



ФЕДЕРАЛЬНАЯ ЦЕЛЕВАЯ ПРОГРАММА
«ГОСУДАРСТВЕННАЯ ПОДДЕРЖКА
ИНТЕГРАЦИИ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
И ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ НАУКИ НА 1997–2000 ГОДЫ»

Ж. И. РЕЗНИКОВА

МЕЖДУ ДРАКОНОМ И ЯРОСТЬЮ

**ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ
МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ ЖИВОТНЫХ
(гипотезы и теории; хищники и жертвы)**

ЧАСТЬ II

ФЕДЕРАЛЬНАЯ ЦЕЛЕВАЯ ПРОГРАММА
«ГОСУДАРСТВЕННАЯ ПОДДЕРЖКА
ИНТЕГРАЦИИ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
И ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ НАУКИ НА 1997–2000 ГОДЫ»

Ж. И. РЕЗНИКОВА

МЕЖДУ ДРАКОНОМ И ЯРОСТЬЮ

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ
МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ ЖИВОТНЫХ
(гипотезы и теории; хищники и жертвы)

ЧАСТЬ II

МОСКВА
НАУЧНЫЙ МИР
2000

УДК 612:821.6;575:599.323.591

ББК 88.2;28.680

Р34

*Издание осуществлено при финансовой поддержке Федеральной целевой программы
«Государственная поддержка интеграции высшего образования и фундаментальной науки
на 1997–2000 гг.»*

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. МГУ А.М. Гиляров,

д-р биол. наук, проф., ПИН РАН А.П. Расницын

Резникова Ж.И.

Р34 Между драконом и яростью: Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (гипотезы и теории; хищники и жертвы). Часть II. – М.: Научный мир, 2000. – 208 с.

ISBN 5-89176-099-1

Учебное пособие содержит анализ общих проблем поведенческой экологии, а также классических и новейших экспериментальных результатов в области изучения этологических аспектов межвидовых отношений животных. Детально рассмотрены этологические аспекты взаимодействия хищников и жертв. В книге нашло отражение содержание курса лекций «Экология, этология, эволюция», читаемых автором в Новосибирском государственном университете. В России столь полная сводка по вопросам экспериментальной поведенческой экологии предлагается вниманию читателей впервые. В книге широко использованы материалы международных и российских экологических и этологических конференций и актуальные журнальные публикации последнего десятилетия.

Предназначена для студентов и преподавателей биологических и психологических факультетов университетов и педагогических вузов, а также читателей, интересующихся вопросами экологии и поведения животных.

УДК 612:821.6;575:599.323.591

ББК 88.2;28.680

Оригинальные иллюстрации:

П.Б. Рябко, Новосибирская государственная
архитектурно-художественная академия

© Центр «Интеграция», 2000

© Научный мир, 2000

ISBN 5-89176-099-1

Учебное издание

Резникова Жанна Ильинична

МЕЖДУ ДРАКОНОМ И ЯРОСТЬЮ

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ ЖИВОТНЫХ

(гипотезы и теории; хищники и жертвы)

ЧАСТЬ II

Учебное пособие для студентов высших учебных заведений

«Научный мир», 119890, Москва, Знаменка, 11/11. Тел./факс (007) (095) 291-2847.

E-mail: naumir@ben.irex.ru. Internet: http://195.178.196.201/N_M/n_m.htm

ЛР № 03221 от 10.11.2000. Гигиеническое заключение № 77.99.6.953.П.3619.6.99 от 29.06.99.

Подписано к печати 04.12.2000. Формат 60×90/16. Гарнитура Таймс. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 13. Тираж 1000 экз. Заказ 195

Издание отпечатано в типографии ООО «Галлея-Принт». Москва, 5-я Кабельная, 26

ОБ АВТОРЕ

Резникова Жанна Ильинична – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии насекомых Института систематики и экологии животных СО РАН, профессор кафедры общей биологии Новосибирского государственного университета. Автор 130 научных работ, посвященных экологии и поведению насекомых, монографии «Межвидовые отношения муравьев» (1983), пяти учебных пособий. Член Международной ассоциации по изучению поведения животных и Европейского социобиологического общества. В 1996 г. статьи, посвященные языку и интеллекту муравьев (в соавторстве с профессором Б.Я. Рябко) были дважды премированы Международной академической издательской компанией (МАИК «Наука») и Международным научным фондом.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сегодня у папы волк, папа борется с волком, гнет его, ломает, втискивает в подходящие рамки. Денисов рассеянно просматривает выметенное и порванное:

«Волк. Канис люпус. Пищевой рацион.

Пищевой рацион волка разнообразен.

Волк имеет разнообразный пищевой рацион: грызуны, домашний скот.

Разнообразен пищевой рацион серого: тут тебе и грызуны, и домашний скот.

До чего же разнообразен пищевой рацион волчка-серого бочка:

тут тебе и зайчики и кудрявые овечки...

Т. Толстая. Сомнамбула в тумане

Данная книга является второй частью серии учебных пособий «Экология, этология, эволюция», отражающих содержание курса лекций, читаемых автором в Новосибирском государственном университете. Этот курс подчиняется своеобразной логической схеме, согласно которой в нем освещаются вопросы, находящиеся в сфере интересов всех трех наук одновременно.

Во второй и третьей частях серии будут рассмотрены этологические (поведенческие) аспекты межвидовых отношений животных. Прежде всего, определим, какое отношение рассматриваемые вопросы имеют к в целом к экологии.

Начало развития экологии как самостоятельной науки принято отсчитывать от трудов Э. Геккеля (1866), впервые давшего четкое определение ее содержания. В современных учебниках экология рассматривается как наука о закономерностях формирования, развития и функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды. В начале XX века возникло деление экологии на два ствола – аутоэкологию (экологию отдельных видов) и синэкологию

(экологию многовидовых сообществ – биоценозов). Во второй половине столетия на живом древе экологии появилось множество ветвей и побегов. Одни направления объединялись между собой (ландшафтная экология; теоретическая экология; эволюционная экология), другие дробились и вновь объединялись на новой основе (физиологическая экология, популяционная экология).

Вторая и третья книги курса «Экология, этология, эволюция» посвящены тому направлению экологии, которое как раз и соответствует пересечению всех этих трех наук. Речь идет об одном из побегов эволюционной экологии, а именно – *поведенческой экологии* (behavioural ecology).

При этом решается весьма конкретная задача: книги представляют собой не части учебника по поведенческой экологии в целом, а учебные пособия, посвященные лишь одному из аспектов этой области – межвидовым отношениям животных. К настоящему времени издано немало экологических учебников и монографий общего характера (Наумов, 1963; Макфедьен, 1965; Шварц, 1980; Пианка, 1981; Солбриг О., Д. Солбриг. 1982 Одум, 1986; Чернова, Былова, 1988; Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989; Гиляров, 1990; Грант, 1991; Стебаев и др., 1993; Шилов, 1985, 1997). Однако проблемы такой молодой области науки как поведенческая экология впервые рассматриваются на русском языке отдельным изданием.

Следует отметить, что язык современной эволюционной экологии в значительной степени формализован и предусматривает широкое использование математических моделей. В предлагаемых вниманию читателя книгах используются лишь самые необходимые термины и понятия, а основное внимание уделяется подходам и методам экспериментальной, прежде всего полевой, экологии.

Поясню, о каких вопросах пойдет речь при анализе различных форм межвидовых отношений. Практически каждая встреча двух животных одного или разных видов в естественных условиях представляет собой маленькую драму со сценарием, по крайней мере, на первый взгляд, непредсказуемым. Что будет: пройдет ли мимо, или нападет и съест, или только отнимет еду, или незаметно украдет, а может быть, даст отщипнуть от своей добычи, а может быть, это любовь? Что делать: напасть, бежать, затаиться, притвориться существом противоположного пола, младшим по возрасту, представителем другого вида, пригласить позавтракать, предложить остаться на неделю, месяц или навсегда?

Эти, на первый взгляд, ненаучные вопросы лежат в основе целого направления современной эволюционной экологии, которое связано с изучением общих закономерностей *конфликта и кооперации* в мире животных. Для предстоящего повествования важно, что животные реша-

ют эти проблемы с помощью более или менее сложных поведенческих реакций. Способы нахождения этих решений лежат в основе этологических аспектов межвидовых отношений: конкуренции, кооперации, взаимодействия хищников и жертв, паразитов и хозяев.

Другое интересное и перспективное направление современной поведенческой экологии, также в значительной мере основанное на исследованиях межвидовых отношений, связано с *«принятием решений»* («decision making») у животных. Почему животные используют именно эти, а не другие местообитания, почему они активны именно в эти периоды суток или времена года? Найти ответы на эти вопросы часто бывает невозможно без знания биотических факторов, в частности, выявления закономерностей взаимодействия видов. Это естественно, так как основные факторы, влияющие на пространственное распределение животных – количество и качество пищи и риск нападения хищников и врагов. Животные «принимают решения» о том, искать ли пищу в «зоне риска», не слишком ли велики шансы самому стать добычей. У эфемерных, коротко живущих организмов такие «решения» принимаются на уровне автоматических процессов в популяциях; у животных с длительным онтогенезом и сложным поведением в основе выбора лежит индивидуальный и социальный опыт.

Исследование межвидовых отношений является полезным научным инструментом, который помогает выяснить один из основных эволюционных вопросов: насколько широкая-вариабельность фенотипов может и должна поддерживаться в популяциях, иными словами, насколько разнообразными могут быть не только морфологические признаки (окраска, размеры, длина конечностей), но также и поведенческие характеристики, такие как подвижность, агрессивность, осторожность, порог эмоциональных реакций на внешние раздражители.

Диапазон разнообразия реакций, лежащих в основе в некотором смысле однотипных поведенческих стратегий животных, чрезвычайно велик. Это можно пояснить на следующем примере. Хищническое поведение жабы состоит из ориентации головы и туловища, зрительной фиксации добычи, захватывания ее в результате вытягивания шеи и языка, глотания и вытирания морды передними лапами. Хищническое поведение волка включает в себя, помимо различных приемов поимки добычи разных размерных категорий (от грызунов и насекомых до крупных копытных), сложные формы социального взаимодействия в стае, связанного с «разделением труда» при охоте на крупных жертв, а так же с разделкой самой добычи и дележом между членами группы, после чего дело дойдет и до глотания и вытирания морды. Для того, чтобы оце-

нить адаптивные преимущества каждой из поведенческих моделей и их соответствие требованиям среды, необходимо сочетать знание естественной истории животных с полевыми и лабораторными экспериментами.

Хотя исследования основных форм межвидовых отношений – конкуренции, паразитизма, симбиоза – лежат в основе многих современных экологических теорий, в полевых условиях эти отношения исследовать трудно и как природные явления они мало изучены. Выступая с проблемным докладом на VII Международном экологическом конгрессе, Э. Пианка (Pianka, 1998) отметил, что за 20 лет, прошедших со времени выхода в свет его учебника «Эволюционная экология» (Pianka, 1998; Пианка, 1981.), эмпирических исследований, основанных на методах полевой экспериментальной экологии, почти не прибавилось. По мнению этого известного эколога-эволюциониста, продуманные эмпирические исследования – такие, например, как хорошо спланированные опыты с изъятием или добавлением организмов, либо с нарушением равновесной плотности популяций – прольют больше света на понимание фактических механизмов межвидовых отношений, чем дальнейшие теоретические изыскания.

Нужно отметить, что в традиции российской школы экологов всегда входило сочетание теоретического подхода со значительной долей экспериментальных, главным образом, полевых исследований. Экологические работы зоологической направленности чаще всего совмещались с пристальным изучением особенностей поведения животных. Эта традиция, начавшаяся с работ К.Ф. Рулье, В. Вагнера, М.А. Менсбира, А.Н. Северцова, была продолжена в исследованиях Р.Л. Беме, В.Г. Гептнера, М.С. Гилярова, Б.Г. Иоганзена, Д.Н. Кашкарова, Г.А. Мазохина-Поршнякова, А.С. Мальчевского, Б.П. Мантейфеля, А.А. Насимовича, Н.П. Наумова, С.И. Огнева, Л.П. Познанина, А.Н. Формозова, С.С. Шварца и других известных российских экологов.

Предлагаемые вниманию читателя учебные пособия призваны восполнить явственно ощущаемый пробел в учебной и научно-популярной литературе, относящейся к быстро развивающемуся направлению экологии, находящемуся в области пересечения интересов этой науки с этологией и современным эволюционным учением.

Особенности этих книг состоят в том, что в них осуществляется попытка живой преемственности между классическими экологическими работами – как российскими, так и зарубежными – и новейшими достижениями в этой области, доступными в журнальных публикациях самых последних лет и в докладах международных и российских экологических и этологических конференций и конгрессов последнего десятилетия

XX века. Кроме того, в качестве иллюстративных примеров здесь широко используются экспериментальные работы автора и молодых исследователей, аспирантов и студентов.

Специально для молодых экологов во многих разделах обращается внимание читателя на конкретные нерешенные вопросы, которые, возможно, дадут толчок творческой мысли и послужат основанием для новых страниц поведенческой и эволюционной экологии, написанных уже новыми поколениями исследователей.

Первые две главы данной книги являются аналогом вводных лекций для всей части курса, касающейся этологических аспектов межвидового взаимодействия. В них будут рассмотрены варианты классификации межвидовых отношений и современные гипотезы и теории, лежащие в основе экспериментальных исследований в области поведенческой экологии. Каждая из последующих глав будет посвящена подробному анализу отдельной формы межвидового взаимодействия. В данной книге рассматриваются этологические аспекты хищничества, а в следующей, третьей части будут проанализированы конкурентные, паразитические и мутуалистические отношения.

Результаты работ, процитированных в книге, которые выполнены аспирантами и студентами под руководством автора в лаборатории экологии насекомых ИСиЭЖ СО РАН и на кафедре общей биологии НГУ, получены при поддержке грантов РФФИ (последний грант 99-04-49713). Наша исследовательская группа благодарна доктору Ф. Салтеру (Dr. Frank Salter, Humanethologie und Humanwissenschaftliches Zentrum der Ludwig-Maximilians-Universitaet, Muenchen) за финансовую поддержку, которая помогла нам выписать новые научные журналы и книги, изданные за рубежом, и принять участие в работе этологических и экологических конференций в 1999 г. Я приношу благодарность Д.Б. Рябко за многочисленные полезные замечания, высказанные им при редактировании текста книги.

ГЛАВА 1

ОСНОВЫ МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ, ИЛИ КАК СЕБЯ ВЕСТИ ЗА СТОЛОМ, НА СТОЛЕ И ПОД НИМ...

Тот малый срок, пока еще не спят
Земные чувства, их остаток скудный
Отдайте постиженью новизны...

*Данте Алигьери. Божественная комедия.
Ад, XXVI, 115 (перевод М. Лозинского)*



В данной главе приводится краткий обзор основных понятий, которые позволят в остальной части курса провести последовательный анализ различных типов межвидовых отношений.

1.1. ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ПОНЯТИЯ: ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША И ГИЛЬДИЯ

Согласитесь, что наконец необходимо будет ограничить законом расходы каждого, определить норму по сословиям, по классам, по должностям.

А.Н. Островский. Лес

Все пути, формы и способы взаимодействия разных биологических видов так или иначе связаны с характером использования ресурсов. Поэтому прежде, чем перейти непосредственно к взаимодействию популяций, необходимо кратко остановиться на понятии *экологической ниши* и связанных с ним проблемами.

Одним из первых термин «экологическая ниша» употребил американский зоолог Дж. Гринелл (Grinnell, 1917). Под нишей он понимал сумму всех требований организма к среде, которые должны выполняться для его процветания – влажность, свет, пища, субстрат и т.д. Примечательно, что в основу этого понятия с самого начала было положено описание поведенческих характеристик. Теорию ниш Гринелл выдвинул, опираясь на конкретные исследования, посвященные выбору места для гнездования у калифорнийского пересмешника (*Toxostoma redivivum*). Эта птица гнездится в густой листве кустарников на высоте одного-двух метров над землей. Высота расположения гнезда над землей для нее один из решающих факторов спасения от хищников, поэтому она конкурирует с особями как своего, так и других кустарниковых видов за места для гнезд и пищу. На примере биотических связей пересмешника и была впервые описана экологическая ниша как сумма требований вида к факторам среды.

Позднее К. Элтон (Elton, 1927) определил нишу животного как его место в биотической среде, его отношения с пищей и с врагами, и как «роль и статус организма в сообществе». К этому понятию близко и определение Э. Одум (Odum, 1959) экологической ниши как «положение, или статус организма в сообществе или экосистеме, вытекающее из его структурных адаптаций, физиологических реакций и специфического

поведения, унаследованного и (или) приобретенного». Он подчеркивал, что экологическая ниша организма зависит не только от того, где тот живет, но и от того, что он делает. По образному выражению Одум, местообитание это «адрес» организма, а ниша его «профессия».

Г. Хатчинсон (Hutchinson, 1953) предложил количественный подход к описанию ниши, нашедший наибольшее число последователей. Используя теорию множеств, он формализовал проблему, определив нишу как весь диапазон условий, при котором живет и воспроизводит себя особь (или популяция). «Нишевое пространство», по Хатчинсону, это сумма всех требований организма, каждое из которых представляется как точка в некоем континуальном пространстве. Если используется не одна шкала ресурсов, то нишевое пространство изображается как n -мерное, где n – число рассматриваемых ресурсов. Таким образом, экологическую нишу можно представить как часть воображаемого многомерного пространства, отдельные измерения которого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования популяции. Всю совокупность условий, при которых данная организменная единица может существовать и воспроизводить себя, Хатчинсон назвал *фундаментальной нишей*. Это воображаемая, виртуальная ниша, в которой организм не сталкивается с конкурентами и хищниками и в которой физическая среда оптимальна. Фактический диапазон условий существования организма, который практически всегда меньше фундаментальной ниши, называется *реализованной нишей*.

Э. Пианка (1981) определяет экологическую нишу как общую сумму адаптаций организменной единицы или как все возможные пути приспособления данной организменной единицы к определенной среде. Можно при этом рассматривать нишу особи, популяции или вида. Различие между окружающей средой и нишей организма состоит в том, что последняя отражает способность организма осваивать свою среду и подразумевает пути ее фактического использования.

Поскольку эта концепция отражает этологический и эволюционный подходы к анализу деятельности организма в среде, она наиболее близка к логической схеме данной книги.

Группы видов, которые используют один и тот же природный ресурс или совокупность ресурсов функционально сходным образом, называют *гильдией* (Root, 1967). Уже по определению ясно, что ниши таких видов в значительной мере перекрываются. Поэтому члены гильдий в большей мере взаимодействуют друг с другом, чем с остальным сообществом. Можно сказать, что гильдии служат аренами наиболее интенсивных межвидовых взаимодействий (Пианка, 1981).

Полезность концепции гильдии состоит в том, что анализируются все конкурирующие виды данного местообитания, независимо от их таксономического положения. Нередко экологи, исследующие трофическую составляющую межвидовых отношений, объединяют в гильдию не все функционально сходные виды, а только таксономически близких *консументов* (от латинского *consumo* – потребляю) одного трофического уровня с более или менее сходными пищевыми потребностями (напомню, что вообще выделяют консументов первичных, вторичных и третичных, в зависимости от того, потребляют ли они растения, потребителей растений или потребителей этих потребителей). В этих случаях структуры гильдий выявляют на основе анализов пищевых спектров. Примерами подобных исследований могут служить схемы структуры гильдии ящериц, построенные на основе анализа содержимого желудков (Пианка, 1981), подобные же схемы построены для жуужелиц и сенокосцев на основе анализа потребляемых ими белковых компонент пищи (Сергеева, 1999).

Нужно учитывать, что любой вид может быть членом более, чем одной гильдии. Например, равнинная синица (*Parus innornatus*) относится к гильдии птиц, обирающих членистоногих с листьев, на основе ее пищеводобывающего поведения, кроме того, она является также членом гильдии птиц, гнездящихся в дуплах, в силу ее гнездовых требований.

Часто бывает трудно определить относятся ли рассматриваемые виды к одной гильдии. Например, и муравьи и грызуны потребляют семена, но делают это разными способами. Муравьи потребляют семена разных размеров в той пропорции, в которой они находятся на поверхности почвы, тогда как грызуны предпочитают более крупные семена и особенно эффективно используют их плотные подземные скопления. Принадлежат ли эти животные к одной гильдии, то есть используют ли они одни и те же ресурсы сходным образом – вопрос спорный (Бигон и др., 1989).

1.2. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ И СПОСОБЫ ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

В Китае все люди – китайцы,
и император там – тоже китаец.

Ганс Христиан Андерсен. Соловей

В данном разделе помещен краткий обзор классификационных признаков межвидовых отношений. Этологическим аспектам каждого из

типов взаимодействия будут посвящены отдельные главы второй и третьей частей учебного курса, в которых читатель сможет ознакомиться с конкретными примерами экспериментального подхода к исследованию функциональных связей в сообществах животных.

Приведенная ниже таблица иллюстрирует основные типы взаимодействия биологических видов, выявленные в природе, точнее, те ситуации, когда один вид оказывает на другой какое-либо воздействие (иногда выделяют еще и такой тип «взаимодействия» видов как нейтрализм). Плюсами и минусами здесь обозначены ситуации, когда один вид либо извлекает пользу из взаимодействия с другим видом (плюс), либо каким-либо образом страдает от воздействия другого вида (минус).

Тип отношений	Влияние на вид А	Влияние на вид В
Конкуренция		
Мутуализм	+	+
Протокооперация	+	+
Комменсализм	+	0
Паразитизм	+	
Хищничество	+	–

Прежде, чем перейти к пояснениям каждой из строк таблицы, отметим, что один из привычных терминов в ней отсутствует и поясним, почему. Речь идет о термине «симбиоз». Под этим названием понимаются различные формы сожительства организмов. В таблице эта форма взаимодействия должна была бы выглядеть как объединение нескольких строк, однако, как будет видно ниже, не всегда вполне ясно, какие строки нужно объединять. Под определение симбиоза подходят все случаи, когда популяция одного вида извлекает пользу из совместного обитания с популяцией другого вида. Эта точка зрения может показаться спорной, однако вопрос носит чисто терминологический характер. Термин «симбиоз» (от греческого *symbiōsis* – совместная жизнь) был предложен А. Де Бари в 1879 г. для обозначения сосуществования организмов, изначально несходных между собой. Согласно Биологическому энциклопедическому словарю под редакцией М.С. Гилярова (1986), в симбиотических системах один из партнеров (или оба) в определенной степени возлагают на другого задачу регуляции своих отношений с внешней средой.

Основой для возникновения симбиоза могут быть различные типы взаимодействия. Если в основе лежат трофические отношения, это может выражаться в питании одного из партнеров за счет другого неиспользованными остатками пищи, продуктами пищеварения или его тканями. В некоторых из подобных случаев трудно отграничить симбиоз от пара-

зитизма. Если в основу рассмотрения симбиотических отношений положены пространственные взаимодействия, то речь идет о случаях поселения на поверхности или внутри тела партнера (что опять-таки нередко граничит с паразитизмом или является им), о совместном использовании нор, домиков, раковин и т.п.

Симбионты нередко характеризуются противоположными признаками: подвижные и ведущие прикрепленный образ жизни, обладающие способами и средствами защиты и лишенные таковых. Таким образом, один из партнеров системы или оба вместе приобретают возможность выигрыша в борьбе за существование.

Симбиоз бывает *факультативным*, когда каждый из организмов при отсутствии партнера может жить самостоятельно, и *облигатным*, когда хотя бы для одного из партнеров такое существование невозможно.

Симбиоз как совместное существование весьма широкое понятие. Как отмечалось выше, часто бывает трудно разделить симбиотические и паразитические отношения. В то же время паразитизм часто трудно отграничить с одной стороны от хищничества (в этих случаях вопрос часто упирается в то, насколько быстро паразит вызывает смерть хозяина и сколько он от него «откусывает») – а с другой стороны от протокооперации и комменсализма.

О. Гертвиг в 1906 г. сузил границы употребления термина «симбиоз», используя его лишь для обозначения взаимовыгодных для обоих партнеров отношений, то есть для описания такого типа отношений, который позднее стали называть мутуализмом. В такой трактовке понятие «симбиоз» было воспринято русскими учеными и укоренилось в отечественной литературе. В современной биологии термин «симбиоз» чаще используется в его первоначальном широком значении, мутуализм, протокооперация и комменсализм рассматриваются как частные случаи симбиоза, а паразитизм всегда анализируется как особый тип межвидовых отношений.

Перечисленные выше три конкретные формы «мирных» взаимодействий организмов (а именно мутуализм, протокооперация, комменсализм) присутствуют в таблице и объединяются своей «положительностью»: соответствующие им строки не содержат минусов – в противоположность «отрицательным» формам взаимодействия, таким как конкуренция, хищничество и паразитизм. Во всех случаях «положительных» симбиотических взаимодействий разные виды сосуществуют, не принося друг другу вреда, либо приносят обоюдную пользу. В популяциях каждого из симбионтов особи растут, выживают и размножаются с большим успехом в присутствии другого вида. Отметим, что подобные взаимо-

действия экологи описывают скорее как взаимную эксплуатацию, чем как кооперацию усилий.

Возьмемся к началу таблицы и перейдем к краткому анализу типов межвидового взаимодействия в том порядке, в котором они перечислены.

Конкуренция (от латинского *concurrere* – сталкиваться) возникает тогда, когда две или более организменные единицы используют одни и те же ресурсы, имеющиеся в недостатке.

Конкуренция может быть как внутривидовой, так и межвидовой.

Сущность межвидовой конкуренции заключается в том, что у особей одного вида уменьшается плодovitость, выживаемость или скорость роста в результате использования ресурса или интерференции (столкновений) со стороны особей другого вида.

Как правило, ни один вид не выпрыгивает одновременно в борьбе сразу за все ресурсы. Поскольку жизненные блага распределены в экосистеме неравномерно, виды находятся там, где они успешно конкурируют за какой-либо ресурс, и вытесняются из тех мест, где они успеха не имеют.

Если виды используют один и тот же ресурс, это означает, что их нишевые пространства перекрываются. Это может привести к полному вытеснению одного вида другим, то есть конкурентному исключению.

Экспериментально процесс, при котором популяция одного вида полностью вытесняет популяцию другого вида, был впервые продемонстрирован в ставших классическими работах Г.Ф. Гаузе на трех видах инфузорий (Гаузе, 1935). Все три вида хорошо росли в монокультуре, достигая в пробирках с жидкой средой предельных плотностей популяций. Пищей им служили регулярно добавляемые в пробирки бактерии и дрожжевые клетки. Когда Гаузе помещал в одну пробирку *Paramecium aurelia* и *P. caudatum*, численность *P. caudatum* всегда снижалась вплоть до полного вымирания; победителем оказывалась *P. aurelia*. Когда вместе выращивали *P. aurelia* и *P. bursaria*, ни один из видов полностью не вымирал. Они сосуществовали друг с другом, но установившиеся на постоянном уровне величины плотности были гораздо ниже, чем в монокультурах. Из этого следует, что между сосуществующими видами все же происходила конкуренция. Более тщательное изучение выявило пространственное разобщение между этими видами: *P. aurelia* держались в толще культуральной среды и питались бактериями, тогда как *P. bursaria* концентрировались у дна пробирок и потребляли дрожжевые клетки.

Подобная закономерность была обнаружена во многих экологических экспериментах с разными видами животных и растений, что позво-

лили возвести ее в статус принципа, получившего название «*принцип конкурентного исключения*», или принцип Гаузе. Он формулируется следующим образом: «если два конкурирующих вида существуют в стабильных условиях, то это происходит благодаря дифференциации ниш, то есть разделения реализованных ниш этих видов, если, однако, такой дифференциации не происходит или если ей препятствуют условия среды, то один из конкурирующих видов будет истреблен или вытеснен другим». Принцип конкурентного исключения позволил увидеть, что для сосуществования видов в насыщенной среде необходимы определенные экологические разграничения. Однако не все обстоит так просто. Когда мы наблюдаем сосуществование конкурентов, часто бывает трудно доказать, что их ниши разделены, и невозможно доказать обратное. Если экологу не удастся обнаружить разделение ниш, это может означать, что он искал его не там или не так.

Обсуждение конкурентного исключения вызвало целый ряд вопросов (Пианка, 1981): какую степень экологического перекрытия могут выдержать два сосуществующих вида? Как меняется это максимально допустимое перекрытие в зависимости от отношения потребности к снабжению? Насколько велика должна быть скорость миграции у подавляемого в конкуренции преходящего вида, чтобы он мог существовать в «пятнистых» местообитаниях, меняющихся в пространстве и во времени? Может ли изменение во времени конкурентоспособности разных видов привести к их сосуществованию?

Принято считать, что интенсивность конкуренции пропорциональна степени перекрытия ниш. Однако это утверждение имеет ряд ограничений, связанных с тем, что само измерение мерности ниш является субъективной процедурой, некоторые важные размерности нишесового пространства могут вообще остаться неизвестными, характеристики ниш изменяются в течение онтогенеза и в разных частях ареала.

Для разрешения этих вопросов и противоречий применительно к конкретным ситуациям, исключительно важно исследование поведенческих механизмов взаимодействия видов, так как поведенческие адаптации являются, как правило, наиболее гибкими и способствуют более точной «подгонке» насущных потребностей видов, конкурирующих за одни и те же ресурсы. Эти аспекты будут рассмотрены в главе, посвященной конкурентным отношениям.

Перейдем к трем типам «положительных» межвидовых отношений, являющихся частными случаями симбиоза.

Протокооперация объединяет случаи «взаимопомощи» видов. Это отношения между популяциями разных видов, которые приносят обо-

юдную пользу и строятся на факультативной основе, то есть популяции видов-партнеров могут существовать независимо. По этой причине виды-партнеры не имеют явно выраженных обоюдных морфологических адаптаций к взаимодействию друг с другом. Взаимодействие опылителей и растений, растений и разносчиков семян, «чистильщиков» и «указчиков» с их «клиентами» — это примеры протокооперации. В основе этого типа взаимодействия животных чаще всего лежат эволюционные механизмы, основанные на более или менее сложных стереотипах поведения.

Мутуализм отличается от протокооперации тем, что сосуществующие популяции полностью зависят друг от друга и ни одна не может жить по отдельности. Примерами могут служить случаи сосуществования ряда видов животных с симбиотическими микроорганизмами, без которых они не могут обойтись. Так, термиты сами не способны синтезировать ферменты, необходимые для переваривания древесной клетчатки, но благодаря тому, что в их кишечниках находят прибежище популяции простейших, которые синтезируют эти ферменты, насекомые успешно используют древесину в пищу. Ни термиты, ни простейшие не могут жить друг без друга. Кишечные эндосимбионты переносятся от одного поколения термитов к другому благодаря обмену содержимого кишечника.

Комменсализм (от латинского *сип* вместе и *mensa* стол, трапеза) — сотрапезничество — форма симбиоза, при которой одна популяция получает выгоду от присутствия другой, а другая не подвержена никакому влиянию. Частным случаем комменсализма является *синойкия* (квартиранство). Метаболическое взаимодействие и антагонизм между партнерами в такой системе обычно отсутствуют. Основой для комменсальных отношений могут быть общие пространство, субстрат, кров, передвижение или, чаще всего, пища. Используя особенности образа жизни или строения хозяина, комменсал извлекает из этого одностороннюю пользу. Присутствие его для хозяина обычно остается безразличным.

Считается, что комменсализм — весьма редкий тип межвидовых отношений. Одним из примеров является обитание рыбок — средиземноморского карапуса — в полости тела некоторых голотурий, которых рыбки используют главным образом как убежище.

В качестве примера хорошо документированного случая комменсализма, представляющего интерес для поведенческой экологии, Э. Пианка (1981) приводит ассоциацию египетской цапли и крупного рогатого скота (Heatwole, 1965, цит. по: Пианка, 1981). Эти цапли сопровождают скот во время пастбы на солнце и ловят свою жертву (сверчков, кузнечиков, мух, жуков, ящериц, лягушек), которые при приближении скота выскакивают из своих убежищ. Хитвоул обнаружил, что число цапель,

кормящихся со скотом, очень сильно зависело от активности скота. Например, возле отдыхающего стада цапель было меньше, чем следовало ожидать, исходя из того, что ассоциация случайна, но возле пасущегося на солнце стада их число вдвое превышало ожидаемое значение. Млекопитающие, видимо, не получают прямой выгоды от связи с цаплями, поскольку те не ловят эктопаразитов на теле скота. Скорость и эффективность питания цапель значительно возрастают, когда те кормятся со скотом, так что это отношения, приносящие одностороннюю пользу.

Оставшиеся две строки в таблице выглядят одинаково (плюс-минус), но традиционно речь идет о различных типах межвидовых отношений, а именно, паразитизме и хищничестве. Как уже отмечалось, границы между ними в некоторых ситуациях бывают неясными. Некоторые авторы трактуют хищничество настолько широко, что рассматривают паразитизм как один из частных случаев хищничества. Поэтому паразитизм в нашем кратком обзоре будет рассмотрен дважды – как отдельная форма межвидовых отношений, и как одна из форм хищничества.

Паразитизм – это такой тип взаимодействия, при котором один вид извлекает пользу (паразит), а другому наносится явный вред (хозяин). Слово «паразитизм» можно перевести как «нахлебничество» (от греческого *para* – около, и *sitos* – хлеб, пища). В качестве частного случая паразитизма рассматривается такая форма межвидового взаимодействия как *инквилинизм* (от латинского *inquilinus* – пришелец, арендатор, жилец).

Паразитизм известен на всех уровнях организации живого, начиная с вирусов и бактерий и кончая высшими растениями и многоклеточными животными. Этот термин употребляется в очень широком значении и применим к тесным антагонистическим отношениям животных. В рамках нашего курса будут рассматриваться только те формы паразитизма, которые основаны на поведенческих механизмах взаимодействия. К ним относятся, в частности, *гнездовой паразитизм* (птицы, откладывающие яйца в гнезда чужих видов), *социальный паразитизм* (общественные насекомые, основывающиеся гнезда в семьях чужих видов), *клеттопаразитизм* (от греческого *kléptō* – ворую), основанный на том, что особи одного вида похищают у другого вида пищу, а также некоторые другие формы межвидовых отношений, требующие включения довольно сложных стереотипов поведения.

Хищничество – это такой тип взаимодействия, при котором один вид извлекает для себя пользу, питаясь за счет другого вида. Это понятие значительно сложнее, чем кажется на первый взгляд. Даже при беглом рассмотрении подобных межвидовых отношений возникает впечатление, что хищничество сродни паразитизму, и это мнение не лишено оснований.

Дело в том, что существует не один способ классификации стратегий питания, и хищничество в этих классификациях выглядит по-разному.

Согласно одной из распространенных классификаций животных по их стратегиям питания, выделяются пять основных групп: фильтрующие воду, паразиты, растительноядные, плотоядные и всеядные. Все фильтрующие организмы живут в воде и добывают себе пищу, процеживая ее из воды. Движение воды относительно тела животного достигается либо путем того или иного насосающего действия, либо за счет плавания. Паразиты живут целиком за счет организма-хозяина, некоторые из них живут в течение долгого времени, не убивая хозяина, а другие довольно быстро вызывают его гибель. Растительноядные питаются различными частями растений; плотоядные питаются другими животными, многие поедают всевозможные виды пищи.

Хищничество можно определить как поедание одного организма (жертвы) другим организмом (хищником), причем жертва должна быть живой перед первым нападением на нее хищника. Такое простое определение, широко принятое в экологии, выделяет хищников среди всех консументов, то есть всех потребителей органического вещества, так как оно исключает *детритофагию*, то есть потребление мертвого органического вещества. Тем не менее, оно охватывает широкий круг взаимодействий и большое разнообразие «хищников».

Нужно отметить, что исключение детритофагии из диеты хищников не является абсолютным. Геофагия (поедание почвы) отмечена для многих видов животных, и при том в объемах весьма существенных. В последнем обзоре на эту тему фигурировало 185 видов обезьян, поедающих лесную подстилку, части гнезд птиц, цикад, муравьев и термитов, почву на солончаках (содержащую соль), почву под корнями деревьев, разлагающуюся древесину. В той же статье содержатся ссылки на сообщения по геофагии у слонов, буйволов, антилоп, тапиров, оленей, многих видов грызунов, птиц, рептилий. Потребление почвы восполняет минеральную недостаточность, адсорбирует токсины и помогает излечить диарею, нормализует желудочную кислотность, а также снабжает организм животных грибами и бактериями (Krishnamani, Mahaney, 2000). Как мы увидим ниже, столь существенное отвлечение от строгости диеты нужно учитывать, рассматривая различные классификации хищников.

Еще одна весьма широко принятая классификация животных по типам питания предложена Дж. Томпсоном (Thompson, 1982) и основана на функциональном подходе. Этот автор выделяет четыре основных типа хищников: истинные хищники, хищники с пастбищным типом питания,

паразитониды и паразиты. Таким образом, согласно этому принципу классификации, паразитизм является частным случаем хищничества. Рассмотрим классификацию Томпсона более подробно.

Истинные хищники убивают свою жертву более или менее сразу после того, как нападут на нее, и в течение своей жизни они убивают довольно много разных особей. Часто они поедают жертву целиком, но некоторые хищники съедают только часть тела жертвы. В этом плане смысловой ряд «люди, львы, орлы и куропатки» из чеховской «Чайки» является рядом истинных хищников, к нему можно присоединить и китов, фильтрующих планктон, муравьев и грызунов (а не только куропаток), питающихся семенами, насекомоядные растения и множество других биологических видов.

Хищники с пастбищным типом питания в течение своей жизни также используют большое число жертв, но они, как правило, съедают только часть каждой жертвы. Нападение такого хищника редко приводит к скорой гибели жертвы и точно предсказать летальный исход невозможно. Наиболее характерными примерами могут служить крупные травоядные позвоночные, такие как коровы, овцы и антилопы, но согласно определению, к хищникам с пастбищным типом питания относятся мухи, комары и пиявки, сосущие у них кровь.

Паразиты, как и хищники с пастбищным типом питания, обычно поедают только часть своей жертвы (хозяина). Также как и в предыдущем случае, их нападение на жертву, как правило, причиняет ей вред, но редко в короткое время приводит к летальному исходу. В отличие от хищников с пастбищным типом питания, паразиты в течение своей жизни нападают лишь на одну или на очень немногих особей и тесно связаны со своей жертвой (хозяином). Помимо таких типичных паразитов как ленточные черви, ржавчинные грибы или омела, к этой функциональной группе относят и тлей, которые высасывают сок из одного или очень немногих растений. Обратим внимание на то, что согласно классификации Томпсона, к паразитам относятся только виды, питающиеся за счет хозяина, а такие формы паразитизма как гнездовой паразитизм или клептопаразитизм, не рассматриваются.

