого слова.

По мере того как ребенок растет и развивается, его «естественная» жестикуляция начинает постепенно уступать место жестовой символике, традиционно принятой в его отечестве. Вспомним разнообразие жестов несогласия, приходящих у разных народов на смену отрицательному покачиванию головой. Движение кистью руки к себе, которое в силу своей иконичности, на наш взгляд, не может быть истолковано иначе как: «Подойди ближе», заменено у арабов иным жестом — русские на первых порах воспринимают его как знак прощания: «Уходи, до свидания!». Так иконическое копирование пространственных отношений (по типу пантомимы) как в процессе развития индивидуума, так и в ходе развития культуры замещается обозначением этих отношений с помощью отвлеченных, конвенциональных знаков-символов.

## О мере эффективности коммуникации

Дж. МакЛин и Л. Снайдер-МакЛин выявили три уровня коммуникативных возможностей у детей, лишенных речи<sup>16</sup>.

Способы общения с воспитателем ребенка, чьи психические нарушения очень существенны, может быть назван *примитивной* коммуникацией. Эти дети проявляют преднамеренность к общению, но лишены способности указывать на объект пальцем. Когда ребенок хочет, чтобы воспитатель дал ему игрушку или нечто другое, он попросту берет руку взрослого и кладет ее на данный предмет. Понятно, что «сообщения», поступающие от такого ребенка к окружающим, обычно носят характер предписания (императива). В большинстве случаев это просьба сделать то-то и то-то для отправителя сообщения.

Несколько более продвинутая сигнализация свойственна детям, общение которых с окружающими попадает в категорию *конвенциональной коммуникации*. В данном случае ребенок владеет указательным жестом и, кроме того, несколькими другими, значение которых определяется воспитателем «по договоренности». Это значит, что тот научился понимать жесты воспитанника в процессе длительного общения с ним. Сделать это бывает нетрудно. Дело в том, что содержание «сообщений» не выходит обычно за рамки тем, связанных с едой или утолением жажды. Более того, сами эти сигналы ребенок подает тогда, когда видит еду или напитки, либо когда определяет по поведению воспитателя, что скоро будет очередная трапеза. Иными словами, эти средства коммуникации теснейшим образом привязаны к контексту. Но даже для того, чтобы привить ребенку навыки столь несовершенного общения, требуются длительные и изощренные тренировочные занятия с пациентом.

Легко можно видеть, что оба описанных варианта невербальной коммуникации носят сугубо симпраксический характер — хотя бы в силу того, что используемые сигналы не дают возможности их отправителю выйти за пределы конкретной наличной ситуации. В этом смысле в гораздо лучшем положении оказываются дети, способные к невербальной *референтной коммуникации*. Они обладают большим или меньшим репертуаром жестов (отчасти подобным знакам жестового языка глухих). Часть из них мало чем отличается от тех, что

---

<sup>16</sup> McLean, Snyder-McLean 1987.

используются при конвенциональной коммуникации. Другие жесты, как и слова, обладают собственными референтами и, таким образом, могут обозначать объекты и действия, не связанные непосредственно с ситуацией. Таким образом, на этом уровне общения возможны уже «высказывания» декларативного характера (когда ребенок пытается привлечь внимание воспитателя к чему-то такому, что не связано в данный момент с некими меркантильными мотивами), а не только «команды»-императивы, обращенные к воспитателю.

## Резюме

Все те способы сигнального поведения животных, о которых речь шла в предыдущих главах, по уровню своей эффективности стоят, как я полагаю, существенно ниже примитивной коммуникации детей с психическими нарушениями. Поэтому сигнализацию животных едва ли имеет смысл приравнивать, в той или иной степени, осмысленному общению людей, осуществляется ли оно с помощью жестов и мимики или средствами звукового языка. Это явления кардинально несходного характера, относящиеся, по сути дела, к принципиально разным мирам. Поэтому чистым нонсенсом звучат такие словосочетания как, например, «честная коммуникация животных», столь широко используемое в современной литературе по интересующей нас теме.

Классик лингвистики, швейцарский ученый Ф. де Соссюр пишет, что в сущности «...естественной для человека является не речевая деятельность, а способность создавать язык, то есть систему дифференцированных знаков, соответствующих дифференцированным понятиям»<sup>17</sup>. Другой выдающийся лингвист Э. Бенвенист утверждал, что само понятие «знаковая функция» возникает лишь с появлением естественного языка человека и только этот язык дает образцовое воплощение названной функции. «Отсюда, — продолжает он, — вытекает способность языка — и он эту способность реализует — сообщать другим системам знаковые свойства и, тем самым, свойство быть системами, передающими значение».

Если мы вспомним, что наука о знаках и их значении носит название семиотики, то эту мысль вслед за Бенвенистом удастся сформулировать еще более лаконично. Мы можем сказать, что естественный

---

<sup>17</sup> Соссюр 1977.



язык человека осуществляет семиотическое моделирование и тем самым служит универсальной семиотической матрицей, на которой можно вторично построить практически неограниченное число самых разнообразных знаков или информационных систем.

Таковы, например, азбука Морзе, флажный код, дорожные знаки и весьма своеобразные способы имитации речи посредством свиста или при помощи различных музыкальных инструментов (колокольчиков, гонга и т. д.)<sup>18</sup>. По существу, в том же ряду стоят письменные сообщения и тексты для слепых, выполненные рельефным кодом, где каждая буква или цифра передается определенной комбинацией выпуклых точек — с помощью так называемого шеститочечного шрифта Брайля. Во всех этих случаях живой поток речи подменен изобразительными значками, воспринимаемыми посредством осязания.

Но, несмотря на то, что на пути своего длительного эволюционного развития человек, казалось бы, мог избрать любой из перечисленных выше способов коммуникации, он все же остановил свой выбор на членораздельной речи. Все прочие способы языкового общения (при помощи жестов, свиста, звуков гонга) оказываются либо производными от речи, либо настолько менее совершенными, что человек прибегает к их употреблению лишь в некоторых критических обстоятельствах, когда использование речи попросту невозможно.

Этот приоритет речи как наиболее удобного, гибкого и эффективного средства коммуникации становится легко объяснимым из следующего сопоставления. Человек не в состоянии сосчитать число коротких, однотипных (не идентичных друг другу) звуковых импульсов, если они следуют друг за другом со скоростью 20 импульсов в секунду: такие сигналы сливаются для нашего уха в единый сплошной звук. Но при этом мы способны воспринимать и понимать членораздельную речь, внутри которой частота следования звуковых единиц (фонем) составляет 25—30 единиц в секунду.

---

<sup>18</sup> См. Панов 2005/2011, глава 4.

## БИБЛИОГРАФИЯ

- Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. М. 446 с.
- Бенвенист Э. 1974. Общая лингвистика. М.: Прогресс. 448 с.
- Бергсон А. [1907]1998. Творческая эволюция. М.: Канон-пресс. 382 с.
- Берман Д. И., Бойко Е. А., Михайлова Е. И. 1983. Брачное поведение сибирского углозуба. С. 167—169 в: В Прикладная этология: Мат. III Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.
- Безр С. А. 1983. Формирование социальных взаимоотношений у пауков. С. 283—284 в: Поведение животных в сообществах: Мат. III Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.
- Бикертон Д. 2012. Язык Адама: Как люди создали язык, как язык создал людей. М: Языки славянских культур. 336 с.
- Бирштейн Я. А. 1968. Подтип Жабродышащие (Branchiata). Жизнь животных. Т. 2. М. С. 367—529.
- Богатырев П. Б. 1970. Некоторые элементы пространственного зрения рыб. С. 150—160. Биологические основы управления поведением рыб. М.
- Брайен М. В. 1986. Общественные насекомые: Экология и поведение М.: Мир. 400 с.
- Ван-Бергайн В. 1969. Направленный и ненаправленный слух у рыб. С. 309—329 в: Морская биоакустика. Л.: Изд. Судостроение.
- Винн Г. 1969. Биологическое значение звуков, издаваемых рыбами. С. 239—261 в: Морская биоакустика. Л.: Изд. Судостроение.
- Висби У., Ричард Дж., Нельсон Д., Грубер С. 1969. Восприятие звуков акулообразными. С. 281—295 в: Морская биоакустика. Л.: Изд. Судостроение.
- Венер А., Уэллс П. 2011. Анатомия научного противостояния. Есть ли «язык» у пчел? М.: Языки славянских культур. 487 с.
- Водинский Д., Таволга У. 1969. Слуховая способность костных рыб. С. 296—308 в: Морская биоакустика. Л.: Изд. Судостроение.

- Гердер И. Г. [1784] 1977. Идеи к философии истории человечества. М.: Наука. 703 с.
- Гринуолт К. 1983. Как поют птицы. С. 253—265 в: Птицы. М.: Мир.
- Дарвин Ч. 1899. Происхождение человека и половой отбор. Собр. соч. Т. 2. СПб. 427 с.
- Давиташвили Л.Ш. 1961. Теория полового отбора. М. 538 с.
- Дементьев Г. П. 1940. Руководство по зоологии. Т. 6. Позвоночные: Птицы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 856 с.
- Догель В. А. 1975. Зоология беспозвоночных. М. 559 с.
- Еськов К. Ю. 2004. История Земли и жизни на ней. От хаоса до человека. М.: НЦ ЭНАС. 312 с.
- Еськов К. Ю. 2008. Удивительная палеонтология. История Земли и жизни на ней. М.: НЦ ЭНАС. 310 с.
- Жантиев Р. Д. 1981. Биоакустика насекомых. М.: МГУ. 256 с.
- Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. 1983. Социальная организация водяных ужей *Natrix tessellata* Laurenti. С. 99—100 в: Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всесоюзн. конференции по поведению животных 2. М.: Наука.
- Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. 1986. Заметки о поведении степной агамы *Agama sanguinolenta*. I. Общие черты биологии, пространственной структуры и социальное поведение. Зоол. журн. 65(1): 99—109.
- Зубакин В. А. 1976. Сравнительная экология колониального гнездования чайковых птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 22 с.
- Иваницкий В. В. 1985. Социальная организация и демонстрационное поведение черногрудого (*Passer hispaniolensis*) и индийского (*P. indicus*) воробьев. Зоол. журн. 64: 1213—1223.
- Ильичев В. Д., Вилке Е. К. 1978. Пространственная ориентация птиц. М. 284 с.
- Кипятков В. Е. 1991. Мир общественных насекомых. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 408 с.
- Котт Х. 1950. Приспособительная окраска животных. М. 543 с.
- Кэндел Э. 1980. Клеточные основы поведения. М. 598 с.
- Ланге А. Б. 1984. Подтип Хелицеровые (Helicerata). Жизнь животных. Т. 3. М.: Просвещение. С. 8—108.

- Лапшин Д. Н., Воронцов Д. Д. 2000. Ультразвуковая эмиссия совок (Lepidoptera, Noctuidae): Основные параметры сигналов и возможные механизмы их генерации. Зоол. журн. 79(10): 1189—1201.
- Лилли Дж. 1965. Человек и дельфин. М.: Мир. 160 с.
- Мантейфель Ю. Б. 1977. Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий. М. 262 с.
- Марголис С. Э., Мантейфель Ю. Б. 1978. Сенсорные системы и поведение хвостатых амфибий. М. 161 с.
- Марков В. И., Тарчевская В. А., Островская В. М. 1974. Организация акустических сигналов у черноморской афалины. С. 173—199 в: Морфология, физиология и акустика морских млекопитающих. М.: Наука.
- Наумов Н. П. 1977. Сигнальные биологические поля и их значение для животных. С. 93—110 в: Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.
- Наумов Н. П., Гольцман М. Е., Крученкова Е. П., Овсянников П. Г., Попов С. В., Смирин В. М. 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности. С. 31—75 в: Вопросы териологии. Экология, структура популяции и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.
- Непомнящих В. А. 2003. Противоречие между оптимизацией и упорядоченностью в строительном поведении личинок ручейников *Chaetopteryx villosa* Fabr. (Limnephilidae: Trichoptera). Журнал общей биологии 64(1): 45—54.
- Никитин Е. Н. 1970. Объяснение — функция науки. М.: Наука. 278 с.
- Ольшанский В. М., Солдатова О. А., Нгуен Тхи Нга 2011. Эпизодические электрические разряды при социальных взаимоотношениях: пример азиатских клариевых сомов. Журнал общей биологии. 72(32): 220—234.
- Панов Е. Н. 1968. Этологические механизмы изоляции. Проблемы эволюции. Т. 1. Новосибирск: Наука. С. 142—168.
- Панов Е. Н. 1973. Взаимоотношения двух близких видов овсянок *Emberiza citrinella* L., *E. leucosephalos* Gm. в области их совместного обитания. С. 261—294 в: Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука.
- Панов Е. Н. 1973б. Птицы южного Приморья. Новосибирск. 376 с.