Паразитоидами называют группу насекомых, у которых самки откладывают свои яйца в тело (либо на его поверхность, либо рядом) других беспозвоночных животных (насекомых, пауков или мокриц). Интересно, что эта группа выделена на основе именно характерного поведения взрослых самок. Эти насекомые принадлежат главным образом к отряду перепончатокрылых (наездники), но включают также и многих двукрылых. На первый взгляд эта группа кажется малозначительной,

но по некоторым оценкам, к ней относится около 25% всех обитающих на Земле видов (Price, 1980). Нападением на жертву или хозяина считается кладка самкой каждого яйца, хотя в действительности именно личинка, которая вывелась из этого яйца, питается жертвой или развивается за счет хозяина.

Вылупившиеся из яиц личинки паразитоидов развиваются внутри (или реже, на поверхности) тела хозяина и по мере своего развития почти целиком его съедают. Таким образом, паразитоиды тесно связаны с определенным организмом хозяина (подобно паразитам), они не вызывают быстрой гибели хозяина (подобно паразитам и хищникам с пастбищным типом питания), но со временем гибель хозяина неизбежна (как в случае истинных хищников).

Итак, согласно одному принципу классификации истинным хищником не является медведь (поскольку он всеяден), а согласно другому — в качестве хищников выступают комар и даже корова. Обзор классификационных признаков различных типов межвидового взаимодействия выявляет немало сложностей и противоречий, и это затрудняет предсказание последствий взаимодействия между особями разных видов.

Так, согласно классификации Томпсона, животные, поедающие части растений, относятся к пастбищным хищникам и, следовательно, наносят растениям несомненный вред. Однако многие случаи поедания репродуктивных тканей в действительности являются мутуалистическими взаимодействиями, выгодными как для растительноядного животного так и для растения. Это относится к многочисленным случаям переноса пыльцы и нектара насекомыми, птицами и млекопитающими, а также расселению растений путем переноса их семян с экскрементами животных.

Интересный пример такого «мутуализма через поедание» приводит С. Темплом (Temple, 1977). Он предположил, что дерево *Calvaria major* на о. Маврикий не размножалось за последние 300 лет по той причине, что для этого необходимо, чтобы его семена были «обработаны» ныне вымершим дронтом. Темпл скормил 10 семян *Calvaria* домашним индейкам и, хотя семь из них были раздавлены в мускульном желудке птиц, три из оставшихся десяти впоследствии проросли и были высажены в питомнике.

При анализе подобных сложных ситуаций исследование поведения животных может помочь понять механизмы межвидового взаимодействия и предсказать возможные последствия. В качестве примеров рассмотрим кратко некоторые аспекты хищничества.

Прежде всего, хотя понятие «истинного хищника» обычно ассоциируется с нападением на жертву и «убийством», поведенческие стратегии

членов этой группы могут существенно различаться, даже если сами хищники принадлежат к близким систематическим категориям. Например, среди разных классов животных (птицы, рыбы, насекомые) можно найти хищников с различными стратегиями добывания пищи. Одни хищники (например, волк, окунь, стрекоза-коромысло), догоняют и убивают добычу. Их поведение складывается из различных фаз выслеживания, преследования и нападения. Пищедобывательное поведение других более напоминает «пастьбу»: так, синица или стрекоза-стрелка в кормных местах спокойно «склевывают» мелких беспозвоночных, не тратя много времени на поиски отдельных особей. В следующей главе будет проведено более детальное сравнение стратегий, при которых хищники затрачивают разное количество времени и энергии на овладение жертвой.

Другой аспект хищничества — воздействие хищников на популяцию жертв. Долговременные последствия такого рода межвидовых отношений также в значительной мере определяются особенностями поведения животных.

Так, среди видов, которые целиком поедают семена растений («пастибищных хищников»), есть целая группа видов, делающих запасы семян — таковы грызуны (белки, некоторые мыши и полевки) и птицы (сойки, кедровки, некоторые синицы). В последние годы появилось множество исследований, указывающих на феноменальную память этих животных, некоторые из них запоминают до тысячи тайников (Резникова, 2000). Именно способность находить свои кладовые и будет определять итог взаимодействия этих консументов с растениями: те из них, которые хорошо отыскивают свои запасы, уничтожают большинство семян и тем самым наносят растениям существенный урон, а те, кто не обнаруживает часть складов, напротив, способствуют распространению растений.

Особенности поведения жертвы также могут компенсировать урон, который хищник наносит популяции. Классическим примером, иллюстрирующим это положение, является работа Эррингтона (Errington, 1946, цит. по: Пианка, 1981), который в течение длительного времени изучал популяцию ондатры на севере США. Он проводил учеты, регистрировал гибель и перемещения особей, следил за судьбой отдельных потомков и особенно тщательно контролировал хищничество со стороны американской норки. Эррингтон обнаружил, что на взрослых ондатр, занимавших прочное положение на своем индивидуальном участке, норки, как правило, не нападали, но кочующие особи, которые не имели своего участка, или особи, испытывавшие недостаток в воде или пострадавшие от внутривидовых схваток, очень часто уничтожались хищником. Таким образом, убитыми оказывались те ондатры, которые имели меньше все-

го шансов на выживание и на успех в размножении. Сходные результаты были получены при изучении хищничества на других позвоночных. Наиболее вероятными жертвами оказывались молодые, бездомные и одряхлевшие животные.

Возникает предположение о том, что чем сложнее поведение жертвы, тем менее вероятно, что уничтоженные или поврежденные особи представляют собой случайную выборку из всей популяции и, соответственно, тем слабее будет влияние хищника на популяцию жертвы. Для того, чтобы предсказать последствия подобных и других вариантов межпопуляционных взаимодействий, необходимо знание популяционных стратегий. Для поведенческой экологии особенно важны такие аспекты жизни популяций как стратегии добывания пищи и долговременные эволюционные стратегии популяций.

1.3. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СТРАТЕГИИ ПОПУЛЯЦИЙ КАК ОСНОВА МЕЖВИДОВОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Заманчиво и обещанье сделать
Меня отцом. Я весь ушел душой
В желанье это, им я весь охвачен.

Твоих же я хотел, достойно рода,
Поднять детей, на счастье себе,
Чрез братьев их, которые родятся.
Зачем тебе еще детей? А мне
Они нужны для пользы настоящих.

Эврипид. Медея (перевод И.Ф. Анненского)

Межвидовые взаимоотношения животных основаны на взаимодействии популяций и приводят к изменению их параметров. В этом плане межвидовые отношения являются одним из активно действующих факторов естественного отбора. Прежде чем перейти к анализу эволюционных стратегий популяций, подверженных действию подобных факторов, остановимся кратко на современной трактовке понятия «естественный отбор» и типичных ошибках в понимании этой концепции, в соответствии с логической схемой, приведенной в книге Пианки (1981).

Наиболее частая ошибка в понимании концепции естественного отбора – это отождествление его с эволюцией. Однако данные понятия не являются синонимами. Под эволюцией понимается любое изменение, происходящее с таксоном во времени, а естественный отбор представляет собой конкретный способ, посредством которого эти изменения про-

исходят. Помимо естественного отбора существуют и другие механизмы эволюции, такие, например, как мейотический драйв и дрейф генов.

Другая часто встречающаяся ошибка — утверждение, что естественный отбор действует главным образом благодаря различиям в частоте смертности организмов, или благодаря *дифференцированной смертности*. Однако дифференцированная смертность может иметь селективное значение лишь в той степени, в какой она приводит к разнице в количестве потомков, производимых отдельными особями. Если организм оставляет более удачливое, чем у других, потомство, его гены со временем начинают доминировать в генофонде популяции. В устойчивой популяции генотип, оставляющий меньше потомства, должен элиминироваться, если только у него не возникает каких-либо преимуществ, которые связаны с малочисленностью. В итоге естественный отбор действует только посредством *дифференцированного успеха в размножении*.

Использование Ч. Дарвином таких выражений как «борьба за существование», «выживание наиболее приспособленных» привело к тому, что наиболее сильных и быстрых особей рассматривали как имеющих селективное преимущество по сравнению с более слабыми и не такими быстрыми, хищничество и драки за пищу считали преобладающими способами отбора, и сам естественный отбор слишком часто трактовали, исходя из понятий дифференциальной смертности.

Однако представители каждого вида не становятся неуклонно все более мощными, быстрыми и агрессивными. В стабильных условиях промежуточные варианты в популяции оставляют в среднем больше потомков, чем крайние фенотипы. Такие варианты считают «приспособленными», измеряя «*приспособленность*» (fitness) особи той долей, которую составляют ее гены от общего генофонда популяции. Отбор такого рода, который постоянно отбрасывает крайние варианты и стремится поддерживать неизменным некоторый средний фенотип, называется стабилизирующим отбором. Помимо этой формы отбора, существуют и другие, характерные для изменяющейся среды (направленный отбор) или для гетерогенной, «пятнистой» среды (*дизруптивный отбор*). Различные формы отбора подробно рассматриваются в учебниках по теории эволюции (Северцов, 1987, 1990; Грант, 1991).

Биотические факторы, такие как межвидовые отношения, являющиеся предметом нашего анализа, являются только частью (и далеко не всегда основной) множества факторов естественного отбора, который признает единственную «валюту» — жизнеспособное потомство.

Для каждой популяции взаимодействие с конкурентами, хищниками, паразитами и мутуалистами означает подверженность сразу мно-

гим биотическим факторам, каждый из которых по-своему будет воздействовать на различные параметры популяций. Среди самых важных параметров следует назвать *плотность* (число особей на единицу площади) и *демографическую структуру* (соотношение числа особей разного пола и возраста). С ними напрямую связаны *смертность*, в большинстве случаев возрастающая с увеличением плотности, и *рождаемость*, обычно снижающаяся с ростом плотности. Все перечисленные параметры прямо или косвенно бывают связаны такими индивидуальными поведенческими характеристиками животных как подвижность, агрессивность, способность к обучению и запоминанию и многие другие.

В примере взаимодействия норки и ондатры, приведенном выше, воздействие хищника выступает как один из факторов отбора, способствующего выживанию тех ондатр, которые наиболее эффективно распоряжаются своими территориальными ресурсами: решительно занимают новую территорию, быстро выучивают характерные особенности своего кормового участка, хорошо его защищают и собирают с него максимальный «урожай». Таким образом норки отбирают ондатр по целому ряду поведенческих признаков. Однако, например, мелкие хищные птицы, питающиеся саранчовыми, изымая ежедневную дань с массовых популяций этих насекомых, явно не оказывают значительного влияния на их поведение. Еще менее должно быть заметно влияние кита, фильтрующего планктон, на характерные особенности мелких ракообразных. Рассмотренные случаи принципиально различаются тем, что биотические факторы (хищники) воздействуют на популяции, подверженные двум противоположным типам отбора, называемым *r*- и *K*-отбором.

Рассмотрение типов отбора находится в ином логическом ряду, чем рассмотрение разных форм отбора (стабилизирующего, направленного и т.п.). Понятие двух типов отбора было введено Мак-Артуром и Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967). В популяционной биологии символом *r* обозначают свойственную данной популяции скорость ее увеличения, или роста, тогда как *K* означает «емкость» (несущую способность) окружающей среды. Этот показатель называют также биологическим потенциалом популяции (подробно см. Пианка, 1981). На основе этих параметров в популяционной биологии виды различаются соответственно как «*r*- и *K*-стратегии». «*r*-стратегии» – это виды, приспособленные к колонизации временных местообитаний, с быстрым ростом популяций и полным использованием ресурсов. Напротив, «*K*-стратегии» адаптированы к стабильным, предсказуемым условиям, в которых скорость роста популяции незначительна, а большое значение имеет создание стабильной структуры сообщества.

Для «*r*-стратегов» характерны резкие всплески численности, которые сменяются временными «крахами» популяций. Периодические резкие изменения условий среды, а также стихийные воздействия – такие как пожары, наводнения, ураганы и засухи, часто приводят к катастрофической смертности, внезапно сокращающей плотность популяций до уровня, значительно более низкого, чем максимальный уровень, характерный для конкретного местообитания. Так, популяции многих видов насекомых обычно быстро растут весной и летом, а с наступлением холодной погоды их численность быстро сокращается. Популяции подобного рода, которые дают в процессе своего роста всплески – регулярные или случайные – называются *оппортунистическими*.

В противоположность этому другие, так называемые *равновесные* популяции обычно находятся в состоянии, близком к состоянию равновесия со своими ресурсами, и их плотности гораздо более устойчивы. Равновесные популяции характерны для «*K*-стратегов».

Факторы внешней среды по-разному влияют на оппортунистические и на равновесные популяции. Так, массовая катастрофическая смертность, происходящая в изменчивой или непредсказуемой среде, очевидно, мало избирательна. В противоположном случае, когда окружающая среда более стабильна и предсказуема, плотности популяций колеблются меньше, а смертность носит, как правило, более направленный характер. В одном случае наилучшей стратегией будет продуцировать как можно больше потомков в самые короткие сроки, в другом – оптимальной стратегией будет расходование большего количества энергии на продуцирование более конкурентоспособных потомков. Эти два противоположных типа отбора и были названы *r*- и *K*-отбором.

Эта концепция была развита Пианкой (Pianka, 1970), и основные признаки *r*- и *K*-стратегий он обобщил в следующей таблице (табл. 1). Нужно отметить, что крайние варианты связаны целой гаммой переходов, и ни один вид не подвержен только *r*- или только *K* отбору: каждый вид должен достигнуть определенного компромисса между двумя крайними вариантами.

Кроме того, *r*- и *K* стратегии нельзя рассматривать как видоспецифические свойства: мы судим о континууме *r*- и *K*-отбора в приложении к конкретным видам в конкретном местообитании и в определенный момент времени.

В экологической литературе можно найти примеры того, как в различных обстоятельствах популяции, как правило, являющиеся равновесными, ведут себя как оппортунистические, и наоборот, популяции, казалось бы, типичных *r*-стратегов проявляют себя как равновесные.

Таблица 1

Некоторые характерные признаки *r*- и *K*-отбора (Pianka, 1970)

Признаки	<i>r</i> -отбор	<i>K</i> -отбор
Климат	Изменчивый и(или) непредсказуемый; неопределенный	Весьма постоянный и(или) предсказуемый; более определенный
Смертность	Обычно катастрофическая, ненаправленная, не зависящая от плотности	Более направленная, зависящая от плотности
Кривая выживания	Обычно типа III	Обычно типа I и II
Размер популяций	Изменчивый во времени, неравновесный; обычно значительно ниже предельной емкости среды; сообщества или их части не насыщены; экологический вакуум; ежегодное заселение	Довольно постоянный во времени; равновесный, близкий к предельной емкости среды; насыщенные сообщества; повторные заселения не являются необходимыми
Внутри- и межвидовая конкуренция	Изменчивая, часто слабая	Обычно острая
Отбор благоприятствует	1. Быстрому развитию 2. Высокой максимальной скорости увеличения популяции r_{max} 3. Раннему размножению Небольшому размеру тела Единственному в течение жизни акту размножения 6. Большому числу мелких потомков	1. Более медленному развитию 2. Большой конкурентоспособности 3. Более позднему размножению 4. Более крупному размеру тела 5. Повторяющимся в течение жизни актам размножения 6. Меньшему числу более крупных потомков
Продолжительность жизни	Короткая, обычно менее одного года	Долгая, обычно более одного года
Приводит к:	Продуктивности	Эффективности
Стадии сукцессии	Ранние	Поздние, климаксные

Первый вариант можно проиллюстрировать классическим примером краха популяции северных оленей, завезенных на остров Прибылова в 1911 г. (Krebs, 1972). Конечно, по всем признакам, перечисленным в табл. 1, северные олени в типичных для них местообитаниях, дающих возможность дальних кочевков, являются типичными *K*-стратегами. Однако в данной конкретной ситуации равновесное состояние не могло быть достигнуто. Популяция, первоначально составлявшая 25 особей, росла очень быстро, почти по экспоненте, до 1938 г., когда на острове площадью примерно 106 кв. км, обитало уже более 2000 оленей. В результате перевыпаса была подорвана пищевая база (главным обра-

зом, лишайники), и популяция потерпела крах: в 1950 г. на острове осталось только 8 особей. Кривая, характеризующая рост популяции северных оленей скорее напоминает соответствующую кривую для их соседей по тундре леммингов, считающихся типичными *r*-стратегами.

Напротив, у мелких грызунов, популяции которых всегда служили примером оппортунистических (речь идет о таких видах, как, например, лесная мышь, полевка-экономка), обнаружены различные типы функционирования популяций в зависимости от действующих на них факторов: (1) *контролирующий*, при котором действуют внутрипопуляционные механизмы, ограничивающие численность и плотность отдельных локальных групп и (2) *восстанавливающий*, при котором популяция продуцирует избыток особей, независимо от уровня локальной плотности. Популяции, реагирующие на воздействия внешней среды по первому типу, могут рассматриваться как равновесные.

Формирование группировок с альтернативными типами функционирования у одного и того же вида возможно на основе разнообразных явлений. Для нас особенно интересно, что в основе реагирования популяций лежат, главным образом, этологические механизмы регуляции численности. Например, для лесной мыши *Apodemus uralensis* ключевым для изменения типа функционирования группировок является наличие периода, когда группа могла бы сложиться как постоянная по составу. Это происходит в биотопах, в которых жизнь мышей подолгу не нарушается какими-либо событиями, катастрофическими для популяции. В такой группе зверьки проявляют высокую агрессивность к чужим, темпы размножения здесь медленные, и популяция складывается по типу равновесной. Если же негативные воздействия (например, расчистка сада, в котором обитают мыши) способны уничтожить или повредить группу, то оставшиеся зверьки и (или) иммигранты демонстрируют характеристики населения, типичные для восстанавливающей функции: высокую скорость размножения, изменчивость персонального состава, высокую подвижность на территории (Щипанов, 2000).

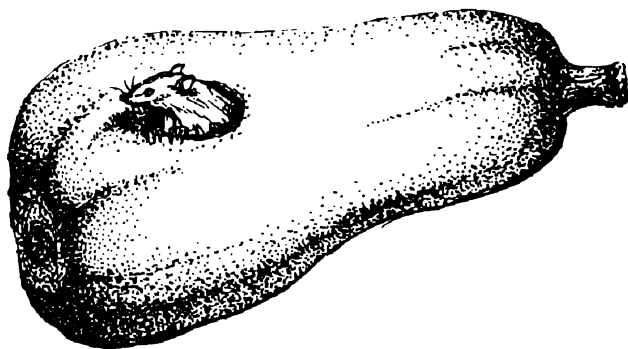
Даже столь краткий обзор приводит к выводу о том, что не обладая начальными сведениями о характере эволюционных стратегий изучаемых популяций практически невозможно планировать экологические эксперименты по исследованию межвидового взаимодействия.

ГЛАВА 2

ОПТИМАЛЬНАЯ ФУРАЖИРОВКА: СВЯЗЬ ДИЕТЫ С ПОВЕДЕНИЕМ

Теперь ему мало быть сытым. Теперь потребности возросли, теперь ему надо все время кушать, теперь он самообучился и знает, что жевать — это тоже прекрасно.

*А. Стругацкий, Б. Стругацкий.
Понедельник начинается в субботу*



В этой главе кратко описываются основные теории и гипотезы современной эволюционной экологии, имеющие непосредственное отношение к межвидовым взаимодействиям животных. Для того, чтобы избежать излишней схематичности изложения, я привожу здесь описания некоторых, экспериментов, которые по поставленным задачам находятся в русле рассматриваемых гипотез.

2.1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ И ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Многие широко известные сказки по-разному трактуются представителями различных не только возрастных, но и профессиональных групп, и поступки героев, вполне ясные, скажем, психоаналитику, остаются загадочными для естествоиспытателя. В частности, экологу покажется парадоксальным поступок Волка, который вместо того, чтобы съесть Красную Шапочку вместе с пирожками в ее корзинке, устремляется на поиски Бабушки, то есть идет на дополнительный риск во имя добычи сомнительного качества. Здесь нарушены все принципы оптимального добывания пищи, которые лежат в основе теории оптимальной фуражировки. Эта теория была впервые предложена Мак-Артуром и Пианкой (MacArthur, Pianka, 1966), впоследствии преобразована Чарновым (Charnov, 1976) и весьма широко принята экологами (Пианка, 1981; Бигон и др., 1989; Мак-Фарленд, 1988; Kamil, 1983; Stephens, Krebs, 1986).

В основе *теории оптимальной фуражировки* лежит представление о том, что стратегии пищедобывательного поведения – это сформировавшиеся в процессе эволюции стратегии, предназначенные для оптимизации *соотношения затрат и выгод* (cost and benefit) при добывании пищи. Экологи проводят аналогии между экономикой потребления у человека и взаимоотношениями затрат и выигрышей, относящихся к поведению животных. Для того, чтобы получить пищу, животные должны расходовать энергию. Им приходится тратить ценное время, расходовать такие физиологические «товары», как тепло и вода, а также подвергать себя опасности, рискуя быть съеденным хищником или погибнуть от какой-либо случайности (утонуть, наткнуться на острый сук, быть раздавленным упавшим камнем либо более крупным животным и т.п.). Поэтому очевидно, что способы добывания пищи неравноценны, если рассматривать их с точки зрения общей приспособленности животного.

Если рассматривать процесс фуражировки у хищников (в широкой трактовке этого термина), то нужно учитывать, что для получения пищи хищник должен расходовать время и энергию сначала на *поиск* своей жертвы, а затем на ее *обработку*. Понятие *время обработки (handling time)* включает в себя и преследование, поимку и поедание добычи. Сравним процесс охоты у мелких насекомоядных птиц и у крупных млекопитающих. Как уже отмечалось в главе 1, синица, собирающая свой корм среди листвы, тратит время на поиск «пищевых единиц», но обработка мелких беспозвоночных животных происходит очень быстро и практически всегда успешно. Исключение могут составить насекомые, обладающие теми или иными средствами защиты — это могут быть токсины, пугающая или отвлекающая окраска и т.п. Напротив, для таких хищников как львы, время обработки добычи относительно велико по сравнению со временем поиска. Львы как правило держатся вблизи своих потенциальных жертв, что сводит почти на нет время поиска, однако время преследования и особенно поимки добычи может быть велико и эти процессы требуют значительного расхода энергии.

Поведенческие стратегии хищников во время охоты непосредственно связаны с шириной их спектра питания. В этом плане среди всех консументов выделяют *универсалов* и *специалистов*. Хищники — универсалы преследуют (и затем могут поймать и съесть) значительное число встреченных жертв; специалисты продолжают поиск, пока не встретят жертву определенного, предпочитаемого ими типа. У большинства истинных хищников спектр питания относительно широк, но среди них есть виды, которые специализируются на строго определенной пище, например, коршун-слизеед *Rostrahamus sociabilis* питается почти исключительно крупными улитками рода *Pomacea* (рис. 1). Его тонкий клев с длинным крючком приспособлен к извлечению улиток из раковин.

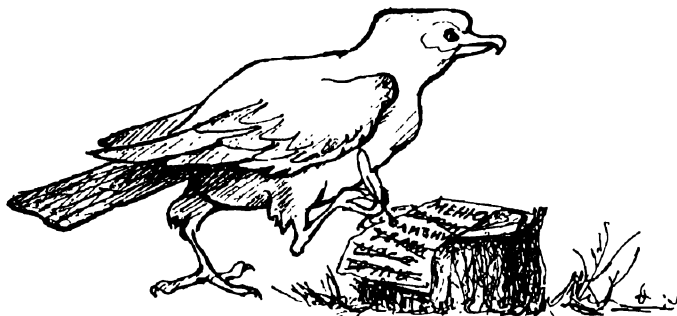


Рис. 1. Коршун-слизеед питается почти исключительно улитками

Для любого консумента проблема заключается в следующем: если он специалист, то будет преследовать только «выгодных» жертв, но при этом, разыскивая их, он может потратить много времени и энергии; если универсал, то он будет проводить в поиске сравнительно немного времени, но будет преследовать как выгодных, так и невыгодных жертв. Оптимально питающийся консумент должен, таким образом, уравнивать все «за» и «против», чтобы максимизировать общую скорость получения энергии.

Экологи в своих полевых наблюдениях накопили много примеров, когда животные, затратив время и энергию на поиск пищевых объектов, по какой-то причине не используют их и устремляются на поиски новых. Например, вороны выкапывают из песка двустворчатых моллюсков, но некоторые из раковин они не вскрывают, а ищут новые, «пренебрегая» временем и усилиями, уже затраченными на выкапывание жертвы. Так же поступают и кулики, часто отказываясь от попадающихся им крупных моллюсков в пользу более мелких.

Описанные выше кажущиеся парадоксы объясняются высокими значениями «времени обработки» добычи.

Оптимальная фуражировка приближает к максимуму величину: **выигрыш / (время поиска + время обработки)**, делая таким образом ее примерно равной для малого выигрыша с практически отсутствующим временем поиска и для большого, у которого это время сравнительно велико.

Для характеристики *рентабельности* жертв (в широком смысле, то есть жертвой может быть как антилопа, так и травинка) используют единый показатель, такой как «энергия, полученная за единицу времени обработки жертвы».

Популяция «принимает решение» о возможном расширении или, напротив, ограничении диеты, на уровне автоматических процессов, отвечая на давление отбора, благоприятствующего той или иной стратегии. Если хищник имеет дело с высокой плотностью жертвы, предсказуемостью ее появления и доступностью, отбор будет благоприятствовать все большей специализации, то есть *монофагии*. Такая специализация имеет свои преимущества, так как она повышает эффективность питания видов и, по крайней мере частично, позволяет им уйти от межвидовой конкуренции. Вместе с тем *полифагия* тоже дает определенные преимущества. Полифаг может составить себе сбалансированную диету и поддерживать этот баланс, меняя предпочтение в зависимости от изменяющихся условий; кроме того, полифаг легко находит корм, затраты на поиск обычно невелики и отдельные особи редко голодают из-за того, что обилие

одного из видов пищи колеблется. Отбор будет благоприятствовать полифагии в тех ситуациях, когда консументы питаются такими видами пищи, которые по отдельности оказываются недоступными, или их обилие непредсказуемо, или в них недостает каких-либо питательных веществ.

При попытках предсказать стратегию оптимального добывания пищи, прежде всего обращаются к «конструктивным ограничениям», существующим для каждого вида. Очевидно, что землеройка не будет охотиться на птиц, а выдра – добывать из-под коры деревьев личинок насекомых. Однако, для более или менее полного прогноза пищедобывательного поведения, необходимо исследование целого ряда факторов. Рассмотрим их подробнее.

2.2. ВЫБОР ПИЩИ: ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ЗАТРАТЫ

Кулики-сороки, песочники, травники, кроншнепы долго сидели у самой кромки воды, но, как только ленивое море отступало, насытив влагой берег и обнажив полосу морской травы и переворошенной гальки, они начинали суетиться и бегать по песку. Потом та же жажда полета толкала их ввысь. С шумом, гомоном, свистом, почти задев крыльями морскую гладь, они покидали берег. Быстреей, еще быстреей, вперед, вперед, но куда? Зачем?

Не дающий покоя зов осени, тревожный и печальный, заколдовывал их, заставлял собираться в стаи, кружить и кричать; им надо было растратить весь свой запас энергии до того, как наступит зима.

Дафна Дюморье. Птицы (перевод с французского А. Ставиской)

«Чистая выгода», получаемая консументом от потребления пищи, зависит прежде всего от пищевой ценности объекта. Когда животное имеет возможность выбрать добычу, можно предположить, что оно выберет наиболее рентабельную жертву. Например, в одном исследовании ушастому окуню (*Lepomis macrochirus*) представлялась возможность охотиться в большом аквариуме на мелких рачков – дафний. Оказалось, что при низкой плотности жертвы, рыбы не проявляют никакого предпочтения

по отношению к мелким, средним или крупным дафниям. Однако при изобилии дафний рыбы выбирают из них самых крупных и наиболее рентабельных, игнорируя мелких (Werner, Hall, 1974, цит. по: Мак-Фарленд, 1988).

Госс-Кастард (Goss-Custard, 1977, цит. по: Мак-Фарленд, 1988) исследовал пищедобывательное поведение травника (*Tringa totanus*), болотной птицы, которая добывает пищу по берегам рек и на болотах. Он обнаружил, что когда эти птицы питаются исключительно червями полихетами, они, как правило, не обращают внимания на мелких червей, а собирают тех, которые по размеру превышают некоторую величину. Эта величина зависит от того, как часто птицы находят более крупных червей и не зависит от того, как часто им встречаются мелкие. Эти данные согласуются с представлениями о том, что стратегия добывания пищи у травника направлена на максимизацию энергетической рентабельности, то есть травник выбирает червей, которые обеспечивают ему получение наибольшего количества энергии на единицу энергии, затраченной на добывание пищи. Однако, Госс-Кастард обнаружил еще и следующее: если в распоряжении птицы кроме полихет были еще и рачки-бокоплавы, то птицы предпочитали именно их. При этом анализируя энергетический выигрыш, автор пришел к выводу о значительно меньшей энергетической ценности рачков для травника. Очевидно, рачки содержат какие-то дополнительные привлекательные вещества, которые важны для птицы. Интересно отметить, что не все особи переключались на рачков, часть популяции специализировалась на червях, то есть индивидуальные потребности птиц также оказались неоднородными.

Кроме положительных свойств, заключенных в пищевой ценности, пища каждого типа может содержать и отрицательные свойства, в частности, нежелательные или даже ядовитые примеси. Благодаря смешанному питанию, консумент поддерживает концентрацию этих примесей в допустимых пределах. Несомненно, наличие ядовитых веществ может сильно влиять на пищевые предпочтения. Например, в одной из работ изучали питание ряда арктических животных (трех видов куропаток, глухаря, двух видов зайцев и американского лося) в зимнее время (Bryant, Kuropat, 1980). В каждом случае вывод был одним и тем же: выбор пищи животными и степень предпочтения основывались не столько на пищевой ценности, сколько на концентрации токсинов.

Помимо ценности пищи, консументу необходимо оценивать уровень собственных затрат на ее добывание и приводить в соответствие эти два параметра. Во многих случаях основную роль в установлении такого равновесия играет гибкое поведение животных.

В качестве характерного примера рассмотрим поведение паука-тенетника, плетущего круговую паутину для поимки добычи. У большинства видов тенет сооружением занимаются самки, самцы не плетут сетей, и их основное занятие — поиск сетей самки для образования с ней кратковременной пары. Успехи, которых достигнет самка паука с помощью своей ловчей сети, непосредственно связаны с ее репродуктивным потенциалом, в частности, числом и размером откладываемых яиц. Энергетическая ценность добычи, которая может попасться в сеть, зависит от множества внешних факторов, но также и от ловчих качеств самой сети: ее ориентации в пространстве, ловчей поверхности, а также от того, как давно она не обновлялась. При строительстве сети животное подвергается риску нападения хищников и паразитов, а также затрачивает энергию не только на процесс сооружения этой ловушки, но и на производство шелковых нитей (Foelix, 1996).

В соответствии с теорией оптимальной фуражировки, пауки должны приспосабливать свою активность к текущим нуждам. Действительно, голодные особи склонны вкладывать больше энергии в активный поиск подходящего места для сети, в ее сооружение и обновление, тогда как насытившиеся пауки могут долго оставаться в покое.

Для того, чтобы исследовать, в какой мере пауки способны изменять свое охотничье поведение в зависимости от соотношения вознаграждения и затраченных усилий, С. Веннер и соавторы варьировали эти параметры в эксперименте (Venner et al., 2000). Самки пауков *Zyggella notata*, содержащиеся в лаборатории, были разделены на группы. Первой группе предоставляли поймать двух мух, помещенных исследователями на край паутины и пройти полный охотничий цикл: поимка добычи, ее транспортировка к месту засады, обездвиживание и поедание. Второй группе предоставляли обнаружить первую муху и дотронуться до нее, затем сразу отнимали. Когда хищники возвращались в свое убежище, экспериментаторы проделывали то же самое с еще одной мухой. Третьей группе также давали двух мух, и каждую отнимали после транспортировки, не давая ни обездвижить, ни съесть. Четвертой группе давали одну муху, которая весила столько же сколько две, предоставляемые остальным паукам, была заранее умерщвлена и предоставлялась паучихе прямо у входа в ее убежище, оставалось только съесть добычу. Пятая группа была контрольной и ее вообще не кормили. Таким образом, паучихи «инвестировали» различное количество энергии в процесс охоты, и их затраты, включая затраты на производство паутины, тщательно контролировались. Оказалось, что те пауки, которые проходили полный охотничий цикл, для следующего использовали меньше шел-

ка и сооружали паутину с меньшей ловчей поверхностью; третья и четвертая группа сооружали одинаковые ловушки, но с задержкой во времени. Были обнаружены и различия в структуре ловчих сетей в зависимости от предшествующих усилий. В целом, исследователи пришли к выводу о значительной гибкости поведения пауков, приспособляемом к меняющемуся соотношению энергетических затрат и получаемой выгоды.

2.3. ОБИЛИЕ И ДОСТУПНОСТЬ ПИЩИ

Кушай, говорят, Липа,
не сумлевайся, у нас еще четыре банки.

А.П. Чехов. В овраге

Одним из наиболее существенных обстоятельств для консумента является плотность, с которой пища распределяется в пространстве. Связь между скоростью потребления пищи отдельным консументом и ее плотностью известна в экологии как *функциональный ответ* (Solomon, 1949). Выделяют три типа функционального ответа (Holling, 1959), которые ниже будут кратко рассмотрены.

Чаще всего наблюдается функциональный ответ типа 2, когда с увеличением плотности жертвы скорость потребления пищи возрастает; но постепенно этот рост замедляется, до тех пор пока кривая не достигнет постоянного уровня, на котором скорость потребления поддерживается независимо от плотности жертвы. Эта зависимость сходным образом проявляется и у плотоядных и у растительноядных животных (рис. 2). По мере возрастания плотности жертв находить их становится все легче. При этом время, затраченное на обработку каждой пищевой единицы, не меняется, и таким образом оно составляет все большую часть времени консумента. Это продолжается до тех пор, пока при высокой плотности жертвы питающийся консумент не начнет тратить все время только на еду, не затрачивая его на поиск. Следовательно, скорость питания постепенно достигает максимума (выходит на плато), определяемого максимальным числом периодов обработки жертв, которое может войти в общее время питания.

Уравнение, описывающее функциональный ответ типа 2, известно как «дисковое уравнение» Холлинга, потому что Холлинг впервые экспериментально получил ответ типа 2, поручив ассистенту с завязанными глазами подбирать («охотиться» на) диски наждачной бумаги. В этих

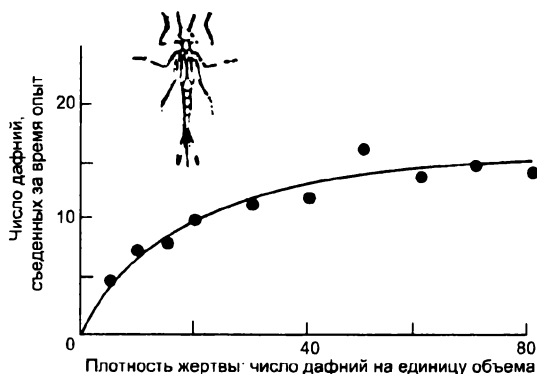


Рис. 2. Функциональный ответ типа 2. Нимфа поденки, питающаяся дафниями приблизительно одинаковых размеров (см. Бигон и др., 1989. Т. 1. С. 441)

экспериментах убыль «съеденных» кружочков восполнялась, но если хищник снижает плотность популяции жертв, или с ростом плотности меняется либо выгодность жертв, либо эффективность охоты (хищник становится «ленивым» или «нерешительным»), либо изменяется и то и другое, требуются более сложные модели (Krebs et al., 1983).

Функциональный ответ типа 1 заключается в том, что с увеличением плотности доступных пищевых единиц скорость потребления линейно растет, достигая максимального значения, а в дальнейшем независимо от увеличения плотности остается на максимальном уровне. Так, на рисунке 3 показана скорость, с которой дафния потребляет дрожжевые клетки при разной плотности взвеси. Такая кривая в полном виде, с линейно возрастающим и горизонтальным участками, наблюдается сравнительно редко, но существует довольно много примеров, особенно для растительноядных животных, в которых в исследованном диапазоне плотности корма скорость потребления линейно возрастает. Это показано для леммингов, потребляющих пушицу и осоку, для северных оленей, поедающих лишайник, и для ряда других случаев (Бигон и др., 1989).

Функциональный ответ типа 3 отличается от типа 2 тем, что при низкой плотности пищи на кривой типа 3 имеется участок ускоренного роста, на котором увеличение плотности пищи ведет к более быстрому, чем линейное, возрастанию скорости потребления. Таким образом ответ типа 3 описывается S-образной или сигмоидной кривой. Такой ответ возникает всякий раз, когда увеличение плотности пищи ведет к возрастанию у консумента эффективности поиска или к снижению времени обработки.



Рис. 3. Функциональный ответ типа 1. Дафния, питающаяся дрожжевыми клетками (см. Бигон и др., 1989. Т. 1. С. 444)

Одно время было принято считать, что функциональный ответ типа 2 характерен для беспозвоночных животных, а типа 3 – для позвоночных. При этом подразумевалось, что изменения в поведении типа 3, связанные главным образом с обучением, свойственны главным образом позвоночным. Однако к настоящему времени можно считать, что такой тип поведения по отношению к потребляемой пище широко распространен как среди позвоночных, так и беспозвоночных животных. Роль *когнитивных* (познавательных) процессов в фуражировочной деятельности будет рассмотрена в разделе 2.6, а также в разделах «школа хищников» и «школа жертв» в главах 3 и 4.

Другим важным обстоятельством для консумента является взаимодействие с другими особями, которые могут как мешать, так и помогать ему в процессе потребления пищи. Этологические аспекты взаимного влияния будут рассмотрены в следующем разделе.

2.4. ВЗАИМНАЯ ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ

И кишмя кишит под мхами
Разномастными мышами.
Иоганн Вольфганг Гёте. Фауст
(перевод Б. Пастернака)

Нет консументов, которые живут изолированно: все они испытывают на себе влияние других консументов (Бигон и др., 1989). Такое взаимодействие может быть как положительным, так и отрицательным: в

первом случае скорость потребления пищи в присутствии других особей увеличивается, а во втором уменьшается.

К положительным взаимодействиям относятся так называемый *эффект группы* и *феномен социального облегчения*. Между этими явлениями могут быть и переходные типы взаимодействия.

Традиционно об эффекте группы (или групповом эффекте) говорят в тех случаях, когда речь идет об улучшении жизненных перспектив особи, пребывающей в составе скопления. У некоторых животных, особенно у беспозвоночных, в этих случаях наблюдается ускорение роста (например, ускоренный рост тлей, объединенных в группировки высокой плотности).