- Панов Е. Н. 1975. Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М: Знание (НЖНТ. Сер. Биология 3). 64 с.
- Панов Е. Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М. 302 с.
- Панов Е. Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. С. 5—70 в: Проблемы этологии наземных позвоночных. Итоги науки и техники. Сер. Зоол. позв., т. 12. М: ВИНТИ.
- Панов Е. Н. 1983/2009. Поведение животных и этологическая структура популяций. М. 423 с.
- Панов Е. Н. 1999. Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 342 с.
- Панов Е. Н. 2001/2011. Бегство от одиночества: индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе. М.: Лазурь, 637 с. (Индивидуальное — коллективное — социальное в природе и в обществе: Бегство от одиночества. 2-е изд. М.: ЛКИ. 640 с).
- Панов Е. Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии. Зоол. журн. 84(1): 104—123.
- Панов Е. Н. 2005/2011. Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и в мире людей. М: URSS. 502 с.
- Панов Е. Н. 2008. Сорокопуты (семейство Laniidae) мировой фауны: экология, поведение, эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 620 с.
- Панов Е. Н. 2011. «Когнитивная революция» в изучении поведения животных: отказ от правила Ллойда Моргана. Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. № 2(4). 20 с.
- Панов Е. Н. 2012. Парадокс непрерывности: Языковой рубликон. О непреодолимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека. М.: Языки славянских культур. 456 с.
- Панов Е. Н., Галиченко М. В. 1980. О пространственной организации популяций среднеазиатской черепахи *Testudo hersefieldii* в Бадхызе. Зоол. журн. 59: 875—884.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. 1985. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский. Зоол. журн. 64(5): 750—762; 64(6): 906—913; 64(7): 1071—1083.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. 1986. Заметки о поведении степной агамы *Agama sanguinolenta*. 2. Повседневное и коммуникативное поведение. Зоол. журн. 65(2): 235—246.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. 2001. Сигнальное поведение и коммуникация у черноголового хохотуна *Larus ichthyetus* (Aves, Lari), как показатель его положения внутри подсемейства Larinae. Зоол. журн. 80(7): 839—855.

- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. 2003. Горные агамы Евразии. М.: Лазурь. 301 с.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., Костина Г. Н., Андрусенко Н. Н. 1980. Социально обусловленная смертность птенцов и каннибализм в колониях черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. I. Масштаб и причины ювенильной смертности. Зоол. журн. 59(11): 1694—1704.
- Панов Е. Н., Костина Г. Н., Галиченко М. В. 1978. Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos*. Зоол. журн. 57(4): 569—581.
- Панов Е. Н., Непомнящих В. А., Рубцов А. С. 2004. Организация песни у камышовки барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Aves: Sylviidae). Зоол. журн. 83(4): 464—479.
- Панов Е. Н., Непомнящих В. А., Рубцов А. С. 2006а. Организация песни у лесного конька (*Anthus trivialis*, Motacillidae). Зоол. журн. 85(1): 84—100.
- Панов Е. Н., Непомнящих В. А., Зыкова Л. Ю. 2006б. Организация песни у обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*, Aves, Emberizidae). Зоол. журн. 85(9): 1—13.
- Панов Е. Н., Опаев А. С. 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. № 1(3). 31 с.
- Панов Е. Н., Опаев А. С., Павлова Е. Ю. 2010. Социальная организация репродуктивных поселений и брачное поведение у стрекоз красоток Calopterygidae (Insecta: Odonata). Этология и зоопсихология [научный электронный журнал на сайте Panov-ethology.ru]. № 2. 31 с.
- Панов Е. Н., Павлова Е. Ю. 2007. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. 2. Акустические компоненты поведения. Зоол. журн. 86(5): 709—738.
- Панов Е. Н., Раджабли С. И. 1972. Взаимоотношения домового воробья *Passer domesticus* L. и черногрудого *P. hispaniolensis* Temm. в Таджикистане и возможные механизмы изоляции. С. 263—275 в: Проблемы эволюции 2. Новосибирск. Наука.
- Панов Е. Н., Рубцов А. С., Монзииков Д. Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucosephalus*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов. Зоол. журн. 82 (4): 470—484.
- Панов Е. Н., Целларнус А. Ю., Непомнящих В. А. 2004. Моторные координаты в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*; Reptilia, Agamidae): сигнальные функции и эндогенные ритмы. Зоол. журн. 83(8): 971—982.
- Пирс Дж. 1967. Символы, сигналы, шумы. Закономерности процесса передачи информации. М.: МИР. 334 с.

- Полетаев И. А. 1958. Сигнал. М.: Советское радио. 404 с.
- Попов А. В. 1985. Акустическое поведение и слух насекомых. Ленинград: Наука. 253 с.
- Приходько В. И. 2003. Кабарга: происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация М.: ГЕОС. 443 с.
- Проссер Л. 1977. Сравнительная физиология животных. № 2. М. 569 с.
- Протасов В. Р. 1978. Поведение рыб. М. 296 с.
- Протасов В. Р., Дарков А. А. 1970. Зрительная сигнализация у рыб. С. 161—190 в: Биологические основы управления поведением рыб. М.
- Протасов В. Р., Сбикин Ю. П. 1970. Морфологические и функциональные особенности зрения рыб. С. 115—149 в: Биологические основы управления поведением рыб. М.
- Радаков Д. В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М. 174 с.
- Расницын А. П. 2008. Происхождение насекомых. С. 279—290 в: Жерихин В. В., Пономаренко А. Г., Расницын А. П. Введение в палеоэнтомологию. М.: Товарищество научных изданий КМК. 371 с.
- Ромер А., Парсонс Т. 1992. Анатомия позвоночных. Т. 1—2. М.: Мир. 408 с.
- Смирнов М. Н. 1977. Очерк поведения косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) в западном Забайкалье. С. 221—238 в: Вопросы териологии. Поведение млекопитающих. М.
- Смит Дж. Л. Б. 1962. Старина Четвероног. М.: Географгиз. 216 с.
- Соссюр Ф. де 1977. Курс общей лингвистики. Соссюр Ф. де. Труды по языкознанию. М.: Прогресс. С. 9—285.
- Стоцкая Е. О. 1981. Особенности гнездования серых цапель на скалах острова Фуругельма (Южное Приморье). С. 215 в: Экология и охрана птиц. VIII Всесоюзн. орнитол. конф. Тез. докл. Кишинев.
- Таволга У. Звуковые характеристики и звукопроизводящие механизмы морских рыб. С. 220—238 в: Морская биоакустика. Л.: Изд. Судостроение.
- Тинберген Н. 1970. Осы, птицы, люди. М. 333 с.
- Тинберген Н. 1978. Поведение животных. М. 191 с.
- Томаселло М. 2011. Истоки человеческого общения. М: Языки славянских культур. 328 с.
- Торп В. 1983. Дуэты у птиц. Птицы. М.: Мир. С. 243—252.
- Фабр Ж. А. 1963. Жизнь насекомых. Рассказы энтомолога. Пер. Н. Н. Плавильщикова. М: Гос. учебно-педагогич. изд. 459 с.

- Фитч У. Т. 2013. Эволюция языка. М.: Языки славянских культур. 767 с.
- Фрингс Х. 1969. Излучение и прием звуков морскими беспозвоночными. С. 175—197 в: Морская биоакустика. М: Судостроение. 424 с.
- Фриш М. 1969. Биологические источники непрерывных окружающих морских шумов. С. 198—219 в: Морская биоакустика. Л.: Изд. Судостроение.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных. М. 855 с.
- Хейлмен Дж. 1983. Как птицы обучаются инстинктивному поведению. Птицы. М. С. 137—147.
- Хейнрот О. 1947. Из жизни птиц. М.: Гос. изд-во иностр. лит-ры. 216 с.
- Шовен Р. 1970. Мир насекомых. М. 236 с.
- Шовен Р. 1965. От пчелы до гориллы. М.: МИР. 296 с.
- Эрман Л., Парсонс П. А. 1984. Генетика поведения и эволюция. М. 566 с.
- Adami C., Cerf N. J. 2000. Physical complexity of symbolic sequences. *Physica D* 137: 62—69.
- Aich H., Moos-Heilen R., Zimmermann E. 1990. Vocalizations of adult gelada baboons (*Theropithecus gelada*): Acoustic structure and behavioural context. *Folia Primatol.* 55: 109—132.
- Ainley D. C. 1975. Displays of Adelle penguins: a reinterpretation. Pp. 503—534 in: *Biology of penguins*. (Stonehouse B. ed.) London.
- Alcock J. 1979. The behavioural consequences of size variation among males of the territorial wasp *Hemipepsis ustulata*. *Behaviour* 71: 322—335.
- Alcock J., Bailey W. J. 1995. Acoustical communication and the mating system of the Australian whistling moth *Hecatesia exultans* (Noctuidae: Agaristinae). *J. Zool., Lond.* 231: 331—352.
- Alcock J., Gwynne D. T., Dadour I. R. 1989. Acoustic signalling, territoriality and mating in whistling moths, *Hecatesia thyridion* (Agaristidae). *J. Insect Behav.* 2: 27—37.
- Alexander A. J. 1958. On the stridulation of scorpions. *Behaviour* 12 (4): 339—352.
- Alexander A. J. 1959. Courtship and mating in the buthid scorpions. *Proc. Zool Soc. Lond.* 133(1): 145—169.
- Alexander A. J. 1962. Biology and behavior of *Damon variegatus* Perty of South Africa and *Admetus barbadensis* Pocock of Trinidad (Arachnida, Pedipalpi). *Zoologica* 47: 25—37.



- Alexander R. D., Moore T. E. 1962. The evolutionary relationships of 17-Year and 13-Year Cicadas, and three new species (Homoptera, Cicadidae, *Magicicada*). Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan 121: 5—59.
- Altevogt R. 1957. Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Physiologie indischer Winkerkrabben. Z. Morphol. und Okol. Tiere 46: 1—110.
- Altevogt R. 1972. Physiological interrelations of display and locomotion in fiddler crabs: an evolutionary aspect. J. mar. biol. India 14: 456—467.
- Amemiya C. T., Alföldi J., Lee A. P. et al. 2013. The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution. Nature 496(7445): 311—316.
- Arendt D. 2003. Evolution of eyes and photoreceptor cell types. Int. J. Dev. Biol. 47: 563—571.
- Arendt D., Wittbrodt J. 2001. Reconstructing the eyes of Urbilateria. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 356: 545—1563.
- Arikawa K., Inokuma K., Eguchi E. 1987. Pentachromatic visual system in a butterfly. Naturwissenschaften 74: 297—298.
- Arnold S. J. 1977. The evolution of courtship behavior in New World salamanders with some comments in Old World Salamanders. Pp. 141—183 in: The reproductive biology of amphibians. (Taylor D. H., Guttman S. I. eds). New York: Plenum Press.
- Asprey W. P. 1977. Wolf spider sociobiology. II. Density parameters influencing agonistic behavior in *Schizocosa crassipes*. Behaviour 62: 142—163.
- Asay M. J., Harowicz P. G., Su L. 2005. Chemically mediated mate recognition in the tailed frog (*Ascaphus truei*). Pp. 24—31 in: Chemical Signals in Vertebrates 10.
- Baker C. S., Herman L. M. 1984. Aggressive behavior between humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) wintering in Hawaiian waters. Can. J. Zool. 62(10): 1922—1937.
- Baker T. C., Cadre R. T. 1979. Courtship behavior of the Oriental Fruit Moth (*Grapholitha molesta*): Experimental analysis and consideration of the role of sexual selection in the evolution of courtship pheromones in the Lepidoptera. Ann. Entomol. Soc. Amer. 72(1): 173—188.
- Balkenius A., Rosén W., Kelber A. 2006. The relative importance of olfaction and vision in a diurnal and a nocturnal hawkmoth. J Comp. Physiol. A 192: 431—437.
- Ballintijn M. R., Ten Cate C. 1997. Vocal development and its differentiation in a non-songbird: the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*). Behaviour 134(7—8): 595—622.
- Baurecht D., Barth F. G. 1992. Vibratory communication in spiders. I. Representation of male courtship signals by female vibration receptor. J. Comp. Physiol. A 171: 231—243.

- Beckeres R., Denenbourg J. L., Goss S. 1992. Trails and U-turns in the selection of a path by the Ant *Lasius niger*. *J. theor. Biol.* 159: 397—415.
- Beer C. G. 1975. Multiple functions and gull displays. Function and evolution of behaviour. Oxford: Clarendon Press. Pp. 16—54.
- Bennet-Clark H. C. 2011. The Mechanism and efficiency of sound production in Mole Crickets. *J. exp. Biol.* 214: 2105—2117.
- Berg C. J. 1974. A comparative ethological study of strombid gastropods. *Behaviour* 51: 274—322.
- Bergman M., Gotthard K., Berger D., Olofsson M., Kemp D. J., Wiklund C. 2007. Mating success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly. *Proc. R. Soc. B* 274: 1659—1665.
- Biben M., Symmes D. 1991 Playback studies of affiliative vocalizing in captive squirrel monkeys: Familiarity as a cue to response. *Behaviour* 117(1—2): 1—19.
- Biology of reptilia. 1977. Vol. 7. Ecology and behaviour. (Gens C., Tinkle D. W. eds.) London. 736 p.
- Birch M. C., Poppy G. M. 1990. Scents and reversible scent structures of male moths. *Annu Rev. Entomol* 35: 25—58.
- Bliss D. E. 1968. Transition from water to land in decapod crustaceans. *Am. Zool.* 8: 355—392.
- Boistel R., Aubin T., Cloetens P., Langer M., Gillet B., Josset P., Pollet N., Herrel A. 2011. Whispering to the deaf: Communication by a frog without external vocal sac or tympanum in noisy environments. *PLoS ONE* 6(7): 22—80.
- Brashares J. S., Arcese P. 1999. Scent marking in a territorial African antelope: I. The maintenance of borders between male oribi. *Anim. Behav.* 57: 1—10.
- Briegleb W. Zur Biologie und Okologie des Grottenholms *Proteus anguineus* Laur. 1768. 1962. *Z. Morphol. und Okol. Tiere* 51: 271—344.
- Bristowe W. S., Locket G. H. 1926. The courtship of British Lycosid spiders and its probable significance. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 2: 317—347.
- Brockmann H. J. 1990. Mating behavior of horseshoe crabs, *Limulus polyphemus*. *Behaviour* 114(1—4): 206—220.
- Brown E. D., Farabaugh S. M., Veltman C. J. 1988. Song sharing in a group-living songbird, the Australian Magpie, *Gymnorhina tibicen*. Part 1. Vocal sharing within and among social groups. *Behaviour* 104(1—2): 1—28.
- Brown R. G. B. 1965. Courtship behaviour in the *Drosophila obscura* group. Part II. Comparative study. *Behaviour* 25: 281—323.

- Budelman B. U. 1992. Hearing in Crustacea. Pp 131—139 in: The evolutionary biology of hearing. (Webster D. B., Fay R. R., Popper A. N. eds). Springer-Verlag. 859 p.
- Buechner H. K., Roth H. D. 1974. The lek system in Uganda kob antelope. *Am. Zool.* 14: 145—162.
- Bura V. L., Rohwer V. G., Martin P. R., Yack J. E., 2011. Whistling in caterpillars (*Amorpha juglandis*, Bombycoidea): sound-producing mechanism and function. *J. exp. Biol.* 214: 30—37.
- Burgess J. W. 1976. Social spiders. *Sci. Amer.* 234: 101—106.
- Busnel R.-G. 1966. Information in the human whistled language and sea mammal whistling. Pp. 544—568. In: Whales, Dolphins and Porpoises (Ed. K. S. Norris), University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Calhonn J. B. 1963. The ecology and sociology of the norway rat. US Publ. Health Serv. № 1008. Beth. Naryl. 288 p.
- Campanella P. J. 1975. The evolution of mating systems in temperate zone dragon-flies. II. *Libellula luctuosa* (Burmeister). *Behaviour* 54: 278—310.
- Chaiken M., Bohner J. Marler P. 1994. Repertoire turnover and timing of song acquisition in European Starling. *Behaviour* 128 (1—2): 25—40.
- Chance M. R. A., Jolly C. J. 1970. Social groups of monkeys, apes, and men. New York. 224 p.
- Chase R., Boulanger C. M. 1978. Attraction of the snail *Achatina fulica* to extracts of conspecific pedal glands. *Behav. Biol.* 23: 107—111.
- Cherry M. L. 1992. Sexual selection in the leopard toad, *Bufo pardalis*. *Behaviour* 120(3—4): 164—176.
- Christensen-Dalsgaard J., Ludvig T. A., Narins P. M. 2002. Call diversity in an Old World treefrog: Level dependence and latency of acoustic responses. *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording* 13:1, 21—35.
- Christy J. H. 2007. Predation and the reproductive behavior of fiddler crabs (genus *Uca*). Evolution of social behavior of crustaceans (Thiel M., Duffy J. E. eds). Oxford: Oxford University Press. P. 211—231.
- Clapham P. J. 1996. The social and reproductive biology of Humpback Whales: an ecological perspective. *Mammal Rev.* 26(1): 27—49.
- Clark A. 1991. The socioecology of wild chimpanzee vocal behaviour in the Kibale Forest, Uganda. PhD thesis, University of Michigan.
- Clarke E., Reichard U. H., Zuberbühler K. 2006. The syntax and meaning of wild gibbon songs PLoS ONE 1(1): e73.
- Clayton N. S. 1988. Song tutor choice in Zebra Finches and Bengalese Finches: The relative importance of visual and vocal cues. *Behaviour* 104(3—4): 281—299.

- Colgan P. W., Nowell W. A., Stokes N. W. 1981. Spatial aspects of nest defence by pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): stimulus features and application of catastrophe theory. — *Anim. Behav.*, vol. 29, p. 433—442.
- Colmenares F. 1990. Greeting behaviour in male baboons, I: Communication, reciprocity and symmetry. *Behaviour* 113 (1—2): 81—116.
- Conaway C. H., Koford C. B. 1964. Estrous cycles and mating behavior in a freeranging band of rhesus monkeys. *J. Mammal* 45: 577—588.
- Conner W. E. 1999. “Un chant d’appel amoureux”: Acoustic communication in moths. *J. Experim. Biol.* 202: 1711—1723.
- Cooley J. R., Marshall D. 2004. Threshold or comparisons: Mate choice criteria and sexual selection in a Periodical Cicada, *Magicicada septendecim* (Hemiptera: Cicadidae). *Behaviour* 141: 647—673.
- Cowlishaw G. 1992. Song function in gibbons. *Behaviour* 121(1—2): 131—152.
- Crane D. 1949. Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part IV. An analysis of display. *Zoologica* 34: 159—214.
- Crane J. 1975. Fiddler crabs of the world. *Ocypodidae: genus Uca*. Princeton Univ. Press. 736 pp.
- Cranford T.W. 2000. In search of impulse sound sources in Odontocetes. *Marine Mammal Sensory Systems Vol. 12*. Springer. P. 109—155.
- Cranford T. W., Amudin M., Norris K. S. 1996. Functional morphology and homology in the Odontocete nasal complex: Implications for sound generation. *J. Morphol.* 228: 223—285.
- Crews D. 1975. Effect of different components of male courtship behaviour on environmentally induced ovarian recrudescence and mating preference in the lizard. *Anolis carolinensis*. *Anim. Behav.* 23: 349—356.
- Crockford C., Boesch C. 2005. Call combinations in wild chimpanzees. *Behaviour* 142: 397—421
- Crook J. H. 1970. Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. *Anim. Behav.* 18: 197—209.
- Darling J. D., Bérubé M. 2001. Interactions of singing Humpback Whales with other males. *Marine Mammal Science* 17(3): 570—584.
- Davison G. W. H. 1982. Sexual displays of the great argus pheasant *Argusianus argus*. *Z. Tierpsychol.* 58: 185—202.
- Debjani R. 1997. Communication signals and sexual selection in amphibians. *Current Science (Bangalore)*. 72(12): 923—927.
- Denenbourg J. L., Franks N. R. 1995. Collective control without explicit coding: The case of communal nest excavation. *J. Insect Behav.* 8(4): 417—432.

- Denenbourg J. L., Goss S. 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology, Ecology and Evolution* 1: 295—311.
- De Caprona M.-D. C. 1980. Olfactory communication in a cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *Z Tierpsychol* 52: 113—134.
- Detto T. 2007. The fiddler crab *Uca mjoebergi* uses colour vision in mate choice. *Proc. R. Soc. B* 274: 2785—2790.
- Deutsch J. C., Weeks P. 1992. Uganda kob prefer high-visibility leks and territories. *Behav. Ecol.* 3 (3): 223—233.
- De Waal F. B. M. 1988. The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*), compared to that of chimpanzees. *Behaviour* 106(3—4): 183—251.
- De Waal F. B. M. 1996. Good natured. The origin of right and wrong in humans and other animals. Cambridge; London.
- De Waal F. B. M. 1998. Chimpanzee politics. Power and sex among apes. Baltimore; London, 1998.
- Diamond J. M. 1982. Evolution of bowerbirds bowers: animal origins of the aesthetic sense. *Nature* 297(5862): 99—102.
- Dingle H. 1972. Aggressive behaviour in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication. *Behavior of marine animals*. Vol. 1. New York P. 126—156.
- Dondale C. D. 1967. Sexual behavior and the classification of the *Philodromus rufus* complex in North America (Araneidae: Thomisidae). *Canad. J. Zool.* 45: 453—459.
- Donoghue P. C. J., Sansom I. J. 2002. Origin and early evolution of vertebrate skeletonization. *Microscopy res. and Technique* 59: 352—372.
- Dreher J. J. 1966. Cetacean communication: small-group experiment. *Whales, Dolphins and Porpoises* / K. S. Norris (ed.). Berkeley: Los Angeles: Univ. California Press. P. 529—543.
- Dücker G., Reusch B. 1973. Die visuelle Lernkapazität von *Lacerta viridis* und *Agama agama*. *Z. Tierpsychol.* 32: 209—214.
- Duncan N. 1978. The effects of culling herring gulls *Larus argentatus* on recruitment and population dynamics. *J. Appl. Ecol.* 15: 697—713.
- Dyson M. L., Henzi S. P., Halliday T. R., Barrett L. 1998. Success breeds success in mating male reed frogs (*Hyperolius marmoratus*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1417—1421.
- Dyson M. L., Passmore N. I., Bishop P. J., 1992. Male behavior and correlates of mating success in a natural population of African Painted Reed Frogs (*Hyperolius marmoratus*). *Herpetologica* 48(2): 236—246.