У насекомых групповой эффект может быть связан с так называемым фазовым полиморфизмом. Это явление было открыто Б.П. Уваровым в 1926 г. на саранчовых, а затем было обнаружено у некоторых других насекомых. При низкой численности у насекомых возникает более пассивная одиночная фаза, тогда как увеличение плотности особей усиливает взаимодействие между ними и отражается на деятельности нервной и эндокринной систем. Это способствует повышению активности особей, ускоряет их развитие, изменяет окраску, а иногда и строение тела и приводит к образованию стадной фазы. Отличия у саранчовых между одиночной и стадной фазами – по форме тела, яркости окраски, длине крыльев и другим признакам – столь значительны, что до открытия Уварова их принимали за разные виды (Бей-Биенко, 1971). Это еще раз подчеркивает роль плотности особей в самых разных аспектах жизни животных. Для нас в данном контексте важно, что групповой эффект у саранчовых ведет к резкому возрастанию скорости потребления пищи.

Положительное влияние повышенной плотности сородичей на процесс фуражировки – один из важных аспектов эффекта группы. Большой вклад в исследование этого явления внес В. Олли (Allee, 1931). Он выявил различные способы, с помощью которых животные в скоплениях могут достигать преимуществ. Как правило, это происходит без привлечения сложных поведенческих механизмов. Например, дафнии не способны жить в щелочной воде, а продукты дыхания множества особей создают иногда достаточно кислую среду, так что содержание щелочи в ней снижается до приемлемого уровня. Таким образом там, где отдельная особь гибнет, группа выживает, и с ростом группы до определенных пределов может возрастать скорость питания и рост особей. Культуры дрозофилы плохо развиваются, если в них слишком много яиц, так что выплывающим личинкам при этом не хватает корма, но слишком малое число личинок не в состоянии хорошо взрыхлить среду, чтобы сделать ее годной в пищу.

Для самки оказывается благоприятным откладывать свои яйца рядом с чужими, поскольку потомство при этом получает преимущество.

Феномен *социального облегчения* относится к более сложному уровню поведенческих взаимоотношений организмов, чем эффект группы. О социальном облегчении говорят в тех случаях, когда поведенческие механизмы, часто достаточно сложные, облегчают процессы поиска и потребления пищи для животных, ведущих групповой образ жизни. Это может происходить, благодаря совместной защите от хищников, а также взаимному обучению при поиске пропитания в сложных ситуациях.

Отрицательное взаимодействие консументов, связанное с прямой или опосредованной конкуренцией, приводит к снижению скорости потребления пищи каждой особью. Это может происходить даже при значительных запасах пищи, казалось бы, позволяющих «безбедное» сосуществование большего числа особей, чем реально наблюдаемое в популяциях. Взаимная интерференция на поведенческой основе приводит к тому, что на потребление пищи остается меньше времени. Так, колибри активно и агрессивно защищают обильные источники нектара; барсуки охраняют и регулярно посещают границы своих участков с участками соседей; самки наездников-ихневмонид (являющихся паразитоидами личинок роговостов) угрожают и, если возникнет необходимость, то активно изгоняют с собственной территории на стволе дерева вторгнувшуюся на нее другую самку. Взаимная интерференция возникает и в тех случаях, когда консументы крадут друг у друга пищу, а также в таких ситуациях, когда появление одного хищника мешает охотиться другому, так как потенциальные жертвы оповещают друг друга и успевают скрыться, в результате добыча не достается никому. Во всех этих случаях эффект один и тот же: в присутствии других консументов средняя скорость потребления пищи каждой особью понижается.

Взаимная интерференция приводит к повышенной эмиграции консументов из кормных мест, которые в экологии получили название «пищевых пятен» (patches).

2.5. ПИЩЕВЫЕ ПЯТНА

В кабачке что-то шуршало, бормотало, попискивало.

*Энн Хогарт. Мафин и его веселые друзья
(перевод с английского О. Образцовой и Н. Шанько)*

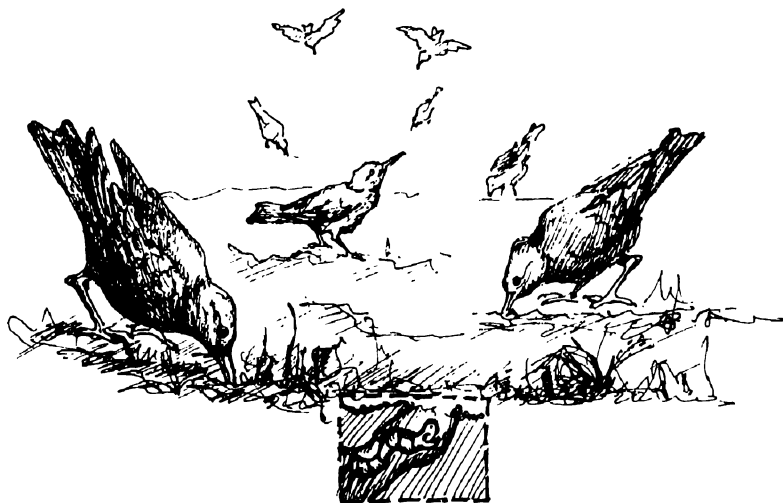
Выбирая, где, когда и как долго оставаться для процесса потребления пищи, а также, на какой пище сосредоточиться, консумент принима-

ет одно из самых ответственных решений. Такие решения приходится принимать множество раз в течение каждого из периодов фуражировочной активности. Как правило пища для любого потребителя не распределена в пространстве с идеальной равномерностью, а ее распределение носит характер так называемых «пищевых пятен». Кормовыми пятнами могут быть естественные дискретные физические объекты: например, покрытый тлями лист – естественное пищевое пятно для божьей коровки. Но «пятном» может считаться и произвольно выбранный участок в среде, которая на первый взгляд однородна. Например, болотная птица, кормящаяся на песчаном побережье, может воспринимать разные участки как кормовые пятна с разной плотностью червей. Как мы увидим ниже, из приведенных примеров, идеальная пара «пищевое пятно – консумент» это головка сыра (или, как в эпиграфе, кабачок) с мышью внутри. Однако такие ситуации в природе встречаются крайне редко.

Поведение консумента, который нашел пищевое пятно, во многом аналогично поведению сборщика ягод на полянке. Коль скоро полянка обнаружена, необходимо решить, стоит ли здесь оставаться и если да, то как надолго. Если плотность пищевых единиц («ягод») будет ниже определенного порога, то время их сбора может сильно затянуться. Например, полевые наблюдения за синицами, склевывающими гусениц в кронах, показали, что во время пика численности добычи родители, выкармливающие птенцов, тратят на добывание пищи на 40% меньше времени, чем тогда, когда пик численности миновал или еще не наступил (Naef-Daenzer, Keller, 1999). Немаловажное значение имеет и выбор «подхода» к пищевым объектам, поскольку они могут быть подвижными и менять свою локализацию либо закономерно (предсказуемо), либо совсем непредсказуемо. Можно говорить об общей стратегии поведения консумента в пределах пятна и о тактике по отношению к пищевым единицам.

Выделяют две основные стратегии – «копатель» (digger) и «косильщик» (grazer). В первом случае консумент переходит от одного микроучастка к другому, подолгу задерживаясь на каждом из них, а во втором – быстро обследует большие площади, захватывая отовсюду и понемногу. Примерами могут служить совместно обитающие морские моллюски, питающиеся водорослями: *Tegula eisenii* ведет себя как «копатель», передвигаясь медленно и интенсивно используя микроучастки, а *T. aureotincta* движется быстро и питается экстенсивно (Wilson, Richards, 2000).

Поведение при столкновении с пищевым объектом отражает поисковую тактику консумента. Хищники имеют тенденцию задерживаться в участках с высокой плотностью пищи. Сразу после поедания жертвы



**Рис. 4. Червяк: «По-моему им пора покидать это пищевое пятно;
в этом никого не осталось, кроме меня»**

происходит замедление движения хищника и увеличение частоты поворотов; то и другое приводит к удержанию хищника вблизи того места, где был съеден последний кормовой объект. Эта тенденция получила название «поиск на ограниченной площади» и была описана для многих видов и ситуаций, в частности, для дроздов, питающихся на лугу, (Smith, 1974) и для муравьев, занятых поиском пищи на открытых степных участках (Резникова, 1983) – рис.4. Сходным образом выглядит и пицедобывательное поведение пчел и колибри: чем больше нектара в каждом цветке, тем больше они обследуют других цветков в ближайших окрестностях (Dreisig, 1995).

Однако каким способом эти потребители находят пищевые единицы, подходящие «лакомые кусочки» попадают все реже, энергия, затраченная на поиск каждой последующей единицы, возрастает, и возникает вопрос не выгоднее ли пуститься на поиски следующего «пищевого пятна». Ответ будет положительным в том случае, если такое «пятно» находится не слишком далеко, так как во время путешествия между пятнами потребитель только тратит энергию, но не получает ее.

Решение покинуть пятно может возникнуть достаточно быстро не только в связи с истощением ресурсов одним потребителем, но и вслед-

ствие интерференции. Как отмечалось в предыдущем разделе, благоприятный участок может привлечь внимание множества конкурентов. При этом зрелище спокойно питающегося сородича является лучшим сигналом к тому, что следует искать пищу рядом. Лишь очень темные животные способны применять тактику обмана, отвлекая членов сообщества от найденной добычи; такие случаи описаны пока лишь для приматов.

В целом можно сказать, что первоначально наиболее выгодные пятна очень быстро становятся менее выгодными, прежде всего потому, что привлекают много консументов. Вследствие этого консументы вынуждены перераспределяться. Время их пребывания в различных кормовых пятнах зависит от различий в выгодности пятен, средней выгодности среды в целом, расстояния между пятнами, степени интерференции, проницаемости среды для сигналов (как хищники так и жертвы могут оповещать друг друга) и других факторов.

Для ответа на вопрос о том, когда хищник должен покидать пятно, в котором истощаются ресурсы, были предложены математические модели, позволяющие предсказать поведение консумента, питающегося оптимально (Charnov, 1976; Parker, Stuart, 1976). Было показано, что оптимальное время пребывания в кормовом пятне должно определяться исходя из скорости получения энергии хищником в тот момент, когда он покидает пятно. Этот показатель назвали пороговой ценностью пятна, а сам полученный результат – *теоремой о пороговой ценности* (The Marginal Value Theorem, MVT).

Данная модель показывает, что одним видом в одной среде все пятна должны использоваться до такой степени, что конечная скорость потребления в каждом из них будет одинаковой (то есть «пороговая ценность» каждого пятна будет одной и той же); время пребывания в пятне должно быть более продолжительным в условиях, когда переход от одного пятна к другому занимает больше времени; среднее время пребывания в кормовом пятне должно быть больше в условиях, которые в целом менее продуктивны (Бигон и др., 1989).

Предположения, сделанные на основе теоремы о пороговой ценности неоднократно проверялись в экспериментальной экологии (Krebs, McCleery, 1984). Например, было проверено одно из таких предположений, касающееся того, что консумент должен проводить в кормовом пятне тем большее время, чем продолжительнее переходы из пятна в пятно.

Р. Коун (Cowie, 1977) изучал поведение больших синиц в вольере: он приучил птиц добывать кусочки мучных червей, спрятанные в пластиковые чашки с опилками – чашки играли роль пищевых пятен. Все пятна

содержали одно и то же число жертв; время перехода меняли, покрывая чашки картонными крышками разной прочности, что требовало разного времени для того, чтобы их вскрыть. В опытах участвовали шесть птиц, которые добывали корм поодиночке. Для каждой птицы использовалось два варианта условий: в одном из вариантов время перехода (прочность крышек) всегда было больше, чем в другом. Измерялось среднее время перехода и количество потребляемой пищи. Затем на основании теоремы о пороговой ценности автор предсказывал оптимальное время пребывания в условиях с разным временем перехода и сравнивал эти прогнозы со значениями времени пребывания, наблюдаемыми в опыте. Соответствие оказалось весьма близким.

Модель Р. Грина (Green, 1980), также созданная на основе анализа поведения птиц, «рекомендует» хищникам следующую оптимальную стратегию поведения в пищевом пятне: оставаться на участке до тех пор, пока больше половины обследованных мест приносит добычу, в противном случае – уходить. Этот подход учитывает такой важный параметр поведения животных как *настойчивость* (persistence), то есть тенденция к повторению действий, которые хоть раз приносили удачу: она тем значительнее, чем выше начальная плотность добычи, до того, как ресурсы начали истощаться (McNair, 1982).

Необходимо отметить, что для того, чтобы проверить, следуют ли консументы рекомендациям авторов моделей, нужно проводить наблюдения за ними в природных условиях. Как уже отмечалось, полевая экспериментальная экология к настоящему времени накопила гораздо меньше сведений, чем теоретическая биология – объяснений. Моя очень приблизительная оценка литературных источников, посвященных только конкретному вопросу, а именно, поведению синиц в пищевом пятне, говорит о том, что количество полевых экспериментальных исследований соотносятся с лабораторными как 1:10, а с теоретическими как 1:30. В то же время полевые наблюдения, нужда в которых столь остро ощущается в последние годы, вносят существенные поправки в теоретические представления.

В частности, одна из последних работ, посвященная фуражировочному поведению родительских пар двух видов синиц (*Parus major* и *P. caeruleus*), выполненная с помощью микро-радиодатчиков, показала, что характер эксплуатации пищевых пятен (гусениц в кронах) не во всем сходен с наблюдаемым в лаборатории и тем более, с предсказанным теоретически на основе лабораторных оценок (Naef-Daenzer, 2000). Оказалось, что в начальный период выкармливания птенцов синицы собирают 90% добычи на ближних деревьях, расположенных в радиусе 25 м от гнезда.

По мере истощения ресурсов, они ищут гусениц на отдаленных деревьях. При этом эффективность фуражировки оказывается на 30% выше той, которая ожидалась при равномерном и случайном выборе деревьев птицами. Автор, на основе наблюдений за синицами, предположил, что они пользуются следующими «правилами» при выборе деревьев: (1) Если время и усилия на поимку гусеницы оказываются ниже, чем средние значения для нескольких предыдущих визитов, птица возвращается на то же место. (2) Если время, затраченное на поиск гусеницы, превышает среднее для предыдущих визитов, птица в следующий раз будет искать другое дерево. Оба этих положения согласуются с данными, полученными в лабораторных опытах (Krebs et al., 1978). Однако есть и наблюдения, противоречащие лабораторным. Так, многие особи пользуются постоянными, излюбленными маршрутами, улетая от гнезда, и выбирают деревья только в этом направлении. Кроме того, остается нерешенным один из «вечных» вопросов, касающихся границ пищевого пятна: рассматривать ли группы гусениц на уровне крон, сучьев, веток, побегов или листьев. Наконец, способности синиц к поиску скрыто ведущих себя гусениц (то есть когнитивные возможности хищников) в природе проявляются более явно, чем в лаборатории.

Недооценка когнитивных способностей животных при попытках предсказать их фуражировочное поведение, является, пожалуй, общей тенденцией исследований в русле оптимальной фуражировки. Это было предметом специальной дискуссии на VII Экологическом конгрессе (Reznikova, Ryabko, 1998; Cooper, Carling, 1999). В следующих разделах будут рассмотрены экспериментальные исследования, вносящие поправки в этот вопрос, то есть учитывающие способность животных к накоплению индивидуального опыта и принятию довольно сложных решений на индивидуальном уровне.

2.6. НАКОПЛЕНИЕ ОПЫТА И «ФОРМИРОВАНИЕ ОБРАЗА»

Из сорока тысяч московских псов разве уж какой-нибудь совершенный идиот не сумеет сложить из букв слово «колбаса».

М.А. Булгаков. Собачье сердце

Начиная с 70-х годов и до настоящего времени экологи уделяют все больше внимания роли когнитивных процессов в функционировании эко-

систем. Очевидно, что животные не рождаются с готовыми знаниями о своих местообитаниях, они должны узнать и запомнить расположение убежищ, характерных средовых признаков тех биотопов, где можно найти пищу и воду и т.п. Кроме того, консументу необходимо научиться прогнозировать, как поведет себя пищевое пятно, если в нем истощатся ресурсы. В тех случаях, когда ресурсы возобновляются достаточно быстро, есть смысл посещать это пятно с высокой периодичностью, если же этого не происходит, нужно переключиться на другой источник пищи. Например, для рыб, обитающих в зоне литорали (то есть в прибрежной части, осушаемой во время отливов), возобновляемым и предсказуемым пищевым ресурсом служат рачки-амфиподы, которые постоянно «роются» перед поверхностью скал, а стайки рачков-мизид, случайным образом меняющие свою локализацию в приливно-отливном цикле — пример пищевого пятна с непредсказуемым поведением.

При формировании рисунка поведения консумента его индивидуальный и социальный опыт взаимодействует с врожденными стереотипами (Резникова, 2000). Гибкость поведения, основанная на способности обучаться, позволяет консументам совершенствовать способы добывания привычной пищи, менять стратегии поиска добычи, а также переходить к потреблению пищи, более выгодной и легко доступной на данный момент.

Выделяют две основные стратегии поиска пищи консументами в зависимости от возобновляемости ресурсов: «поиск выигрыша» (win-shift behaviour) или, что то же самое, «бегство от потери» (lose-shift behaviour) и «ожидание выигрыша» (win-stay behaviour). В первом случае животные избегают мест, где ресурсы подолгу не восстанавливаются; во втором они настойчиво повторяют свои действия, ожидая вознаграждения. Эта стратегия, о которой речь уже заходила в предыдущем разделе, оправдывается в случае достаточно часто возобновляемых ресурсов.

Подобные ситуации неоднократно моделировались в экспериментах. Например, для крыс и для рыб (колюшек и губанов) использовались радиальные лабиринты с несколькими ветвями, в конце которых располагались кормушки, имитирующие возобновляющиеся и не возобновляющиеся пищевые пятна: в одних пища с высокой частотой восполнялась, другие подолгу оставались пустыми; кроме того, использовались и промежуточные варианты, дающие возможность найти тот «порог возобновляемости», после которого животные изменяют стратегию, то есть перейдут от ожидания к поиску. Экспериментаторы использовали фишки разных цветов, которые соответствовали перечисленным вариантам вознаграждения. Видя, к примеру, белую фишку, животные могли связать ее

с часто пополняемой кормушкой, красную с постоянно пустой, и так далее. Способность животных запоминать небольшие ряды таких визуальных стимулов и использовать их при эксплуатации меняющейся среды исследователи назвали способностью составлять «косвенный алфавит» (indirect alphabet) (Hulse, O'Leary, 1982; Hughes, Blight, 2000).

В более сложно организованных экспериментах рыжие лесные муравьи проявили способность «нумеровать» объекты (Резникова, 2000). При поиске пищи они запоминали и передавали информацию о «номере» ветки с кормушкой, находящейся в длинном ряду пустых веток. Локализация ветки менялась от опыта к опыту. Использование пахучего следа в опытах исключалось, и передача сведений осуществлялась путем дистанционного наведения, напоминающего по своей природе ставший широко известным танец медоносной пчелы. Запоминая более трех десятков объектов, муравьи, возможно давали им некие «имена», что говорит о том, что в их памяти и в системе передачи информации есть возможности для «нумерации» или «именования» нескольких десятков объектов. Эта способность к эффективной передаче сведений о найденной пище и буквально спасала лабораторные семьи от истощения, так как они получали пищу только на лабораторной установке и полностью зависели от слаженности действий разведчиков и фуражиров (Reznikova, Ryabko, 1994; Резникова, Рябко, 1995а). В естественных условиях подобную систему дистантной передачи сведений об обнаруженных пищевых пятнах обнаружить нелегко, однако по нашим предварительным сведениям, ее могут использовать разведчики, сообщая фуражирам о новых колониях тлей, дающих муравьям углеводную пищу (Резникова, Новгородова, 1998).

В наших опытах муравьи далеко превосходили животных других видов (в том числе позвоночных), которые служили объектами экспериментов, подвергавших испытаниям когнитивные способности. Однако, по-видимому, дело не в исключительных способностях насекомых, а в отсутствии адекватных методик при изучении других видов. Удачно примененные для муравьев, наши экспериментальные установки могут быть модифицированы для многих других животных.

Более простая стратегия поиска выигрыша заключается в смене потенциальной добычи с менее на более выгодную. Для такой формы активности в экологии используется термин «переключение». Оно так же требует индивидуального опыта. Так, у хищного клопа-гладыша *Notonecta glauca* переключение происходит потому, что он приобретает опыт в нападении на ракообразных, по мере того, как они становятся многочисленнее по сравнению с альтернативной жертвой — поденками (Lawton et al., 1974).

В тех случаях, когда разные типы жертв находятся в различных микроместообитаниях, консументы могут сосредоточить свое внимание на более выгодных из них. Иногда на этот процесс накладывается и разнородность индивидуальных предпочтений в популяции или в социальной группе. Например, когда рыбкам гуппи предлагали два альтернативных вида пищи, из которых плодовые мухи плавали на поверхности воды, а черви-трубочники находились на дне, они потребляли больше той пищи, которая была более доступна. При этом одни особи специализировались на трубочниках, другие — на плодовых мушках (Murdoch, Oaten, 1975, цит. по: Мак-Фарленд, 1988). В группах муравьев, принадлежащих к одной семье и посещающие одни и те же охотничьи участки, выделялись особи, которые предпочитали разные виды добычи и использовали при этом различные типы наземных ориентиров (Резникова, 1983).

Если переключение происходит в результате обучения, говорят о формировании у консумента *«специфического образа искомого»*. Это понятие впервые было введено Н. Тинбергеном (Tinbergen, 1960). Предполагается, что формирование образов искомого приводит к сосредотачиванию внимания потребителей на образе жертвы, точнее, на некоторых ключевых ее признаках. В основе этого процесса лежит накопление индивидуального опыта, поэтому наиболее вероятно, что такие образы возникнут для наиболее распространенной пищи.

Во многих исследованиях конца 60-х годов было показано, что ключевые признаки, заставляющие хищников бросаться на добычу, могут быть связаны с формой, размерами, характером движения. Например, лягушкам, жабам, каракатицам для того, чтобы узнать добычу, нужно, чтобы она двигалась (Messenger, 1968). Личинки стрекоз предпочитают животных, совершающих зигзагообразные движения. Солнечная рыба (*Lepomis gibbissus*) скорее нападет на искусственную рыбку, если та извивается, чем на настоящую, которая движется плавно (Etienne, 1969 Gandolfi et al., 1968, цит. по: Мак-Фарленд, 1988).

Взаимное опознавание по форме объекта при взаимодействии хищников и жертв — процесс весьма сложный, и многие результаты, полученные 30–50 лет назад, до сих пор являются предметом дискуссии (Меннинг, 1982; Резникова, 2000). Это прежде всего касается классического эксперимента Лоренца и Тинбергена, посвященного врожденным механизмам опознавания хищника у утят, гусят и цыплят и описанного в книге Тинбергена «Изучение инстинкта» (Tinbergen, 1951). Доля вклада врожденного поведения до сих пор остается неясной, но основной результат важен для понимания поведенческих механизмов взаимодействия «хищник–жертва». Силуэт ястреба, движимый над птенцами, вызывает у них

реакцию страха, когда движется только в определенном направлении. Это объясняется тем, что короткая шея и длинный хвост характерны для ястреба, а длинная шея и короткий хвост — признаки летящего гуся. Жабы избегают фигур, похожих на змею с поднятой головой. Пиявка, движущаяся толчками, воспринимается как добыча, если ее передняя присоска находится на почве, но если эта присоска поднята в воздух, жаба принимает пиявку за врага (Ewert, 1980).

Для того, чтобы выяснить, какими признаками добычи руководствуются шимпанзе обезьянки тамарины *Saguinus Geoffroyi*, питающиеся в основном насекомыми, Робинсон (Robinson, 1970) давал им в неволе насекомых, которые были по-разному преобразованы экспериментатором: например, нормальные богомолы, лишённые головы, с двумя головами и т.п. Результаты показали, что для узнавания добычи этим обезьянам важно было опознать голову. В опытах с палочниками в качестве приманки тамарины склонны были пренебрегать насекомыми без ног, но быстро хватали экземпляры с хорошо заметными ногами или маленькие палочки с прикрепленными к ним ножками насекомых. Таким образом, для опознания добычи тамарины важны головы и конечности насекомых. В опытах с абстрактными двухмерными фигурами Робинсон обнаружил, что двусторонняя симметрия, вероятно, служит одним из признаков добычи, на который обычно ориентированы тамарины.

Способности голубых соек к формированию образа изучались с помощью метода оперантного научения (Резникова, 2000). Птицам показывали слайды с изображениями фрагментов стволов деревьев. Сойки должны были нажимать клювом на рычаг, если они видели спрятавшуюся в трещинах коры бабочку, и не трогать рычаг, если бабочки на слайде не было. Если птица ошибалась (не могла разглядеть бабочку или клевала рычаг в отсутствие бабочки на слайде), она не получала вознаграждения (в виде такой же бабочки) и должна была ждать следующего сеанса (Pietrewicz, Kamil, 1979). В разных опытах птицам предъявляли либо только один вид добычи, либо (в случайном порядке) два разных вида бабочек с различным рисунком криптической (покровительственной) окраски. Сойки успешно обучались в опытах с одним видом добычи, а также в опытах, когда частота появления одного вида добычи была существенно выше. В тех экспериментах, в которых бабочки разных видов предъявлялись в случайном порядке с одинаковой частотой, «формирования образа» у соек не происходило.

Недавно были предприняты новые попытки запутать соек с помощью экспериментов, включающих варьирование двух видов бабочек и фрагментов коры двух видов деревьев (дуба и березы), которым соответ-

ствовала криптическая окраска бабочек (Kono et al., 1998). Оказалось, что происходит формирование комплексного образа, включающего вид дерева, на котором надо искать соответствующую добычу. Для прочного сохранения образа в памяти соек необходимо достаточно частое подкрепление сочетаний «правильного» дерева с «правильной» добычей, иначе образ угасает.

Здесь мне хотелось бы отвлечься от теорий, гипотез и экспериментов и сформировать у читателя образ сойки с помощью известного писателя Виктора Астафьева.

«Самая это цветастая, самая изукрашенная из наших оседлых птиц куда иному заморскому попугаю до нее! В одном крыле до семи цветов тут и белый, и сизый, и коричневый, и ярко-голубой, и с прочерным, и с синевой, бапка с крепким, каменным клювом, грудь птицы почти огненная, спина и брюхо в нежно-пепельном пуху, вокруг глаз и на щеках радуги» (Астафьев В. Затеси // Новый мир. 1999. №8).

Широко известны исследования, посвященные формированию «отрицательных образов» у животных, столкнувшихся с жалищей или ядовитой жертвой. Не только млекопитающие и птицы, но и земноводные обучаются избегать подобных столкновений после первого же «урока» и впоследствии избегают объектов с характерной окраской и (или) формой, что и служит основанием для выработки мимикрии у потенциальных жертв, которые используют сходство с опасными объектами (Дьюсбери, 1981; Мак-Фарленд, 1988, а также главу 4, раздел 4.3).

У хищников с широким спектром питания, казалось бы, нет необходимости в формировании образов добычи, так как это сужает их охотничьи возможности. Однако, по-видимому, это все же происходит, так как в ряде работ показано, что если добыча встречается редко, то хищники уничтожают ее еще в меньшем числе, чем следовало бы ожидать – видимо, потому, что у них не сложилось того «образа», который формируется при большой численности добычи.

С другой стороны, некоторые хищники могут выбирать жертвы по принципу «непохожести» на остальных. Так, Мюллер экспериментально исследовал, как влияет на реакцию ястреба непривычный вид добычи. Он 10 раз подряд давал ястребам мышей одной и той же масти, а затем предоставлял им выбор между добычей той же и какой-нибудь иной масти. Как правило, ястребы выбирали «непохожую» мышшь (Mueller, 1975). Мюллер предполагает, что в природных условиях добыча необычного вида может быть неприиспособленной. Для хищника выгодно выбирать

неприспособленных особей. Это дает возможность животным с высоким репродуктивным потенциалом жить, размножаться и создавать для хищника и его потомков все больше пищевых ресурсов.

2.7. СООТНОШЕНИЕ РИСКА И ВОЗНАГРАЖДЕНИЯ

Если бы она с самого начала исходила хотя бы из одной правильной предпосылки, она могла бы достигнуть большего.

*Фланнери О'Коннор. На вершине все тропы сходятся
(перевод с английского М. Литвиновой)*

Как уже говорилось выше, идеальные пищевые пятна в естественных условиях практически не встречаются. Животные вынуждены периодически менять не только собственное расположение в пространстве, но и переключаться на разные виды активности.

Так, питающийся на кукурузном поле голубь может захотеть пить, поскольку в данном случае его пищу составляют сухие зерна, а чтобы получить воду, ему быть может, необходимо пролететь более километра. Во время этого перелета птица не только теряет энергию, но и подвергается риску. То же самое произойдет если птица отправится на поиски другого пищевого пятна. Анализируя эту обычную для животных ситуацию, нужно учитывать, что в понятие риска входит не только возможная встреча с опасностью при перемещении, но и непредсказуемость ценности того источника энергии, на поиски которого направляется консумент.

В литературе существует множество конкретных примеров, иллюстрирующих стратегии выбора наименьшего риска. Известно, например, что многие хищники охотятся на детенышей или молодых особей. Так, американский филин *Bubo virginianus* предпочитает молодых зайцев взрослым и опытным особям. Это было выяснено с помощью радиотелеметрических ошейников, надеваемых экологами на зайцев (Rohner, Krebs, 1996). Шимпанзе среди всех категорий животных, добываемых ими в качестве мясной добавки к своему рациону, — обезьян других видов, мелких антилоп, диких свиней — предпочитают детенышей. Например, из 130 случаев, когда шимпанзе поймали и съели обезьян гверец, 78% жертв составляли младенцы и детеныши, из них 41% — младенцы, отнятые у матерей, а среди убитых взрослых гверец более половины составляли матери этих детенышей. Примерно такое же соотношение в добыче шимпанзе сохраняется для возрастных классов павианов. Подкрадываясь к стаду кистеухих свиней, а также обыскивая их небрежно сооружаемые

стараятся получить за свою «валюту» как можно больше ценностей, не зная наперед, что находится в упаковках, которые стоят на полках или находятся на лугу, но приобретая эти знания с опытом. Б. Хейнрих с помощью полесвых наблюдений и экспериментов детально проанализировал соотношение энергии, затрачиваемой этими насекомыми на поиск пищи в бедных и богатых нектаром цветках, находящихся на разном расстоянии от гнезда, с учетом затрат на терморегуляцию.

Дело в том, что шмели обладают удивительной способностью к активной терморегуляции, позволяющей им поддерживать высокую температуру тела при низкой температуре окружающего воздуха. Это является дополнительным учитываемым фактором при расчете энергозатрат на добывание пищи и выращивание потомства. Шмели во время фуражировки могут замедлять или ускорять темп своих движений, в зависимости от того, нужно ли им сберечь энергию, добывая пищу из бедных нектаром цветков, или напротив, интенсифицировать пищедобывательную активность, когда пищи очень много.

Собирая пищу, шмель проводит большую часть времени в полете. Перелетая с цветка на цветок, шмели стараются свести до минимума продолжительность и дальность полета. В среднем за час они пролетают до 20 км и проводят внутри гнезда всего 2–4 минуты в паузах между полетами за пищей. В своих расчетах Хейнрих показал, что для шмеля имеет смысл тратить время на дальние перелеты лишь в том случае, если растения, растущие далеко от гнезда, содержат нектара в 3–4 раза больше, чем те, что растут в непосредственной близости.

Л. Реал и Б. Ратчке (Real, Ratchke, 1988) экспериментально исследовали, как шмели относятся к риску и непредсказуемости во время процесса фуражировки. Они предлагали шмелям искусственные цветы с подкормкой, равномерно распределенные на большом участке. На первом этапе голубые цветы содержали всего по 2 мл нектара, но зато в каждом цветке; желтые цветы содержали по 6 мл, но лишь в одном цветке из трех. Таким образом желтые цветы были более богатым, но рискованным источником пищи, а голубые – бедным, но гарантированным. На втором этапе, наоборот, «рискованными» становились голубые цветы. Оказалось, что шмели, осуществляли выбор не случайно, а с вероятностью 71% выбирали гарантированные источники пищи. При этом они быстро переучивались, оценивая, какие цветы на данном этапе опыта предоставляют им больше гарантий.

Подобные же эксперименты проводились на других животных, главным образом, на птицах (скворцах, сойках, овсянках), которым в вольтерах предоставляли выбор между кормушками, содержащими одинако-

вые пищевые единицы (зерна, кусочки мучных червей). Одна из кормушек предоставляла гарантированный источник пищи, а в другой варьировали либо количество пищевых единиц, либо интервал между их появлением, либо и то и другое. Например, в красной кормушке каждый раз можно было получить 5 пищевых единиц, а в синей – либо одно, либо 2, либо 11, с вероятностью $2/3$, либо $1/3$ соответственно. Таким же правилам подчинялось время отсрочки – одна кормушка появлялась через равные промежутки времени, а другая – то чаще, то реже. Вольеры были оборудованы настилами с автоматическими весами, так что экспериментаторы могли следить за тем, как вес птиц изменяется соответственно режиму кормления.

На основании результатов подобных экспериментов была разработана *теория риск – чувствительной фуражировки* (risk sensitive foraging theory RSFT) (Caraco, Chasin, 1984; McNamara, Houston, 1992). В ее основе лежат представления о том, что стратегия консумента зависит от предсказуемости вознаграждения, которое может обеспечить источник пищи. Данная модель предсказывает следующее поведение животного в зависимости от состояния его энергетического бюджета на данный момент: если к началу фуражировки баланс существенно превышает необходимый для выживания, консумент может «соглашаться на риск», так как в этом случае он может позволить себе риск во имя существенного выигрыша; если же консумент балансирует на грани выживания, он будет выбирать стратегию наименьшего риска. Такую стратегию консумента называют еще «правилом энергетического бюджета» (рис. 6).

В последние годы эта теория была модифицирована с учетом размеров животных, а также их способностей к запоминанию. А. Касельник и его исследовательская группа, много работавшие в этом направлении, пришли к предположению, что стратегию избежания риска выбирают прежде всего виды с мелкими размерами и, соответственно, очень напряженным балансом – среди исследованных видов это насекомые, мелкие птицы, рыбы и млекопитающие. Более крупные животные, такие как крысы, голуби, сойки, скворцы, используют более гибкую стратегию, поскольку имеющиеся запасы энергии позволяют им подобные манипуляции. Авторы отмечают существенный недостаток количества сравнительных работ на разных объектах (Kacelnik and Bateson, 1996; Brito e Abreu and Kacelnik, 1999). Это интересное направление экспериментальной экологии ждет своих исследователей.

Для того, чтобы наметить перспективу подобных исследований, отметим, что животные, по-видимому, способны проявлять чрезвычайно гибкие стратегии избежания риска (Резникова, 2000). Так, в наших опы-



Рис. 6. Риск-чувствительная стратегия — легкая поща

тах с муравьями (см. раздел 1.3.5), экспериментальная установка напоминала расческу на ножках и имела вид горизонтально расположенного ствола с 30 ветками. Пицца появлялась на разных ветках с различной вероятностью: на двух особых ветках с вероятностью $1/3$, а на каждой из остальных 28 веток с вероятностью $1/84$. При передаче сведений об обнаруженной кормушке муравьи проявили способность отнимать и прибавлять небольшие числа, в пределах 5. Анализ времени передачи сообщений от разведчика к фуражирам позволил предположить, что сообщения муравьев-разведчиков, передаваемые ими группам фуражиров, состояли из двух частей: информация о том, к какой из особых веток ближе находится ветка с кормушкой, и затем расстояние от особой ветки до ветки с кормушкой. Иными словами, муравьи, видимо, передавали «пмя» особой ветки, ближайшей к кормушке, а потом число, которое надо прибавить или опять для нахождения ветки с кормушкой (Резникова, Рябко, 1995б, 1999).

Завершая главу, можно сказать, что в развитии направления экспериментальной экологии, связанного с исследованием оптимизации процесса фуражировки, отчетливо прослеживается тенденция, связанная со все более адекватной оценкой роли адаптивного и гибкого поведения животных в формировании стратегии и тактики добывания пищи. Если

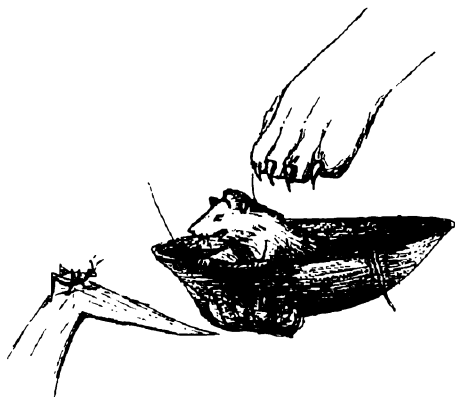
на заре развития этой области, в середине XX столетия, экологи при планировании экспериментов и теоретическом обобщении результатов исходили из представлений о сравнительно простом поисковом поведении животных и весьма скромных возможностях накопления индивидуального опыта, то в последние два десятилетия все больше внимания уделяется роли когнитивных процессов в различных проявлениях этой, одной из основных, форм активности.

ГЛАВА 3

ВЗГЛЯД С ВЕРШИНЫ ПИЩЕВОЙ ПИРАМИДЫ: ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ХИЩНИКОВ

Бывают, знаешь, зверьки, не больше крысы, на вид красивенькие, но в высочайшей степени, скажу я тебе, подлые и безправственные. Идет такой зверек, положим, по лесу; увидал птичку, поймал и съел. Идет дальше и видит в траве гнездышко с яйцами; жрать ему уже не хочется, сыт, но все-таки раскусывает яйцо, а другие вышвыривает из гнезда лапкой. Потом встречает лягушку и давай с ней играть. Замучил лягушку, идет и облизывается, а навстречу ему жук. Он жука лапкой... И все он портит, разрушает на своем пути... Залезает в чужие норы, разрывает зря муравейники, раскусывает улиток... Встретится крыса – он с ней в драку, увидит змею или мышонка – задушить надо. И так целый день. Ну скажи, для чего такой зверь пужен? Зачем он создан?

А.П. Чехов. Дуэль



3.1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ

В главах 3 и 4 будут рассмотрены особенности поведения хищников и их потенциальных жертв, при этом по возможности будет выдерживаться единая логическая схема.

Хищничество нетрудно обнаруживается, относительно легко изучается, и предпосылкой для анализа взаимоотношения хищника и жертвы служат закономерности, на первый взгляд, очевидные. Естественный отбор, действующий в популяции хищников, будет увеличивать эффективность поиска, ловли и поедания жертвы. В популяции жертвы селективное преимущество будут иметь те ее члены, которые успешно избегают хищников. Эти два направления отбора противоположны: по мере того, как жертва приобретает опыт избегать хищников, последние, в свою очередь, вырабатывают более эффективные способы ее поимки. В эволюции этой связи жертва действует так, чтобы освободиться от взаимодействия, а хищник – чтобы постоянно его поддерживать.