- Elias D. O., Lee N., Hebets E. A., Mason A. C. 2006. Seismic signal production in a wolf spider: parallel *versus* serial multi-component signals. *J. exp. Biol.* 209: 1074—1084.
- Elie J. E., Mathevon N., Vignal C. 2011. Same-sex pair-bonds are equivalent to male—female bonds in a life-long socially monogamous songbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65(12): 2197—2208.
- Emerson S. B., Boyd S. K. 1999. Mating vocalizations of female frogs: Control and evolutionary mechanisms. *Brain Behav. Evol.* 53: 187—197.
- Eyton T. C. 1838. A monograph on the anatidae or duck tribe. London: Longman, Orme, Brown, Green, Longman.
- Fairbanks L. A., Bird J. 1978. Ecological correlates of interindividual distance in the St. Kitts vervet (*Cercopithecus aethiops sabaesus*). *Primates.* 19: 605—614.
- Fay R. R. 1973. Multisensory interactions in control of eye-stalk rotation response in the crayfish (*Procambarus clarkii*). *J. Comp. Physiol. Psychol.* 84: 527—533.
- Fears B. A. C. 2010. Laryngeal apparatus and call structure in North American hylids. A Thesis for the Degree master of science, Missouri Univ. of Science and Technology.
- Fee M. S., Shraiman B., Pesaran B., Mitra P. P. 1998. The role of nonlinear dynamics of the syrinx in birdsong production. *Nature* 395: 67—71.
- Festa-Bianchet M., Apollonio M., Mari F., Rasola G. 1990. Aggression among lekking male Fallow Deer (*Dama dama*): Territory effects and relationship with copulatory success. *Ethology* 85(3): 236—246.
- Firth C. B., Firth D. W. 2009. Family Paradisaeidae (birds-of-paradise). Pp. 404—459 in *Handbook of the Birds of the World. Volume 14, Bush-shrikes to Old World Sparrows* (del Hoyo, J., Elliott A., Christie D. eds). Barcelona: Lynx Edicions.
- Fitch W. T. 1999. Acoustic exaggeration of size in birds via tracheal elongation: comparative and theoretical analyses. *J. Zool. Lond.* 248: 31—48.
- Fischer J. O., Geissmann T. 1990. Group harmony in gibbons: Comparison between White-handed Gibbon (*Hylobates lar*) and Siamang (*H. syndactylus*). *Primates* 31(4): 481—484.
- Flook P. K., Klee S., Rowell C. H. F. 1999. Combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) and implications for their higher systematics. *Syst. Biol.* 48(2): 233—253.
- Ford J. K. B. 1991. Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Can. J. Zool.* 69(6): 1454—1483.

- Fordyce J. A., Nice C. C., Forister M. L., Shapiro A. M. 2002. The significance of wing pattern diversity in the Lycaenidae: mate discrimination by two recently diverged species. *J. Evol. Biol.* 15: 871—879.
- Forey P., Janvier P. 1994. Evolution of the early vertebrates. *Am. Sci.* 82: 554—565.
- Friedl T. W. P., Klump G. M. 2005. Sexual selection in the lek-breeding European treefrog: body size, chorus attendance, random mating and good genes. *Anim. Behav.* 70: 1141—1154.
- Foote A. D., Griffin R. M., Howitt D., Larsson L., Miller P. J. O., Hoelzel A. R. 2006. Killer whales are capable of vocal learning. *Biol. Lett.* 2: 509—512.
- Fossey D. 1972. Vocalizations of the mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *Anim. Behav.* 20: 36—53.
- Fox M. W. 1973. Social dynamics of three captive wolf packs. *Behaviour* 47(3/4): 290—301.
- Frankel A. S., Clark C. W. 1998. Results of low-frequency playback of M-sequence noise to humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in Hawaii. *Can. J. Zool.* 76(3): 521—535.
- Franks N. R., Denenbourg J. L. 1997. Self-organizing nest construction in ants: individual worker behaviour and the nest's dynamics. *Anim. Behav.* 54: 779—796.
- Furuichi T., Ihobe H. 1994. Variation in male relationships in bonobos and chimpanzees. *Behaviour* 130(3—4): 211—228.
- Furuya Y. 1960. An example of fission of a natural troop of Japanese monkey at Gagyusan. *Primates* 2: 149—179.
- Gaston A. J. 1977. Social behaviour within groups of jungle babblers (*Turdoides striatus*). *Anim. Behav.* 25(4): 828—848.
- Gauthier J., de Querioz K. 2001. Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name «Aves». Pp. 7—41 in: *New perspectives on the origin and early evolution of birds.*: Proc. Intern. Symp. in honor of John H. Ostrom. Peabody Museum of Natural History, Yale University.
- Geist V. 1966. The evolution of horn-like organs. *Behaviour* 27: 175—214.
- Gehring W. J. 2004. Historical perspective on the development and evolution of eyes and photoreceptors. *Int. J. Dev. Biol.* 48: 707—717.
- Gleeson R. A. I 1980. Pheromone communication in the reproductive behavior of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Mar. Behav. Physiol.* 7: 119—134.
- Goller F. 1998. Vocal gymnastics and the bird brain. *Nature* 395: 11—12.
- Goodall J. 1986. *The chimpanzees of Gombe — patterns of behaviour.* The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

- Göpfert M. C., AND L.T. Waserthal 1999. Hearing with the mouthparts: Behavioural responses and the structural basis of ultrasound perception in *Acherontine hawkmoths*. *J. exp. Biol.* 202: 909—918.
- Grabowsky V. I. 1993. Spatial distribution and spacing behaviour of males in a Russian corncrake population. *Gibier Faune Sauvage* 10: 259—279.
- Grafe T. U. 1997. Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Anim. Behav.* 53(5): 1103—1117.
- Grassé P. P. 1959. La reconstruction du nid et les coordinations inter-individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes sp.* La théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation des termites constructeurs. *Insectes Sociaux* 6: 41—83.
- Gridi-Papp M. 2008. The structure of vocal sounds produced with the mouth closed or with the mouth open in treefrogs. *J. Acoust. Soc. Am.* 123 (5): 2895—2902.
- Griffin D. R. 1995. Windows on animal minds. *Consciousness and Cognition* 4(2): 194—204.
- Grzimek B. (ed.). 1972. *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*. Van Nostrand Reinhold Co.
- Guinee L. N., Payne K. B. 1988. Rhyme-like repetitions in songs of Humpback Whales. *Ethology* 79: 295—306.
- Haddad C. F. B. 2000. Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: A general overview and the description of a new mode. *Biotropica* 32(4b): 862—871.
- Hayes M. H., Krempels D. M. 1986. Vocal sac variation among frogs of the genus *Rana* from western North America. *Copeia* 4: 927—936.
- Höglund J. 1989a. Pairing and spawning patterns in the common toad, *Bufo bufo*: the effects of sex ratios and the time available for male-male competition. *Anim. Behav.* 38(3):423—429.
- Hall J. 1985. Neuroanatomical and neurophysiological aspects of vibrational processing in the central nervous system of semi-terrestrial crabs. I. Vibration sensitive interneurons in the fiddler crab, *Uca minax*. *J. Comp. Physiol. A* 157: 91—104.
- Halliday T. R. 1975. An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia. Salamandridae). *Anim. Behav.* 23: 291—372.
- Harcourt A. H., Stewart K. J. 1996. Function and meaning of wild gorilla «close» calls: 2. Correlations with rank and relatedness. *Behaviour* 133(11—12): 827—845.



- Harcourt A. H., Stewart K. J., Hauser M. 1993. Functions of wild gorilla «close» calls. I. Repertoire, context and interspecific comparison. *Behaviour* 124(1—2): 89—122.
- Hardege J. D., Bentley M. G. 1997. Spawning synchrony in *Arenicola marina*: Evidence for sex pheromonal control. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 1041—1047.
- Harrison C. J. O. 1965. Allopreening as agonistic behaviour. *Behaviour* 24(3—4): 161—209.
- Hauserberger M., Jenkins P. F., Keene J. 1991. Species-specificity and mimicry in bird song: Are they paradoxes? A revaluation of song mimicry in European Starling. *Behaviour* 117(1—2): 51—81.
- Hayes M. H., Krempels D. M. 1986. Vocal sac variation among frogs of the genus *Rana* from western North America. *Copeia* 4: 927—936.
- Hayward M. W., Hayward G. J. 2010. Potential amplification of territorial advertisement markings by black-backed jackals (*Canis mesomelas*). *Behaviour* 147(8): 979—992.
- Hazlett B. A. 1972. Ritualization in marine Crustacea. Pp. 97—125 in: *Behavior of marine animals*. Vol. 1. New York.
- Hazlett B. A., Bossert W. H. 1965. A statistical analysis of the aggressive communications systems of some hermit crabs. *Anim. Behav.* 13(2—3): 357—373.
- Hazlett B. A., Estabrook G. F. 1974. Examination of agonistic behavior by character analysis. I. The spider crab *Microphyres bicornutus*. *Behaviour* 48: 131—144.
- Heiligenberg W., Kramer U., Schulz V. 1972. The angular orientation of black eye-bar in *Haplochromis burtoni* (Cichlida, Pisces) and its relevance to aggressivity. *Z. vergl. Physiol.* 76: 168—176.
- Hemens J. 1966. The ethological significance of the sword-tail in *Xiphophorus helleri* (Haekel). *Behaviour* 27: 290—315.
- Hess E. H. 1977. The role of pupil size in communication. Pp. 350—362 in: *Reading about the social animal*. (Aronson E. ed.). San Francisco.
- Heymer A. 1976. *Ethological dictionary*. Berlin; Hamburg, 237 p.
- Hidika T., Yamashita K. Change of meaning of color in the Umwelt of butterflies. *Physiol. Ecol. Japan.* 17: 15—21.
- Hilledrandt J.G. 1995. Analysis of chemical signals by nervous systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 67—74.
- Hill P. S. M., Shadley J. R. 2001. Talking back: Sending soil vibration signals to lekking Prairie Mole Cricket males. *Amer. Zool.* 41: 1200—1214.
- Hinde R. A. 1974. *Biological bases of human social behaviour*. New York. 462 p.

- Höglund J. 1989a. Pairing and spawning patterns in the common toad, *Bufo bufo*: the effects of sex ratios and the time available for male-male competition. *Anim. Behav.* 38(3): 423—429.
- Holland O., Melhuish C. 1999. Stigmergy, self-organization, and sorting in collective robotics. *Artificial Life* 5: 173—202.
- Humphries D. A. 1967. The mating behaviour of the ben flea *Ceratophyllus gallinae* (Schrank) (Siphonoptera: Insecta). *Anim. Behav.* 15: 82—90.
- Huxley J., Koch L. 1964. Animal language. N. Y. (Хаксли Дж., Кох Л. 1968. Язык животных. М.: Мир. 46+XXVI).
- Irving L., Scholander P. F., Grinnell S. W. 1941. The respiration of the Porpoise *Tursiops truncatus*. *J. Cellular Compar. Physiol.* 17(2): 145—168.
- Jarvis J. U. M., O'Riain M. J., Bennett N. C., Sherman P. W. 1994. Mammalian eusociality: A family affair. *Tree* 9(2): 47—51.
- Jensen H. J. 2011. Acoustic behaviour of bottlenosed dolphin and pilot whales. PhD diss. Zoophysiol., Dept Biol Sci. Univ. Aarhus, Denmark. 195 p.
- Jenssen T. A., Hover E. L. 1976. Display analysis of the signature display of *Anolis limifrons* (Sauria: Iguanidae). *Behaviour* 57: 225—240.
- Johnson H. E., Bleich V. C., Krausman P. R., Koprowski J. L. 2007. Effects of antler breakage on mating behavior in male tule elk (*Cervus elaphus nannodes*). *Eur. J. Wildl. Res.* 53: 9—15.
- Joly J. 1966. Sur l'ethologie sexuelle de *Salamandra salamandra* (L.). *Z. Tierpsychol.* 23: 8—27.
- Joubert S. C. J. 1972. Territorial behaviour of the tsessebe (*Damaliscus lunatus lunatus* Burchell) in the Kruger National Park. *Zool. Afr.* 7: 141—156.
- Jouventin P. 1975. Mortality parameters in Emperor Penguins *Aptenodytes forsteri*. Pp. 435—446 in: *The biology of penguins* (Stonehouse B. ed.). Macmillan Press.
- Kaiser H. 1975. Populationsdynamik und Eigenschaften Einzelner Individuen. Pp. 25—38 in: *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie Erlangen 1974/1975* (Muller P. ed.). Hague.
- Kawai M. 1965. On the system of social ranks in a natural troop of Japanese monkeys: I. Basic rank and dependent rank. Pp. 87—104 in *Japanese Monkeys: A Collection of Translations*. (Altmann S. A. ed.).
- Kessin R. H. 2001. *Dictyostelium*: evolution, cell biology, and the development of multicellularity. Cambridge Univ. Press. 301 p.
- Khalturin K. 2002. Molecular analysis of self/nonself recognition in the urochordate *Botryllus schlosseri*. Dissert. Erlang. Doktorgrades. Christian-Albrechts-Universität.