Эта эволюционная эскалация длится более 500 миллионов лет, зародившись как феномен в морях Кембрийского периода (Futuyma, 1998). В течение последней сотни лет эволюционисты и экологи рассматривают ее на разных уровнях. На уровне «автоматических» процессов в популяциях речь идет о «гонке вооружений» хищника и жертвы, то есть о выработке взаимных морфологических и физиологических приспособлений. У хищников это могут быть такие особенности как форма клыков, клювов, когтей и языков; способность к быстрому бегу, точному броску и удару. У жертв подобному давлению противостоят покровительственная окраска, шипы, бородавки, ядовитые, липкие или вонючие выделения способность втягивать конечности, замирать, сливаться с фоном.

На уровне индивидуальных реакций функциональные связи хищников и жертв в значительной степени обусловлены процессами взаимного обучения. У хищников это могут быть особые приемы охоты, способность переключаться на разные виды добычи, координация действий при групповой охоте; у жертв – приемы затаивания, запутывания следов, сигналы тревоги и т.п. Одни из этих поведенческих адаптаций носят врожденный характер, другие опираются на так называемую «культурную передачу» навыков, которая имеет особую важное значение для животных с длительным онтогенезом и развитой социальной организацией. Стратегии индивидуального поведения, наряду с врожденной основой, требуют гибкости и способности учитывать меняющуюся обстановку. Во

многих случаях взаимодействие хищник-жертва осложняется тем, что хищники, даже такие крупные как дельфины, часто сами выступают в роли жертвы.

Совокупность поведенческих адаптаций при взаимодействии «хищник-жертва» изучена значительно слабее, чем адаптаций морфофизиологических. В ряде случаев их анализ выявляет ранее неизвестные и даже неожиданные аспекты взаимодействия популяций разных видов. Эти аспекты являются предметом поведенческой экологии и будут рассмотрены в двух последующих главах.

Первая из них (она же третья в книге) посвящена особенностям поведения хищников. Экологи стремятся выделить некоторые основные схемы поведения хищников, что позволяет легче представить и предсказать взаимодействие различных популяций. Например, по способам поимки жертвы, принято выделять две крайние стратегии поведения хищников: *активный поиск* и *охота из засады*, то есть *подкарауливание* (Pianka, 1966).

Хорошими иллюстрациями этих моделей могут служить поведенческие стратегии окуня активного хищника, и щуки подстерегающего хищника. Окунь контролирует пелагиаль (толщу воды), охотясь на стайных рыб. В поисках таких стай окунь быстро обыскивает свою охотничью территорию. Их основная цель — изолировать потенциальную жертву от стаи, что значительно повышает успешность атаки.

Щука обитает в литорали (прибрежной зоне) и ведет малоподвижный образ жизни, набрасываясь на свою добычу из засады. На расстоянии щука узнает о приближении добычи по запаху, а для прицельного броска использует зрение.

Между этими крайними вариантами есть и переходные стратегии. Например, *скрадывание* добычи заключается в предельно скрытом сближении с жертвой, обеспечивающим хищнику выгодную дистанцию для броска. Именно так охотится рысь, которая, вопреки распространенному мнению (основанному на том, что от опасности этот зверь скрывается на деревьях), является не древолазом, а наземным хищником. Рысь иногда прибегает и к подкарауливанию (как щука), но этот способ охоты для нее менее результативен. Этот хищник использует в основном слух и зрение, осматривая охотничьи участки с возвышений или останавливаясь и прослушивая участок, но может также находить добычу по свежему следу с помощью обоняния. При скрадывании рысь использует в качестве ширм завалы и скалы. Внезапный бросок к жертве рысь совершает с расстояния 5–15 метров (Матюшкин, 1974; Желтухин, 1987).

Еще один подход к классификации поведенческих моделей хищников основан на разделении индивидуальной и групповой охоты. Если

охотничьи приемы хищников, действующих в одиночку, могут быть достаточно просты (вспомним описанную во введении последовательность действий жабы при поимке добычи), то при групповой охоте от хищников требуется способность учитывать действия не только потенциальной жертвы, но и членов группировки особей своего вида.

Приведенный выше пример сопоставления стратегий окуня и щуки может быть рассмотрен и в данной классификации, так как для окуней характерна групповая охота, а для щук — одиночная. Окунь держится группами из нескольких (в среднем, пяти) особей и охотятся на стайных же рыб. Оценки энергетических затрат и эксперименты с варьированием численности окуня *Perca fluviatilis* показали, что охота в группе для них более эффективна, чем одиночная, которая также встречается у данного вида. Щука *Esox lucius*, напротив, вообще не терпит соседства особей своего вида. Эта рыба, содержащаяся в одиночестве, растет значительно быстрее, чем пять щук вместе взятых, если эти пять содержатся совместно (Eklov, 1992).

Если в стайках окуней действуют сравнительно простые стереотипы координации охотничьей активности, то в группировках высоко социальных млекопитающих реализуется один из самых сложных вариантов поведения животных. При разделении ролей в группе псовых или приматов действуют загонщики, сменяющие друг друга, и собственно «киллеры», так что животным приходится учитывать и особенности поведения жертвы и характер действия партнеров, да еще и применительно к конкретным особенностям ландшафта: рельеф может быть пересеченным или ровным, среда проницаема для одних сигналов и практически закрыта для других (так, в открытой степи легче пользоваться визуальными сигналами, а в густом лесу — акустическими). Почти очевидно, что стратегия групповой охоты может быть характерна лишь для хищников с активным поиском.

Насколько гибким или, напротив, «запрограммированным», может быть поведение хищника? Известно, что способы охоты хищников зависят от их морфофизиологических особенностей и от экологических условий (Формозов, 1934). Многие авторы придерживаются так называемой «синдром-гипотезы», согласно которой стратегии поиска и охоты являются видоспецифическими и коррелируют с экологическими, физиологическими, морфологическими и поведенческими характеристиками вида. Таким образом, зная естественную историю вида, можно предсказать в известной мере его поисковую стратегию, и наоборот.

Один из эффективных путей анализа поведенческих стратегий в рамках этой гипотезы — это сравнение поведения группы разных видов,

принадлежащих к одному таксону, например, к одному семейству. Начнем эту главу с раздела, в котором будут рассмотрены примеры, относящиеся к различным группам животных, совершенно несходных между собой, однако, демонстрирующих во многом сходные стратегии пищевого поведения.

3.2. САМЫЕ ХИЩНЫЕ: ЭЛЕМЕНТЫ ЕСТЕСТВЕННОЙ ИСТОРИИ

Легко быть храбрым.
Если лапы шире плавбры!

Саша Черный

Рассмотрим в качестве примеров основные черты поведения животных, принадлежащим к трем таксономическим группам, каждая из которых состоит только из специализированных хищников: семейство кошачьих (Felidae), семейство настоящих сов (Strigidae), и отряд стрекоз (Odonata).

Данные таксоны не случайно выбраны для сопоставления. Они состоят исключительно из видов-охотников, вооруженных хватаящими конечностями, острыми когтями и ножсообразными зубами (клочками, челюстями) в общем, полным набором устрашающих признаков, перечисленных Красной Шапочкой в ее бессмертном диалоге с волком. Способы поимки добычи имеют много общего у целого ряда видов при парном сравнении этих семейств. Отметим в частности, что совы, со своим мягким оперением, бесшумным полетом, скрадывающей манерой охоты и территориальным поведением напоминают как бы летающих кошек. В частности, рыси и совы похожи даже внешне, включая и кисточки на ушах у рысей и своеобразные перьевые «ушки», придающие рысий вид филинам, сплюшкам и ушастым совам. К тому же американские филины и рыси имеют одну и ту же базовую жертву – зайцев, так что и те и другие в течение более чем полувека являются классическим объектом для моделей сопряженной динамики численности хищника и жертвы (Rohner, Krebs, 1996). На примере представителей этих трех таксонов хорошо видна многосторонняя система адаптаций хищников, включающая наряду с морфологическими приспособлениями, сложные сочетания врожденных поведенческих черт и гибких стратегий, основанных на способности к обучению и к принятию решений.

3.2.1. Кошки

Некому было рассказать, что ему страшно, некому разделить его страх, он лежал один и не знал сомалийской поговорки, которая гласит, что храбрый человек три раза в жизни пугается льва: когда впервые увидит его след, когда впервые услышит его рычание и когда впервые встретится с ним.... В это минуту лев опять зарычал, низкий рев неожиданно перешел в гортанный, вибрирующий, нарастающий звук, который словно всколыхнул воздух и окончился вздохом и глухим низким ворчаньем.

Э.Хемингуэй. Недолгое счастье Фрэнсиса Макомбера

Семейство Felidae включает в себя 36 видов и делится на 3 подсемейства: Felinae, Pantherinae и Acinonychinae, с единственным видом *Acinonyx jubatus* (гепард).

Кошки сравнительно мало изменились за 30 миллионов лет своего существования. С самого начала это были одиночные хищники, нападающие главным образом из засады. Многие виды охотятся в сумерках или в темноте и обладают прекрасным зрением и слухом. Расчлененная, пятнистая или полосатая окраска делает большинство кошек незаметными для добычи.

Самая маленькая кошечка в мире – *Prionailurus rubiginosus* (ее английское название *rusty-spotted cat* – ржаво-пятнистый кот) – обитает в Индии и Шри-Ланке. По величине она меньше половины обычной домашней кошки и весит от одного до трех килограммов. Самая большая кошка – это тигр, *Panthera tigris*, точнее – один из его подвидов, Сибирский, он же Манчжурский, тигр: самец весит около 300 кг и достигает в длину 4 метров.

Пропорции кошек различаются в зависимости от местообитания и характера добычи. Виды, лазающие по деревьям, такие как ягуар и леопард, более коренастые, у них более короткие конечности и короткое туловище. Обитатели саванн, такие как сервал или гепард, более напоминают борзых собак, они вытянуты в длину и ноги у них тоже длинные.

Некоторые виды обладают специфическими адаптациями к жизни в экстремальных условиях. Например, песчаный, или барханный кот *Felis margarita* – один из самых мелких видов, различные подвиды которого обитают в пустынях Северной Африки, Центральной Азии, Пакистана, Прикаспия, имеет длинные конечности, покрытые длинной густой шерстью вплоть до пяток, что помогает ему легко двигаться в сыпучих песках, а также рыть узкие норы, в которых он пережидает жаркое время суток. Огромные треугольные уши песчаного кота способны улавливать

ультразвуковые сигналы, издаваемые потенциальными жертвами. Этот вид способен обходиться без воды, извлекая необходимую жидкость из поедаемой добычи (птиц, грызунов, ящериц, змей и насекомых) в противоположность другому своему родственнику, тигру, который всегда селится вблизи воды, не уходит от нее далеко и любит плавать и плескаться.

Способы охоты у кошек различны, при этом одни и те же виды могут варьировать приемы поимки добычи. На мелкую дичь кошки бросаются с вытянутыми вперед лапами и схватывают ее когтями прежде, чем нанесут ей свой знаменитый смертельный укус в шею. Крупную добычу требуется свалить на землю. Кошки хватают ее за шею, либо вцепляются челюстями в морду.

Так, гепард, известный как самый быстрый в мире хищник, является и самым грозным. Он весьма узко специализирован к охоте, главным образом, на антилоп мелких видов и на телят их более крупных представителей. Сам облик этого зверя говорит о нем как об обитателе открытых пространств. Он живет в саваннах и пустынях, на участках с глинистыми и щебнистыми почвами и в предгорьях пустынных гор. Для охоты гепард выбирает участки со слабо пересеченным рельефом и там, где есть небольшие выходы скал, термитники, отдельно растущие деревья, а также густые небольшие кустарники. В этих условиях хищник может использовать укрытия для скрадывания добычи, убежища от врагов и наблюдательные пункты. Гепард способен на короткой дистанции развивать скорость до 115 км/час и редкому животному удается спастись от его стремительного броска, однако этот хищник может преследовать добычу только на твердом грунте и в течение короткого времени. В густых зарослях, высокой траве или незакрепленном песке (то есть в стихии песчаного кота) он практически беспомощен. Гепард выбирает себе цель на расстоянии 50 - 500 ярдов и пытается догнать ее. Приблизившись к жертве, хищник наносит удар передней лапой в мощный броске, стараясь лишить животное равновесия, а затем либо хватает за горло, либо вспарывает когтями бок. Челюсти у гепарда сравнительно небольшие, поэтому он не может победить крупное копытное животное, вцепившись в морду как это делает лев, который своей большой пастью сразу ломает жертве нос. Грозный для своих жертв, гепард уступает другим хищникам в конкурентных схватках, так как его узкое, как у борзой, тело создано более для бега, чем для драки. Убитую жертву гепард часто вынужден уступать львам или даже гиенам. Молодые гепарды часто становятся жертвой львов, и до взрослого возраста доживает лишь один из 20 котят (Carro, 1994).

Все крупные кошки, включая гепарда, как правило, охотятся на добычу еще более крупную, чем они сами. Исследования, проведенные в условиях большого количества разнообразной добычи, доступной для тигра и леопарда, в тропических лесах Индии, показали, что, в отличие от общепринятой точки зрения, эти хищники весьма избирательны, они предпочитают самую крупную добычу, какую только могут унести — более 175 кг для тигра и от 30 до 175 кг для леопарда. Однако, если крупной добычи недостаточно, тигры поедают не только змей и обезьян, но даже термитов; не пренебрегают они и падалью. Потребности тигра в пище, если измерять их в коровах — некоторые особи придерживаются именно такой диеты — составляют 60–70 коров в год.

Как правило, кошки приканчивают жертву быстро, однако если им удастся обездвигить, но не убить свою добычу, например, сломав ей позвоночник, то в этих случаях мучения жертвы длятся десятки минут, так как кошки, в отличие от собак, склонны, поедая живую добычу, смаковать каждый кусочек (Гудолл, Гудолл, 1977).

Очень немногие кошки ведут общественный образ жизни, в то же время все они охраняют свою территорию, будь то участок, занятый группой, или индивидуальная территория. Большинство видов ведет одиночный образ жизни. Как правило, кошка — весит ли она два килограмма или два центнера — не потерпит присутствие на своей территории другой особи, одинакового с ней вида и пола. Такая постоянная территория включает в себя излюбленные места охоты, жилую зону вокруг логова, водопой, любимые места для обзора, а также «уборные». Размеры участков, которыми владеют самки, определяются прежде всего количеством добычи. Участки самцов обычно значительно обширнее, а их размеры определяются в большей мере плотностью самок на территории, чем количеством потенциальных жертв.

Кошки используют запаховые и звуковые сигналы для того, чтобы обозначить свое присутствие на кормовом участке. В стратегических местах кошки оставляют капли мочи или фекалии, а также используют секрет желез, которые могут быть расположены на подбородке, щеках, или около хвоста. Кошки также царапают стволы деревьев и землю, часто совмещая это с оставлением пахучих меток. Что касается звуковых сигналов, то кроме мяуканья, кошки могут издавать рев и мурлыканье. Только 4 вида кошек могут реветь, и неизвестно, чтобы в природных условиях кошки этих видов издавали мурлыканье. Мурлыкать способны большинство мелких видов, гепарды и пумы. Самцы барханного кота издают громкие звуки, скорее похожие на лай, слышные самкам в пустыне на большом расстоянии.

Некоторые элементы общественной жизни в последние годы обнаружены у тигров (подробнее см. раздел «воспитание хищников»), а также у домашних кошек, для гепардов описано существование охотничьих групп самцов.

Единственным в семействе видом, обладающим ярко выраженной социальной структурой, является лев. Это единственный вид среди кошек, у которого самцы и самки существенно различаются не только размерами, но и вполне красноречивыми внешними признаками. Львиная грива делает ее обладателя зрительно еще крупнее, чем он есть, его можно увидеть и узнать издали, и вид льва издали может смутить охотников за чужими самками или чужой добычей. Грива может помешать охотиться, но взрослые львы охотятся редко. Они либо используют пинцу, добытую львицами, либо отнимают ее у других хищников, например, гепардов, гиеновых собак или гиен.

В состав прайдов входят от одного до девяти самцов и 2–18 взрослых самок со своим потомством. Львицы, как правило, состоят в близком родстве и делят между собой заботы по добыванию пищи и выращиванию потомства. Взрослые самцы и самки не являются родственниками между собой. Подрастающие львы мигрируют из родного прайда и вынуждены завоевывать себе гарем, а подрастающие львицы остаются на месте до тех пор, пока размеры прайда не превысят оптимальную величину. Основная роль самцов — это произвести потомство и охранять прайд от вторжения чужих самок, а также других взрослых самцов, которые вторгаясь в прайд, убивают детенышей. Если львица по какой-либо причине остается одна, она не может защитить свое потомство от подобных вторжений. Минимальный прайд — это две взрослые самки, а при возрастании числа львиц в группе (до известных пределов, естественно) растет количество выживающих потомков (Pusey, Parker, 1994).

Рев служит этим общественным кошкам для индивидуального опознавания и для охраны территории. Удалившись по какой-либо причине от прайда, одиночный лев издает рев, чтобы восстановить контакт. В свою очередь, члены прайда начинают реветь вместе, чтобы обозначить свое присутствие для потерявшегося члена сообщества. Рев прайда также отпугивает чужих львов, кроме того, львы могут реветь просто чтобы пообщаться и обозначить свое отношение друг к другу.

В недавних исследованиях было показано, что львицы способны оценивать количество «ревов», издаваемых чужаками за пределами территории прайда, сравнивая их с тем, что они слышат на своей территории. Если разница слишком большая, они побуждают самцов прогнать «лишних» львов, пока те не подошли слишком близко к границам. Такие

«арифметические» способности львов помогают им избежать лишних столкновений, которые у этого вида носят драматический характер и часто ведут к ранениям и гибели соперников (McComb et al., 1994; Heinsohn, 1997).

Несколько выбиваясь за пределы логической схемы раздела, отмечу, что эти данные лишний раз подчеркивают роль когнитивных способностей в формировании жизненной стратегии животных, что явно недооценивалось до последнего времени. В разделе 2.5 мы уже сталкивались со считающими муравьями и с упоминанием о том, что подобные способности, видимо, распространены среди животных значительно шире, чем считалось до сих пор.

3.2.2. Совы

Переклички стаёй совиных

Отзываются в долинах.

Иоганн Вольфганг Гёте.

Фауст (перевод Б. Пастернака)

Полагают, что предки ныне живущих сов, которые как группа сформировались 60–70 миллионов лет назад, вели дневной образ жизни и, возможно, были всеядными, в том числе, питались и падалью. Перейдя к хищному образу жизни, совы не поплы по пути развития скоростного полета, позволяющего настигать жертву, как это характерно для многих дневных хищных птиц, а выработали свой, специфический стиль охоты. В его основу легли качества подкарауливающего хищника, внезапно появляющегося перед добычей. Это главным образом сумеречные и ночные хищники, тесно связанные с лесными ландшафтами, хотя среди них встречаются и виды, охотящиеся на открытых пространствах и при свете, что позволило им заселить такие районы планеты как Арктика и Субарктика, где Солнце не заходит по несколько месяцев в году (Пукинский, 1977, Hayward, 1993).

Самые мелкие совы – это сычики. Воробьиный сычик, обычный для фауны России, имеет длину 15–17,5 см и вес 55–80 г. Еще мельче малый сычик, встречающийся на юге Северной и в центральных районах Южной Америки (12 см) и сычик-эльф, поселяющийся в дуплах кактусов. Крупными совами являются филины (длина 60–70 см, вес – до 4 кг).

Для большинства видов сов характерны типичные признаки строения лап – обратнопалость, при которой наружный палец оказывается

подвижным и совы, как и попугаи, могут охватывать ветви деревьев двумя пальцами спереди и двумя сзади, передвигаясь не прыжками, как большинство птиц, а поочередно переставляя лапы. Такие лапы, помимо практического способа передвижения по деревьям, дали совам возможность удивительно ловко схватывать мелких животных. Лапы сов как правило оперены до когтей, и лишь у некоторых специализированных видов, питающихся насекомыми или рыбой, пальцы оказываются покрыты роговыми щитками, а у иглоногой совы, питающейся главным образом насекомыми, нижняя поверхность пальцев покрыта еще и роговыми выростами, облегчающими удержание столь специфической добычи.

Окраска сов вариабельна, но всегда носит маскировочный характер, как правило с размытой пятнистостью; единственная яркая деталь в облике многих сов — это радужная оболочка их огромных глаз, которая может быть лимонно-желтой, апельсиново-красной или бурой. К характерным особенностям оперения большинства видов сов следует отнести также мягкость и рыхлость, каждое перо на две трети представлено пуховым опахалом, а по краю наружных опахал образуется еще и бахрома, благодаря чему достигается бесшумность полета. Лишь у отдельных видов, которые охотятся при свете и не подкарауливают, а преследуют жертву (например, у иглоногой совы) — оперение сравнительно плотное и жесткое, как у дневных хищников, например, соколов. Совы, охотящиеся за рыбой, например, рыбный филин, также не имеют приспособлений для бесшумного полета.

Совы обладают оригинальными особенностями зрения — ведь первое, что поражает в их облике — это огромные круглые глаза, направленные прямо на наблюдателя. Совы дальнорезки, они видят прямо впереди себя, причем зрение у них бинокулярное. Чтобы изменить направление взгляда, совы способны повернуть голову вокруг горизонтальной оси на 180°, а вокруг вертикальной — на все 360° градусов. Ведущим анализатором при охоте у этих птиц является все же не зрение, а слух, причем максимум слуховой чувствительности смещен в высокочастотную область. Руководствуясь слухом, эти хищники способны обнаруживать и ловить полевок под полуметровым снежным покровом. Как известно, ушных раковин как таковых у птиц нет, но у многих видов сов «ушные раковины», образованные специальными складками кожи и перьями, достигают очень больших размеров, а вместе с растущими вокруг клюва жесткими перышками образуют так называемый лицевой диск. Перья диска подвижны и позволяют регулировать ширину ушных щелей с целью создания оптимального режима приема звуковых волн.

Как уже было сказано, совы главным образом подстерегающие хищники. Однако эта стратегия опирается на разнообразные способы охоты: одни виды (неясыти, ушастая сова) способны подолгу терпеливо выжидать появления жертвы, другие (полярная и болотная совы, многие сычи) сочетают подкарауливание с поисковым полетом, а иглоногая сова добывает пищу преимущественно на лету. Рыбный филин неопределенно долго может сидеть на своем наблюдательном посту на берегу протоки или мелкого переката, и лишь заведя у поверхности воды рыбу, бросается за ней и выхватывает из воды, поднимая каскады брызг. Полярная сова по манере нападать на добычу скорее напоминает сокола, при розыске корма она чередует подкарауливание с поисковым полетом и выматыванием добычи сверху: то зависает в воздухе, трепеща крыльями на одном месте, то летит прямо, размеренно взмахивая крыльями и порой переходя на парение, то по наклонной линии скользит к земле.

У одних видов сов охотничье поведение более или менее специфично для вида, манера охоты относительно постоянна и суточные периоды активности ограничены сумерками и ночью, у других охотничье поведение удивительно пластично. Та же полярная сова может и подстерегать добычу с возвышения, и даже сидеть возле норы грызуна, ожидая выхода зверька наружу (Кривицкий, цит. по: Пукинский, 1977). Домовый сыч особенно активен в сумерках и утром, но нередко промышляет и днем, и чрезвычайно широко варьирует способы охоты. Иногда сыч подолгу подкарауливает добычу и бросается на нее лишь тогда, когда та останавливается, в других случаях он настигает добычу в бегущем полете, он способен проникать в норы грызунов (песчанок) и настигать их там и кроме того, эта же птица, бродя по земле, собирает дождевых червей.

Совы схватывают и закалывают жертву когтями, клюв служит лишь для измельчения добычи. Они неоднократно возвращаются к недоеденной добыче и могут прятать ее, зарывая, например, в листья. Более того, мелкие совы, например, сычики, устранивают с осени целые склады, которые используют до конца зимы.

Подобно кошкам, совы ведут территориальный образ жизни, хотя и не с таким рвением охраняют границы своего кормового участка. В период выкармливания выводка территория используется родительской парой, а затем в пределах того же участка кочуют подрастающие птенцы. В последние годы выяснилось, что как и у многих других животных, у сов в пределах одной популяции сосуществуют особи с различными способами использования территории. Например, у американского филина часть особей охотится на зайцев только в пределах своего постоян-

ного охотничьего участка, а часть обладает «плавающими», непостоянными территориями, которые по площади в среднем в пять раз больше, чем у резидентов. Эти петерриториальные особи проигрывают в стабильности своих пищевых ресурсов, но они легче и быстрее реагируют на изменения плотности жертвы, смещая траектории своих облетов к местам скопления зайцев (Rohner, 1997). В эксперименте, в котором экологи специально создавали «заячьи поляны», эвакуируя зверьков в пределы локальных участков, именно такие кочующие филины наиболее оперативно реагировали на появление дополнительных возможностей (Rohner, Krebs, 1998).

3.2.3. Стрекозы

Стрекозы – массовые хищные насекомые, древняя группа, без кардинальных изменений прошедшая через миллионы лет от карбона до наших дней, и вполне процветающая, что говорит о совершенстве их адаптационных механизмов, в том числе и поведенческих. С экологической и этологической точки зрения это чрезвычайно интересная группа животных, благодаря особенностям их онтогенеза. Стрекозы – насекомые с неполным превращением (гемиметаболические), использующие на разных стадиях своего развития принципиально разные среды. Личинки стрекоз (нимфы) обитают в литоральной зоне пресных водоемов и ведут там сравнительно малоподвижный образ жизни подстерегающих (редко скрадывающих) хищников. Взрослые стрекозы (имаго), выйдя из личиночной шкурки и взмыв в воздух, начинают активную охоту в воздушном ярусе, то есть переходят к подвижному образу жизни. Таким образом, каждая особь в течение своей жизни дважды пребывает в образе хищника, находясь в разных средах и меняя общую стратегию охоты.

Характер территориального взаимодействия между особями на разных стадиях онтогенеза должен быть различным. Если летающие взрослые стрекозы существуют в достаточно разреженной биотической среде, то личинки стрекоз отличаются уникальной для хищных насекомых очень высокой плотностью популяций -- до полутора-двух тысяч особей на один квадратный метр дна. Тем не менее, личинки многих видов даже в такой тесноте проявляют тенденцию к территориальной конкуренции, что уменьшает для них опасность каннибализма. Этологические механизмы взаимодействия особей в этих ситуациях основаны на применении угрожающих движений и поз (Рязанова, Мазохин-Поршняков, 1998).

Взрослые стрекозы большинства видов придерживаются территориального образа жизни. Наличие индивидуальных охотничьих участков описано у многих видов рода *Aeschna*, *Somatochlora*, *Macromia* и у некоторых видов рода *Libellula*, а в последние годы в список территориальных видов вошли многие мелкие виды подотрядов *Anisoptera* и *Zygoptera*. Если наличие охотничьих участков во многих случаях является спорным, то не вызывает сомнений территориальная конкуренция самцов в период репродукции. Самцы соперничают из-за участков, удобных для откладки яиц и находящихся в дефиците, а у некоторых видов охраняют самку во время яйцекладки и защищают ее от повторного спаривания с другими самцами (Рязанова, Мазохин-Поршняков, 1984). Мечение сотен стрекоз позволило А.Ю. Харитонову (1994) выяснить, что в процесс размножения вовлекается лишь около трети самцов стрекоз – это те, которым удастся захватить удобные прибрежные участки.

В многовидовых ассамблеях стрекоз-имаго можно выделить несколько групп, в которые входят виды, объединяемые по способам охоты и общим характеристикам поведения. В качестве примера можно привести структуру гильдии стрекоз, выявленную нашей исследовательской группой в озерной лесостепи Южной Сибири (Занка, Стебаев, Резникова, 1977). Исследования проводились с помощью хронометрирования поведения индивидуально помеченных особей и составления этограмм, а также с помощью некоторых специальных экспериментов – например, конструирования искусственных деревьев, расставляемых в полевых условиях. Были выделены три группы.

1. Свободные охотники верхнего яруса – стрекозы с сильно развитым крыловым аппаратом, обитатели открытых пространств вдали от водоемов.

Эта группа контролирует самый верхний ярус, на уровне кроны деревьев, то есть на высоте от 2 до 10 метров. В местной фауне к ним относятся виды рода *Aeschna*, так называемые «жоромысла». Их поведение напоминает поведение крупных хищных птиц по отношению к соответствующей добыче. Каждая стрекоза использует индивидуальный охотничий участок, который патрулируется в поисках добычи и с целью охраны границ от вторжения других стрекоз. Интересно, что у одной стрекозы может быть несколько участков, посещаемых последовательно. Время пребывания на одном из них зависит от обилия пищи. Стрекоза совершает 3–4 облета и, если удастся поймать добычу, продолжает охоту на этой же территории. Когда добыча не встречается, стрекоза перелетает на другой участок, часто отстоящий от предыдущего на несколько десятков метров.

Заметив добычу, «коромысло» взмывает над ней как коршун и ловит на лету, схватывая в ловчую «корзинку», сложенную из собственных ног. Крупных насекомых стрекоза поедает, присаживаясь на ветку. Если добыча слишком большая (например, бабочка), то стрекоза часто не может удержаться с ней в воздухе и падает вниз, уже на земле досая жертву. Охота на неподвижно сидящую жертву была отмечена только один раз. Интересно, что у тропических видов той же группы наиболее распространен именно этот способ питания (Corbe, 1962). Помимо индивидуальной охоты, «коромысла» демонстрируют и «роевую охоту», когда все границы охраняемых территорий, естественно нарушаются: стрекозы собираются в местах концентрации мелких двукрылых насекомых и охотятся на них стаями, до 20 особей.

2. Подстерегающие хищники среднего яруса. К ним относятся массовые виды родов *Libellula* и *Sympetrum*. Утром, с началом своей активной деятельности, эти стрекозы садятся на наблюдательные пункты (выступающие над поверхностью травостоя верхушки растений или на оголенные ветки кустов) и срываются оттуда, устремляясь за пролетающими насекомыми. На этих высоких точках они и проводят большую часть времени.

Для того, чтобы выяснить детали ориентации и предпочтений этих подстерегающих хищников, были сконструированы «деревья» из металлических птырей, к которым на разных уровнях крепились стержни с различными углами наклона. Оказалось, что независимо от высоты «деревя» – от 1 до 6 метров – стрекозы в большинстве случаев садились на его вершину, предпочитая при этом определенный угол наклона ветки. Обитатели древесно-кустарникового яруса (*Libellula*) отдавали предпочтение вертикальным стержням, а хищники травостоя (*Sympetrum*) преимущественно садились на стержни, наклоненные под углом 45–60°. Стрекозы стремятся сидеть головой к ветру, а в отсутствие ветра – головой или боком к солнцу. Как и многие хищные птицы, стрекозы стремятся подлетать к жертве так, чтобы оказаться против солнца.

3. «Пасущиеся хищники нижнего яруса». В эту группу входит довольно большое число видов, принадлежащих к родам *Agrion*, *Enallagma*, *Lestes*, объединяемых способом охоты. Эти стрекозы в толще травостоя медленно перепархивают с травинки на травинку в поисках сидящих там мелких членистоногих. Заметив добычу, стрекоза делает резкий бросок и как бы «склеивает» ее, а затем садится на ближайшую травинку, чтобы съесть. При этом каждая особь тщательно обследует небольшие участки местности, затрачивая на обследование одного квадратного метра около получаса.

Закljučая этот раздел, можно сказать, что приведенные в нем описания особенностей поведения некоторых хищников являются, конечно, чрезвычайно кратким экскурсом в естественную историю и приведены здесь для того, чтобы привлечь внимание читателя к тому, как важно исследовать экологические и этологические особенности животных в их естественной среде обитания, прежде чем переходить к конструированию моделей функциональных связей в экосистемах.

3.3. ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ХИЩНИКОВ

Чудовищные муравьиные львы хватали и раздавливали своими зубчатыми клешнями мошек, которые защищались и бились длинными крыльями, а между ними извивались укусыные вьюны, клейстерные угри, сторукые полипы, и изo всех промежутков глядели инфузории с искаженными человеческими лицами.

*Эрнст Теодор Амадей Гофман. Повелитель блох
(перевод с немецкого М. Петровского)*

Диапазон приспособлений к хищничеству поистине велик (рис. 7). Как уже говорилось выше, одни хищники подстерегают добычу, другие активно охотятся, причем и в тех и в других случаях существуют разные варианты овладения жертвой. Пойманную добычу хищник хватает, душит, сжимает, отравляет, обездвиживает, оглушает или поедает живьем. Способы охоты, выбираемые хищником, могут быть тесно связаны с его морфофизиологическими характеристиками и степенью его специализации.

Можно сказать, что подстерегающие хищники находятся в меньшинстве по сравнению с активными охотниками, и они обладают меньшими возможностями для варьирования поведенческих стратегий. Так, возвращаясь к примеру с окунем и щукой, который обсуждался в разделе 3.1., отметим, что окунь по своему складу морфологических, физиологических и поведенческих особенностей, способен охотиться в группе и в одиночку, из засады или путем активного поиска, то есть обладает гораздо более широким спектром поведенческих адаптаций, чем щука, которая не выносит соседства особей своего вида, а из набора охотничьих приемов может пользоваться только стратегией броска из засады. Такими же «рабами» своих хищнических стратегий и сопутствующих им комплексов морфофизиологических и поведенческих приспособлений являются

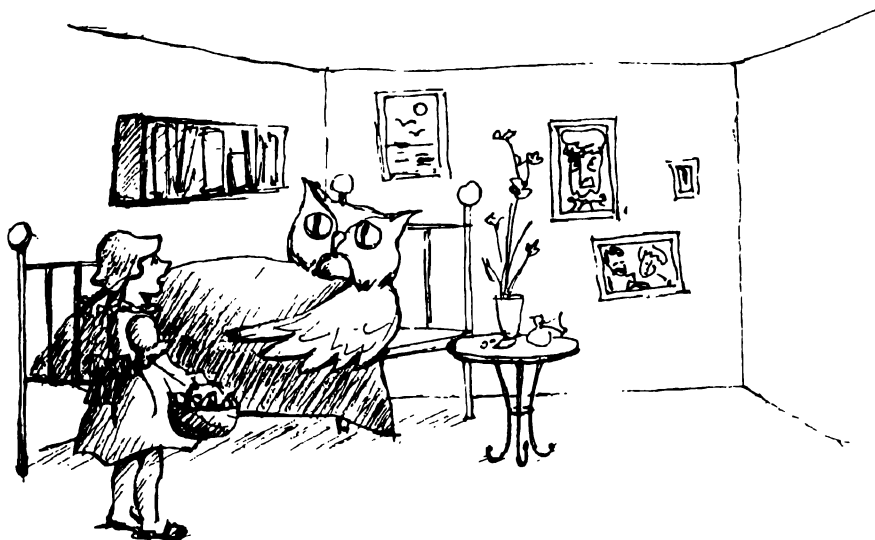


Рис. 7.

— Бабушка, почему у тебя такие большие глазки?

— Так ведь диапазон приспособлений к хищничеству велик, внученька

пауки, плетущие паутину, богомолы, муравьиные львы и другие хищники, использующие стратегию «сидеть и ждать».

Характер поведения хищника существенно зависит от широты его пищевого спектра. Специализированному хищнику нет необходимости владеть техникой охоты на жертв, разнообразных по своим морфологическим и этологическим характеристикам, тогда как хищник, переключающийся на разные виды добычи, должен обладать гибким поведением, способностью к сопоставлению фактов и накопыванию опыта. Специализированные хищники, как правило, обладают не только поведенческими, но и морфологическими адаптациями, придающими их облику «профессиональную законченность», которая не столь выражена у животных с широким спектром питания. Как будет видно из приведенных ниже примеров, сверхспециализация, также как и полная неспециализация — весьма редкие явления, поэтому предпочтительно рассуждать в терминах относительных степеней специализации.

3.3.1. Орудия убийства и характер их пользователей

Есть только один способ
избежать беспокойства: убивать.

Бернард Шоу. Пигмалион
(перевод с английского Е. Калашниковой)

В данном разделе мы рассмотрим ряд примеров, иллюстрирующих связь между комплексами морфологических адаптаций, возможной пиротой поведенческого репертуара и степенью пищевой специализации хищников.

Комплексы адаптаций к взаимодействию с добычей часто оказываются удивительно сходными у представителей не только разных классов, но и разных ветвей животного царства. Используя примеры из первого раздела данной главы, отметим, что охотничье поведение стрекоз имеет много общего со способами добывания пищи у многих хищных птиц. Также как соколы или совы, стрекозы схватывают насекомых не челюстями, а ногами. Способы нападения на добычу тоже имеют у этих животных прямые аналогии.

Так, процесс охоты илгоногой совы *Ninox scutulata* чрезвычайно напоминает охоту стрекоз *Libellula* и *Sympetrum*, описанную в предыдущем разделе. Вот как это происходит у сов.

«Выбрав высокое дерево, птица присаживается на его вершину или выступающий сухой сук. Однако долго она здесь не остается и в следующий миг ныряет в гущу кроп, проносится словно ястреб, постигающий жертву, между деревьями, после чего с бабочкой в когтях деловито усаживается на ближайшее высокое дерево. Если ею были пойманы крупный бражник или артемида, то здесь же на дереве она обрывает у них крылья, а тушку съедает, либо, переложив из лап в клюв, доставляет птенцам» (Пукинский, 1977).

Читатель вправе задаться вопросом, почему бы и не поместить это сопоставление в первый раздел главы. Дело в том, что в данном разделе мы не связаны необходимостью сравнивать поведение только сов, стрекоз и кошек. Охотничье поведение сокола-сапсана, при всей своей виртуозной сложности, также во многом сходно с охотой стрекозы-«жоромысла». Пианка называет охотничье поведение сапсана своим любимым примером тактики хищника и описывает его следующим образом (Пианка, 1981):

«Сапсаны обладают чрезвычайно острым зрением. Охотящиеся особи поднимаются высоко в небо и парят над землей. Когда в поле зрения сокола оказывается летящая ниже жертва, сапсан складывает крылья и камнем падает вниз. Чтобы сделать свою «засаду» невидимой, сокол нередко подлетает к добыче так, чтобы оказаться против солнца. Измерения показали, что падающий сокол развивает скорость выше 300 км/час (около 100 м в секунду!). Большинство жертв погибает мгновенно от внезапного удара когтей сокола. Крупным жертвам он даст упасть на землю и съедает их там, а мелких может унести».

Таким образом, сходный набор морфологических и поведенческих адаптаций формирует профессионалов одного полета, почти в буквальном смысле этих слов.

Пищевые спектры и специализация поведения. О том, насколько выражены черты специализации в поведении хищника легче всего судить по его пищевому спектру. Во многих случаях разнообразный набор объектов добычи говорит сам за себя, помогая представить, насколько гибкими должны быть поведенческие стратегии хищника.

Так, пустельга (маленький сокол) в озерных степях Западной Сибири включает в свой рацион 32 вида добычи, среди которых степная пеструшка, несколько видов полевок и мышей, суслик, полевой жаворонок, желтая трясогузка, полевой воробей, лесной конек, перепел, а также насекомые — крупные саранчовые, жуки и стрекозы (Данилов, 1976). Филин обыкновенный *Bubo bubo* в одной и той же местности — полупустынях Прикаспия — охотится на песчанок, слепушонков, полевок, тушканчиков, сусликов, зайцев, домашних мышей, хомяков, ушастых ежей, а также птиц 15 видов, среди которых утки, кулики и другие (Миронов, 1949). Рыбный филин *Ketupa blackstoni*, гнездящийся по берегам рек, поедает не только рыб разных видов (щука, чебак, ленок, налим, гольян), но также лягушек, жаб, углозубов и раков; рыбные филины, обитающие в Индии и Пакистане добавляют к своему рациону крупных насекомых, грызунов и птиц — размером до фазана (Пукинский, 1977).

У многих, казалось бы, специализированных хищников комплекс морфофизиологических и поведенческих адаптаций связан с основной частью их спектра добычи. Однако при этом они, по мере необходимости, включают в свой дополнительный рацион столь разнообразную живую пищу, что это, несомненно, требует богатства поведенческого репертуара.

Например, белый медведь хищник, специализирующийся главным образом на тюленях и китообразных. Главная его пища – арктические тюлени, обитающие во льдах – нерпа, морские зайцы (лахтаки), реже хохлачи и гренландские тюлени, еще реже – совсем крупные звери, такие как моржи, белухи и нарвалы. В поисках тюленей белый медведь обследует трещины во льдах, края полыней и разводий. Он долго и искусно подкрадывается к намеченной жертве, скрываясь за торосами и неровностями, распластавшись по льду и прикрывая лапой свой предательски черный нос. Подобравшись, зверь молниеносным броском настигает жертву и мощным ударом лапы разбивает ей череп. Осенью и зимой хищники ищут лунки, которые тюлени проделывают себе для дыхания, и часами могут дожидаться момента, когда тюлень появится у поверхности, а затем ударом лапы разбивают ему голову и подхватив зубами, протаскивают через лунку, как мешок, ломая жертве ребра. Казалось бы, и поведение и облик белого медведя изобличают в нем тюленеубийцу. Однако, в дополнение к этой добыче, медведи могут ловить в море морских птиц (гаг, кайр, морянок), подплывая к птичьей стае под водой, в прибрежной тундре охотиться за такой мелочью как лемминги, разорять гнезда чашек и подбирать птенцов – и наоборот, хотя и крайне редко, но успешно нападать на таких крупных наземных животных как овцебыки (Кипчинский, 1974).

Если расположить истинных хищников в ряд от самых узких специалистов, обладающих специфическими приспособлениями к поимке определенной добычи, до специалистов «широкого профиля», то, вероятно, следует признать, что наименее специализированными хищниками, доставляющими, вследствие своего «непрофессионализма» наиболее продолжительные мучения своим жертвам, являются шимпанзе. Как уже упоминалось в первой главе, в рационе этих зверей мясо свежеебитых животных играет гораздо более значительную роль, чем это считалось ранее. К настоящему времени выявлены различные «культуры» шимпанзе, соответствующие нескольким относительно замкнутым популяциям, в жизни которых по-разному проявляется сочетание активной групповой или одиночной охоты, сбора падали, а также разных способов добывания пищи с использованием орудий. В современных работах в таблицах способов использования различных орудий присутствуют 65 позиций, из них более половины связано с добыванием пищи с помощью веток (разные варианты накалывания, выуживания, метания в жертву), листьев (использование как контейнеров) и камней (метание, удары по раковине, папирию или скорлупе) – (Stanford, 1999; Whiten et al., 1999). Умерщвление круп-

ной добычи все же происходит с помощью зубов и когтей, и описание этого процесса (Гудолл, 1992) производит весьма тягостное впечатление:

«Шимпанзе убивают жертву, а) кусая ее в голову или шею; б) с размаху ударяя ее головой о ветви, камни или землю; в) потроша ее или; г) просто держа в руках и отрывая куски мяса (или целые конечности) пока жертва не испустит дух. Если несколько шимпанзе завладевают небольшим животным, они могут буквально разорвать его на части уже в первые секунды после поимки. Мелкая добыча – маленькие детеныши гверцы, детеныши павианов и полосатые поросята чаще всего погибают в процессе их поедания. Поскольку у этих жертв обычно в первую очередь съедают мозг, смерть наступает быстро.

С такой добычей как взрослая обезьяна или крупный поросенок, справиться сложнее. У шимпанзе нет таких зубов, как у хищников, и им часто трудно бывает разорвать шкуру жертвы. Однако удары о стволы деревьев или о камни в сочетании с попытками оторвать (а иногда и поломать) конечности обычно приводят к тому, что крупная жертва через 5–10 минут после поимки лишается подвижности, хотя смерть может наступить позже.

.... Одну жертву Жомео и его брат Шерри ударили оземь, топтали ногами и кусали почти что 10 минут, пока она наконец не испустила дух. В другой раз Жомео, быстро обездвигив пойманную им взрослую гверцу, поедал ее на протяжении 47 минут, прежде, чем наступила смерть».

Отметим, что не только самые ближайшие родственники человека, но и многие другие виды, принадлежащие к подотряду высших приматов могут рассматриваться как активные, хотя и неспециализированные, охотники. Так, павианы убивают и поедают детенышей мелких антилоп и кустарниковых свиней, ловят плодоядных летучих мышей, крыс, птиц, ящериц, лягушек. Мартышки охотятся на ящериц, крабов, птиц, зайцев и даже на полуобезьян – галаго. Капуцины также охотятся на мелких животных, причем особого искусства они достигли в ловле древесных лягушек. Они стучат рукой по стволу и тут же прикладывают ухо. Заслышав шорох в щели, расширяют ее зубами и руками. Затем просовывают руку, хватают квакшу, трут о ствол, вытирая слизь, и поедают. Яванские макаки известны использованием камней для охоты на крабов. «Страшными» хищниками, относительно своих размеров, выглядят и самые малень-

кие представители подотряда, они же самые мелкие обезьяны на Земле – ирунки (карликовые ирунки в длину бывают не более 8 см, размеры разных видов этой группы – от мыши до белки). Наряду с фруктами и ягодами, в их рационе существенную, а иногда и главную роль играют насекомые, мелкие ящерицы и грызуны, а также недавно вылупившиеся птенцы (Фридман, 1985). В главе 1 был описан эксперимент по исследованию распознавания образа добычи у тамаринов (это один из родов ирунковых). Убийство же птенца этими пушистыми, с кисточками на ушах, «номиками» влажных лесов Амазонки с технической стороны мало чем отличается от жестокого процесса охоты у гоминоидов.

Разнообразие добычи и способность к обучению. Интуитивно ясно, что хищник, который потребляет разнообразную добычу, должен обладать более гибким поведением и выраженной способностью к обучению и накоплению опыта. Для того, чтобы непосредственно ответить на этот вопрос, необходимо исследовать хищников близких видов, которые различались бы по своим пищевым спектрам и (или) по сложности задач, предоставляемых им средой обитания. Экспериментальных работ в этом русле пока совсем немного.

Так например, исследование близких видов колюшек показало, что те из них, которые обитают в пелагиали, в открытых водах, проявляют в более «короткую память» при решении простых задач, когда требуется установить соответствие между визуальными стимулами и локализацией приманки: к примеру, запомнить, что несмотря на периодические перестановки кормушек, корм надо искать в синем, а не в желтом контейнере.

Обитатели же прибрежных зарослей, имеющие дело с более сложной средой и более разнообразной добычей, обучаются быстрее и дольше помнят выученные стимулы (Mackney, Hughes, 1995). Даже разные популяции одного вида (трехиглой колюшки) существенно различаются по скорости формирования связей между предъявляемыми стимулами. Рыбки из популяций, населяющих биотопы, в которых больше водорослей и камней, быстрее выучиваются решать пространственные задачи, если незнакомые для них визуальные указатели (цветные фишки) сочетаются с привычными для их образа жизни ориентирами (искусственными растениями). Особи из популяций, взятых в более открытых и обедненных ориентирами биотопов, равнодушны к таким «подсказкам» и в целом учатся медленнее (Girvan, Braithwaite, 1998). Примерно такие же результаты были получены для двух близких видов хищных крабов, один из которых имел широкий пищевой спектр, а другой специализировался на одном виде добычи (Micheli, 1997).

Как уже отмечалось, пока еще очень мало примеров экспериментальных работ в сравнительном аспекте, которые помогли бы найти соответствие между разнообразием «заданий», выполняемых хищниками в естественных условиях и их способностью накапливать индивидуальный опыт. В этой перспективной области экспериментальной экологии открывается значительный простор для будущих исследований.

3.3.2. Ансамбли потребителей

Долго они щупали бока одному из себя.

Н.Г. Чернышевский. Что делать

В этом разделе я предлагаю читателю рассмотреть этологические проблемы специализации хищников как бы с точки зрения добычи, от объекта к субъекту, воссоздавая для каждого объекта ансамбль потребителей. Такой подход, как мне кажется, может принести будущим исследователям много интересных результатов. Вероятно, каждая жертва могла бы многое «рассказать» о способах поимки себя, то есть о том, насколько умело подходят к ней те или иные виды хищников, в зависимости от степени их морфологической и (или) поведенческой специализации с одной стороны и от степени защиты добычи – с другой.

Например, облачась в раковину двустворчатого моллюска, можно пронаблюдать по отношению к себе, вероятно, все возможные стратегии в этом ряду: использование орудий для разбивания раковины; специфические манипуляции с раковиной – от сбрасывания ее с высоты на камни до применения различных способов вскрытия; наконец, случайное и малоэффективное доставание моллюска с помощью «рубой силы» (расплющивание, раздавливание раковины). Каждая из этих стратегий включает несколько градаций. Примерно такой же ряд можно выстроить для некоторых других видов добычи. В качестве основного фактора, связанного с эффективностью охотничьего поведения, здесь будет выступать «время обработки» (см. главу 2, раздел 2.1).

Для стратегий, связанных со специфическими способами обработки пищевой единицы, остается неясным, какую относительную роль играют врожденные и приобретенные компоненты поведения. Сложные поведенческие комплексы требуют в каждом случае отдельного исследования.

Хищники и ракушки. Рассмотрим примеры, связанные с обработкой двустворчатых моллюсков. Один из самых удивительных примеров свя-

зан с каланами, или так называемыми морскими выдрами. Достав со дна раковину моллюска, они ложатся на спину и стучат раковиной о камень, находящийся на груди. Особенно удивительно то, что калан и ныряет за моллюском, держа камень в лапах и действуя им как геолог молотком, откалывает раковину от подводной скалы. Часто один и тот же камень используется несколько раз, калан плавает с ним, держа под мышкой или в складках кожи на груди. Такое орудие, весом до 3,5 килограммов, используется чтобы разбивать и раковины, и панцири крабов, и оболочку крупных морских ежей (Дежкин, Мараков, 1968; Смирин, Смирин, 1991).

У куликов-сорок, питающихся мидиями, выявлено два стереотипа поедания моллюска. При одном птица сильно ударяют клювом по тонкому участку раковины, которую для этого переносит с камней на подходящий для этого участок плотного песка. При втором способе птица разрезает моллюска клювом через приоткрытые створки, причем моллюск остается прикрепленным к камням и покрытым морской водой. Каждая птица пользуется только каким-либо одним способом. Молодые птицы сопровождают родителей на мидиевые банки и постепенно перенимают их способ, которым затем исключительно и пользуются. Разные мидиевые банки различаются по тому, удобно ли на них применять разбивание или разрезание, и кулики-сороки выбирают те области, которые больше подходят для освоенного ими метода. Казалось бы, при этом создается основа для изоляции между разбивающими и разрезающими мидии птицами, однако этого не происходит, так как помимо мидий, кулики употребляют в пищу много других объектов (Norton-Griffits, 1969).

Вороны, грифы-бородачи и стервятники бросают на камни раковины моллюсков, а также яйца и кости, чтобы их расколоть. Певчий дрозд берет в клюв улитку и начинает колотить ею по камню как по наковальне. Как видим, все эти примеры объединяют представителей разных классов животных вокруг раковин моллюсков, которые они обрабатывают с большей или меньшей изощренностью.

Диета из ногохвосток. Еще один объект охоты мог бы поведать о двух основных путях решения проблемы поиска себя: от применения комплекса морфологических адаптаций и узкой специализации до переключения внимания хищника, за счет его гибкого поведения. Речь идет о драматических сценах охоты, разыгрываемых под листьями и травинками. В качестве объектов охоты выступают ногохвостки (*Collembola*) — еле заметные глазу насекомые, с мягкими покровами, лишённые крыльев, но зато способные далеко прыгать с помощью специального органа, так называемой прыгательной вилки. Это прекрасный источник питания для мелких муравьев. Однако даже в местах с высокой плотностью коллем-

бол не слишком высока вероятность найти особь, утратившую подвижность, например, перелетевшую или погибшую. Поймать же этих насекомых нелегко.

Среди муравьев трибы *Dac tine*, насчитывающей 24 рода и 250 видов, есть специализированные охотники на ногохвосток. Это наиболее молодые виды таксона, в пределах которого наблюдался переход от сравнительно крупных охотников на различных насекомых, действующих на открытой поверхности почвы, к скрытоживущим, мелким, узкоспециализированным видам. У всех дацетин мандибулы (челюсти) действуют по принципу широко раскрывающейся и захлопывающейся ловушки (рис. 8). Но открытоживущие виды ловят всех животных подходящего размера, никого специально не выслеживая, а их челюсти-капканы длиннее их собственной головы. Захват челюстей настолько силен, что имеющееся у этих видов жало при поимке добычи не используется.

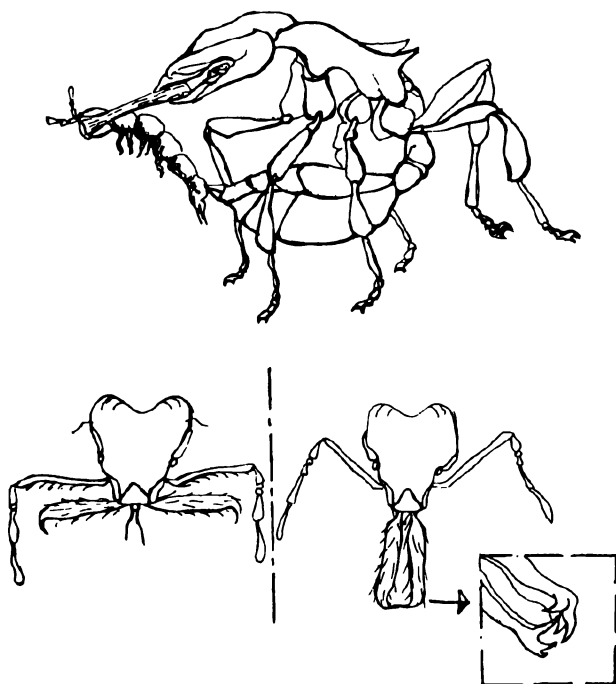


Рис. 8. Так выглядит охота муравья-специалиста на ногохвостку (пояснения в тексте)

У «специалистов» мандибулы укорочены, как бы подогнаны по размерам и форме коллембол, а на лобных долях головы у них есть длинные щетинки. Заметив ногохвостку, такой муравей подкрадывается к ней, двигаясь очень медленно и осторожно, вплоть до соприкосновения кончиков щетинок с телом добычи, затем он отводит назад антенны (усики), широко (у некоторых видов до 180°) разводит челюсти и защелкивает их на ногохвостке, добывая сопротивляющуюся жертву с помощью жала. Впервые этот феномен был описан почти полвека назад (Brown, Wilson, 1959). С тех пор появилось немало работ, посвященных разным видам муравьев-охотников на ногохвосток, в которых описаны интересные варианты морфологических и сопутствующих им поведенческих приспособлений (Holldobler, Wilson, 1990). Однако до настоящего времени считалось, что среди муравьев только специально «оборудованные» виды могут ловить коллембол, удел остальных — лишь подбирать редко встречающихся неподвижных особей.

В нашей исследовательской группе С.Н. Пантелеева (1999) в специальных полевых экспериментах выявила способность одного из массовых и широко распространенных видов рода Мирмика — *Myrmica rubra*, активно охотится на ногохвосток. Ранее считалось, что эти муравьи, как и другие мелкие виды, охотно подбирают коллембол в периоды их массовой линьки или гибели, но не способны их поймать. Действительно, если наблюдать контакт этих насекомых в лаборатории, на ровном субстрате, то можно видеть, что они даже и не реагируют на присутствие друг друга. Однако все меняется, если условия приблизить к естественным, то есть «организовать» встречу в лесной подстилке. Для того, чтобы сделать наблюдения возможными, мы имитировали подстилку, нарезав полоски из прозрачного пластика. Эксперимент был устроен по типу «кафетерия», то есть муравьям в естественных условиях предлагали контейнеры с возможной добычей вблизи их гнезд. Муравьи оказались способными быстро оценивать обстановку, при которой частицы подстилки, служащие местом обитания ногохвосток, в то же время играют роль ловушек, из которых жертвам невозможно далеко прыгнуть. Фуражиры, обнаружив в контейнере ногохвосток, принимали позу, очень похожую на позу лисы, бросающейся на мышь, и схватывали добычу, а если сразу поймать ее не получалось, бросались еще раз. Для умерщвления жертвы они пускали в ход жало. Унеся добычу в гнездо, муравьи приходили в контейнер по несколько раз в день, продолжая охоту.

Сравнение поведения мирмик в местообитаниях с высокой и с низкой плотностью коллембол показало, что в первых гораздо больший процент активных фуражиров проявляет интерес к контейнерам с ногох-

востками. Это совпадает с максимальной долей, занимаемой коллемболами в естественном пищевом спектре мирмик. Более детальные наблюдения показали, что мирмики способны перемещаться всей семьей вслед за «пищевыми пятнами» — это могут быть места с временно высокой плотностью ногохвосток, мелких жуков, многоножек. Муравьи переключают внимание то на один, то на другой вид добычи, и в семье выделяются группы охотников, которые по ним специализируются. Естественно, в этом процессе задействованы врожденные стереотипы поведения и охотничьи позы, но они не являются узко специализированными к определенному виду добычи. Из положения «мышкующей лисы» можно поймать и другое насекомое, не только ногохвостку. Основную роль здесь играет переключение внимания, причем в данном случае речь идет о «внимании» в целом семьи общественных насекомых, которая может принять «решение» о миграции в более выгодное пищевое пятно.

Можно предположить, что сходная картина хищничества по отношению к коллемболам существует и у другого семейства насекомых, большинство видов которого являются хищниками — Carabidae (жужелицы). По крайней мере известно, что некоторые виды жужелиц специализированы к питанию почти исключительно ногохвостками, а у многих видов с широкими пищевыми спектрами эти насекомые играют существенную роль в питании (Сергеева, 1992; Lövei, Sunderland, 1996). Кроме того, предварительные эксперименты нашей исследовательской группы показали, что эффективными хищниками по отношению к ногохвосткам являются коротконадкрылые жуки — стафилиниды. Несомненно, более пристальное изучение коллембол как объекта хищничества с этологической точки зрения выявит один из самых интересных в природе ансамблей потребителей: от тех, кто точно знает правила поведения при поедании пищи, снабженной прыгательной вилкой, до дилетантов, случайно посетивших пир плоти ногохвосток.

3.3.3. Синдром-гипотеза и дятлы

На свете лучше птички ничего нет.

Ф. М. Достоевский. Идиот

В заключение данного раздела рассмотрим вопрос о том, насколько жесткие ограничения в поведении накладывает комплекс морфологических адаптаций, иными словами, насколько широкую область применения имеет синдром-гипотеза.

В этом плане интересным примером является семейство дятловых (Picidae). С одной стороны, как известно, дятлы – это птицы со столь ярко выраженными анатомическими приспособлениями к древесному образу жизни, что, казалось бы, канал для поведенческих реакций тоже определен весьма узкий. Это семейство считается одним из самых специализированных в классе птиц (Ильичев, 1973; Познанин, 1978). С другой стороны, не только разные виды этого семейства различаются по поведенческим стереотипам, но и у отдельных видов можно обнаружить значительную широту поведенческого репертуара. Более подробный анализ морфологических и поведенческих особенностей представителей этого семейства позволит увидеть, насколько широкими могут быть поведенческие репертуары, «в обход», казалось бы, совсем узких морфофизиологических адаптаций.

Семейство дятловых насчитывает более 200 видов и состоит из мелких и средней величины птиц: самые мелкие виды немногим крупнее воробья, а самые крупные по размерам приближаются к вороне. Большинство видов в той или иной мере связаны с добыванием пищи путем долбления коры деревьев и кустарников, однако есть исключения. Например, земляной дятел *Geocolaptes olivaceus*, обитающий в Южной Африке, не долбит деревьев, а прорывает ходы в обрывистых берегах рек и других подходящих для рытья местах. Он роет извилистые ходы как для добывания пищи, так и для устройства гнезда. По земле эта птица передвигается прыжками и собирает различных беспозвоночных на поверхности почвы, а также роясь в земле.

Большинство же видов семейства дятловых так или иначе связаны с корой, сучьями и стволами. Благодаря крупному долотообразному клюву, дятлы могут путем долбления доставать насекомых и их личинок из-под коры и из древесины, пить сок деревьев, устраивать глубокие дупла. Язык у дятлов очень длинный, а слюнные железы гипертрофированы. Концевая часть языка заострена и имеет по краям направленные назад зубчики. Язык дятла действует как липкий прут, к которому легко прилипают муравьи и их коконы, или как крючок, при помощи которого насекомые и их личинки извлекаются из узких извилистых ходов в древесине. Ноздри этих птиц прикрыты жесткими, обращенными вперед волосковидными перьями, напоминающими щетинки. Эта особенность предохраняет дыхательные пути птицы от попадания в них мелкой стружки и пыли. Благодаря сильным коротким ногам, 2 пальца которых направлены вперед, а 2 назад (исключением является трехпалый дятел), цепким круто загнутым когтям, твердым и очень упругим хвостовым перьям, являющимся опорой при лазании, дятлы могут легко передвигаться

по стволу (здесь также есть исключения – так, у крупного пампасного дятла *Colaptes agricola* хвост мягкий, поэтому птица садится на ветки горизонтально и лазает по стволу лишь изредка).

«Ярким представителем» семейства считается большой пестрый дятел *Dendrocopos major* L. Этот вид большую часть года, а именно осень и зиму, питается семенами сосны или ели, а также желудями и орехами. В эти периоды жизни птица производит впечатление узкого специалиста по обработке шишек. Шишки дятел срывает с хвойных деревьев и летит с ними к так называемой «кузнице» – щели дерева или специально выдолбленном углублении, в котором он зажимает шишку. Под «кузницей» иногда скапливаются тысячи обработанных дятлом шишек. Летом жизнь дятла меняется: он переходит к питанию насекомыми, живущими под корой – короедами, личинками златок, усачей и др. Нужно отметить, что дятлы, зимующие в лиственных лесах и степных посадках, где шишек нет, и зимой также питаются насекомыми, доставая их из-под коры. Поиск насекомых птица ведет, начиная с основания дерева и прыжками передвигается вверх, внимательно осматривая каждую щель или неровность коры на стволе и крупных боковых сучьях. Обнаружив живущих под корой насекомых, дятел сильными ударами клюва разбивает кору или продельывает в ней воронку, обнажая ходы насекомых, а липким длинным языком птица извлекает из-под коры личинок и взрослых насекомых. При выкармливании птенцов дятел опять меняет стереотип поведения, переключаясь с насекомых-подкорников на открыто живущих: майских хрущей, долгоносиков, гусениц различных бабочек, личинок пилильщиков. Кроме того, в период начала сокодвижения у берез дятел делает клвовом на стволах и на ветвях деревьев ряды пробоин в коре и, когда появится сок, поочередно прикладывает клюв к каждому отверстию и пьет. Таким образом, производя впечатление «узкого специалиста», этот вид совмещает несколько «профессий», каждая из которых обеспечена весьма сложным стереотипом поведения.

У разных представителей семейства есть свои особенности трофического поведения. Так, особи красноголового дятла *Melanerpes erythrocephalus*, объединяясь в стайки, поедают в огромных количествах ягоды и фрукты, опустошают хлебные поля, выпивают птичьи яйца в гнездах, а также способны охотиться за пролетающими насекомыми, бросаясь на них с ветвей с расстояния до 6 метров и совершая пируэты в воздухе, на что неспособны большинство представителей этого семейства. В то же время этот вид обладает и типичными адаптациями дятловых, что позволяет ему, в частности, выдалбливать дупла в деревьях для гнезда.

Желтоклювый дятел-сосун *Sphyrapicus varius* в отличие от других дятлов, не обладает специфическим строением языка и не может доставать насекомых из-под коры деревьев. Но длинный язык этим птицам не нужен, так как они питаются почти исключительно соками деревьев. Обитают птицы этого вида в лесах Центральной и Северной Америки. Каждая семья сосунов (самец, самка и 2–5 молодых птиц) занимает свой собственный «садик», состоящий из нескольких десятков деревьев (берез, кленов). Добывая сок, они выбивают до 1000 ямок на стволе каждого дерева, а помимо сока, ловят и поедают насекомых, выходящих около ямок.

Многие виды дятлов так или иначе связаны в своем питании с муравьями. Этот «союз» особенно тесен у рыжего дятла *Micropternus brachyurus*, населяющего Индостан, Цейлон, Индокитай, южные провинции Китая. Дятлы селятся в кронах деревьев, непосредственно в гнездах древесных муравьев рода *Crematogaster*, сооружения которых похожи на осиные гнезда и отличаются значительной прочностью. В стенке этого сооружения самка рыжего дятла проделывает отверстие и откладывает гнезда непосредственно в муравейнике. Насиживающая самка кормится самими муравьями и их куколками, и в рационе подросших птенцов большую часть составляют муравьи этого рода, а также другие виды муравьев, которых дятлы собирают на стволах и ветвях. Менее экзотический зеленый дятел *Picus viridis*, обитающий в Европе, в Передней Азии и на Кавказе, в огромных количествах поедает муравьев, их личинки и куколки, и прорывает длинные ходы в муравейниках. Малый пестрый дятел, черный дятел желна и некоторые другие виды в большом количестве поедают муравьев-древоточцев, доставая их из-под коры и из полостей деревьев. Интересно отметить, что, по наблюдениям К.Н. Благодосклонова (1972), дятлы могут использовать тлей, являющихся симбионтами муравьев, для выкармливания птенцов. В условиях высокой численности тлей дятел протаскивает лист между створками клюва, тли собираются комком сбоку клюва и скормливаются птенцам.

Одними из самых узко специализированных хищников среди дятлов являются зеленый и седоголовый дятлы, в пище которых преобладают муравьи и их личинки и коконы, и особенно вертишейки, которые питаются почти исключительно муравьями. Эти виды имеют особенно длинный и подвижный язык, с помощью которых они могут доставать муравьев из ходов муравейника. У зеленого дятла язык может выдвигаться на расстояние, превышающее в 4 раза, а у вертишейки в 5 раз длину их клюва. Столь значительная подвижность языка обусловлена особым строением его мускулатуры и очень длинными подвижными подязычными костями, которые способны выдвигать и втягивать язык. Эти кости сво-

бодно скользят внутри специальных влагалищ, располагающихся под кожей вокруг всего черепа и своими концами уходят глубоко в правую ноздрю. Для дыхания служит лишь левое носовое отверстие.

Вертишейка (*Jynx torquilla L.*) своеобразная золушка среди дятлов. Она невзрачна и внешне мало напоминает своих родственников, да к тому же, неуклюжа и малоподвижна. На земле она передвигается неловкими прыжками, взлетев в воздух, торопится сесть на дерево, а когда сядет беспрестанно вертит головой, за что и получила свое название. Имеет небольшой слабый клюв, мягкие рулевые перья и не может долбить кору и древесину и лазать, как все дятлы, по стволам и гнездится в чужих дуплах. От «феи эволюции» ей достался лишь удивительный язык и комплекс поведенческих адаптаций, включающий необычайно высокую агрессивность и умение шипеть по-змеиному, отчаянно вертя головой так, что клюв бывает направлен то вперед, то назад.

Этот пример по-своему трогательной, «недоспециализированной» птички, лишний раз заставляет задуматься о закономерностях специализации и выбора стратегий.

3.4. ШКОЛА ХИЩНИКОВ

Обыкновенно волчхи приучают своих детей к охоте, давая им поиграть с добычей.

А.И. Чехов. Белолобый

Сложные стереотипы поведения хищников, как и любые модели поведения животных, основаны на процессе созревания врожденных стереотипов поведения, в сочетании с приобретением индивидуального и социального опыта; последний может включать как родительское обучение, так и подражание другим членам сообщества (Резникова, 2000). Как отмечалось выше, поведение неспециализированных хищников, способных переключаться на разные виды добычи, несомненно, гораздо более гибкое, чем у специалистов. Преобладание в поведении хищника элементов врожденного, индивидуально приобретенного или социально обусловленного поведения определяется длительностью и особенностями онтогенеза, а также, в значительной мере, экологическими особенностями, в том числе, шириной спектра питания.

Рассмотрим различные варианты преобладания тех или иных форм поведения у разных видов и возможные причины и последствия таких поведенческих стратегий.

3.4.1. Прирожденные хищники

Учатся ли муравьи? Конечно, да: у них можно выработать условные рефлексы, это общезвестно. Но я думал о чем-то совершенно ином. Не о тех знаниях, которые они наследуют от своих предков, нет. О том, совершают ли муравьи такие действия, которыми их не могли обучить родители и которые они тем не менее могут выполнить без всякого обучения!

*Станислав Лем. Формула Лимфатера
(перевод с польского В. Ковалевского)*

Огромное количество видов хищников, даже если они обладают комплексным охотничьим поведением, с первых дней своей жизни должны рассчитывать только на собственные силы и на приобретение индивидуального опыта. Родительский опыт присутствует только в виде доставшихся этим сиротам в наследство врожденных стереотипов поведения, которые во многих случаях требуют либо физиологического созревания, либо дополнительной шлифовки, либо и того и другого (Резникова, 2000). Среди животных со сложным поведением таковы одиночные виды членистоногих, головоногие моллюски, рептилии, земноводные, пресмыкающиеся, одиночные виды рыб, а также некоторые птицы и млекопитающие.

Многие из перечисленных животных располагают достаточно длительным временем для накопления жизненного опыта. Например, крокодилы могут жить до 80 и даже 100 лет, из которых только первые два месяца они общаются с матерью.

Рассмотрим в качестве примеров несколько таксономических групп, почти целиком состоящих из «прирожденных» хищников.

Первыми в этом ряду будут две группы беспозвоночных животных, представляющих, на мой взгляд, особенный интерес для исследователей. Дело в том, что роль индивидуального опыта в формировании поведения долгое время рассматривалась главным образом на примерах позвоночных животных. Привлечению внимания к когнитивным возможностям беспозвоночных послужили в 40-х – 50-х годах работы известных этологов Н. Тинбергена и У. Торпа, посвященные одиночным перепончатокрылым. Экспериментальное изучение поиска обходных путей у роющей осы аммофилы (Thorpe, 1950), дало возможность сравнить это насекомое по уровню развития интеллекта с собакой (Резникова, 2000). Тем не менее, исследований в этой области до сих пор немного, и в целом

пока крайне недостаточно изучена роль индивидуального опыта в формировании общей картины поведения у беспозвоночных, в частности, хищных, активность которых особенно заметна.

В этом плане, помимо насекомых, представляются перспективными для исследования отряд пауков и класс головоногих моллюсков. Обе эти группы состоят практически целиком из истинных хищников, с весьма длительным онтогенезом и богатыми возможностями для приобретения и совершенствования индивидуального опыта.

Пауки. Отряд пауков насчитывает более 20000 видов. Это прожорливые хищники с разнообразными способами ловли добычи. Они прекрасно «оборудованы» для целей обнаружения и схватывания жертвы. Важные особенности пауков – превращение брюшка в подобие «паутинной фабрики» с помощью паутинных желез, расположенных на нижней его части, а также наличие ядовитых желез, открывающихся на когтевидных члениках хелицер. Трудно представить более совершенный способ умерщвления добычи, попавшей в паутину, чем впрыскивание яда хелицерами. Ведь иначе схватки с добычей, бьющейся в тенетах, очень быстро проводили бы последние в негодность (Ланге, 1969).

Важную роль в сложной жизни пауков играют развитые органы чувств. С помощью специфических осязательных волосков – трихоботрий – они ощущают самые незначительные колебания воздуха, например, от пролетающей мухи. Органами обоняния служат тарзальные органы на лапках передних ног, и лировидные органы, имеющиеся в большом количестве на туловище и придатках. Зрение несовершенно у тенетных форм, зато у пауков-скакунов сем. Salticidae именно глаза обеспечивают основной успех в поимке добычи. Их длиннофокусные главные глаза устроены по принципу фотокамеры с телеобъективом. Они могут двигаться при помощи специальных мышц, и паук следит глазами за добычей, что является редкостным явлением среди наземных членистоногих. Три пары дополнительных глаз действуют как единый аппарат с основными, благодаря чему скакун видит муху в деталях на расстоянии до 8 см, а с расстояния 25 см замечает ее приближение сзади и поворачивается к ней так, что она попадает в поле зрения передних глаз. Хорошее зрение помогает скакунам передвигаться в травостое, ловко прыгая с листка на листок (Komiya et al., 1988).

Способы поимки добычи, как и сами объекты, весьма разнообразны у пауков. Бродячие формы подкарауливают добычу, крадутся к ней и наступают одним или несколькими прыжками. В охотничьем поведении пауков важную роль играет использование паутины. Нередко и у бродячих пауков добыча опутывается паутинными нитями. Тенетники

же, ведущие оседлую жизнь, почти всегда делают те или иные ловчие устройства из паутины, от простых сигнальных нитей, протянутых до устья логовища, где сидит паук, до сложных ловчих сетей (см. также описание экспериментов в разделе 2.2 главы 2). Объектами питания служат в основном различные насекомые; кроме того, некоторые пауки затаскивают в норку и поедают дождевых червей и улиток. Есть пауки, специализирующиеся в выборе добычи, охотящиеся только на муравьев или на пауков других видов. Водяной паук *Argyroneta* охотится за личинками водных насекомых, рачками, мальками рыб. Амфибиотические пауки, бегающие по воде, вылавливают небольших рыбок, головастиков и личинок насекомых. Громадные тропические пауки-птицеяды при случае убивают и съедают небольших птиц, хотя в основном питаются насекомыми. Бразильский птицеяд *Grammostola* питается молодыми змеями и уничтожает их в большом количестве.

В последние годы появились экспериментальные исследования, посвященные способностям пауков к обучению и накоплению индивидуального опыта. Так, было показано, что пауки-волки способны запоминать путь к местам, богатым добычей и возвращаться к ним, а также ассоциировать химические и визуальные метки, связанные с появлением добычи и хищников (Seyfarth et al., 1982; Punzo, 1997). Пауки-скакуны продемонстрировали хорошие способности к ассоциативному обучению в лабиринтах, в которых цветные фишки указывали на локализацию добычи (Popson, 1999).

По всей вероятности, на ранних стадиях своего развития (в течение первых линек) пауки, как и огромное большинство беспозвоночных животных, находятся почти в полной зависимости от врожденных стереотипов поведения, и лишь взрослые особи начинают шлифовать свой поведенческий репертуар за счет обучения. Это показали, в частности, более чем 20-летние исследования Д. Морса на пауках-бокоходах (или пауках-крабах) рода *Misumena*. Эти мелкие (до 10 мм) паучки, окрашенные в тон цветков, на которых они ловят добычу, являются подстерегающими хищниками; паутину они используют только на стадии постройки гнезда и расселения молоди. Морс изучал поведение бокоходов на цветущих растениях золотарника, где массовой их добычей являются мушки-толкунчики сем. Empididae. Потенциальную добычу можно найти лишь на открытых цветах. В естественных условиях паучки выходят из гнезд, прикрепленных к листьям, и должны отыскивать подходящие пищевые пятна самостоятельно. Взрослые самки способны оценивать возможную плотность добычи на разных цветках и быстро покидают неперспективные для них места охоты (Morse, 1979).

Для того, чтобы выяснить, какую роль играет обучение при выборе паучками подходящего для охоты субстрата, исследователь проводил полевые эксперименты (Morse, 2000). Он собирал паутинные гнезда, из которых должны были выйти бокоходы, содержал их в лаборатории до первой линьки и метил цветными метками. Затем три группы по 18 особей помещались на разные субстраты: открытые цветки золотарника, зеленые бутоны и желтые бутоны. После получасовой экспозиции паучки помещались в лабораторию и выдерживались три дня без пищи на влажных кусочках губки, а затем опять помещались на те же субстраты. Серии опытов повторялись после второй линьки. Оказалось, что на ранних стадиях индивидуальный опыт влияет на поведение паучков, помогая им быстрее покидать неподходящие субстраты и, наоборот, задерживаться на подходящих, то есть на открытых цветах. Это влияние сохраняется и после линьки. Однако в целом автор оценивает вклад обучения на ранних этапах развития паучков как достаточно скромный. Остается пока неизвестным, на каком этапе роль опыта начинает существенно влиять на поведение взрослых самок и каковы механизмы оценки пищевых пятен у этих животных.

Недавно появилась первая для этой таксономической группы работа, в которой вклад индивидуального опыта в формирование поведенческого репертуара изучался с помощью Каспар-гаузер методики (Резникова, 2000), то есть путем сравнения животных, воспитанных в лабораторных и в естественных условиях (Carducci, Jakob, 2000). Авторы исследовали пять групп пауков-скакунов *Phidippus audax*: пойманных в естественной среде и выращенных с раннего возраста в лаборатории в разных условиях: в просторных и в тесных ёмкостях, в «обогащенной среде» (то есть в обществе цветных штырьков) и в «обедненной» (без штырьков). Поведение животных сравнивали с помощью трех тестов: исследовательское поведение в открытом поле; реакция на видеоизображение добычи (на лабораторную арену помещался портативный телевизор, на экране которого паук мог видеть движущихся сверчков в натуральную величину); поиск обходного пути в специальной лабораторной установке, когда животное не может достичь цели по прямой и должно рассчитать траекторию своего движения в обход.