- Kiley-Worthington M. 1976. The tail movements of undulates, canids and felids with particular reference to their causation and function as display. *Behaviour* 56: 69—115.
- Kimball R. T., Ligon J. D. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *Am. Nat.* 154: 182—193.
- Konishi M. 1963. The role of auditory feedback in the vocal behavior of the domestic fowl. *Zeitschr. Tierpsychol.* 20: 349—367.
- Kotiano J., Alatalo R. V., Mappes J., Parry S. 1996. Sexual selection in a wolf spider: Male drumming activity, body size, and viability. *Evolution* 50(5): 1977—1981.
- Krasnoff S. B., Yager D. D. 1988. Acoustic response to a pheromonal cue in the arctiid moth *Pyrrharctia Isabella*. *Physiol. Entomol.* 13: 433—440.
- Kummer H. 1974. Distribution of interindividual distances in patas monkeys and gelada baboons. *Folia Primatol.* 21: 153—160.
- Kutsukake N., Clutton-Brock T. H. 2006. Social functions of allogrooming in cooperatively breeding meerkats. *Anim. Behav.* 72(5): 1059—1068.
- Kyriakopoulou-Sklavounou P., Kattoulas M. E. 1990. Contribution to the reproductive biology of *Rana ridibunda* Pallas (Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia* 11: 23—30.
- Ladich F., Popper A. N. 2004. Evolution of the vertebrate auditory system.
- Lang T. C., Smith H. A. 1965. Communication between dolphins. *Science* 150 (3705): 1839—1844.
- Lelito J. P. 2009. The mating systems of the Emerald Ash Borer and related buprestid beetles. A Dissertation in Entomology, the Pennsylvania State University. <http://scholar.google.ru/scholar?hl=ru&q=Lelito+J.P.+2009>
- Lewbart G. A., Riser N. W. 1996. Nuchal organs of the polychaete *Parapionosyllis manca* (Syllidae). *Invertebrate Biology* 115(4): 286—298.
- Lewis E. R., Narins P. M. 1985. Do frogs communicate with seismic signals?. *Science* 227: 187—189.
- Lighter F. J. 1978. The social use of space: aspects of ecology, ethology and endocrinology in the ghost crabs *Ocypode ceratophthalmus* (Pallus) and *Ocypode laevis* Dana. *Dissertation Abstr. int. (B)* 31: 116—117.
- Lilly J. C. 1967. The mind of dolphin. A nonhuman intelligence. N. Y. 310 p.
- Lilly J. C., Miller A. M. 1961. Sounds emitted by the bottlenose dolphin. *Science* 133: 1689—1693.
- Lincoln G. A. 1972. The role of antlers in the behavior of red deer. *J. Exp. Zool.* 182: 233—250.
- Lind H. 1976. Causal and functional organization of the mating behaviour sequence in *Helix pomatia* (Pulmonata, Gastropoda). *Behaviour* 59: 162—202.

- Lindsay S. M. 2009. Ecology and biology of chemoreception in polychaetes. *Zoosymposia* 2: 339—367.
- Linsemair K. E. 1967. Konstruktion und Signalfunktion der Sandpymide der Reiterkrabbe *Ocypode saratan* Forsk. (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Z. Tierpsychol.* 24: 403—456.
- Loomis W. F. 1975. *Dictyostelium discoideum*: A developmental system. Academic Ppress. 224 p.
- Loomis W. (ed.) 1982. The development of *Dictyostelium discoideum*. Academic Ppress. 570 p.
- Lovari S., Locati M. 1991. Temporal relationships, transitions and structure of the behavioural repertoire in male Appennine chamois during the rut. *Behaviour* 119(1—2): 77—103.
- MacKinnon J. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Anim. Behav.* 22: 3—74.
- Madison D. M. 1977. Chemical communication in amphibians and reptiles. Pp. 135—168 in: *Chemical signals in vertebrates*. New York; London.
- Marler P. 1975. On strategies of behavioural development. Pp. 254—275 in: *Function and evolution in behaviour. Essays in honour of Professor Niko Tinbergen, F.R.S.* (Baerends G., Beer C., Manning A. eds). Oxford: Clarendon Press.
- Mann D. A., Lobel P. S. 1998. Acoustic behavior of the damselfish *Dascyllus albisella*: behavioral and geographic variation. *Environmental Biol. of Fishes* 51(4): 421—428. 10.1023/A:1007410429942
- Marquez R. 1995. Female choice in the midwife toads (*Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*). *Behaviour* 132(1—2): 151—161.
- Margoliash D., Staicer C., Inoue S. A. 1994. The process of syllable acquisition in adult Indigo Bunting (*Passerina cyanea*). *Behaviour* 131 (1—2): 39—64.
- Marino L., McShea D. W., Uhen M. D. 2004. Origin and evolution of large brains in toothed whales. *The Anatom. Record A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 281A(2): 1247—1255.
- Marler P. 1975. On strategies of behavioural development. Function and evolution in behaviour. *Essays in honour of Professor Niko Tinbergen, F.R.S / G. Baerends, C. Beer, A. Manning (eds)*. Oxford: Clarendon Press. P. 254—275.
- Marler P. 1976. Social organization communication and graded signals: the chimpanzee and the gorilla. Pp. 239—280 in: *Growing points in ethology*. Lnd.-N.Y.-Melbourne.
- Marler P. 2004. Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. Pp. 31—44 in: *Birdsong*. Ann. NY Acad. Sci. 1016.

- Marquez R., Verrel P. 1991. The courtship and mating of the Iberian midwife toad *Alytes cisternasii* (Amphibia: Anura: Discoglossidae). *J. Zool., Lond.* 225: 125—139.
- Maruska K. P., Fernald R. D. 2012. Contextual chemosensory urine signaling in an African cichlid fish. *J. Exp. Biol.* 215: 68—74.
- Masters W. M. 1980. Insect disturbance stridulation: Characterization of airborne and vibrational components of the sound. *J. Comp. Physiol.* 135: 259—268.
- McConnell P. B., Snowdon Ch. T. 1986. Vocal interactions between unfamiliar groups of captive cotton-top tamarins. *Behaviour* 97(3—4): 273—296.
- McLean J., Snyder-McLean L. 1987. Form and function of communicative behaviour among persons with severe developmental disabilities. *J. Intellect. Development. Disability* 13(2): 83—98.
- Menin M., Silva R. A., Giaretta A. A. 2004. Reproductive biology of *Hyla goiana* (Anura, Hylidae). *Iheringia, Sér. Zool.* 94(1): 49—52.
- Menzel E. W. 1971. Communication about environment in a group of young chimpanzees. *Folia Primatol.* 15: 220—232.
- Mercado III E., Herman L. M., Pack A. A. 2005. Song copying by humpback whales: themes and variations. *Anim. Cogn.* 8: 93—102.
- Michelsen A. 1966. The sexual behaviour of some longhorned beetles (Col., Cerambycidae). *Entomol. medd.* 34: 329—355.
- Miller P. J. O., Shapiro A. D., Tyack P. L., Solow A. R. 2004. Call-type matching in vocal exchanges of free-ranging resident killer whales, *Orcinus orca*. *Anim. Behav.* 67: 1099—1107.
- Molenock J. 1975. Evolutionary aspects of communication in the courtship behavior of four species of anomuran crabs (Petrolisthes). *Behaviour* 53: 1—30.
- Morris D. 1956. The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. *Behaviour* 9: 75—113.
- Morris D. 1968. *The naked ape: A zoologist's study of the human animal*. New York: McGraw-Hill. (Русский перевод: Моррис Д. 2001. *Голая обезьяна*. СПб.: Амфора. 269 с.).
- Moynihan M. 1975. Conservatism of displays and comparable stereotyped patterns among cephalopods. Pp. 276—291 in: *Function and evolution of behaviour*. Oxford.
- Moynihan M. 1983. Notes on the behaviour of *Euprymna scolopes* (Cephalopoda: Sepiolidae). *Behaviour* 85: 25—41.
- Moynihan M., Rodaniche A. F. 1982. The behaviour and natural history of the Caribbean reef squid (*Sepioteuthis sepioidea*). *Fortschritte der Verhaltensforschung* 25. Hamburg; Berlin. 151 p.

- Mundinger P. C. 2010. Behaviour genetic analysis of selective song learning in three inbred canary strains. *Behaviour* 147: 705—723.
- Nagle L., Kreutzer M. L. 1997. Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. *Behaviour* 134(12—2): 89—104.
- Narins P. M., Lewis E. R., McClelland B. E. 2000. Hyperextended call note repertoire of the endemic Madagascar treefrog *Boophis madagascariensis* (Rhacophoridae). *Journal of Zoology*. 250. P. 283—298.
- Nelson M. C. J., Fraser 1980. Sound production in the cockroach, *Gromphadorhina portentosa*: evidence for communication by hissing. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6(4): 305—314.
- Neville M. K. 1968. Male leadership change in a free-ranging troop of Indian rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates* 9: 13—27.
- Nordby C. J., Campbell S. E., Beecher M. D. 1999. Ecological correlates of song learning in song sparrows. *Behav Ecol.* 10: 287—297.
- Norris K. S., Evans W., Turner R. 1966. Echolocation in an Atlantic bottlenose porpoise during discrimination. Pp. 409—437 in: *Animal Sonar Systems: Biology and Bionics*. Frascati, Italy (Busnel R. G. ed.).
- O’Keeffe R. T., Lifshitz K., Linn G. 1982/83. Relationships among dominance, inter-animal spatial proximity and affiliative social behavior in Stumptail Macaques (*Macaca arctoides*). *Appl. Anim. Ethol.* 9: 331—339.
- O’Leary M. A., Uhen M. D. 1999. The time of origin of whales and the role of behavioral changes in the terrestrial-aquatic transition. *Paleobiology* 25(4): 534—556.
- Oleson E. M., Calambokidis J., Burgese W. C., McDonald F. A., LeDuc C. A., Hidebrand J. A. 2007. Behavioral context of call production by eastern North Pacific Blue Whales. *Marine Ecol. Progr. Ser.* 330: 269—284.
- Ono Y., Doi T., Ikrda H., Baba M., Takeishi M., Izava M., Wamamoto T. I. 1988. Territoriality of Guenther’s dikdik in the Omo National Park, Ethiopia. *African Journal of Ecology* 26: 33—49.
- Pajunen V. I. 1964. Mechanisms of sex recognition in *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind, with notes on the reproductive isolation between *L. dubia* and *L. rubicunda* L.. *Ann. Zool. Fenn.* 1: 55—71.
- Pajunen V. I. 1966. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx vitgo* L. (Odon., Calopterydidae). *Ann. Zool. Fenn.* 3: 201—214.
- Panov E. N. 2005. Wheatears of the Palearctic: Ecology, behaviour and evolution. Sofia-Moscow: Pensoft. 439 p.

- Panov E. N. 2011. The true Shrikes (Laniidae) of the world. Ecology, behaviour and evolution. Pensoft. Sofia; Moscow. 910 p.
- Panov E. N., Roubtsov A. S., Monzиков D. G. 2003. Hybridization between Yellowhammer and Pine Bunting in Russia. *Dutch Birding* 25: 17—31.
- Patek S. N., Shipp L. E., Staaterman E. R. 2009. The acoustics and acoustic behavior of the California spiny lobster (*Panulirus interruptus*). *J. Acoust. Soc. Am.* 125(5): 3434—3443.
- Payne K., Payne R. 1985. Large scale changes over 19 years in songs of Humpback Whales in Bermuda. *Z. Tierpsychol.* 68: 89—114.
- Payne R. 1967. Interspecific communication signals in parasitic birds. *Amer. Natur.* 101(921): 363—375.
- Peden A. E. 1973. Variation in anal spot expression of gambusiin females and its effect on male courtship. *Copeia* N 2: 250—263.
- Petrinovich L. 1988. Individual stability, local variability cultural transmission of song in White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys nutalli*). *Behaviour* 107(3—4): 209—240.
- Picot G., Adam O., Bergounioux M., Glotin H., Mayer F.-X. 2008. Automatic prosodic clustering of humpback whales song. *New Trends for Environmental Monitoring using Passive Systems*: 1—6.
- Poelman E. H., Dicke M. 2008. Space use of Amazonian poison frogs: Testing the reproductive resource defense hypothesis. *J. Herpetol.* 42(2): 270—278.
- Polis G. A., Farley R. D. 1979. Behavior and ecology of mating in the cannibalistic scorpion, *Paruroctonus mesaensis* Stahnke (Scorpionida: Vaejovidae). *J. Arachnology* 7(1): 33—46.
- Popper A. N., Salmon M., Horch K. W. 2001. Acoustic detection and communication by decapod crustaceans. *J. Comp. Physiol. A* 187: 83—89.
- Pröhl H. 2005. Territorial behavior in dendrobatid frogs. *J. Herpetol.* 39(3): 354—365.
- Pruett-Jones M., Pruett-Jones S. 1983. The bowebirds labor of love. *Natur. Hist.* 92: 49—54.
- Purschke G. 2005. Sense organs in polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia.* 535/536: 53—78.
- Ram J. L., Fei X. S. M., Danaher L. S., Breithaupt T., Hardege J. D. 2008. Finding females: pheromone-guided reproductive tracking behavior by male *Nereis succinea* in the marine environment. *The Journal of Experimental Biology* 211: 757—765.
- Rand S. 1985. Tradeoffs in the evolution of frog calls. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)* 94(6): 623—637.

- Randrianiaina R.-D., Glaw F., Thomas M., Glos J., Raminosoa N., Vences M. 2007. Descriptions of the tadpoles of two species of *Gephyromantis*, with a discussion of the phylogenetic origin of direct development in mantellid frogs. *Zootaxa* 1401: 53—61.
- Raw A. 1976. The behaviour of males of the solitary bee *Osmia rufa* (Megachilidae) searching for females. *Behaviour* 56: 279—285.
- Reichard U., Sommer V. 1994. Grooming site preferences in wild White-handed Gibbons (*Hylobates lar*). *Primates* 35(3): 369—374.
- Rendell L. E., Whitehead H. 2003. Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 225—231.
- Reichard U., Somer V. 1997. Group encounters in wild gibbons (*Hylobates lar*): Agonism, affiliation and the concept of infanticide. *Behaviour* 134(15—16): 1135—1174.
- Reish D. J. 1957. The life history of the Polychaetous Annelid *Neanthes caudata* (delle Chiaje), including a summary of development in the family Nereidae. *Pac Sci* 11(2): 216—228.
- Rence B., Loher W. 1977. Contact chemoreceptive sex recognition in the male cricket, *Teleogryllus commodus*. *Physiol. Entomol.* 2: 225—236.
- Richman B. 1987. Rhythm and melody in Gelada vocal exchanges. *Primates* 28(2): 199—223.
- Riebel K., Slater P. J. B. 1999. Song type switching in the chaffinch, *Fringilla coelebs*: timing or counting. *Animal Behaviour* 57: 655—661.
- Ripley J. L., Lobel P. S. 2004. Correlation of acoustic and visual signals in the cichlid fish, *Tramitichromis intermedius*. *Environmental Biology of Fishes* 71(4): 389—394.
- Roberts S. C. 1997. Selection of scent-marking sites by klipspringers (*Oreotragus oreotragus*). *Journal of Zoology* 243(3): 555—564.
- Roberts S. C. Lowen C. 1997. Optimal patterns of scent marks in klipspringer (*Oreotragus oreotragus*) territories. *Journal of Zoology* 243(3): 565—578.
- Robertson H. M. 1982. Mating behaviour and its relationship to territoriality in *Platycypha caligata* (Odonata: Chlorocyphidae). *Behaviour* 79: 11—27.
- Robinson D. J., Hall M. J. 2002. Sound signalling in Orthoptera. *Adv. Insect Physiol.* 29: 151—278.
- Rodrigues D. J., Uetanabaro M., Lopes F. S. 2007. Breeding biology of *Phyllomedusa azurea* Cope, 1862 and *P. sauvagii* Boulenger, 1882 (Anura) from the Cerrado, Central Brazil. *J. Nat. Hist.* 41(29—32): 1841—1851.
- Rogers P., Trivett D. The fluid mechanics of fish hearing. <http://www-ld.me.gatech.edu/minami.yoda/FLOIDLab/fishhearing/fishhearing.htm>
- Roth L. M., Hartman H. B. 1967. Sound production and its evolutionary significance in the Blattaria. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 60(4): 740—752.



- Rothe H. 1974. Allogrooming by adult *Callithrix jacchus* in relation to postpartum oestrus. *Journal of Human Evolution* 3(6): 535—540.
- Rovner J. S. 1968. Territoriality in the sheet-web spider *Linyphia triangularis* (Clark) (Araneae, Linyphiidae). *Z. Tierpsychol.* 25: 232—242.
- Rowell T. E. 1966. Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Anim. Behav.* 14: 430—443.
- Rowell T. E., Olson D. K. 1983. Alternative mechanisms of social organization in monkeys. *Behaviour* 86: 31—54.
- Rutowski R. L. 1977. The use of visual cues in sexual and species discrimination by males of the Small Sulphur Butterfly *Eurema lisa* (Lepidoptera, Pieridae). *J. Comp. Physiol.* 115: 61—74.
- Saffre F., Furey R., Kraft B., Denenbourg J. L. 1999. Collective decision-making in social spiders: Dragline-mediated amplification process acts as a recruitment mechanism. *J. Theor. Biol.* 198: 507—517.
- Salmon M. 1967. Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (Genus *Uca*). *Anim. Behav.* 15(4): 449—454.
- Salmon M., Hyatt G. W. 1983. Communication. Pp. 1—40 in: *The biology of crustacean 7* (Bliss D. E. ed.). New York: Academic Press.
- Salmon M., Stout J. F. 1962. Sexual discrimination and sound production in *Uca pugilator* Bosc. *Zoologica* 47: 15—20.
- Sato S., Tarumizu K., Hatae K. 1993. The influence of social factors on allogrooming in cows. *Applied Animal Behaviour Science* 38(3): 235—244.
- Schal C., Fraser J., Bell W. J. 1982. Disturbance stridulation and chemical defence in nymphs of the tropical cockroach *Megaloblatta blaberoides*. *Insect physiol.* 28(6): 541—552.
- Shaw S. R. 1994. Detection of airborne sound by a cockroach “vibration detector”: A possible missing link in insect auditory evolution. *J. Exp. Biol.* 193: 13—47.
- Scheffer S. J., Uetz G. W., Stratton G. E. 1996. Sexual selection, male morphology, and the efficacy of courtship signalling in two wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 17—23.
- Schino G. 2001. Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Anim. Behav.* 62(2): 265—271.
- Schleich C. E., Busch C. 2002. Acoustic signals of a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): physical characteristics and behavioural correlates. *J. Ethol* 20: 123—131.
- Schmitz B. 2002. Sound production in Crustacea with special reference to the Alpheidae. Pp. 536—547 in: *The crustacean nervous system.* (Wiese K. ed.) Springer. 623 pp.

- Schneider D. 1974. The sex-attractant receptor of moths. *Sci.Amer.* 231(1): 28—35.
- Schulz T. M., Whitehead H., Gero S., Rendell L. 2008. Overlapping and matching of codas in vocal interactions between sperm whales: insights into communication function. *Anim. Behav.* 76: 1977—1988.
- Scott-Phillips T. C. 2008. On the correct application of animal signalling theory to human communication. Pp. 275—282 in: *Proc. 7<sup>th</sup> Intern. Conf. on the Evolution of Language* (Smith A. D. M., Smith K., Ferrer-i-Cancho R. eds).
- Severinghaus L. L., Lin H.-C. 1990. The reproductive behaviour and mate choice of the fiddler crab (*Uca lactea lactea*) in mid-Taiwan. *Behaviour* 113(3/4): 292—308.
- Shields O. 1967. Hilltoping. *J. Res. Lepid.* 6: 69—178.
- Seibert L. M. 2006. Social Behavior of Psittacine Birds. Pp. 43—48 in: *Manual of parrot behavior* (Luescher A. U. ed.). Blackwell Publishing.
- Selander R. K., La Rue C. J. Jr. 1961. Interspecific preening invitation display of parasitic cowbirds. *Auk* 78: 473—504.
- Sherman P. W., Jarvis J. U. M., Alexander R. D. 1991. *Biology of the naked mole-rat*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 519 p.
- Sivalinghem S., Kasumovic M. M., Mason A. C., Andrade M. C. B., Elias D. O. 2010. Vibratory communication in the jumping spider *Phidippus clarus*: polyandry, male courtship signals, and mating success. *Behav. Ecol.* 21: 1308—1314.
- Slagsvold T., Dale S., Saetre G.-P. 1994. Dawn singing in the great tit (*Parus major*): mate attraction, mate guarding, or territorial defence?. *Behaviour* 131(1—2): 115—138.
- Smith D. Y. 1972. The role of the epaulets in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) social system. *Behaviour* 41: 251—268.
- Smith D. Y. 1976. An experimental analysis of the function of red-winged blackbird song. *Behaviour* 56: 136—156.
- Smith J. N., Goldizen A. W., Dunlop R. A., Noad M. J. 2008. Songs of male humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, are involved in intersexual interactions. *Anim. Behav.* 76(2): 467—477.
- Snell W. J. 1976. Mating in *Chlamydomonas*: A system for the study of species cell adhesion. *J. Cell Biology* 68: 48—69.
- Snow D. W. 1962. A field study of the black and white manakin *Manacus manacus* in Trinidad. *Zoologica* 47: 65—107.
- Sparks J. H. 1964. Flock structure of the red avadavat with particular reference to clumping and allopreening. *Anim. Behav.* 12(1): 125—136.
- Spruijt B. M., VanHooff J. A., Gispen W. H. 1992. Ethology and neurobiology of grooming behavior. *Physiol. Rev.* 72: 825—852.

- Steinger A. L., Murie J. O., Hoefler J. Y. 1972. Appetence for and reinforcing effects on visual investigation in confined ground squirrels: a preliminary report. *Rev. Comp. Animal* 6: 165—174.
- Stephens V. 2000. Seismic echolocation: do scorpions use this novel method of orientation to aid in locomotion? [http://faculty-staff.ou.edu/G/Douglas.D.Gaffin-1/honors\\_theses/2000\\_stephens.pdf](http://faculty-staff.ou.edu/G/Douglas.D.Gaffin-1/honors_theses/2000_stephens.pdf)
- Stocker M. 2002. Fish, mollusks and other sea animals' use of sound, and the impact of anthropogenic noise in the marine acoustic environment. *J. Acoust. Soc. Amer.* 112(5): 2431—2431.
- Stokoe W. C. Jr. 2005 Sign language structure: An outline of the visual communication systems of the American deaf. *J. Deaf Stud. Deaf Educ.* 10(1): 3—37.
- Suzuki R., Buck J. R., Tyack P. L. 2006. Information entropy of humpback whale songs. *J. Acoust. Soc. Am.* 119 (3): 1849—1866.
- Symonds M. R. E., Johnson T. L., Elgar M. A. 2012. Pheromone production, male abundance, body size, and the evolution of elaborate antennae in moths. *Ecology and Evolution* 2(1): 227—246
- Takahashi M., Arita H., Hiragawa-Hasegawa M., Hasegawa T. 2008. Peahens do not prefer peacocks with more elaborate trains. *Anim. Behav.* 75: 1209—1219.
- Tavolga W. N. 1974. Application of the concept of levels organization to the study of animal communication. Pp. 51—76 in: *Nonverbal communication. Advances in the study of communication and affect.* V. 1. New York-London.
- Telford S. R., Dyson M. L., Passmore N. I. 1989. Mate choice occurs only in small choruses of Painted Reed Frogs *Hyperolius marmoratus*. *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording* 2(1): 47—53.
- Terry R. L. 1970. Primate grooming as a tension reduction mechanism. *J. Psychol: Interdisciplinary and Applied* 76(1): 129—136.
- Tervo O. M., Parks S. E., Christoffersen M. F., Miller L. A., Kristensen R. M. 2011. Annual changes in the winter song of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) in Disko Bay, Western Greenland. *Marine Mammal Sci.* 27(3): 241—252.
- Thomas H. T. 1950. Field notes on the mating habits of *Sarcophaga meigen* (Diptera). *Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond. (A)* 25: 93—98.
- Tibbetts E. A. 2002 Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. *Proc. R. Soc. B* 269, 1423—1428.