Несмотря на то, что «природные» пауки перед тестированием 4 месяца содержались в лаборатории, они существенно отличались от остальных групп по уровню исследовательской активности, скорости реакции на добычу и скорости решения разных этапов задачи на поиск обходного пути. Были выявлены различия и между животными, воспитанными в разных лабораторных условиях, особенно в последнем тесте.

Все эти различия проявлялись уже на позднейших стадиях развития, то есть у взрослых пауков. В целом, авторы пришли к выводу о существенном вкладе индивидуального опыта в картину поведения пауков-скакунов, хотя механизмы формирования поведения у этих животных остаются пока неясными.

Головоногие моллюски по уровню централизации нервной системы и сложности поведения, уже давно считается вполне сравнимой с позвоночными животными, хотя современных работ, посвященных этим животным, очень мало. Рассмотрим наиболее активных хищников – кальмаров и осьминогов (Несис, 1985, 1997). Эта группа животных насчитывает около 1000 видов. Кальмар (под этим «собирательным образом» подразумевается около 500 видов) – один из самых быстрых и жестоких хищников мирового океана, заслуживший название «ненасытного кошмара моря».

Гигантские нервы приводят в действие мощные мышцы, расположенные в торпедообразной мантии кальмара, заставляя их то растягиваться то сокращаться. Они работают как насос, выбрасывая воду через воронку, которая обычно направлена так, что животное несется как бы «кормой» вперед. Кроме восьми «рук», у кальмаров имеется два особо длинных щупальца, каких нет ни у одного вида животных. У гигантского кальмара эти эластичные члены могут растягиваться до 10 метров, и мгновенно сокращаться настолько, что их не разглядеть среди остальных «рук». Концы этих живых канатов приплюснены и напоминают как бы раскрытые ладони. Щупальца снабжены укрепленными на ножках присосками и твердыми, усеянными частыми зубьями краями, а на «ладонях» присоски особенно многочисленны, да еще на некоторых «руках» имеются острые крючки.

Головоногие моллюски, прекрасно умеют манипулировать своими «руками». Например, самки осьминогов сплетают стебельки своих яиц в длинные гроздья и приклеивают их к потолку норы. Самки одного вида каракатиц, у которых яйца с двумя стебельками, надевают их на веточки мягкого коралла и стебельки связывают узелком, так что получается нечто похожее на кольцо на пальце. Координируются действия клубка щупалец большим мозгом головоногих, оснащенный несколькими автономными управляющими центрами. Во многих ситуациях, если применяется адекватная для животных методика, головоногие моллюски демонстрируют скорость ассоциативного обучения, сравнимую с таковой у крыс и собак (Резникова, 2000).

Головоногие прекрасно видят своих жертв и врагов; исследователей давно поражает и привлекает конвергенция в строении глаз у этих мол-

люсков и у позвоночных животных: и те и другие имеют роговицу, радужную оболочку, хрусталик и сетчатку, и различающаяся способность их глаз сопоставима с нашей. Глаза гигантского кальмара достигают размеров футбольного мяча.

Кальмары носятся по морям на всех широтах, от поверхности до глубины более трех тысяч метров. Быстро поворачивая воронку то в одну, то в другую сторону, кальмары снуют взад и вперед среди косяков сельди, макрели и других рыб, зачастую вырывая куски из тела то одной, то другой жертвы и набрасываясь на новых рыб, а также друг на друга. Роговые челюсти кальмара, имеющие форму перевернутого клюва попугая, у некоторых видов достигают размера человеческой головы и могут в считанные минуты разорвать в клочья гигантского тунца. Эти моллюски драчливы и склонны к каннибализму. Даже процесс спаривания у них, по свидетельству известного специалиста по головоногим моллюскам К.Н. Несиса (1997), похож на скоротечный воздушный бой, да при этом еще носит крайне жестокий характер: самец раздирает мантию самки своими острыми крючьями, как когтями, и размещает там сперматофоры.

Дальнейшая забота о потомстве сводится к тому, что самки тщательно приклеивают свои яйцевые кладки в узких щелях, например, под кораллами. Кальмарята, выклевнувшиеся из яиц, имеют свирепый вид, это точные копии своих родителей, размером с канцелярскую кнопку. Те из них, кому удастся уцелеть от посягательств других хищников, в том числе и головоногих, превращаются во взрослых особей самых разных размеров у разных видов – от 2,5 см до 18 метров, как это зафиксировано для самого крупного *Architeuthis dux*, весящего к тому же около 900 кг.

Характер других головоногих моллюсков не такой разбойничий, как у кальмаров, что проявляется на всех этапах – от отношения друг другу представителей разных полов до охотничьего поведения. Так, у каракатиц самец задолго до встречи с самкой выбирает лучший участок дна, охраняет его от других самцов, приманивает самку и, одевшись в самые броские цвета, красиво за ней ухаживает. У осьминогов самец специально демонстрирует самке самые разные части своего тела, чтобы она поняла, что он готов к важной службе и съесть его можно разве что после спаривания. Самки осьминогов, отложив яйца, ухаживают за ними, отгоняя хищников, вентилируя воду и ничем не питаясь, пока не выведутся маленькие осьминожки.

Однако и у этих животных материнская забота не длится далее выхода потомства из яиц, и становление головоногих как хищников происходит на основе генетически обусловленных реакций, которые шлифуются индивидуальным опытом.

Например, молодые каракатицы, впервые в жизни нападающие на рачка-мизиду, делают это совершенно также, как и взрослые, вытягивая свои длинные щупальца. Единственное отличие – сравнительно длинный промежуток времени (около 2 минут) между тем моментом, когда каракатица увидела мизиду, и началом нападения. Однако он сокращается до нескольких секунд при последующих попытках. При первых нападениях на добычу, животные не отступают от нее, даже если ее нельзя достать и лучше было бы переключиться на другой объект, в течение нескольких часов. В экспериментах молодые каракатицы шесть часов билась о стеклянную трубку, в которую была заключена недоступная им добыча, тогда как взрослые особи спустя час оставляли бесплодные попытки.

Крокодилы. Среди позвоночных животных представители отряда крокодилов – еще один пример прирожденных хищников, самостоятельно формирующих свое поведение. Общение с коллективом происходит у них лишь на самых ранних этапах жизни. Маленькие крокодилы, готовые выйти из яиц, синхронно издают квакающие звуки, что заставляет мать раскопать песок над кладкой и помочь выводку выбраться наружу. После этого она около двух месяцев проводит в тесном контакте со своим потомством, охраняя выводок от хищников, в том числе, других крокодилов. На этой стадии мать никак не может заняться их обучением на личном примере, так как взрослые крокодилы и едят взрослую – от рыб до антилоп и буйволов, а дети еще долго будут сидеть на диете из насекомых и других беспозвоночных, прежде чем перейдут к лягушкам и змеям, а там и к более крупной добыче. Для каждой диеты есть свои трудности – так, чтобы освободить зубы от остатков раковин и панцирей, надо полоскать пасть в воде. А чтобы справиться с крупным животным, таким как антилопа, его нужно схватить за морду и свернуть шею – или сбить с ног ударом хвоста (так поступают гребнистые крокодилы) и затащить в воду.

Нужно отметить, что у некоторых видов молодые долгое время остаются вблизи кормового участка матери, иногда до двух лет. Так, у аллигаторов отмечены случаи, когда возле матери находились три последовательные поколения из ее выводков. Так что не исключено, что в формировании поведения этих животных какую-то роль играет и наблюдение за жизнью взрослых.

Куны. Не нужно думать, что столь формальные отношения связывают детей и родителей только у животных с холодной кровью... Почти такую же как у крокодилов холодность отношений демонстрируют почти все представители семейства куньих *Mustelidae* (около 70 видов). Это

хищники с разнообразным поведенческим репертуаром, широким спектром добычи, многие из них обладают обширными ареалами и к тому же широким биотопическим распространением.

Например, горноста́й – один из самых обычных хищников, он обитает в перелесках, на захламленных опушках лесов, в кустарниках, на вырубках, в поймах рек, на полях и т.д. Он ловит всевозможных грызунов, но ест также лягушек, рыбу, ракообразных, птенцов и птичьи яйца. Горноста́й охотится не только на поверхности земли, но и в переплетении подземных ходов, прорытых крупными грызунами, отлично плавает, лазает по кустам и деревьям, может двигаться как по снегу, так и в толще снежного покрова. Некоторые представители этого семейства охотятся на крупную добычу, несмотря на собственные относительно небольшие размеры. Например, так называемый рыболов, или пека́н (*Martes pennati*) имеет массу тела около 8 кг, а длину (с хвостом) – около метра; это параметры, соответствующие размерам крупной таксы. Этот сильный, агрессивный и предприимчивый хищник живет в лесах Северной Америки, он охотится на древесных дикобразов, зайцев, и даже оленей (Raine, 1983).

Все эти разнообразные охотничьи навыки представителям куньих предстоит совершенствовать самостоятельно. Почти у всех видов детеныши остаются с матерью лишь в течение 2–3 месяцев, после чего выводки распадаются и хищники переходят, как правило, к одиночному образу жизни. Так им предстоит жить довольно долго, например, срок жизни соболя составляет 15–18 лет. Таким образом, в сложном рисунке поведения этих хищников явно преобладают врожденные стереотипы и индивидуальный опыт.

Исключение в этой систематической группе, по характеру отношений с детенышами, составляют каланы и харза. О них будет уместнее рассказать в следующем разделе.

3.4.2. Вклад родителей и сообщества в формирование хищника

Когда Венди появилась на свет, родители долго совещались, как им быть – то ли оставить ее, то ли кому-нибудь отдать, потому что ведь прокормить ребенка – не такая уж дешевая вещь.

Джеймс Барри. Питер Пэн (перевод с английского И. Токмаковой)

Формирование сложной картины поведения у многих видов животных связано с длительным периодом воспитания потомства. Общие

закономерности взаимодействия детей и родителей, которые будут рассмотрены в данной главе, являются общими не только для вторичных, но и для первичных консументов, и мы вернемся к ним в разделе 4.6 главы 4.

Различные варианты воспитания молодого поколения обеспечены либо исключительно материнской заботой, по крайней мере на решающих этапах формирования поведения, либо совместной заботой родителей или целой группы родственных или неродственных членов сообщества. Все эти варианты передачи навыков могут рассматриваться как формирование *социального опыта*. Как будет видно из приведенных ниже примеров, есть и переходные варианты, в частности, у некоторых видов начальное воспитание осуществляется только матерью (например, у каланов) или родительской парой (у волков), а затем подросток проходит школу жизни в сообществе животных своего вида.

У некоторых видов птиц основную роль в высиживании птенцов играет отец. Однако некоторая изначальная неоднозначность этой ситуации порождает значительные сложности в интерпретации родительского вклада. Так, у эму *Dromaius novaehollandiae* более половины птенцов из гнезд большинства самцов, не являются их потомками, и в целом стратегия размножения этих птиц представляет собой причудливую смесь моногамии, полиандрии и промискуитета (Панов, 1983; Taylor et al., 2000). У млекопитающих в ряде случаев (например, у некоторых видов медведей и кошек) отцы представляют серьезную опасность для потомства, и мать вынуждена охранять от них детенышей.

Большинство примеров значительной роли социального опыта в поведенческом облике хищника касается млекопитающих и птиц. Среди хищных представителей этих классов значительная часть видов ведет территориально-семейный или общественный образ жизни. Как в том, так и в другом случае в основе лежит семейная пара, дающая жизнь потомству, но в одних ситуациях пары образуются лишь для копуляции, и отцы даже не видят своих детей, а в других самцы принимают деятельное участие в выращивании потомства. Это участие может включать «присматривание» («baby-sitting»), снабжение молодых пищей, транспортировку их в нужное место (например, в новое гнездо или нору), активную защиту территории и собственно детей, а также процессы груминга и социализации.

Полный набор перечисленных форм поведения, основанный на тесных контактах взрослых членов пары между собой и с потомками, характерен для облигатной моногамии, а более слабо выраженные, непостоянные контакты – для факультативной. В последнем случае самец спа-

ривается с «посторонними» самками, если предоставляется случай, и осуществляет лишь частичную заботу о потомстве.

Известно, что моногамия обычна у птиц, но редка у млекопитающих. Это, в частности, связано с внутриутробным развитием млекопитающих и питанием их молоком матери на ранних стадиях онтогенеза; как правило, на этих этапах участия отца не требуется. Напротив, вклад в генофонд последующих поколений для самцов максимизируется в том случае, если они спариваются с большим числом самок. Скорее нуждается в объяснении тот факт, что у некоторых видов отцы сохраняют верность одной партнерше. Для объяснения эволюционного происхождения и поддержания этих отношений необходимо знание естественной истории каждого вида.

Как правило, объяснение облигатной моногамии находят в особенностях развития потомства, нуждающегося в заботах отца. В общем случае, наиболее вероятной причиной может являться чрезвычайно сильное давление хищников. Если речь идет о хищных животных, которых мы и рассматриваем в данной главе, то противоречия здесь нет, так как известно, что детеныши многих хищных млекопитающих часто становятся добычей других хищников, в частности, хищных птиц. Усилий одной матери, без помощи отца, часто бывает недостаточно одновременно и для обеспечения потомков пищей и для их защиты от агрессоров. В таких случаях для самца выгодно сосредоточить свои усилия на заботе об уже появившихся на свет потомках, а не способствовать рождению все новых, большинство из которых будет обречено на гибель.

Происхождение факультативной моногамии у млекопитающих объясняют характером территориального распределения самок, когда самцы не могут осваивать и охранять достаточно большие территории для контакта более, чем с одной партнершей. Если самки территориальны, то самцы должны либо широко мигрировать, либо охранять и защищать от других самцов большие участки, накрывающие территории двух или нескольких самок. Последний вариант приводит к факультативной моногамии, то есть самец охраняет одну самку, но при появлении на его территории «вдов» или при случайных заходах на территорию соседки, он спаривается и с ними. Если мать проводит больше времени в гнезде или логове с детьми, чем отец, который отвечает за снабжение семьи пищей, то во время своих рейдов за едой, самец часто встречает возможность не только добыть пропитание, но и вступить в дополнительные сексуальные контакты (Kleiman, 1981; Clutton-Brock, 1991).

В ряде случаев имеют место так называемые экологические корреляты, когда в разных популяциях одного вида встречаются различные

социальные структуры, в зависимости от характера экологических условий (Панов, 1983; Резникова, 1997).

Необходимо оговориться, что здесь затронуты лишь экологические аспекты сложного и интересного вопроса о конфликте между партнерами и поколениями, который был в начале 70-х годов положен в основу теории родительского вклада, и до сих пор весьма оживленно дискутируется. Рассмотрение эволюционно стабильных стратегий, направленных на разрешение подобных конфликтов, выходит за рамки данной книги. С основами теории родительского вклада читатель может ознакомиться в учебниках Д. Дьюсбери (1981) и О. Меннинга (1982).

Рассмотрим несколько примеров передачи социального опыта, имеющих отношение к каждому из трех вариантов, перечисленных в начале раздела.

Матери-одиночки. Начнем этот раздел с упомянутых в предыдущем разделе двух исключений из правил самостоятельной жизни, характерных для семейства кунных. Один из этих случаев является чуть ли не крайним вариантом заботливого материнского воспитания, среди известных для хищных животных. Речь идет о каланах – самых крупных представителях семейства кунных, ставших к тому же единственными обитателями моря. Эти животные живут маленькими организованными колониями, члены которых очень миролюбивы и уступчивы. В отличие от других кунных, каланы рожают лишь одного детеныша, близнецы редки и обычно выживает только один.

Период, в течение которого детеныш зависит от матери очень долг – год, иногда и больше. Самка проявляет необычайную заботу о благополучии и безопасности своего малыша. Когда посторонний вредит себе угрожающе, самка, как бы велик он ни был, старается его отвлечь: вытягивая передние лапы и раздуваясь, она устрашает противника, что позволяет детенышу укрыться в безопасном месте. С той же страстью мать будет защищать детеныша вплоть до того времени, когда им придет пора расстаться – хотя в этом возрасте он уже сам почти с матерью. Обучение плаванию у каланов также является длительным процессом. При рождении детеныш плавает как пробка – мех его наполнен воздухом, но это и все. Остальную науку преподаст ему мать: технику плавания на животе малыш усваивает к трем месяцам, а на спине – лишь к шести-восьми. Обучение нырянию выдвигает еще более сложные проблемы. Малыш начинает свои первые погружения в возрасте 3 месяцев, к 8 месяцам он нередко уже умеет самостоятельно добывать пищу на глубине, однако до года он полностью зависит в питании от своей матери (Кусто, Паккале, 1983).

Вторым из упомянутых примеров является харза. Это довольно крупный, сильный и неутомимый хищник с чрезвычайно широким спектром питания. Так, в Приморском крае в состав пищи харзы входят грызуны, зайцы, кабарга, телята лосей, изюбрей, пятнистого оленя, косули, козлята горала, кабанята, рябчик, фазан, дятлы и мелкие птицы, кета и другие рыбы, моллюски, кузнечики, пчелиные соты с личинками и медом, а также разнообразная растительная пища (семена кедра, виноград, плоды актинидии). Харзы часто охотятся группами до пяти особей, при погоне они сменяют друг друга, а если жертва бежит по дуге, одна-две харзы перерезают ей путь. Выводки харз преследуют кабаргу, являющуюся зимой одним из основных объектов охоты этих зверей. Они, действуя группой, загоняют жертву по глубокому снегу или на скользком льду таежных речек, либо ставят ее «на отстой» на какую-нибудь скалу. Это, по-видимому, единственный вид в семействе, для которого описана групповая охота. Такому образу жизни соответствует и сравнительно долгое воспитание детенышей. У харзы рождается до 5 особей, самка остается с ними не менее полугода, а часто и дольше, и, по-видимому, обучает их преследовать добычу. Этим и объясняются встречи зимой групп разновозрастных харз (Бромлей, 1973).

Воспитание без участия отца характерно для большинства видов некоторых семейств хищных млекопитающих, совместная опека родителей в этих семействах является редкостью (например, в семействе медвежьих подобным исключением является медведь-губач *Melursus ursinus*, а в семействе слоновых — панды).

Исключительно материнская забота характерна и для многих видов кошачьих. Широкую известность приобрели книги и фильмы Джой Адамсон о жизни гепардов. Они, в частности, дают представление о том, насколько трудно приобщить к дикой жизни молодых зверей, выращенных в неволе. Процесс передачи специфических знаний от человека к гепарду занимал многие месяцы и продолжался даже в то время, когда бывшие котята сами становились матерями. Это соответствует длительному периоду воспитания детенышей матерью в естественных условиях. Самка гепарда учит котят лазать по деревьям: взбирается на вершину дерева и зовет к себе. У трехмесячных детенышей мать в воспитательных целях начинает отбирать принесенное для них же мясо, а они яростно его защищают, получая при этом от матери суровые удары лапой. Молодых в возрасте шести-семи месяцев мать начинает учить приемам охоты. Под ее руководством котята выслеживают животных, подкрадываются к ним, нападают, сбивают лапой и умерщвляют. Семимесячным детенышам мать пригаскивает еще живых газелей с тем, чтобы они

сами их убивали. Охотясь вместе с молодыми, самка старается задержать антилопу и дать им возможность самим сбить и задушить свою жертву. Лишь в возрасте десяти месяцев гепард может сбить жертву ударом своей лапы. Только после длительной тренировки гепарды способны хватать жертву за горло и душить. В возрасте 11 месяцев подростки пробуют самостоятельно охотиться и уходят от матери на два-три часа. Котенка, ушедшего надолго, самка и остальные котята начинают усиленно звать, издавая звуки «прр-прр» до тех пор, пока он не вернется. Вернувшегося члена семьи радостно приветствуют дружным мурлыканьем. В 14 месяцев молодые гепарды самостоятельно ловят и разделявают небольших антилоп, а в 15,5 месяцев мать начинает их оставлять одних на полдня и дольше. Только когда молодым исполнится 18–24 месяца, и они уже могут сами добывать себе корм, самка оставляет выводок (Адамсон, 1972, 1983; Слудский, 1976).

У большинства видов кошачьих периоды тесного контакта с матерью не столь длительны, как у гепарда, и занимают около года. Исследования последних лет, проведенные на рысах, показали, что за это время подрастающие котята успевают в буквальном смысле слова отточить когти в драках (иногда очень жестоких и даже приводящих к гибели одного из партнеров), усовершенствовать многие врожденные формы поведения, такие как использование пахучих меток, видоспецифические комплексы поведения при нападении и защите, а также принять участие в совместных охотах с матерью (Соколов и др., 1995; Найденко, 1997). Причиной, по которой котята оставляют мать и переходят к самостоятельной жизни является наступление периода гона, во время которого взрослая рысь практически прекращает охоту. Котята испытывают нехватку пищи, а поскольку к этому времени они уже способны охотиться самостоятельно, распад выводка происходит естественным путем (Найденко, 1998).

Значительную роль материнская школа играет и в жизни юного тигра. Тигрята до двух лет остаются в семейной группе с матерью, постигая искусство охоты. По мере роста детенышей, мать корректирует размер и степень повреждения приносимых в логово животных, так что детям достается все более крупная и все менее беспомощная добыча. Такой «активный обед», например, кабанчик-подросток, защищаясь, может поранить тигренка, но мать-тигрица наблюдает издали и вмешивается лишь в самых крайних случаях. До недавнего времени считалось, что тигр-отец не принимает участия в воспитании потомства. Однако, согласно данным последних лет, тигринный путь передачи опыта может служить промежуточным примером между двумя вариантами, то есть исключитель-

но материнской заботой и совместной деятельностью родительской пары. Оказалось, что тигр-самец часто навещает свою семью и довольно много времени проводит с самкой и ее потомством, а затем возвращается на свой охотничий участок. Таких семей у самца может быть несколько на смежных участках. Это связано с тем, что соседствующие самки чаще всего связаны родственными узами по материнской линии. Если молодые самцы вынуждены откочевывать как можно дальше в поисках возможности обосноваться на собственном охотничьем участке, и прежде всего бежать как можно дальше от собственного отца, то юные тигрицы могут поселиться вблизи материнского участка, и территории теток, племянниц и кузин достаточно широко перекрываются. Такие «диффузные гаремы» обеспечивают для тигрят контакты не только с матерью, но и со вторым родителем, хотя его роль в воспитании, видимо, невелика.

У беспозвоночных материнская забота о потомстве встречается редко. Одним из таких интересных исключений, является группа скорпионов, все виды которых являются «живородящими», и самка, после беременности, длящейся до 18 месяцев, носит детенышей на спине, обеспечивая их водой, пищей и защитой от хищников по меньшей мере до первой линьки (Polis, 1990).

В лабораторных экспериментах с большим количеством скорпионов *Centruroides vittatus* было выяснено, что в период беременности, а также таская детенышей на спине, самки обладают наименьшей подвижностью, и кроме того, они изменяют тактику защиты от врага. Получив тычок пинцетом в хвост, самки с детенышами в большинстве случаев принимали угрожающую позу и бросались на «врага», делая попытки его ужалить, то есть использовали тактику активной защиты. Также вели себя и беременные самки, тогда как свободные от потомства скорпионики быстро убегали, то есть демонстрировали тактику пассивной защиты. Регулярно взвешивая матерей и маленьких скорпиончиков, исследователи установили, что нежелание бегать на длинные дистанции в сочетании с тактикой активной защиты наиболее эффективно при выращивании потомства. У самок, которые придерживались противоположной стратегии, детеныши были хуже обеспечены водой и пищей и чаще погибали во время роста и линьки (Shaffer, Formanowicz, 1996).

Полные семьи. Примерами эквивалентного участия родительской пары в формировании охотничьих навыков у потомства могут служить моногамные виды псовых, в частности, лис и волков. У последних описаны разные варианты сообществ, основу которых, как правило, составляют постоянные семейные пары со своими потомками одного трех

поколений. Волки живут семейными группами в период размножения и выращивания молодняка, а в стаи обычно объединяются в осенне-зимний сезон (Бибиков, 1985; Бадридзе, 1987).

Восторженное отношение волчат к отцам не имеет себе равных среди животных, по богатству мимических и звуковых средств выражения. Отцов, как правило, ждет более горячая встреча, чем матерей. Радостный визг, припадание к земле и притопывание лапами, поцелуи в прыжке, оттягивание ушей к вискам и растягивание губ в широкой улыбке, переворачивание на спину и даже пускание фонтанчика — все эти проявления почтительности по отношению к себе может испытать как волк-отец, который принес добычу в логово, так и заменяющий его для собачьего детеныша отец семейства, вернувшийся домой после рабочего дня (без видимой добычи). Подобные проявления эмоций описаны и для других псовых, но волки здесь держат первенство. По мнению этологов, бурные проявления радости со стороны щенков являются своеобразной наградой для отцов-псовых и стимулируют, почти не отдыхая бежать за новой порцией добычи. С другой стороны, голодный визг детенышей-млекопитающих или писк щенков «действует на нервы» всем родителям (не только человеку) и также побуждает их к активным действиям (Майнарди, 1980). Конечно, речь идет лишь об общих тенденциях, часто взрослые волки и дикие собаки отпрыгивают для щенков пищу без всякой стимуляции с их стороны, и наоборот, могут отгонять детенышей, несмотря на их настойчивые просьбы, причем прямой связи со степенью насыщения взрослых не наблюдается (Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл, Г., 1977).

Длительная шлифовка охотничьего поведения детей усилиями обоих родителей часто встречается в классе птиц. Так, у рыбных филинов взрослые птицы кормят птенцов все лето и осень, продолжают подкармливать зимой, и даже в следующий гнездовой период родителей, когда у них подрастает новый выводок, годовики продолжают навещать к родному очагу за пищей (Пукинский, 1977).

Одним из характерных примеров совместных воспитательских усилий может служить семейная ячейка сокола-чеглока. Этот хищник охотится на насекомых и на мелких птиц и ловит их в воздухе (Тинберген, 1970). В его рацион входят также и мелкие зверьки (грызуны и насекомоядные), но они составляют незначительную часть добычи, к тому же иногда чеглоки не ловят ее сами, а отнимают на лету у других мелких соколов, например, у пустельги.

Однако в приемы их охоты, как дополнение, входит и добывание животных с земли: как и другие воздушные хищники, сапсаны, чеглоки

плавно планируют к земле и неторопливо подхватывают мышь или другого зверька. Подобно гепарду и стрекозе, чеглок – быстрейший хищник в своем классе. Он способен в массе добывать таких проворных летунов как те же стрекозы (одна пара чеглоков скормила своим птенцам 70 стрекоз за 4 часа), ласточки, стрижи и жаворонки (немецкое название чеглока – сокол-жаворонятник). Для того, чтобы поймать ласточку, чеглок пикирует на нее сверху в затяжном броске примерно за 300 м, развивая при этом скорость до 150 км/час.

Сравнивая поведение этого вида и других хищных птиц, можно проследить как сложнейшие охотничьи навыки сочетаются с фрагментами врожденных стереотипов и увидеть, что у чеглоков подобные фрагменты минимальны по сравнению с другими хищными птицами. Дело в том, что у многих хищников стереотипные охотничьи движения проявляются в индивидуальных или в групповых играх и в дальнейшем используются как почти готовые поведенческие блоки. Среди хищных птиц, например, молодые осоеды (похожие на орла птицы, которые питаются осами и их личинками, разрывая лапами осиные гнезда) довольно много копают, находясь еще в гнезде. Молодые птицы-секретари исполняют типичные «танцевальные» движения охоты на змею задолго до того, как покидают гнездо. У чеглоков же охотничьи игры появляются только тогда, когда они начинают летать. После четырех недель они покидают гнездо и ждут своих родителей, приносящих им добычу, сидя на ветках. С этого периода начинается быстрое накопление индивидуального опыта. Так, птенцы не только отличают чеглоков от летящих лесных голубей и ястребов-перепелятников, но и отличают своих родителей от чужих пар того же вида. Взрослым птицам приходится кормить птенцов до тех пор, пока они не овладеют техникой полета в совершенстве (Phillips et al., 1990).

В отличие от некоторых других видов, у которых для проявления вполне совершенного полета, достаточно лишь физиологического созревания, у чеглоков освоение техники полета и охоты требует постоянной практики. Они начинают свои охотничьи упражнения с неповоротливых жуков, многие из которых невозмутимо продолжают полет после того, как молодой чеглок промахнулся – с тем, чтобы попасть в лапы следующему. Овладевая приемами передачи добычи и, как следующий этап, приемами ее поимки, птенцы играют в охотничьи игры, «понарошку» пикируя друг на друга. Совершенствуя охотничье мастерство птенцов, родители вначале передают жертву им «из ног в ноги», причем неопытные чеглочата промахиваются сначала десятки раз, а затем начинают выпускать ее на разном расстоянии, так что детям приходится совершать на разных этапах обучения все больше усилий.

Сверхполные семьи. Третий вариант передачи социального опыта, при котором в воспитании молодых, помимо родителей, участвуют и другие члены сообщества, встречается у хищников, ведущих общественный образ жизни: львов, некоторых видов псовых. Некоторые виды птиц (африканский угод, мексиканская сойка, флоридская хохлатая сойка, колониальные дятлы) гнездятся большими сообществами и используют неразмножающихся помощников для воспитания потомства доминирующей пары (Резникова, 1997). В этом же ряду могут быть рассмотрены те виды обезьян, которые, как говорилось выше, отчасти являются хищниками. Например, некоторые виды игрунковых, в частности тамарины, питаются почти исключительно насекомыми. Именно у этих крошечных обезьянок в заботе о детенышах (рождаются один или два), большую роль играет отец, а также тетки и племянницы этих новых членов сообщества, которые в первые месяцы жизни буквально передают их из рук в руки. Это общественное воспитание имеет для обезьянок большое адаптивное значение, так как они вынуждены постоянно кочевать в кронах деревьев, скрываясь от многочисленных более крупных хищников (обезьян, кошек, змей, птиц) и постоянная забота о детенышах для одной матери была бы непосильной (Lazaro-Perea et al., 2000).

У общественных хищников передача социального опыта играет значительную роль не только в шлифовке охотничьего поведения, но и в формировании и поддержании социальных связей, в частности, иерархической структуры сообщества. У некоторых видов социальная структура группы непосредственно связана с распределением ролей при совместной охоте. У львов, гиен, гиеновых собак, волков во время охоты члены группы координируют свои действия. Их стратегия зачастую заключается в том, что одни особи гонят добычу к месту, где в засаде находятся другие. Известно также, что собаки по очереди преследуют антилопу до ее полного изнеможения. Слаженные действия, распределение ролей и развитая коммуникация позволяют стае волков загнать и убить взрослого лося, а стае гиеновых собак справиться с зеброй.

Сообщества псовых, пожалуй, наиболее сложно организованные из известных для хищников (Kruuk, 1975; Endler, 1991). Они основаны на индивидуальных связях и весьма изолированных иерархических отношениях. При этом диапазон уровней интеграции сообществ у разных видов очень широкий (Резникова, 1997). Так, у гиеновых собак обобществление потомства достигло, вероятно, самой высокой степени, известной для хищников: в период гона приносит потомство лишь одна домини-

рующая самка, а в выкармливании и воспитании детенышей принимает участие вся группа. Действия сообщества интегрированы и при охоте и при охране границ.

Напротив, гиены (*Hyaena brunnea*), хотя и живут кланами, и выращивают детенышей в общем логове, но охотятся самостоятельно, остатки крупных туш животных, убитых другими хищниками, отыскивают в одиночку, и хотя на крупных источниках пищи подобного рода собираются до 6 особей, каждая гиена действует самостоятельно. Эти животные не координируют своих действий ни при выращивании детенышей, ни при защите территории клана (Owens D., Owens M., 1996).

С увлекательными очерками жизни волков, гиен и гиеновых собак можно ознакомиться в книгах Ф. Моуэта (1998) и супругов Гудолл (1977). Вот как описывает Гуго ван Гудолл процесс воспитания щенков у гиеновых собак в стаях, в которых все животные были индивидуально известны исследователям и различались по кличкам:

«По мере того как щенки подрастали, взрослые становились строже. Ведьма, не отличавшаяся большим терпением, молниеносно оборачивалась к чересчур настырному щенку и, широко раскрыв пасть, прижимала его шею к земле как рогаткой и держала так несколько секунд. Эта форма наказания была общепринятой, а подвергавшийся наказанию щенок почти всегда громко верещал, пока его не отпускали. Разбушевавшегося щенка иногда призывали к порядку, быстро, хотя и не больно, кусая в морду или в шю, и как правило, виновный опрокидывался на спину, поднимал вверх все четыре лапы и лежал так, пока взрослая собака не отходила в сторону.

... Во всех стаях, которые мне удавалось наблюдать больше недели, я обнаруживал некоторые указания на определенный иерархический порядок, хотя бы среди отдельных особей. Ситуация, на мой взгляд, напоминает семью, где родители прекрасно понимают друг друга, а дети-подростки хорошо воспитаны и ладят со взрослыми. Много дней подряд родителям не приходится делать детям замечания, разве что иногда нужно ласково пожурить. Мать или отец могут что-то приказывать детям, используя при этом свое доминирующее положение, но если наблюдатель не знает их языка, он, возможно, и не поймет, что происходит. И только когда возникает ситуация, резко нарушающая привычное

поведение, например, ссора, наблюдатель получит возможность разобраться в иерархическом положении членов семьи. Точно так же дело обстоит и с гиеновыми собаками. Члены стаи обычно хорошо знают друг друга, и ситуации, которые заставляют одну или нескольких собак утверждать свое доминирующее положение, возникают чрезвычайно редко. Только став свидетелем таких ситуаций, я научился правильно истолковывать собачий «язык» — положение ушей, хвоста и всего тела».

Неудивительно, что члены подобного сообщества, понимающие друг друга с «полуслова», даже если «слово» — это движение ушей или хвоста, могут в считанные минуты принять коллективное решение о том, какую особь отбить от стада антилоп или зебр, распределить роли при уgone, разделить добычу и часть принести щенкам в логово.

Отметим, что возможности коммуникативной системы общественных хищников, в частности псовых, еще далеко не раскрыты. В последнее десятилетие появились исследования, посвященные семантической природе их акустических сигналов (см. раздел 4.5.3; Резникова, 2000). Исследуя только один класс сигналов тревоги у диких собак *Cynomys gunnisoni*, этологи пришли к предположению, что собаки могут передавать информацию о «форме фигуры» и цвете одежды человека, нарушающего границы их стайной территории (Slobodchikoff et al., 1991).

3.5. ЖЕРТВА ПО ОБРАЗОВАНИЮ, ХИЩНИК ПО ПРОФЕССИИ...

Пришел к нему, учился
Владеть его мечом,
И в дочь его влюбился,
И стал я палачом.

Ф. Сологуб. *Нюрнбергский палач*

Рассматривая этологические аспекты хищничества, следует учитывать и то, что хищники часто сами оказываются в роли жертвы. Невольно вспоминаются леденящие душу кадры из фильма «Wilder...», сня-

того компанией «ВВС» о драматических эпизодах в жизни хищников. К баклану, спокойно покачивающемуся на волнах и переваривающему рыбу, за которой он только что нырнул и которую проглотил, сзади подплывает акула и хватает его за хвост. Жертва беспечно отбивается, орудуя крыльями, клювом и когтями и, как ни странно, акула разжимает челюсти, хотя размеры хищника огромны по отношению к схваченной и отпущенной жертве. Расстояние между ними увеличивается, акула уходит в глубину, а баклан, почистив перья, горделиво оглядывается и приосанивается, кивая своей маленькой головкой. Вот тут-то его, совсем потерявшего бдительность, та же самая акула хватает и заглатывает целиком.

3.5.1. Бдительность как основа образования

Причина в том, сказал Грифон, что они уж больно любят танцевать с Морскими Раками. Ну, Раки и увлекают их в море. Ну, они и увлекаются.

Ну, раз увлекаются, значит, теряют голову. Ну, а потом не могут ее найти. Вот тебе и все.

Льюис Кэррол. Приключения Алисы в стране чудес (пересказ Бориса Заходера)

Бдительность, или *тревожность* (*vigilance*) — одно из ключевых понятий эколого-этологических исследований последнего десятилетия (Quenette, 1990). Большинство работ посвящено поведению не столько истинных хищников, сколько их потенциальных жертв, поэтому мы вернемся к этому понятию в главе 4. Исследования тревожного поведения хищников, которые сами могут стать жертвами, пока редки. В общем случае речь идет о количественной оценке тревожных реакций, позволяющей выявить влияние степени риска на эффективность потребления пищи. Для этой цели сравнивают этogramмы животных в различных ситуациях. Для исследуемого вида выделяют характерные позы, соответствующие разным степеням тревожности. Например, для наземных обитателей открытых пространств это могут быть: поза настороженности с поднятой головой, припихивание, привставание на высоких ногах, вставание на задние лапы, осмотр местности с наблюдательных постов, которыми могут быть различные возвышения (холмики, скалы,

высокие термитники). Естественно, для обитателей моря (например, рыб или дельфинов) набор движений будет иным. С помощью поз животные оценивают опасность и затрачивают на них время и энергию. Этим они уменьшают эффективность собственной фуражировки, но вместе с тем уменьшают и риск стать объектом питания для более крупных и сильных консументов.

Для того, чтобы узнать, какую часть тревожное поведение занимает в общем бюджете времени животного, исследователи сравнивают данные наблюдений в местообитаниях, в разной степени открытых опасности (например, с разным количеством возможных убежищ), а также с разной вероятностью посещения их теми хищниками, которые могут напасть на объект наблюдения. Еще один распространенный путь для таких исследований — создание различного рода подкормочных площадок, которые увеличивают для наблюдателя вероятность встречи с представителями разных звеньев пищевой цепи, а также вероятность их столкновений между собой.

Работы этого направления позволили по-новому взглянуть на поведение некоторых видов животных. Например, дельфины считались этакими «баловнями эволюции», беззаботно резвящимися в волнах и время от времени ухватывающими рыбку-другую. Это мнение подкреплялось тем, что именно играющие дельфины видны наблюдателям чаще всего (так, наблюдая за спящими муравьями, думаешь, что эти насекомые образец трудолюбия, хотя на самом деле каждый отдельно взятый муравей больше отдыхает, чем работает — Резникова, 1983). Исследователи бутылконосых дельфинов в Акульей бухте у западных берегов Австралии, считают, что дельфинам постоянно приходится выбирать между возможностью поохотиться на рыб различных видов, обитающих на мелководье, и риском стать добычей тигровой акулы или большой белой акулы — хищников, характерных для этих мест. Голодные дельфины рискуют довольно часто, но при этом они учитывают не только количество возможного «урожая» рыбы, из-за которого, собственно, и идут на риск, и не только вероятность появления акул, но также и плотность в этих местах других животных, являющихся излюбленным объектом охоты акул — водяных черепах и водяных змей. Эти жертвы, которые, кстати, тоже являются хищниками, более доступны акулам и могут отвлечь на себя их внимание, что уменьшает риск быть пойманными для самих дельфинов (Connor, Heithaus, 1996).