- Todt D., Hutch H. 1998. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory. *Biol. Cybern.* 79: 487—500.
- Tricas T. C., Kajiura S. M., Kosaki R. K. 2006. Acoustic communication in territorial butterflyfish: test of the sound production hypothesis. *J. exp. Biol.* 209: 4994—5004.
- Tudge C. 1981. The wild cats of England. *New Sci.* 90: 154—155.
- Tyack P. 1981. Interactions between singing Hawaiian Humpback Whales and conspecifics nearby. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 105—116.
- Uetz G. W., Stratton G. 1983. Communication in spiders. *Endeavour. New Ser.* 7(1):13—18.
- Val-Laillet D., Guesdon V., von Keyserlingk M. A. G., de Passiller A. M., Rushen J. 2009. Allogrooming in cattle: Relationships between social preferences, feeding displacements and social dominance. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 116: 141—149.
- Vaira M. 2001. Breeding biology of the leaf frog, *Phyllomedusa boliviana* (Anura, Hylidae). *Atnphibia-Reptilia* 22: 421—429.
- van Tyne J., Berger A. J. 1957. *Fundamentals of ornitology*. N. Y.; Lnd.; Sydney; Torono: J. Wiley & Sons. 808 p.
- Varley M., Symmes D. 1966. The hierarchy of dominance in a group of macaques. *Behaviour* 27(1/2): 54—75.
- Veen J. 1977. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna sandivicensis* Lath.). *Behaviour Suppl.* 20: 1—193.
- Vergne A. L., Pritz M. B., Mathevon N. 2009. Acoustic communication in crocodilians: from behaviour to brain. *Biological Reviews* 84(3): 391—411.
- Vorobyev M. 2004. Ecology and evolution of primate colour vision. *Clinical and Experimental Optometry* 87(4—5): 230—238.
- Waring G. H. 1966. Sounds and communications of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* 14(1): 177—178.
- Warrant E. J., Nilsson D.-E. 2006. *Invertebrate vision*. Cambridge: Cambridge University. 570 p.
- Weber P. Y., Weber S. P. 1976. The effect of female color, size, dominance and early experience upon mate selection in male convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum* Günther (Pisces, Cichlidae). *Behaviour* 56: 116—135.
- Wells K. D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25(3): 666—693.

- Wells K. D. 19776. Territoriality and Male Mating Success in the Green Frog (*Rana clamitans*). *Ecology* 58(4): 750—762.
- White F. J. 1998. *Pan paniscus* 1973 to 1996: Twenty-three years of field research. *Evol. Anthropol.* 5(1): 11—17.
- Whitney C. L., Krebs J. R. 1975. Spacing and calling in Pacific tree frogs, *Hyla regilla*. *Can. J. Zool.* 53(11): 1519—1527.
- Wickler W., Sonnenschein E. 1989. Ontogeny of song in captive duet-singing Slate-coloured Boubous (*Laniarius funebris*). *Behaviour* 111(1—4): 220—233.
- Wiese L. 1974. Nature of sex specific glycoprotein agglutinins in *Chlamydomonas*. *Ann. New York Acad. of Sci.* 234: 383—395.
- Wiewandt T. A. 1969. Vocalization, aggressive behavior, and territoriality in the bullfrog, *Rana catesbiana*. *Copeia* N 2: 276—285.
- Wiley R. H., Rabenold K. N. 1984. The evolution of cooperative breeding by delayed reciprocity and queuing for favorable social positions. *Evolution* 38: 609—621.
- Wilson E. O., Eisner T., Briggs W. R., Dicherson R. E., Metzenberg R. L., O'Brien R. D., Susman M., Boggs W. E. 1973. *Life on earth*. Sunderlang. 1053 p.
- Winn H. E., Beamish P., Perkins P. J. 1979. Sounds of Two Entrapped Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) in Newfoundland. *Marin. Biol.* 55: 151—155.
- Wogel H., Abrunhosa P. A., Pombal J. P. Jr. 2005. Breeding behaviour and mating success of *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. *J. Nat. Hist.* 39(22): 2035—2045.
- Wogel H., Abrunhosa P. A., Pombal J. P. Jr. 2006. Choruses organization in the leaf-frog *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae). *Herpetol. J.* 16: 21—27.
- Wolfe L. D. 1981. Display behavior of three troops of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Primates* 22: 24—32.
- Wollerman L., Wiley R. H. 2001. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. *Anim. Behav.* 62: 000—000.
- Wonke G., Wallschläger D. 2009. Song dialects in the yellowhammer *Emberiza citrinella*: bioacoustic variation between and within dialects. *J Ornithol* 150: 117—126.
- Xu X., Zhou Z., Wang X., Kuang X., Zhang F., Du X. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421(6921): 335—340.
- Yáber M. C., Rabenold K. N. 2002. Effects of sociality on short-distance, female-biased dispersal in tropical wrens. *J. Anim. Ecol.* 71: 1042—1055.

- Yamaguchi T., Tabata S. 2004. Territory usage and defence of the Fiddler Crab, *Uca lactea* (De Haan) (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 77(9): 1055—1080.
- Zeeck E., Harder T., Beckmann M., Müller C. T. 1996. Marine gamete-release pheromones. *Nature* 382: 214.
- Zeil J., Hemmi J. M. 2006. The visual ecology of fiddler crabs. *J. Comp. Physiol. A* 192: 1—25.
- Zelick R., Mann D. A., Popper A. N. 1999. Acoustic communication in fishes and frogs. Pp. 363—411 in: *Comparative hearing: fish and amphibians* Vol. 11. Springer.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Актинии *см.* Кишечнополостные: актинии

Аллогруминг 18, 32, 43, 109, 111—116, 307

Аллопрининг 43—44, 105—107, 109, 159, 285

- в гомосексуальных парах 107

- встречаемость в разных таксонах птиц 105—106

- межвидовой 109

Амниоты 297, 298

- дыхание легочное 10, 238, 241

Амслен *см.* Языки жестовые: хиремы

Амфибии 9, 10, 29, 46, 53, 150—151

- безногие 240

- бесхвостые 186, 219, 238—261

- происхождение 239—241

- хвостатые 91, 92, 150, 240, 263

Анамнии 297

Асцидии *см.* Хордовые: асцидии

Бактерии 53, 72, 118

Биолингвистика 219

Вибрации *см.* Сигнализация звуковая: инфразвуки

Вокализация птиц

- акустический репертуар 266—270, 274, 275, 284, 286—287, 289, 291, 293, 294—295

-- в разных крупных подразделениях класса 267—270

-- деление его на категории «позывок» и «песен». 267, 276. *См.* также

Песни птиц

-- как целостная система 267

-- становление его в онтогенезе 270, 275—276

- голосовой аппарат 264—266

Гоминиды 12, 334, 339—343

- материальная культура палеолита 334

-- олдувайская каменная индустрия человека умелого *Homo habilis* 335—336

- неандертальцы
  - речи их реконструкция 340—342
- Губки 57

#### Диалекты

- в жестовых языках человека 344
- у китов 309—310, 313
- у птиц 278, 279—281

#### Дуэты

- антифональные 244, 254, 281—282, 284, 313
- полифональные 281—282

Звуков генерация 175—176, 181, 183, 184—186, 190—191, 192—202, 207, 213, 223—228, 233, 241—244, 264—266, 298—302

#### - резонаторы

- у бесхвостых амфибий 241—244
- у млекопитающих 320
- у насекомых 194, 196
- у пауков 183
- у птиц 266
- у рыб 226, 228

#### Импринтинг 150

Индивидуальная дистанция *см.* Пространство персональное

Киты зубатые 299—301, 313—314

- дельфины 21—22, 299, 301—306, 307, 311
- акустический репертуар 303—305
- голосовой аппарат 301—302
- эхолокация 303—304
- кашалот 299, 312—313
- вокальные кланы 313
- косатка 227, 299, 313—314
- вокальная имитация 314

Киты усатые 300, 309

- песенное поведение 309—311, 314

#### Кишечнополостные

- актинии 169

#### Коммуникация

- у животных 7—8, 25, 44, 122, 126, 225, 294, 295, 359
- преобразования ее в эволюции 9, 172, 215—217, 327—328, 344—345
- принцип «испорченного телефона» 19, 25



- «честная» 8, 359
- у людей 329—360
  - конвенциональная 347, 359
  - невербальная 165
  - невербальная референтная 358
  - основанная на общих планах 334—335, 356
  - примитивная у детей с низким уровнем интеллектуального развития 358—359
  - референтная *см.* невербальная референтная
- содержательная 343, 356
- эффективная *см.* содержательная
- Контактное поведение 44, 100, 105, 111—117. *См.* также Аллогруминг, Аллопрининг
- виды «контактные» и «дистантные» 107—108
- группы контактные 108—109
  - выбор партнера 108—109
- игнорирование индивидуальной дистанции 108
- сгущивание 44, 108, 110, 11
- Крокодилы 91, 154, 262—263, 264, 298
- вокализация 263
- происхождение 263
  
- Млекопитающие 158—164, 297—328
- голосовой аппарат 298—301
- грызуны 14, 15—17, 83—87, 111, 306—307
- китообразные *см.* Киты зубатые, Киты усатые
  - происхождение 300
- ластоногие 159, 161
- непарнокопытные 112—115
- парнокопытные 46, 47, 93—95, 160—161
- приматы *см.* Приматы
- происхождение 298
- рукокрылые (летучие мыши)
  - эхолокация 198, 205, 216
- хищные 29, 34-35, 160
- Моллюски 125, 128—130, 167, 168, 169,
- головоногие 129—130, 136, 170, 172
  
- Насекомые 73—83, 138—144, 187—217, 236, 329—333
- бабочки 66—70, 119, 127, 202,
  - дневные 66—67, 140—142
  - ночные 9, 61—65, 68—70, 197—198, 199, 203, 205, 213—215, 216, 2176
- 296—297

- крупные подразделения надкласса 188
- двукрылые 82, 140, 188, 190, 206
  - комары 191—192, 206
  - мухи плодовые *Drosophila* 143
- жесткокрылые (жуки) 70—71, 140, 190, 191, 199, 200, 201
- перепончатокрылые 140, 188
  - осы 139, 142—143
  - пчела медоносная 73—78, 80—83, 88, 127, 138, 193, 329—330, 331
- полужесткокрылые (клопы) 188, 190, 197, 201, 202
- происхождение 188—189
- прямокрылые 177, 186, 190, 193, 194, 195, 202, 215, 217
  - кузнечики 28, 177, 190, 193, 194, 195, 202, 204
  - медведки 194, 195
  - саранча 144, 190, 195, 199, 202, 203
  - сверчки 61, 98, 99, 177, 194, 202, 203, 204, 206, 207—211, 270
- стрекозы 139—140, 188, 189, 214
- тараканы 79, 188, 190, 201—202, 203, 204
- термиты. См. Термиты 74, 78—80, 97—98, 188, 200, 203, 204, 330—333
- цикады 188, 190, 195—196, 197, 202, 203, 206, 211—213

#### Одноклеточные 54

- водоросли 55
- инфузории 56
- миксамебы 71—73
- половой процесс 54

#### Организация социальная 11, 25, 30—31, 41, 45, 48, 87, 111, 116, 252, 333

- иерархическое ранжирование 15, 18, 29, 31, 32, 35, 36, 41, 43, 44, 85, 87—89, 107, 111—112, 143, 304, 323, 324
  - важность отношений «по горизонтали» 34
  - ранги основной и зависимый 34—35