Исследование тревожного поведения у хищников разных размеров было проведено недавно на сумчатых животных, обитающих в Тасмании. На подкормочных площадках (тушах свежеебитых животных) изу-

чалось поведение кволла (*Dasyurus viverrinus*) и Тасманийского сумчатого дьявола *Sarcophilus laniarius* (Jones, 1998).

Оба этих хищника ведут ночной образ жизни. Кволл был назван своим туземным именем еще в конце XVIII века, в «Описании путешествий Дж. Кука». Это мелкий хищник весом около 1 кг, размером с маленькую кошку, напоминающий внешне мангусту, с темной шерстью, испещренной беловатыми пятнами. Он обитает в древесном ярусе, добычу настигает прыжком (в исследуемом местообитании кволлы выступали как одиночные хищники открытых пространств). Пища кволла очень разнообразна – насекомые, ящерицы, мелкие млекопитающие, птицы, рыба, которую он подстерегает по берегам водоемов.

Сумчатый дьявол – близкий родственник кволла, но это в основном наземное животное, напоминающее своим более тяжелым сложением и темной окраской небольшого медведя. Своё название он получил от первых поселенцев Австралии, так как весьма досаждал им нападением на домашнюю птицу и даже на скот. Это коренастый хищник, весом от 7 до 8,5 кг, с большой головой, коротким черным хвостом и черной шкурой, часто испещренной белыми пятнами. Детеныши хорошо лазают по деревьям, взрослые лазают хуже, но могут карабкаться по наклонным стволам и удерживаться на ветках. Дьявол хорошо плавает и легко переплывает реки. Постоянная добыча дьявола – птицы, в том числе попугаи, валлаби, кенгуровые крысы, мелкие млекопитающие, лягушки, раки – однако, этот сильный и выносливый хищник нападает и на животных, гораздо более крупных, чем он сам (например, на овец). При этом дьявол не брезгует и сбором мусора.

Оказалось, что если взрослые особи дьявола практически не имеют врагов и могут опасаться только стычек с конкурентами, то кволлы являются постоянной добычей крупных сов *Tyto novaehollandiae* и орлов *Aquila audax*, то есть вынуждены постоянно опасаться нападения с воздуха. Питаясь на приманках, кволлы постоянно принимали настороженные позы, в том числе, привставая на задние лапы, а также используя тушу, от которой они отпрыгивали кусочки, как наблюдательный пост. Тревожные реакции занимали у них до половины бюджета времени и включали 4 различные позы, сменяющие одна другую в зависимости от степени бдительности, которую выказывали животные. Взрослые дьяволы, которые опасались исключительно внутривидовой конкуренции, демонстрировали лишь одну позу бдительности – привставание на четырех лапах, и основное время уделяли еде, почти не отвлекаясь на обзор местности. Молодые особи демонстрировали поведение, во многом сходное с реакциями кволлов. Дело в том, что у этого вида детеныши – под-

ростки, подвергаясь атаке со стороны хищников, должны рассчитывать только на собственную бдительность. Сходные с цитируемым выше количественные исследования, посвященные гепардам (Laurenson, 1994) и манустам (Rasa, 1989) показали, что у этих зверей, напротив, до достижения подростками весьма почтенного возраста, нагрузка бдительности возлагается на мать.

3.5.2. Очень маленькие хищные существа

Таким ростом можно только гордиться! сердито закричал Червяк, вытягиваясь во весь рост. Он был как раз длинной с палец.

Льюис Кэррол. Приключения Алисы в стране чудес (пересказ Бориса Заходера)

Как уже отмечалось выше, количественных исследований тревожного поведения хищников пока немного. Следует особо заметить, что наименьшие размерные категории почти полностью остались за пределами внимания экологов, видимо, по той причине, что от них не ожидают особенно сложного поведения. Однако дело обстоит не совсем так, и изучение поведения мелких хищников может внести много нового в понимание функциональных связей в экосистемах. Однако экспериментальных работ в этом направлении практически нет и пока мы располагаем сведениями, главным образом касающимися естественной истории некоторых видов.

Компактные хищники. Если для крупных хищников их «профессия» является основной, а роль жертвы – относительно случайной, то жизнь мелких хищников полна опасностей: они представляют угрозу только для существ еще меньшего размера, чем они сами, а в мире «больших» испытывают постоянное беспокойство. Если рассматривать хищников всех размерных категорий, от муравья до тигра, то самыми маленькими среди этого сонма являются насекомые, амфибии, мелкие ящерицы, мелкие насекомоядные птицы, насекомоядные млекопитающие, а также самые маленькие из приматов – упоминавшиеся выше игрушковые обезьянки. Большинство хищных рыб в детстве вели жизнь, полную опасностей, и будучи мальками, вполне могли закончить свою жизнь как часть массовой добычи взрослых особей своего же вида. Мелкие и средние хищные

рыбы, такие как корюшки, анчоусы, окуни всю жизнь совмещают роль жертвы и хищника.

Среди млекопитающих самым ярким примером такого хищника, обидеть которого может каждый, является представитель надсемейства тушканчиковых – лесная мышовка, или берзничек, *Sicista betulina*. Вес этого зверя не превосходит 12–13 граммов, а его длина (без хвоста) чуть больше 70 мм. В своих излюбленных местообитаниях, а именно, в лиственных или смешанных лесах с богатым травяным и кустарниковым покровом, лесная мышовка нередко по численности занимает первое место среди всех живущих там грызунов и, соответственно составляет основу кормовой базы для целого ряда хищников, таких как хищные птицы, лисы, барсуки и даже волки.

Хотя в пищевой спектр мышовки входят семена, ягоды и цветы не менее 20 видов растений, животная пища чаще всего преобладает. Характерно, что в неволе эти зверьки, имея возможность выбора, почти всегда начинают с животного корма. В природе же они особенно охотно едят кузнечиков, ос, шмелей, слепней, оводов, куколок муравьев, личинок хрущей, бронзовок, дневных и ночных бабочек, пауков. Летящих насекомых они, вероятно, добывают утром и вечером, когда из-за сильной росы насекомые теряют свою подвижность. Мышовки же прекрасно лазают по траве и кустам, в этом им помогает цепкий хвост, способный обвить ветки по спирали. Поймав насекомое, зверек усаживается на задние лапки и хвост, зажав добычу в передних, и вертит ее, пока голова не окажется наверху. После этого приступает к трапезе: сначала откусывает голову насекомого, затем выедает содержимое брюшка. Иногда зверек съедает до трех бабочек или оводов подряд.

Близкий родственник мышовки, только гораздо более крупный (вес до 400 г) тушканчик Северцова *Allactaga severtzovi* также проявляет незаурядные охотничьи способности. Тушканчики способны ловить даже летящих насекомых, прыгая вверх и хватая добычу передними лапками. Так они могут схватывать ночных бабочек, летящих в полуметре над ними. Эти животные побеждают в бою даже среднеазиатских фаланг, бросаясь на них упорно, пока сопротивление этих крупных пауков не ослабеет, после чего грызун укусами умерщвляет добычу и сидя на задних лапках, съедает целиком, оставляя лишь покрытые волосками ноги (Фокин, 1978).

Большая группа грозных хищников размером с палец – это широко распространенные представители семейства землеройковых, которые питаются почти исключительно насекомыми и другими беспозвоночными. Самые мелкие из этих хищников сами близки по размерным катего-

риям к насекомым, так, масса тела бурозубки-пигмея *Microsorex hoyi* составляет всего 2-3 г, а длина – около 5-6 см; крошечная бурозубка *Sorex minutissimus* еще меньше (1,6–2,9 г), а карликовая белозубка *Suncus etruscus* – самый маленький зверь на Земле. Масса взрослого зверька в среднем составляет 1,5 г, а длина тела 3,5–4,5 см. Встречаются в этом семействе и более крупные представители, так, гигантская белозубка и белозубка-голиаф достигают в длину 14-18 см.

Землеройковые ведут более скрытый образ жизни, чем мышовки и тушканчики, поэтому сами они реже становятся добычей других хищников, зато наносят урон большому числу обитателей подстилки и верхних слоев почвы. Водяные бурозубки и куторы живут по берегам озер, рек и ручьев, прекрасно плавают и ныряют и ведут более открытый образ жизни, чем обитатели подстилки. В их рацион входят не только беспозвоночные, но и лягушки, головастики, мелкие рыбки. Зато и сами они могут стать добычей хищных рыб. Поведение кутор прекрасно описано в книге Лоренца «Кольцо царя Соломона» (Лоренц, 1970).

У всех землероек очень высокая интенсивность обмена, и вес поглощаемой за сутки пищи превосходит массу самих зверьков в 2-4 раза. По наблюдениям К.Н. Благосклонова, крошечная бурозубка питается 120 раз в сутки. Питание для землероек – поистине вопрос жизни, они не способны голодать более 4 часов, не получив доступа к пище, погибают. Периоды интенсивного питания сменяются у этих животных краткими периодами глубокого сна. Такая манера проводить время обуславливает и весьма оригинальные взаимодействия зверьков в популяции. Так, по наблюдениям Н.А. Щипанова (Щипанов, 2000) малые белозубки *Crocidura suaveolens* во время охоты очень агрессивны и охраняют занятую территорию. При столкновениях преимущество получает тот зверек, который начал на этом участке охотиться первым. Зверьки стараются охотиться на привычной для них территории и только если она оказывается занятой, приступают к поиску новых участков. По-видимому, для того, чтобы успеть занять более привычную и удобную территорию, надо вовремя проснуться. Во время отдыха белозубки совсем неагрессивны и в это время в группу могут внедряться новые зверьки, которых встретят мирно и допустят к отдыху в общем гнезде. Зато проснувшись и приступив к охоте, белозубки опять вытесняют всех встреченных особей своего вида.

Хищники с «двумя жизнями». Один из интересных аспектов в жизни мелких хищников – принадлежность многих из них к группе организмов, у которых в разные периоды жизни реализуются полностью разделенные, не перекрывающиеся ниши. В популяциях каждого из таких видов

присутствуют разные фракции, каждая из которых соответствует определенному возрасту и физиологическому состоянию, и занимает отдельную экологическую нишу. Такие примеры можно найти и среди позвоночных (например, головастики и жабы) и беспозвоночных (личинки усонюгих ракообразных и прикрепленные взрослые усонюгие). Особенно много их среди насекомых. Далеко не всегда разделение ниш, соответствующее стадиям онтогенеза, характеризует именно хищных насекомых (примером могут служить растительоядные гусеницы и бабочки). Если же говорить о хищниках, то представляются чрезвычайно интригующими и в эволюционном плане еще почти неизученными примеры существ, проживающих как бы две разные жизни в двух различных средах, причем и там и там совмещающих роли хищника и жертвы. Вопрос о возможном накоплении индивидуального опыта у насекомых с полным превращением, то есть проходящих в своем развитии стадию куколки, с глубокой перестройкой всех органов и систем, к настоящему времени практически полностью открыт. Конкретные задачи, которые могут быть поставлены в этой области, обсуждаются в конце раздела.

Примером могут служить хищные виды жуков, в частности, жукелиц, у которых личинки могут охотиться в глубине почвы, а имаго (то есть взрослые особи) бегают и добывают себе пищу в подстилке и на поверхности почвы, хватая жертву, впрыскивая в ее тело пищеварительные ферменты и затем высасывая то, что получится. И жуки-имаго и личинки сами являются желанной добычей для многих животных, превосходящих их размерами, начиная с мелкого грызуна и заканчивая волком, который в периоды бескормицы не прочь поживиться насекомыми.

Хищниками являются как взрослые мухи семейства толкунчиков (*Empididae*), так и их личинки, обитающие в почве. Нектар цвстов, на которых встречаются взрослые мухи, служит для них дополнительным источником питания. Длинный игловидный хоботок толкунчиков одинаково хорошо приспособлен для высасывания насекомых и для поглощения растительных соков. Добыча – мелкие двукрылые захватывается передними ногами, бедра которых усажены шипами, а голени плотно прикладываются к бедрам, образуя крепкие щипцы. Несмотря на свои более, чем скромные размеры, толкунчики обладают, вероятно, самым сложным брачным ритуалом, известным для насекомых. Самцы не только исполняют перед самками довольно причудливые по рисунку танцы (английское название толкунчиков – танцующие мушки), но и строят шелковистые баллоны, достигающие их собственного размера, заключают в них добычу (еще более мелкую, чем они сами, муху или комара) и подносят самке, спасая себя тем самым от участи быть съеденным во время

копуляции (Дьюсберн, 1981). Эти исполнители воздушных танцев сами служат массовой добычей для мелких паучков-бокоходов, подстерегающих их на цветах. В этой испостаси толкунчики уже встречались нам в разделе «прирожденные хищники: пауки».

Одним из самых интересных примеров хищников с «двумя жизнями», являются стрекозы, которые прежде чем стать «королями воздуха», где в своем классе им нет равных в охотничьих достижениях, ведут жизнь подстерегающего хищника в водоемах. Взрослые стрекозы являются желанной и во многих случаях массовой добычей для многих хищников, среди которых и пауки, и мухи-ктыри, и многие виды птиц и рыб. Среди пожирателей стрекоз есть и такие хищники, которые используют как личинок, так и имаго, как в воде, так и в воздухе. Например, различные виды уток в массе уничтожают и тех и других, охотясь на личинок к воде и склевывая по утрам молодых еще неокрепших стрекоз, выходящих из личинок в прибрежных зарослях. В периоды линек стрекозы становятся массовой добычей разных видов рыб. Не только проворные харпусы, но даже и флегматичные, казалось бы караси, выбираются из воды, чтобы ловко снять стрекозу с края листа (Бельшев, 1973).

Казалось бы, многочисленность стрекоз превращает их популяции как бы в субстрат для снятия урожая прожорливыми хищниками, такими как рыбы и птицы. Однако не только высокая численность, но и гибкое поведение позволяет этим насекомым противостоять прессе хищников. Недавние исследования показали, что личинки стрекозы обучаются связывать между собой феромоны, выделяемые несчастными собратьями, пораженными щукой, и запах самой щуки. «Почуяв» запах щуки, личинки стрекозы, обитающие в озере, где водятся эти грозные рыбы, быстро прячутся, тогда как личинки из озера, где нет щуки, этого не делают. Достаточно несколько раз предъявить им сочетание запахов щуки и раненых собратьев, как они начинают избегать мест, где пахнет хищником. Более того, оказалось, что личинки стрекозы различают запах щуки, которых держали перед этим на разных диетах — хищниц, питавшихся водными червями, они не боятся, но сразу прячутся, почувствовав запах щуки, вскормленных их собственными собратьями (Wisenden et al., 1997). Таким образом, в своей «первой жизни» стрекозы уже подвергались отбору на способность эффективно обучаться и гибко реагировать на изменения условий. Влияет ли это на качества, проявляемые теми же особями во «второй жизни»? В частности, окажутся ли личинки, чья жизнь прошла в условиях, богатых опасностями, более удачливыми охотниками в воздухе, меняется ли у имаго скорость образования навыков в зависимости от

характера их личиночного прошлого? Эти вопросы ждут своих исследователей.

3.6. ХИЩНИКИ ПО СОВМЕСТИТЕЛЬСТВУ

У меня есть своеобразное животное, наполовину кошечка, наполовину барашек.

Франц Кафка. Гибрид (перевод с немецкого Анны Глазовой)

В данном разделе проводятся две линии рассуждений. Первая основана на экстенсивном сопоставлении различных видов животных, в диете которых животная пища играет значительную, хотя и не главную роль. Вторая линия рассуждений о совместительстве у хищников — как бы интенсивная, она связана с анализом реализации различных экологических ниш в разных демографических фракциях популяций одного вида. Во всех случаях речь идет о так называемых «истинных хищниках», то есть о тех, кто умерщвляет и поедает живую добычу животного происхождения (см. классификацию хищников в главе 1).

3.6.1. Неожиданные хищники

А это же наше второе, второе блюдо!

Л. Петрушевская. Время ночь

Рассмотрим несколько примеров животных, которые успешно совмещают в биоценозах роль вторичных и первичных консументов. В качестве одного из подобных примеров выше рассматривались шимпанзе и некоторые другие виды обезьян. Шимпанзе кажутся особенно хищными при сопоставлении со своими близкими родственниками, ведущими строго вегетарианский образ жизни. Примером последних являются, в частности, гориллы, вкусовые пристрастия которых трудно разделить даже таким близким их родственникам как люди. Так, группы горных горилл, исследованные Д. Фосси (1990), употребляли в пищу около 58 видов растений, главным образом, листья, побеги и стебли (это странно представить, но лишь 2% приходилось на плоды). Основу диеты горилл

составляли такие неаппетитные растения как чертополох, крапива, дикий сельдерей, подмаренник, самым любимым лакомством являются грибы-трутовики, излюбленной пищей служат также экскременты, грязь и кора. Наряду с перечисленными яствами, эти антропоиды употребляют в пищу личинок насекомых и улиток, но их доля в рационе столь мала, что считать горилл такими же «хищными» как шимпанзе, никак нельзя. Однако, таких растительноядных видов среди обезьян немного; большинство видов в той или иной мере являются хищниками, и можно сказать, что как хищники почти все обезьяны – совместители.

Подобные примеры передки и в других систематических группах. Так, среди грызунов сурки прибавляют к своему разнообразному растительному корму и многих животных: саранчовых, жуков, моллюсков, гусениц, муравьиных куколок. Масса животного корма достигает половины общего объема. Почти исключительно растительноядным в этой группе является лишь красный сурок (Бибиков, Берендяев, Кизилов, 1978). То же самое можно сказать о сусликах, так у даурского суслика насекомые и их личинки встречаются в 50% желудков и достигают 90% их содержимого. Беспозвоночные входят в состав пищи многих видов белок, значительную долю животная пища составляет в рационе разных видов крыс. Даже среди жвачных копытных есть почти явно выраженные хищники. Африканский оленек, обитающий во влажных тропических лесах, питается растительной пищей, однако охотно и часто поедает насекомых, мелких млекопитающих, падаль, а также крабов и рыбу (оленок прекрасно плавает и ныряет).

3.6.2. Когда популяция сама себе театр: распределение ролей между фракциями

Да здравствуют авантюры двойного существования!

Эрих Мария Ремарк. Земля обетованная

(перевод М. Рудницкого)

В данном разделе речь пойдет о разграничении трофических спектров на разных стадиях онтогенеза животных. Смена ролей происходит во времени, но поскольку в популяции одновременно присутствуют разновозрастные особи, то получается, что это разграничение можно наблюдать и в пространстве. Подобные примеры уже приводились в предыдущем разделе, но там речь шла о совмещении ролей хищника и жертвы

(жужелицы и их личинки, жабы и их головастики), а здесь будут рассмотрены такие примеры смены ролей когда одни фракции популяций являются животнойядными а другие растительноядными.

Роли меняются с течением времени. Один из самых простых примеров связан с рыбами, многие виды которых на разных этапах своего роста переключаются на различные виды пищи. Так, вобла *Rutilus rutilus caspius*, будучи совсем крошечным мальком, питается мелким малоподвижным растительным планктоном и коловратками, потом она переходит на питание планктонными ракообразными, на следующих этапах онтогенеза основу ее пищи составляют бентические личинки насекомых, главным образом, мотыль, и, наконец, у взрослых основу пищи составляют моллюски (Никольский, 1974).

Помимо таких последовательных переходов от одного типа питания к другому, в природе можно наблюдать и циклические. Например, представители самого многочисленного отряда птиц воробьиных лишь условно делятся на насекомоядных и зерноядных, так как многие насекомоядные виды осенью едят также ягоды, и наоборот, большинство растительноядных летом превращаются в заядлых охотников, и сами питаются насекомыми и выкармливают ими своих птенцов (Доппельмаир и др., 1975).

Более сложные примеры в этом ряду связаны с тем, что помимо «двуличных» животных, меняющих способы охоты на разных стадиях онтогенеза (как это было описано в предыдущем разделе для жуков и стрекоз), существуют и «трехличные», которые в пределах одной популяции используют три различные стратегии фуражировки: для матерей, отцов и детей. Таковы, в частности, многие представители отряда перепончатокрылых насекомых, общественные и одиночные. Как мы увидим из приведенных ниже примеров, роль хищников в популяции могут брать на себя дети, а взрослые особи хищниками только кажутся.

В роли хищников – самые младшие. Красноречивым примером парадоксального распределения ролей между разбросанными во времени членами семьи является пчелиный волк, или филант. В самом контрасте устрашающего общепринятого названия с классификационным, которое в переводе с греческого означает «любитель цветов», уже обозначена противоречивость естественной истории рода *Phylanthus*, принадлежащего к семейству роющих ос *Sphecidae*. Дело в том, что самки пчелиного волка и являются, собственно, пчелиными волчицами, неутомимо охотясь на пчел различных видов: среди филантов есть как узко специализированные виды, предпочитающие определенный вид пчел в качестве добычи, так и охотники широкого профиля. Самцы же не охотятся

вовсе, питаясь исключительно нектаром цветов. Но и самки сами не едят пчел, они такие же любительницы нектара, как и самцы! Умерщвленные пчелы предназначены личинкам, то есть детям этих эфирных созданий. Получается, что матери только умерщвляют и транспортируют жертв, отцы вообще не имеют отношения к охоте, а настоящими хищниками являются дети, причем будущие, так как в то время, когда оса убивает пчелу, поедать ее еще некому.

Первые наблюдения, раскрывающие тайны жизненного цикла пчелиного волка, были сделаны замечательным натуралистом Жаном Анри Фабром еще в середине прошлого столетия (Фабр, в переводе Плавильщикова, 1963). Строгие научные исследования поведения пчелиных волков относятся к 30-м годам и принадлежат известному этологу Н.Тинбергену (Тинберген, 1970, 1974, 1978). В последние годы знания о биологии пчелиных волков были существенно дополнены исследованиями американских этологов (Evans, O'Neil, 1988; Эванс, О'Нейл, 1991; Strohm, 2000). Род *Phylanthus* относится к числу самых распространенных ос и насчитывает 136 видов. Этих ос можно встретить на любых участках с рыхлой почвой, где легко вырыть норку на лесной поляне, размытом склоне оврага или речном берегу, на обочине дороги, даже среди городских кварталов. Представители некоторых видов довольно мелки – всего семь-восемь мм в длину, но у отдельных видов особи достигают 22 мм и к тому же ярко раскрашены желтыми и оранжевыми полосками, так что их легко заметить и за ними нетрудно наблюдать.

Охота самки происходит следующим образом. Стремительно рассекающая воздух оса вдруг резко меняет направление полета. Повернув, пикирует на соцветие, нацеливается на одну из сосущих нектар пчел, бросается вниз, расставив ноги и меньше, чем за три секунды успевает схватить жертву и впрыснуть ей мощный парализующий яд. Затем, прижав пчелу снизу к своему брюшку, оса улетает к заблаговременно вырытой норке. У всех видов филантов норка состоит из единственного входного отверстия, главного хода – галереи – и ряда отдельных камер, число которых у разных видов колеблется от 2–3 до 17–18. Сначала самка выкапывает только основной ход, а потом, по мере накопления необходимого корма, строит одну за другой камеры, заполняя их добычей. Когда сооружение главного коридора завершено, самка отправляется на свою первую охоту. Вернувшись к гнезду, она кладет парализованную пчелу на пол галереи и улетает за новой жертвой. После нескольких вылазок (каждая занимает от 5 до 45 минут), когда пчел наберется достаточно для заполнения одной ячейки (для этого требуется от 4 до 20 пчел), оса выкапывает первую камеру, затаскивает туда парализованных насекомых, а

затем откладывает на ближайшую к выходу пчелу свое яйцо. Затем она закупоривает выход грязью, чтобы никто не мог проникнуть в ячейку, после чего удаляется, чтобы заняться следующей камерой. Яд, которым были парализованы пчелы, вызывает у насекомых глубокий паралич, благодаря чему такая заживо законсервированная добыча служит источником свежего корма для личинки в течение всего периода ее развития. Мать никогда больше не увидит свое потомство. Когда личинка – примерно через пару дней – вылупляется из яйца, она сразу начинает пожирать находящуюся в камере добычу. Быстро питаясь, она достигает окончательных размеров примерно за неделю, после чего плетет кокон и зимует в нем под землей в своей ячейке. Следующей весной оттуда вылетает взрослая оса, и весь цикл повторяется.

Помимо видов рода *Phylanthus*, среди одиночных ос, принадлежащих к надсемействам Sphecoidae и Vespoidea, существует множество других видов, обладающих сходным жизненным циклом, у которых самки парализуют свою жертву с помощью жала, затаскивают ее в норку или в ячейку, а затем откладывают на нее яйца. У роющих ос наблюдается значительная специализация в отношении жертвы: они используют кузнечиков, пауков, гусениц и личинок жуков, но каждый вид ос специализируется на одном виде жертвы или на группе сходных видов.

Сходную стратегию используют примитивные виды муравьев. Они, однако, не могут парализовать жертву, превратив ее в живые консервы и вынуждены постоянно снабжать личинок свежей пищей. Так, крупные австралийские муравьи-бульдоги (*Myrmecea*) охотятся даже на таких насекомых как пчелы, убивают их с помощью жала, разрывают на части и кладут возле своих личинок, которые ими кормятся. Взрослые же особи питаются, высасывая сахаристые выделения растений (Брайен, 1986). Представители семейства Ponerinae (в основном, тропического, с 52 родами) специализированы для питания определенной группой беспозвоночных: мокрицами, червями, кивсяками, ногохвостками, термитами, а также другими муравьями. Например, *Ambliopone pallipes* жалит многоножек, но не переносит их в свое гнездо, а размещает вокруг них свой расплод. С развитием общественного образа жизни у муравьев наблюдается тенденция выбирать более мелких жертв, которых можно одолеть без помощи жала, но зато в большем числе. Это возможно в тех группах, в которых особи обмениваются между собой пищей.

Распределение ролей среди демографических фракций популяции у муравьев, как у общественных насекомых, носит весьма сложный характер. Как известно, семья общественных перепончатокрылых, в частности, муравьев, состоит из половых особей, осуществляющих процесс про-

должения рода, и рабочих, которые сами не размножаются, а обеспечивают пищей самок и их потомство. Рабочие являются недоразвитыми бесплодными самками. К настоящему времени описано множество схем родства этих членов семьи друг другу, поскольку в семье муравьев может быть несколько самок, родственных или не родственных между собой. Основная же схема такова: рабочие приходится размножающейся самке – детьми, а личинкам, находящимся в гнезде, – сестрами (Брайен, 1986).

Разнообразие способов распределения пищи среди представителей семейства Formicidae, насчитывающего около 6 тысяч видов, весьма велико, но у продвинутых видов все члены семьи связаны между собой нескончаемой цепью взаимных кормлений и облизываний, получивших название трофаллаксиса (Wasmann, 1899). Рабочие особи распределяют между собой как углеводную, так и белковую пищу, а самки и личинки, находящиеся в гнезде, получают в основном секрет лабиальных желез рабочих особей. В целом же углеводная составляющая служит основным источником пищи для рабочих особей, а белковая – для личинок. Таким образом, у большинства видов муравьев охотники – это специальная каста бесплодных самок, а основные потребители добытых ими жертв – сестры этих самок, молодое поколение семьи. Так или иначе, речь идет о распределении ролей по отношению к жертве между различными демографическими фракциями сообщества и, в конечном итоге, демографическими фракциями популяции.

Все более странное распределение ролей. Как уже было сказано, распределение экологических «профессий» между различными структурными частями популяций характерно для многих видов. То, что с точки зрения одной особи является изменением во времени, с точки зрения популяции может быть распределением ролей в пространстве, скажем, младшие – вегетарианцы, а старшие – хищники, или даже так: самки являются хищниками, а самцы – паразитами, да еще на собственных самках, соками которых они питаются. Этот фантастический вариант отличается от всех остальных, приведенных в данном разделе тем, что хищничество одной фракции популяции совмещается не с растительностью, а с паразитизмом другой фракции. Он осуществлен природой для рыб, а именно для четырех семейств подотряда глубоководных удильщиков Ceratoidea (Никольский, 1974).

Глубоководные удильщики, быть может, самые жадные из известных хищников. Их желудок способен сильно растягиваться, благодаря чему они способны заглатывать и переваривать добычу, нередко превосходящую их по своим размерам. Иногда на поверхности вод находят всплыв-

ших из глубин мертвых удильщиков с заглоченной рыбой, превышающей их собственные размеры более, чем вдвое. Захватив столь крупную добычу, удильщик не может ее выпустить, благодаря строению своих зубов (они направлены кзади своими острыми вершинами и у некоторых видов складываются внутрь) и ему ничего не остается, как продолжать заглатывать рыбу, стремящуюся освободиться из капкана и увлекающую хищника вверх. К тому времени, когда удильщик заканчивает обед, он часто погибает.

Столь достойный хищник к тому же оснащен удивительными приспособлениями для поимки добычи. Это удильце (илиций) со светящейся приманкой (эской), которая у разных видов сильно варьирует по форме и величине и бывает снабжена разнообразными кожаными придатками. У некоторых видов илиций выглядит как настоящая оснащенная удочка. Например, у *Lasiognathus saccostomus* базальная часть илиция имеет вид длинного прута, вытягивающегося в специальное влагалище, а его тонкая и гибкая конечная часть венчается эской с тремя крючками. Светящийся орган на эске представляет собой железу, заполненную слизью, в которой заключены светящиеся бактерии. Благодаря расширению стенок артерий, снабжающих кровью эту железу, рыба произвольно может вызвать свечение бактерий, нуждающихся для этого в притоке кислорода. Обычно свечение происходит в виде серии последовательных вспышек.

Для четырех семейств этого подотряда характерны уже упоминавшиеся необычные отношения между полами, которые выражаются в том, что карликовые самцы живут в виде паразитов на теле самок. До того как роли между самцами и самками разделятся, они обитают в виде мальков (поднявшись после перероста своих родителей с большой глубины) в приповерхностном слое воды, где питаются животным планктоном (рачками и мелкими червями). Уже на ранних стадиях онтогенеза самки отличаются наличием удочки, в которую превращен первый луч спинного плавника. Пройдя все стадии метаморфоза, самка становится хищником, а самец — паразитом. Он внедряется в кожу самки острыми щипчиковообразными зубами. Вскоре губы и язык такого самца полностью сливаются с телом самки, а его челюсти, зубы, глаза и кишечник постепенно редуцируются так, что он превращается в придаток, вырабатывающий сперму. Питание паразитирующего самца осуществляется за счет крови самки, так как ее кровеносные сосуды соединяются с сосудами самца, и только дышать он продолжает самостоятельно. Различия в размерах могут быть огромными. Так, у самки *Ceratias holboelli* весом 7 кг, прикрепившийся к ней самец весил всего 14 мг. В целом, подобные отношения между разными

ми фракциями популяции, по-видимому, являются уникальными, по крайней мере, для позвоночных животных.

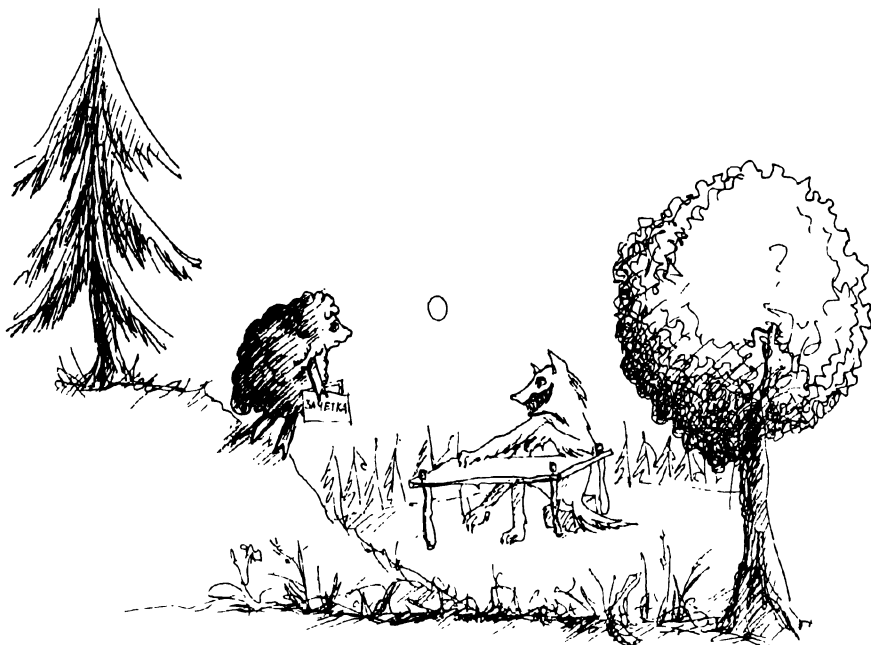
Итак, краткий обзор и анализ поведения хищников по отношению к потенциальным жертвам, выявляет, с одной стороны, огромное разнообразие поведенческих адаптаций, а с другой — наличие закономерностей, которые могут составить единую логическую схему для анализа эволюционных аспектов всех остальных форм межвидового взаимодействия. Ее основу составляет рассмотрение эволюционных аспектов специализации, соотношения врожденных и приобретенных форм поведения в стратегии межвидового взаимодействия, распределения ролей среди различных фракций в популяциях, а также анализ универсальных форм активности, таких, например, как тревожное и исследовательское поведение. Все эти аспекты будут рассмотрены в следующей главе, уже применительно к потенциальным жертвам.

ГЛАВА 4

БДИТЕЛЬНОСТЬ ИЛИ МАНИЯ ПРЕСЛЕДОВАНИЯ? ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ЖЕРТВ

Страшно жить на этом свете,
В нем отсутствует уют.
Ветер воет на рассвете,
Волки зайчика грызут....

*Николай Олейников.
Блоха мадам Петрова*



4.1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ

Экологи, оценивающие прямое влияние различных групп хищников на численность популяции жертвы часто оперируют таким недвусмысленным показателем как процент изъятия особей из популяций отдельных видов, либо совокупности видов, которые служат данному хищнику излюбленной пищей. При этом для хищников, принадлежащих к разным таксонам и изучаемым с помощью различных экологических методов, указываются удивительно сходные цифры. Так, разные виды сов изымают в среднем от 2 до 4 процентов всего населения грызунов на подвластной им территории (Пукинский, 1977). Примерно такое соотношение выявлено и для муравьев (Резникова, 1983) и для стрекоч с их жертвами (Харитонов, 1994).

Таким образом, нельзя сказать, что хищники снимают большой урожай с популяций своих жертв. Скорее, они оказывают на них, если можно так выразиться, «воспитательное» воздействие. Помимо изъятия из популяции больных, дефектных, аномально окрашенных или потерявших свое убежище особей, происходит также и уничтожение животных с нестандартным поведением, слишком медлительных или наоборот, излишне нервных, прежде времени покидающих убежище или отделившихся от группы. Кроме того, потенциальные жертвы как бы сдают экзамен на лучшее запоминание местности, достаточно высокий уровень исследовательской активности, знание повадок различных хищников, уживчивость в группе – ведь излишне агрессивные могут привлечь внимание своим визгом и возней.

К настоящему времени существуют уже сотни работ на разных видах, которые приводят экологов к убеждению, что животные способны оценивать степень опасности со стороны хищников, выбирая между различными формами своей возможной активности на данный момент – питанием, отдыхом, игрой, чисткой тела, поиском партнера, строительной деятельностью и многими другими (Lima, 1995). Способность распределять формы активности в зависимости от степени риска назвали *распределением риска* (risk allocation), по аналогии с уже устоявшимся в экологии понятием «распределение ресурсов» (resource allocation). Эта гипотеза связана с так называемым «*принципом защиты доходов*» asset-protection principle» (Clark, 1994): во всех случаях речь идет о защите уже имеющегося энергетического потенциала и об избежании потерь.

В рамках воздействия на животных такого биотического фактора как воздействие других видов, степень опасности – одна из самых непостоян-

ных величин: она может изменяться как закономерно (варьировать в течение сезона или времени суток, в зависимости от сезонной и суточной активности потенциальных агрессоров), так и совершенно непредсказуемо, каждую минуту.

Для того, чтобы боязнь возможного нападения не превратилась в нечто подобное мании преследования и не заслонила другие жизненно важные мотивации, животные должны обладать адекватным репертуаром поведенческих реакций. Потенциальной жертве необходимо уметь оценивать частоту появления возможных агрессоров, в частности, по уже состоявшимся встречам экстраполировать частоту возможных столкновений в будущем, да еще делать при этом поправки на время суток, характер местности и расстояние до возможных убежищ.

При формировании картины поведения действуют закономерности, общие для всех животных, как потенциальных жертв, так и хищников: у одних видов поведенческий репертуар основан на врожденных стереотипах поведения, у других он дополняется реакциями, основанным на индивидуальном и социальном опыте (см. раздел 3.4 главы 3). Как часть общей картины, формируется более или менее тревожное поведение, основанное на компромиссах между реакциями, направленными на защиту от хищников, и другими формами активности. В его основе лежат реакции «тревожности» или «бдительности» (*vigilance*), основные характеристики которых приводились в главе 3, в разделе 3.5.1.

В соответствии с гипотезой распределения риска, в конкретных экологических исследованиях рассматривается поведение различных видов потенциальных жертв (в частности, рыб, птиц, грызунов, копытных) в ситуациях с по-разному выраженной опасностью. При этом оцениваются тревожные позы животных, вклад тревожного поведения в бюджет времени, энергетические затраты на вынужденные отвлечения от основной формы активности.

Чаще всего анализируется поведение при кормежке, так как оно обычно занимает значительную часть активного (то есть не посвященного отдыху) времени животных.

В ситуациях, когда вероятность нападения велика (хищник достаточно опасный и быстро приближается), потенциальные жертвы должны полностью оторваться от еды и переключиться на наблюдение и оценку ситуации, а при необходимости – оставить еду и скрыться. Если эти ситуации повторяются относительно редко, столь полное отвлечение от фуражировки не наносит ущерба энергетическому балансу, так как вернувшись к еде, животные отдаются процессу фуражировки, практически не отвлекаясь на тревожные реакции. Если давление опасности не столь

тяжко, но зато продолжительно или почти постоянно, животные вынуждены кормиться менее интенсивно, часто отвлекаясь на позы разного уровня тревожности: от настораживания ушей или припохивания, до поднимания головы, привставания на задние ноги, обзорных прыжков, вскакивания на наблюдательный пост. Они могут также выбирать для питания относительно безопасные, хотя и менее выгодные места, избегая тех участков, где больше пищи, но и риск более значителен.