#### Осязание 96—97

- система соматосенсорная 96

#### Отношения между полами

- моногамия
  - территориальная 31
  - статус-моногами 89
  - взрывные системы размножения 180, 252, 260—261

#### Паукообразные 135, 1278, 179, 180—188, 189

- пауки-волки 35, 137, 183—184, 187
- пауки скакуны 135—137
- пауки тенетные 59, 136, 138, 178, 181, 182, 183, 186

- зрение 136—137
- генерация звуков 182—186
- слух 186—188
- феромоны 181, 182
- Песни птиц
- временная организация 286—289
- диалекты 279—281
- дуэтное пение 281—285
- имитации 278—279
- как форма сериального поведения 285
- памяти роль 286
- песенный цикл 273, 286
  - аналогия со «случайной музыкой» 292
  - как пример процесса самоорганизации 291
  - принципы организации его 286—288
  - самоконтроль певца над вокальной продукцией 291—292
- сиринокс *см.* Птицы: голосовой аппарат
- становление в онтогенезе 267, 270—273
  - время научения песне 273—275
  - выбор модели для подражания 277—278
  - песенная матрица 271, 279
- структурное разнообразие их 268—269
- Поведения категории
- агрессивное 18, 20, 32, 42, 49, 77, 125, 131, 143, 149, 150, 163, 209, 244, 247, 254, 267, 275, 320, 321
- алломиметическое 333
- афиллиативное 17, 19
- брачное 9, 10, 26, 39, 50—51, 61, 67, 92, 100, 128, 137—138, 151, 175—176, 180, 187, 197, 198—199, 211—212, 218, 258, 274
- гнездостроительное 50, 158, 258—259
- условность подразделения на эти категории 19, 24, 38, 39, 50—51, 114—115, 137, 234, 319
  - «социосексуальное» поведение как термин обтекаемый, позволяющий обойти молчанием это обстоятельство 32—33, 70
- Полухордовые 170
- актинии 169
- Приматы 34—35, 53, 88—89, 111, 113, 115—117, 126, 145, 159—160, 164, 309, 315—328, 341. *См.* также Гоминиды
- акустический репертуар
  - бонобо 324—326
  - гиббонов 317—319
  - гориллы 322—323

- орангутана 319—322
- шимпанзе 323—324, 326—327
- отсутствие прогресса в **степени содержательности** «сообщений» в пределах отряда до появления гоминид 327—328
- зрение цветное 126, 159—160
- обезьяны узконосые Нового Света 126, 315
- обезьяны человекообразные 316, 317—328, 342
- обезьяны широконосые Старого Света 126, 315—316
  - мартьшковые 308, 323, 328
- способность к манипулированию объектами 11, 117, 315,
- Прокариоты *см.* Цианобактерии
- Простейшие 55, 72, 118,
- хламидомонада 5, 57
- Пространство персональное 25, 93, 97, 113, 137, 244
- индивидуальная дистанция 18, 37—41, 44, 49, 57, 97, 101, 108, 113, 124, 137, 254, 256—257, 260
- Протоязык *см.* Языки жестовые: «Протоязык» жестовый
- Птицы
- вокализация *см.* Вокализация птиц
- голосовой аппарат
  - сиринкс 264—266
- предметная деятельность
  - расчистка токовой площадки 155—156
  - беседки шалашников Ptilohorhynchidae 157—158
- происхождение 262—263
- Ракообразные 130—135, 168, 170, 171, 173—177, 188, 189, 191,
- крабы
  - болотные 132
  - манящие 132—134, 139, 173—177, 189, 190, 202
  - привидения 131, 133, 173, 177
- креветки 168, 173
- раки богомолы 131
- раки отшельники 131, 173
- усоногие раки 171
- Рептилии 29, 53, 91—92, 93, 220, 239, 263, 297, 298
- динозавры 262, 298
- крокодилы *см.* Крокодилы
- черепахи 91, 154
- ящерицы 17, 92, 100—105, 118, 151—153, 295, 298, 335
- Речь 339, 340, 342, 343, 349, 353—354, 355—356
- эффективность в качестве средства коммуникации 360

- Рыбы 9, 10, 11, 28, 53, 89—91, 145—150,  
- генерация звуков 223—228  
- двоякодъшпашие 142, 239  
  -- дыхание легочное 239  
- кистеперые 239—240  
- костистые 90, 145, 225  
- слух 221—223  
  -- боковая линия 223  
- сигналы гидродинамические 225, 233, 234, 236, 237, 238  
- хрящевые 11, 145
- Самосознание 334—335  
- взаимопонимание 334—335  
- согласованная деятельность рациональная 334—335
- Сверхорганизм 57
- Сигнализация  
- вибрационная 166—167. *См.* также Сигнализация звуковая: инфразвуки  
- звуковая *см.* Сигнализация звуковая  
- оптическая 118—165  
  -- биолюменесцентная 147  
  -- ошибки в опознавании видовой принадлежности особей 139—140  
  -- эволюция строения глаз 125—126  
- становление ее на базе предсуществовавших структур, необходимых для выживания 53, 126, 168, 172, 178, 216, 222, 297, 334  
- тактильная *см.* также Аллогрумлинг, Аллопрининг, Осязание  
- химическая *см.* Химическая сигнализация  
- электрическая 11
- Сигнализация звуковая  
- инфразвуки 138, 166—167, 175, 184, 186, 187, 195, 197, 200, 236, 244  
- маскировка ее внешними шумами  
  -- у манящих крабов 177  
  -- у бесхвостых амфибий 241, 250—251  
  -- у птиц 279  
  -- у рыб 230  
- слышимый звук 190, 195, 203, 213, 214  
- ультразвук 69, 166, 197—198, 205, 213, 214, 216, 217, 302  
- хоровая  
  -- у бесхвостых амфибий 46, 52, 244, 250—251, 256, 257, 258, 259,  
  -- у млекопитающих 47, 324, 325  
  -- у насекомых 211  
  -- у птиц 285  
  -- у рыб 231—232

Сигнализация полимодальная 52, 118, 218

- гештальта принцип 234

- звуковая

-- и оптическая 184, 234, 211, 212, 214, 242

-- и тактильная 99, 210

-- и химическая 69, 198—199, 201, 255

- оптическая

-- и тактильная 209, 159

-- и химическая 68, 71, 159, 181

- тактильная

-- и химическая 91, 100, 135, 140, 182, 331

- с использованием трех или всех четырех каналов связи 17, 69, 119, 134, 206, 211—212

- трудности разграничения стимулов, поступающих по разным каналам связи 91

Сигналы животных

- ближнего действия 31, 99, 123, 125, 159, 186, 206, 210

- вырожденность их 295, 325

-- подчиненность контексту 17—18, 21, 25—45

-- отсутствие устойчивого значения 50—51

- дистантные 26—28, 29, 31, 54—56, 57, 68, 70, 97, 120, 122—123, 124—125, 132, 140, 146, 155, 159, 172, 180, 183, 191—192, 211, 230, 237—238, 242, 243, 274

- и шумы 167, 167—168, 170, 171, 231, 236—237

- контактные 56, 70, 71, 98, 204, 183, 204, 206. *См.* также Контактное поведение

- как «симптом» внутреннего состояния их отправителя 152

- репертуар их у данного вида 14, 15—16, 44, 50, 107, 164, 192, 199, 207—209, 244—249, 266—270, 271—273, 274—275, 293, 303—305, 306—308, 313, 319—320, 322, 323, 324

-- континуальность его составляющих 24, 209, 317, 319, 321, 324

-- невозможность количественных оценок его объема 20—22

- тонические 124

- условность подразделения на сигналы агрессивные и аффилиативные. *См.*

Поведения категории: условность подразделения...

Сигнальное поле

- зрительное (оптическое) 121, 123, 132

- химическое (ольфакторное) 71—89

Симбиогенез 118

Скорпионы *см.* Хелицеровые: скорпионы

Слух 54, 84, 99, 118, 154, 166, 171—172, 187, 202—204, 223, 228, 229—230, 231, 232, 234, 236, 271, 272, 291, 343—344

- объем понятия 169—170

Социальной организации типы

- колонии 48—49

- коммуны 30—32, 43—44, 84—89, 107, 109, 110, 111—112

- территориальность 101

-- групповая у видов, живущих замкнутыми группировками 26. *См.*  
также коммуны

-- межвидовая 122

-- у «одиночных» видов 25—26

- тока 45—48

Социально организованное пространство 25—50

- социальной активности центры 50, 121, 295

Стигмергия 331—333

- обоняние топохимическое 332

- поведение алломиметическое 333

Термиты 74, 78—80, 97—98, 188, 200, 203, 204, 330—333

- груминга роль в процессах линьки 97—98

- кастрация психофизиологическая 78—80

- стигмергия *см.* Стигмергия

- строительная деятельность 331—333

Тетраподы 239, 240, 262, 263, 297, 298

- выход на сушу 240, 297

Хелицеровые 178

- выход на сушу 135—138, 178—188

- меристомовые 179—180

- паукообразные *см.* Паукообразные

- скорпионы 180—181

Химическая сигнализация

- гамоны 55

- кайромоны 60—61

- кастрация психофизиологическая

-- у насекомых

-- у млекопитающих

- мечение мест пребывания 28, 93—95, 160, 214, 316

- феромоны 58, 59, 61—62, 65, 68, 69, 76—77, 79—80, 83, 86—87, 88—89,  
90, 91, 100, 129, 135, 181, 182, 199, 200, 214, 216

- хеморецепторы 60—61, 67, 98, 206

-- у морских беспозвоночных 60

Хордовые

- асцидии 57, 144

- бесчелюстные 221
  - миксины 221
  - миноги 221

## Цианобактерии 18

### Черви

- кольчатые 125, 128, 170.
  - многощетинковые (полихеты) 57—59
- круглые 170
- плоские 170
- Членистоногие 12, 99, 125, 128, 135, 170, 178, 179, 191, 221
  - выход на сушу 179
  - ракообразные *см.* Ракообразные
  - хелищеровые *см.* Хелищеровые
    - меристомовые *см.* Хелищеровые

### Эволюция

- адапционистские трактовки 172, 216
- инерция эволюционная 217
- как имманентный процесс увеличения разнообразия 217
- Этология 7, 8, 13, 15, 23, 81, 120, 219, 232,
  - этограмма 23—24, 38, 44, 50
- Эхолокация 181, 198, 301—304

### Язык

- как отчужденная знаковая система 20, 25
- как универсальная семиотическая матрица 360
- словарный состав 15, 17, 343, 351
- «Язык животных» 14, 15, 23
- неадекватность словосочетания 218
- Языки жестовые
  - алфавит пальцевый 347—350, 352—353
  - как заменитель речи у глухих 343—345
    - домашняя пантомима 339, 346
    - диалекты 344
  - «протоязык» жестовый 339
  - разнообразие их 351—352
  - хиремы 348—350
    - количество их в амслене 349, 350



*Евгений Николаевич Панов*

## ЭВОЛЮЦИЯ ДИАЛОГА

Коммуникация в развитии:  
от микроорганизмов до человека

Оригинал-макет подготовлен И. Богатыревой  
Художественное оформление переплета С. Жигалкина

Подписано в печать 05.12.2013. Формат 60×90 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бумага офсетная № 1, печать офсетная, гарнитура Times.  
Усл. печ. л. 25. Тираж 1000. Заказ №

Издательство «Языки славянской культуры»  
№ госрегистрации 1037739118449  
Phone: 8 (495) 95-95-260 E-mail: [Lrc.phouse@gmail.com](mailto:Lrc.phouse@gmail.com)  
Site: <http://www.lrc-press.ru>, <http://www.lrc-lib.ru>

**Оптовая и розничная реализация — магазин «Гнозис».**  
Тел./факс: 8-499-255-77-57, тел.: (499) 793-57-01, e-mail: [gnosis@pochta.ru](mailto:gnosis@pochta.ru)

**Костюшин Павел Юрьевич (с 10 до 18 ч.).**  
Адрес: Москва, ул. Бутлерова, д. 17 «Б», офис 313