Так называемое комфортное поведение, то есть чистка шерсти, или перьев, или усиков и ног (если речь идет о членистоногих), делает животное временно беспомощным. Движения, направленные на уход за своим телом, прерываются позами настороженности, направленными на оценку возможной опасности (Lima, Dill, 1990).

Еще одна форма активности, которая подвергает животных повышенному риску — это брачные игры. Обычные для многих видов пути привлечения внимания полового партнера с помощью различных способов или их сочетаний (яркая окраска, демонстративные движения, вкупе с общим повышением подвижности) увеличивают риск нападения хищника (Andersson, 1994).

Трудность для потенциальных жертв и для создателей математических моделей, объясняющих оптимальное поведение животных на основе гипотезы распределения риска, состоит в том, что между вариантами опасных ситуаций есть множество переходов, а усилия, вкладываемые в реакции бдительности при разных степенях опасности, не являются независимыми; между формами поведения жертв в разных ситуациях существуют довольно запутанные связи. В целом ясно, что тому, кто хотя бы изредка оказывается в роли жертвы, практически никогда не удастся сконцентрироваться на одной какой-то деятельности (в частности, на питании или на брачном «танце»), пренебрегая тревожными реакциями.

Следует отметить, что до сих пор, несмотря на обилие теоретических работ, нет ни одного конкретного экспериментального исследования, посвященного тому, как влияет характер ответа животных на опасность в данный момент, от их предшествующего опыта. Как уже отмечалось в главе 1, до недавнего времени в экспериментальной экологии в целом прослеживалась явная тенденция недооценки когнитивных возможностей животных, хотя в последние годы эти пробелы начинают восполняться.

В данной главе мы рассмотрим конкретные примеры стратегий защиты потенциальных жертв: как индивидуальные, так и групповые; как основанные на сочетании морфологических адаптаций с врожден-

ными стереотипами поведения, так и базирующиеся на гибком поведении, накоплении опыта и обмене информацией.

4.2. СТРАТЕГИИ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ЗАЩИТЫ: СУММА ТЕХНОЛОГИЙ И ВЫБОР СТЕРЕОТИПОВ ПОВЕДЕНИЯ

А форменные есть отлички: в мундирах
выпушки, погончики, петлички.

А. Грибоедов. Горе от ума

Подобно тому, как у многих видов хищников поведение при поимке добычи сочетается с их анатомо-физиологическими адаптациями, у животных, вынужденных постоянно остерегаться атаки хищника, стратегии защиты основаны на сочетании морфологических особенностей и поведенческой манеры использовать эти особенности. В данном разделе мы рассмотрим несколько примеров индивидуальных стратегий защиты, которые иллюстрируют разные варианты от сочетания весьма специализированных анатомических и этологических характеристик до сравнительно простых и неспецифических изменений в поведении (рис. 9).

У кого есть иглы – тот их и оттопыривает. Классические работы Н. Тинбергена и его коллег, сделанные в конце 40-х – начале 50-х годов (Мак-Фарленд, 1988) на колючках, продемонстрировали адаптивное

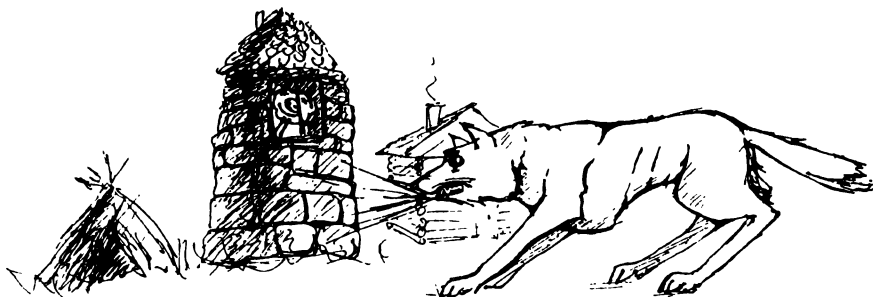


Рис. 9. Главное – увеличить, для хищника время обработки себя
(см. также главу 2, раздел 2.1)

сочетание морфологических средств защиты и соответствующих этим средствам стереотипов поведения.

Исследователи проводили свои эксперименты в аквариумах, предлагая хищникам – щукам (*Exos lucius*) и окуням (*Perca fluviatilis*) поймать и съесть колюшек двух видов – трехиглую (*Gasterosteus aculeatus*) и десятииглую (*Pugosteus pungitius*), а также рыбок, сходных по размеру, но лишенных колючек: гольянов (*Phoxinus phoxinus*), плотву (*Rutilus rutilus*), красноперку (*Scardinius erythrophthalmus*) и карася (*Carassius carassius*).

Оказалось, что щука и окунь обычно стараются схватить свою жертву за голову, но это им не всегда удается. Рыб, лишенных колючек, они без труда заглатывали как с головы, так и с хвоста, и не было необходимости ими манипулировать. Атакованные колюшки растопыривали колючки. Некоторым колюшкам, уже схваченным, удавалось вырваться, особенно если хищник пытался манипулировать жертвой. В смешанной стае из колюшек и гольянов, и щука и окунь чаще поедали гольянов. Трехиглые колюшки выживали чаще, чем десятииглые. Хотя число игл у первого вида меньше, зато они длиннее и являются более надежным средством защиты.

В некоторых опытах окуню и щуке предлагали колюшек с обрезанными иглами. Такие рыбки выживали гораздо менее успешно, чем интактные колюшки. Это подкрепляет основной вывод экспериментаторов о том, что иглы действительно представляют собой защиту от хищника. Но как же выживают в природе рыбы, лишенные такой защиты, а также те, у кого иглы более слабые и короткие – например, десятииглые колюшки?

Сравнение характерных особенностей местообитаний и поведения двух видов рыбок помогло исследовательской группе Тинбергена частично ответить на этот вопрос. Самец трехиглой колюшки строит свое гнездо на субстрате, относительно свободном от водорослей, а его брачная окраска ярко-красная. Самец десятииглой колюшки строит гнездо среди густых водорослей, а его окраска во время сезона размножения черная. Таким образом, недостаток защиты частично компенсируется маскировочной окраской и криптическими реакциями.

Недавние экспериментальные исследования выявили более сложную закономерность выбора мест для гнезда у трехиглой колюшки (Candolin, Voigt, 1998). Как бы ни были грозны три иглы этой рыбки, они, конечно, не обеспечивают абсолютной защиты от хищников. На помощь приходят весьма тонкие различия в поведенческих стереотипах, которые помогают самцам балансировать на грани между опасностью быть съеденными хищниками, либо быть отвергнутыми самкой. Дело в том, что в своих

сравнительно открытых местообитаниях самцы с брачной окраской хорошо видны не только самкам, но и хищникам. Можно уменьшить собственную демонстративность, скрывшись за растениями или не так резко извиваясь во время брачного танца. Но это может привести к конкурентному проигрышу. Гнезда готовых к размножению самцов располагаются чрезвычайно плотно, на расстоянии около 20 см одно от другого. Стоит проявить чуть больше осторожности и самка, готовая выметать икру, уйдет к другому.

Так коллошки сталкиваются с общей для огромного числа видов проблемой: привлечение внимания полового партнера увеличивает риск нападения хищника.

Для того, чтобы понять, как рыбки находят компромисс между осторожностью и демонстративностью, финские исследователи поставили несколько серий аквариумных экспериментов.

Самцам трехиглой коллошки предоставляли на выбор два варианта мест для гнезда, оборудованных в плоских тарелках: одна тарелка содержала искусственные водные растения и камешки, другая была открытой, лишенной растений. Разные группы самцов содержались в разных условиях: одни чувствовали себя в безопасности, другим был хорошо виден аквариум со щуками. Обе эти группы также подразделялись: всем давали возможность построить гнездо, но одни оставались в одиночестве, другие же оказывались в обществе самцов-конкурентов (экспериментаторы убирали непрозрачную перегородку, которая казалась рыбкам стенкой аквариума). Результаты усилий самцов по строительству гнезд в выбранных ими местах, в сочетании с зигзагообразными движениями привлекающих брачных танцев, предлагалось оценить самкам, помещаемым в аквариум. Их выбор особенно интересовал исследователей. При этом устройство аквариумов не позволяло самкам видеть хищников, они только наблюдали за самцами.

Оказалось, что в отсутствие хищников самцы решительно отдавали предпочтение открытым местам для строительства гнезд и их брачные танцы отличались максимальной интенсивностью движений. В виду хищников они, напротив, выбирали тарелки с растениями для постройки гнезда. Интенсивность красной брачной окраски оставалась неизменной у всех самцов, но в присутствии хищника менялся характер ухаживаний за самкой. Самкам, которые, напомним, хищников не видели, предстояло сделать выбор между следующими вариантами: гнездо на открытом месте, но брачный танец самца значительно менее зажигателен, чем должен был бы быть, так как он видит хищника; гнездо скрыто за растениями, брачные движения самца тем не менее скованы; гнездо скрыто, но самец

делает все возможное, чтобы его движения были заметны самке. Последний вариант самцы осуществляли только в условиях конкуренции с другими соискателями, и именно он нравился самкам больше всего. Таким образом, риск попасться хищнику оказывает существенное воздействие и на выбор мест для брачных игр и на сам характер ритуальных движений.

Рожденные убежать. Следующий пример, основанный на материалах монографии И.М. Фокина (1978), дает возможность восхититься сочетанием удивительных морфологических приспособлений тушканчиков с особенностями поведения, как бы извлекающими максимальную пользу из каждой анатомической детали. Прежде всего, эти зверьки не имеют себе равных в способности к бегу на задних конечностях: некоторые тушканчики способны бежать со скоростью до 10 м в секунду, а прыгать на расстояние свыше трех метров. У видов, обитающих на плотных глинистых и щебнистых грунтах нижняя поверхность подушечек пальцев похожа на ребристый протектор шин и препятствует пробуксовыванию пальцев по грунту при толчке в начале прыжка. Основания пальцев защищают от резких ударов эластичная конусовидная мозоль. У обитателей песков нижняя поверхность пальцев покрыта щеткой из волосков, позволяющей минимально нарушать структуру грунта и равномерно распределять нагрузку на песок во время прыжка. Используя такой песчаный протектор, тушканчик с легкостью взлетает на склон песчаного бархана, тогда как преследующая его лисица-караганка увязает в рыхлом песке. Высокая скорость бега сочетается у тушканчиков с удивительной маневренностью. Способность зверьков резко изменять направление движения – важное условие «пассивной» защиты.

У многих потенциальных врагов тушканчиков абсолютная скорость бега может быть и выше, но ни один четвероногий хищник не в силах мгновенно изменить направление движения. Молниеносная серия прыжков зигзагом настолько обескураживает хищника, что, потеряв тушканчика из поля зрения, он прекращает преследование. Как и у большинства обитателей открытых пространств, вынужденных удаляться от убежищ в поисках корма, у тушканчиков хорошо развиты зрение и слух. Поле зрения больших выпуклых глаз охватывает почти 360 градусов в горизонтальной и столько же в вертикальной плоскости. Ушные раковины у некоторых видов очень длинные и подвижные, у других же сильно увеличенный объем полости среднего уха образует огромный костный резонатор. Использование подобной «суммы технологий» создает эффективную систему защиты, во многом специфичную именно для этой группы животных.

Любому агрессору ответим адекватно. В тех случаях, когда животные подвергаются нападению со стороны разных хищников, каждый из которых имеет свою манеру душегубства, поведенческие стратегии защиты оказываются более адаптивными и гибкими, чем наращивание морфологической брони в виде панцирей и иголок. Это имеет значение прежде всего для К-стратегов, с их длительным онтогенезом и сложными формами поведения. Нередко число поведенческих моделей, характерное для вида, умножается тем, что он играет в экосистеме роль как жертвы, так и хищника. Классическим исследованием в этом плане является работа Круука (Kruuk, 1964), который изучал хищническое и защитное поведение обыкновенной чайки *Larus ridibundus*.

Эти чайки гнездятся на земле большими колониями, где они могут подвергаться нападению различных хищников. Некоторые из них, такие как другие чайки, вороны и сжи, поедают только яйца и птенцов. Другие, в том числе соколы, хорьки, лисы и человек, опасны как для взрослых, так и для их потомства. Сапсан же нападает только на взрослых птиц. Круук установил, что реакции чаек зависят от вида хищника. Они могут улететь от сапсана, но при появлении остальных хищников – начинают на них воздушные атаки. Если другие чайки, сжи или вороны подходят близко к гнезду, хозяева сами активно нападают на этих нежелательных гостей. Эти различия в реакциях на хищников оказываются в высшей степени адаптивными. Если чайка покидает гнездо, она оставляет яйца или птенцов только под защитой окраски. Это не имеет значения, когда нападет сапсан, который опасен только взрослым птицам. Когда приближаются сжи или хорьки, которые опасны только для яиц и птенцов, взрослые остаются в гнезде и защищают потомство, сами при этом ничем не рискуя. При встрече с лисицей или человеком чайки сталкиваются с такой проблемой: бросить гнездо – значит подвергнуть опасности потомство, а защищать гнездо – самим подвергаться опасности. В ситуации такого типа требуется тонкое равновесие между издержками и выгодами, и чайки находят компромисс в каждом конкретном случае.

Смертельная игра в «замри-отомри». Как уже отмечалось во введении к данному разделу, в поведенческом репертуаре потенциальных жертв присутствуют общие для самых разных видов, неспецифические реакции, связанные с ожиданием нападения. Так, известно, что такая форма активности как «осмотр местности в положении с поднятой вверх головой (сканирование)» занимает до 60% времени как у пасущихся копытных, так и у птиц (Caraco et al., 1980; Underwood, 1982).

Вот как описывали поведение сибирской косули при скрадывании ее волком В.Е. Соколов и А.А. Данилкин (1977):

«Кормившийся на лугу взрослый самец косули услышал шорох или обнаружил темное пятно на снегу в 60 м от себя – кравшегося к нему из-под ветра волка. Последовала ориентировочная реакция животного, в ответ на которую волк прекратил движение. Через 8 минут косуля, не обнаружив опасности, снова начала кормиться. В ответ на новое движение волка последовали настороженная поза и пять прыжков в сторону от источника беспокойства, после чего животное снова приняло настороженную позу. Волк замер на месте, а самец косули по касательной обошел неподвижно лежащего волка с подветренной стороны и, уловив его запах, тотчас же убежал прочь».

По наблюдениям тех же авторов, сибирские косули на открытой местности чувят человека за 200–400 м, в лесу при ветреной погоде – за 100–200 м, но при встречном ветре к ним можно подойти почти вплотную. Обоняния для контроля над ситуацией недостаточно, и это, конечно, осложняет жизнь животного. У взрослых косуль на контролирование местности уходит столько же времени сколько собственно на пастьбу: животные настораживаются, а для того, чтобы рассмотреть предметы, скрытые за кустами, встают на задние ноги.

В последние годы появились эмпирические исследования, в которых выявлен прямой путь от характера поведения к его результату, то есть показана прямая зависимость между количеством тревожных реакций потенциальных жертв и вероятностью быть реально съеденными. Например, гепарды успешно нападают именно на тех газелей Томсона, которые меньше времени, чем их сородичи, посвящали осмотру местности (FitzGibbon, 1989).

Переходя с места на место, например, в поисках нового пищевого пятна, животные могут испытывать затруднения в попытках оценить степень опасности, так как при движении, особенно быстром, обзор местности ухудшается. Многие животные совершают «обзорные прыжки», замедляют движения или просто часто останавливаются и оценивают меняющуюся ситуацию. Все эти формы поведения неспецифичны и характерны как для тех, на кого охотятся, так и для самих охотников, хотя у хищников они занимают гораздо меньшую долю в бюджетах активного времени. Рассмотрим немного подробнее такую форму активности, как «паузы» или «замирание».

Исследуя в сравнительном аспекте индивидуальное поведение муравьев и составляя этограммы для разных видов, я столкнулась в свое вре-

мя с формой локомоторной активности, которую назвала «прерывистым бегом». Речь шла о том, что когда муравьи находятся на поверхности почвы (а не на деревьях или траве), то они значительную часть своего активного времени посвящают быстрому бегу, осуществляя поиск пищи или возвращаясь в свое гнездо. Такая скоростная перестановка шести ног ничего особенно интересного наблюдателю не сулит. Однако время от времени муравей переключается на «прерывистый бег», чередуя быстрые движения с краткими остановками, как бы замирая на две-три секунды и припадая к земле. Эта форма активности занимала около 5% активного времени, тогда как «просто бег» — 50–80%. Примечательно, что «прерывистый бег» как форма активности характерен только для видов субдоминантов (в частности, прыткого степного муравья *Formica cunicularia*, прыткого степного бегунка *Cataglyphis aenescens*), занимающих в многовидовом сообществе муравьев подчиненную роль по отношению к более крупным и агрессивным доминирующим видам (например, луговому муравью *Formica pratensis*). Доминирующие виды муравьев, как выяснилось, играют роль не только конкурентов, но и хищников по отношению к субдоминантам, и я предположила, что «прерывистый бег» является формой скрытного поведения в виду опасности (Резникова, 1975, 1983).

Используемый для муравьев термин «прерывистый бег» оказался четверть века назад будущей калькой с будущего английского термина «прерывистое движение» (intermittent locomotion). Исследователи позвоночных животных выяснили, что подобные паузы и «замирание» являются широко распространенной формой поведения, помогающей как хищнику выследить добычу, так и жертве следить за агрессором. Во время кратких остановок животные могут не только обнаружить визуальные изменения в окружающем ландшафте, но и прислушаться к звукам, исходящим от других, при этом сами замирая и не производя шума (Lima, Dill, 1990).

Одна из последних экспериментальных работ в русле поведенческой экологии, посвященная специально исследованию роли «прерывистого движения» в поведении потенциальных жертв, была выполнена канадскими исследователями на серых белках *Sciurus carolinensis* и восточных бурундуках *Tamias striatus* (McAdam, Kramer, 1998). Оба вида обитают в лесных ландшафтах и с большой осторожностью ведут себя, выходя на открытые, лишенные деревьев места. Скрываясь от хищника, белка быстро карабкается на ближайшее дерево, а бурундук поступает так лишь изредка, скрываясь под корягами, в корнях или земляных норах. В любом случае, им приходится убегать с открытого места под полог леса.

В экспериментах зверькам каждого вида предлагалось по 10 подкормочных площадок (с орехами для белок и семечками для бурундуков) в лесных местообитаниях и на полянах. После того, как животные осваивали кормушки, они совершали регулярные рейды, забирая с площадки пищевые единицы и транспортируя их в свои кладовые. Таким образом, во время своих рейдов зверьки ели и останавливались, то их целью не являлся поиск пищи, поскольку они целенаправленно бежали к кормушкам. У обоих видов паузы во время бега составляли в среднем по полсекунды, а само путешествие к кормушке — около 15 сек. На открытых, опасных для зверьков местах остановки занимали до 40% времени по пути к кормушке, и в 5-6 раз меньше — на обратном пути, к кладовым, куда животные торопились доставить добытую пищу. В тех случаях, когда подкормочные площадки располагались под пологом леса, паузы занимали менее 20% по пути к кормушке и около 10% на обратном пути.

Исследователи пришли к предположению о значительных различиях в в тревожном поведении у животных во время движения, в частности, на пути к известной цели, по сравнению с тревожными реакциями во время кормления или чистки тела. Отметим, что подобные неспецифические, и в то же время достаточно красноречивые формы поведения, дают хороший материал для сравнительных исследований, поскольку встречаются у представителей не только разных видов, но даже и разных классов животных. Похоже, что «прерывистые локомоции» относятся к одной из универсальных форм тревожного поведения при движении, но этот вопрос еще недостаточно исследован.

4.3. МАСКИРУЕМСЯ, ПУГАЕМ, РЕКЛАМИРУЕМ

Даже будучи свободной и невидимой, все же и в наслаждении нужно быть хоть немного благоразумной.

М.А. Булгаков. Мастер и Маргарита

В данном разделе, продолжая тематику предыдущего (4.2), мы рассмотрим эволюционные аспекты криптических адаптаций, заключающихся в том, что отдельные черты поведения и анатомического строения жертвы мешают хищникам различать и (или) преследовать добычу. Конечно, криптические адаптации характерны не только для потенциальных жертв, но и для хищников, особенно подстерегающих, которые по роду

своей деятельности должны оставаться малозаметными. Достаточно вспомнить маскирующую или разбивающую окраску у щук, львов, тигров, леопардов, гремучих змей и удавов, а также маскировку хищных насекомых, например, бои омовов, которые подстерегают свою добычу, «изображая из себя» ветки или листья. Не забудем и о хищниках — «совместителях» и «хищниках-жертвах», описанных в главе 3. Однако поскольку чаще всего такие специфические стратегии защиты от избыточного внимания, или, напротив, реклама собственной грозности и несъедобности, характерны для потенциальных жертв, мы рассмотрим их в данной главе, посвященной тем, кто подвержен постоянному риску быть схваченным.

4.3.1. Основные понятия, связанные с криптическим поведением

Криптические адаптации всегда живо интересовали эволюционистов и экологов. Всплеск интереса к этим в буквальном смысле слова наглядным примерам эволюции пришелся на первые три десятилетия после выхода в свет «Происхождения видов». Прекрасный обзор этих и более поздних работ читатель найдет в монографии Х. Котта, известного и собственными исследованиями в этой области (Cott, 1940; Котт, 1950) «Приспособительная окраска животных». Эта книга легла в основу многих современных исследований и всегда упоминается авторами работ, посвященных влиянию окраски на те или иные аспекты жизни животных. Большое количество примеров, относящихся к членистоногим, моллюскам, иглокожим, рептилиям, земноводным, птицам, рыбам и млекопитающим к настоящему времени описано и вошло во все современные учебники по поведению животных и экологии. Несмотря на пристальное внимание исследователей, многие вопросы, касающиеся эволюционных аспектов защитного поведения, остаются нерешенными (рис. 10).

Понятия покровительственного сходства, или, что то же, маскировки, или *криптизма* (от греческого *kryptos* — скрытый) и понятие *миметизма* или *мимикрии* (от греческого *mimikos* — подражательный) относятся к различным явлениям, хотя между ними встречается множество переходов. Э. Паульстон сформулировал соотношение между покровительственным сходством и мимикрией следующим образом: «В первом случае животное прячется, подражая какому-нибудь предмету, не представляющему интереса для врага. Во втором случае животное становится заметным, подражая предмету, который хорошо известен врагу и избегается

дольше обучается хищник и тем выше гибель у вида-модели. Нередок и полиморфизм, при котором вид-имитатор подражает нескольким модельным видам.

Мюллеровской мимикрией называют явление, при котором несколько защищенных видов животных имеют сходную внешность и, подражая друг другу по окраске и по форме, образуют «кольцо» мимикрии. Например, многие виды ос сходны по окраске и очертаниям; ядовитые насекомые, такие как божья коровка, клоп-солдатик, жук-нарывник имеют аспосематическую красную с черными пятнами окраску. Враги насекомых, выработав рефлекс отвращения на один вид, уже не трогают насекомых других видов, входящих в это кольцо. Поскольку потенциальные хищники чаще будут сталкиваться с несколькими видами-имитаторами, чем с одним, привычка избегать их появится быстрее. Сходство может быть не таким полным, как в случае бейтсовской мимикрии, потому что ни один из видов не обманывает хищника, просто каждый из них напоминает хищнику о своих опасных и неприятных свойствах.

После этого краткого вступительного обзора рассмотрим несколько примеров, сгруппированных по разным формам мимикрии. Нас будут интересовать прежде всего формы поведения, усиливающие эффект мимикрии.

Следует отметить, что хотя примеры криптических адаптаций и являются очень яркими и интересными, и вошли в большое количество учебников, но все же адаптивная ценность многих из них базируется на умозрительных заключениях или на наблюдениях натуралистов, а прямых экспериментов пока немного. В этой области эволюционной экологии много дискуссионных и нерешенных проблем, на которых мы остановимся специально, рассматривая по отдельности каждую из форм криптического поведения.

4.3.2. Криптизм как таковой

Просто нужно не думать, что здесь есть мандарины. а забыть, что мандаринов здесь нет. Только и всего!

Харуки Мураками. Сэжечь сарай
(перевод с японского Андрея Замилова)

Криптические адаптации могут включать звуки, запахи, цвет, облик животного, форму его тела, позы и движения. Так, некоторые ба-

бочки, сходные с сухими листьями, совершают в полете круговые движения, подобно падающим листьям. Покровительственная окраска нередко связана с соответствующим поведением: чтобы спрятаться, животное должно выбрать необходимый фон и правильно на нем сориентироваться. Такое поведение чаще всего бывает востребованным по принципу «все или ничего» – первая же ошибка может стоить жизни.

Даже у животных со сложно организованным общим поведенческим репертуаром и длительным сроком жизни, оставляющим достаточно времени для обучения, криптические реакции могут потребоваться на ранних стадиях онтогенеза. Здесь можно встретить такие удивительные примеры конвергенции как пуховой наряд у птенцов и детенышей гепардов, маскирующий и тех и других под дерновинки высохшей травы. Котята гепарда, прежде чем вырасти в грозных и быстрых хищников, проходят стадию котенка-пуховика, покрытого «накидкой»: длинные белесого цвета пуховые волосы густо покрывают всю верхнюю часть тела, оставляя открытыми только глаза и мордочку (Адамсон, 1972). С таким же приспособлением мы встречаемся у птенцов жаворонков, коньков и других птиц, гнездящихся на земле (Слудский, 1976).

Огромное количество примеров криптической окраски и соответствующих форм поведения касается насекомых. Многие из них по своей форме и по цвету напоминают части растений, на которых живут – листья, ветки, шишки или кору. При этом садясь на растение, насекомое должно принять соответствующую позу. Например, некоторые бабочки садятся на стволы деревьев таким образом, чтобы темные полосы на их крыльях располагались параллельно щелям и трещинам коры.

Существует несколько косвенных, но весьма красноречивых примеров, позволяющих считать, что цветовое соответствие фону имеет приспособительное значение.

Так, черный поток застывшей лавы в Нью-Мехико представляет собой пример эксперимента, «поставленного» природой. Застывший лавовый поток окружен исключительно белыми песками, и фауна этого района, по-видимому, произошла от животных, обитающих в песках. На этой территории живут два близкородственных вида мышей: *Perognathus intermrdius ater* и *P. apache gypsi*. Вторая, черная как смоль, встречается только на лаве, а первая, со светлой окраской, обитает только в песках (Benson, 1933, цит. по: Пианка, 1981).

Дифференцированное хищничество, описанное в различных экологических исследованиях, также говорит о совместных приспособительных реакциях потребителей и потребляемых. Так, европейская наземная улитка *Cerpea nemoralis* полиморфна по окраске раковины и бывает

коричнево-бурой, розовой и желтой. В некоторых областях Англии улитками питается главным образом певчий дрозд *Turdus ericetorum*. Дрозды обыывают молпосков, разбивая раковины на камнях, так называемых дроздовых наковальнях. Соотношение числа разных раковин, которые накапливаются возле наковален, сильно отличается от их соотношения в популяции, что отражает выборочность питания дроздов. В апреле окраска основного фона в лесу бурая, а в мае она постепенно становится зеленой. В апреле процент желтых раковин (которые имеют зеленоватый оттенок, если внутри сидит молпоск) у дроздовых наковален значительно выше, чем в популяции, а в конце мая — ниже. Хищничество дроздов может быть фактором, поддерживающим полиморфизм окраски раковин, поскольку бурые и розовые морфы имеют преимущество в приспособленности в начале сезона, а желтые — в более позднее время (Sheppard, 1951, цит. по: Пнанка, 1981).

Недавно было показано, что хищничество бурых медведей является фактором, в значительной степени формирующим облик лососей *Oncorhynchus nerka* во временных водоемах Аляски, которые служат им нерестилищами. В тех водоемах, где пресс хищничества является значимым, лососи более плоские и темные, что, по мнению авторов, делает их менее заметными для медведей (Quinn, Kinnison, 1999).

К сожалению, экспериментальные работы и, соответственно, фактические доказательства того, что цветовые различия и соответствие фону имеют селективную ценность, немногочисленны.

Наиболее достоверный пример, ставший классическим и вошедший во все учебники, — индустриальный меланизм, известный теперь для многих видов, и впервые описанный Х. Кетуэллом для бабочки *Biston betularia*, обитающей в Англии (Ketwell, 1956, цит. по: Пнанка, 1981). В начале XIX века бабочка была светлоокрашенной и проводила дневное время на покрытых лишайниками стволах деревьев. С развитием промышленности и сопутствующим ему загрязнением воздуха лишайники вымерли, а стволы деревьев в некоторых районах покрылись сажей и стали совсем темными. В серии своих экспериментов Кетуэлл переносил светлых бабочек из незагрязненного леса в загрязненный, а меланистов из загрязненного в чистый. На нижнюю сторону крыльев всех бабочек, и перенесенных и местных, краской наносилась маленькая метка, затем все они выпускались, и через несколько дней их вновь ловили. Как и ожидалось, для светлых бабочек была характерна низкая выживаемость в загрязненном лесу, а для меланистов — в чистом лесу с лишайниками. Более того, Кетуэлл сам наблюдал, что птицы ловят бабочек, не соответствующих своему фону.

Дифференциальное хищничество в естественных условиях можно изучать с помощью полевых экспериментов, предлагая потенциальным потребителям возможный выбор. Этот метод получил в последние годы название «метод кафетерия».

Многу было таким образом исследовано предпочтение разных жизненных форм саранчовых одним из самых крупных и активных видов степных муравьев — луговым муравьем *Formica pratensis*. Всякий, кому приходилось ловить саранчовых или кузнечиков на открытых пространствах лугов или степей знает, как трудно за ними уследить. Они незаметны, находясь в состоянии покоя, а взлетая или прыгая, после посадки складывают крылья и припадают к той растительности, на фоне которой они менее заметны. На признаках, связанных с характерными деталями облика и цветовыми вариететами этих насекомых, основана система их жизненных форм. В частности, белополосая кобылка *Chortippus albomarginatus* является фитофилом и прячется, прижимаясь к стеблям растений, а малая крестовичка *Dociostaurus brevicollis* — подпокровный геофил, при она опасности отпрыгивает и припадает к поверхности почвы (Стебаев, 1970).

Чтобы узнать, в какой мере сочетание поведенческих и морфологических характеристик саранчовых предохраняет их от атак муравьев, являющихся обычными для них хищниками, многу была проведена серия полевых опытов (Резникова, 1983). Муравьям были предложены и свежие и подсушенные трупы саранчовых, а также живые насекомые, привязанные тонкими нитками к пронумерованным покровным стеклам. Живые насекомые сохраняли бодрую подвижность в течение 3–4 часов наблюдений. Оказалось, что мертвых насекомых муравьи потребляли одинаково охотно; не делали они различий и в тех случаях, когда для ограничения подвижности саранчовых их привязывали на короткие нитки и тем нивелировали различия в их поведении. Живые саранчовые, привязанные на длинные нитки, вели себя по-разному, то есть в соответствии с поведенческими стереотипами жизненных форм геофилов и фитофилов. Это обусловило достоверную разницу в реакциях муравьев и в успешности их охоты на саранчовых. Подпокровные геофилы, прижимающиеся к земле, как добыча оказались значительно доступнее для охотников, чем фитофилы, взбирающиеся на растения.

Красноречивый полевой эксперимент, дающий, правда, косвенное представление о реакциях хищников на «попытки» жертв отвлечь внимание если не от себя в целом, то хотя бы от своих жизненно важных органов, был проделан П. Шеппардом (Sheppard, 1959, цит. по: Пианка, 1981). Он исследовал отвлекающую роль ложных глаз, расположенных

по периферии крыльев бабочек; такие пятна могут стимулировать нападение, поскольку многие хищники целятся в глаза своим жертвам, что бы лишить их возможностей к бегству. Исследователь рисовал «глаза» на крыльях бабочек, а затем выпускал и через некоторое время вновь ловил этих насекомых. Разрисованные участки оказались поврежденными, вероятно, вследствие нападения птиц.

В последние годы в экспериментальной экологии дискутируются результаты опытов с искусственной добычей, предлагаемой хищникам в лабораторных экспериментах (Alatalo, Mappes, 1996; Lindström, et al., 1999). Хищники (в цитируемых работах – синицы) помещаются в экспериментальную комнату с искусственными деревьями. Им предлагают на выбор несколько вариантов «пищевых единиц», напоминающих по форме червей и изготовленных из соломинок, наполненных салом («съедобная добыча») или чем-нибудь неприятным для птиц («несъедобная»). Разная окраска в сочетании с фоном делает одни пищевые единицы более, другие менее заметными, а третьи – пугающими. Псевдочервяки предлагаются консументам по одному или в «группах» разной численности. Такие опыты помогли выяснить, как влияет на выбор хищника та или иная окраска пищевых единиц и размер их «группы».

Однако, многие ситуации, описанные много лет назад в природе, до сих пор остались необъясненными.

Один из самых замечательных и загадочных для этолога примеров сочетания покровительственной окраски с поведением не просто отдельного организма, а маленького сообщества насекомых как целого – это групповое маскировочное поведение цикад-флатид (*Ityræa Gregoryi*), которые, цепляясь за стебли растения хирантуса шероховатого (*Achyrantheus aspera*) являют собой чудо маскировки, создавая общими «усилиями» впечатление цветка, которого на самом деле в природе не существует (Адамсон, 1977). Вот что сказано о цикадах-флатидах у Роберта Ордри (Ardrey, 1961):

«В Кении обитает создание, называемое цикада-флатида. Но, если говорить более точно, то, с чем меня познакомил д-р Лики, было созвездием кораллового цвета в виде кисти, состоящей из многих мелких цветков, как у алоэ или гнацигга.

Однако мне еще предстояло изумляться. Кораллового цветка в природе не существует... Эту форму создало сообщество цикад-флатид. Каждый цветок, имеющий продолговатую форму, примерно один сантиметр длиной, при бо-

лее пристальном рассмотрении оказывался крылышком насекомого. Колония насекомых цеплялась за мертвую высохшую ветку так естественно, что создавала впечатление живого цветка, и, казалось, что вот-вот вы почувствуете его весенний аромат.

Я все еще не мог прийти в себя от этого удивительного явления, когда знаменитый кениец новыми сведениями еще более усугубил путаницу в моих познаниях о цикаде-флатиде. Он рассказал мне, что в Кориндонском музее ему удавалось разводить целые поколения этих маленьких созданий. И в каждой ежедневной кладке яиц всегда оказывается по крайней мере одно яйцо, из которого развивается создание не с коралловыми, а с зелеными крылышками, а из нескольких яиц появляются насекомые с крылышками промежуточных оттенков.

Я взгляделся повнимательнее. На кончике цветка-насекаемого была единственная зеленая почка. Позади нее находились полдюжины частично распустившихся цветков только с коралловыми прожилками. Еще ниже на ветке сгрудилась основная масса цикад-флатид все с крыльями чистейшего кораллового цвета, таким образом, скопление насекомых производило полное впечатление цветка, и это скрывало их от глаз даже самых голодных птиц».

Этот пример, хотя и чрезвычайно интересен, но пока не подкреплён экспериментами, которые бы подтверждали адаптивное поведение животных в соответствии с предположениями наблюдателей. О подобных случаях Д. Мак-Фарленд (1988, с. 75) высказывается следующим образом:

«Натуралисты и этологи обнаружили многочисленные примеры удивительных способов, которыми животные оказываются в совершенстве приспособленными к условиям среды обитания. Трудность в объяснении такого рода поведения животных состоит в том, что оно кажется убедительным просто потому, что это хорошая история. Это не означает, что хорошая история не может быть правдивой. В любом правильном объяснении поведенческой адаптации разнообразные детали и наблюдения и в самом деле должны быть подогнаны друг у другу. Проблема заключается в том, что биологи, как ученые, должны оценивать *данные*, а

хорошее описание – не всегда хорошие данные. Как и в суде, данные должны быть более чем обстоятельными и должны нести в себе элементы независимого подтверждения».

Один из способов получить данные, свидетельствующие об адаптивности поведения, – сравнить родственные виды, которые занимают различные местообитания. Это касается разных форм поведения, в том числе, стратегий защиты от хищников. Классический пример такого подхода – работа Э. Каллен (Cullen, 1957), изучавшей особенности гнездового поведения у гнездящейся на скалах моевки (*Rissa tridactyla*) и у чаяк, гнездящихся на земле – таких как обыкновенная (*Larus ridibundus*) и серебристая (*Larus argentatus*). Моевка гнездится на скальных уступах, недоступных для хищников, и, по-видимому, эволюционировала от гнездящихся на земле чайк в результате давления хищников. Моевки унаследовали некоторые черты чайк, гнездящихся на земле, такие как частично маскировочная окраска яиц, которая в принципе не требуется, так как гнездо моевки все равно бросается в глаза, благодаря белым пятнам помета вокруг него. В то же время чайки, гнездящиеся на земле, очень аккуратны и избегают дефекации вблизи гнезда, чтобы не показывать его местонахождение. Птенцы гнездящихся на земле чайк при приближении опасности убегают и прячутся, тогда как птенцы моевок сохраняют неподвижность в гнезде и проводят большую часть времени как добровольные узники, повернувшись головой к скале. Они выхватывают отрываемую пищу прямо из глотки родителей, тогда как большинство молодых чайк подбирают ее с земли, куда она выбрасывается взрослыми.

В отличие от моевок, которые не обращают внимания ни на скорлупу, ни на экскременты вблизи своих гнезд, наземные чайки удаляют скорлупу, делая это различными способами: скорлупа либо давится и втаптывается в гнездо, либо поедается родителями, либо они ее подбирают и уносят прочь. Обыкновенные чайки подбирают скорлупу клювом, затем, пролетев некоторое расстояние, выбрасывают ее. Хотя этот процесс занимает лишь несколько минут, птенцы все же становятся на это время доступны хищникам. Тинберген и его коллеги проделали несколько серий экспериментов, выясняя, в какой мере пустая скорлупа может привлекать хищников, и насколько полезным для чайк может быть своевременное ее удаление. Они выкладывали по-разному замаскированные куриные яйца, часть из которых была раскрашена, чтобы имитировать яйца чайк. В некоторых сериях окрашенные яйца выкладывали рядом с пустой скорлупой. Подсчитывалось число яиц, обнаруженных и унесенных типичными гнездовыми хищниками, такими, как черная ворона и

серебристая чайка. Результаты показали, что белые куриные яйца, а также яйца чашек, специально окрашенные в белый цвет, хищники обнаруживали гораздо чаще, чем искусственно окрашенные или замаскированные куриные яйца. Яйца с помещенной рядом яичной скорлупой также были гораздо более уязвимы для хищников, чем яйца, не отмеченные таким образом.

Исследователи также обнаружили, что черная ворона быстро причаста к ассоциировать разбитую яичную скорлупу с наличием яиц. Сначала они показали, что вороны не обращают внимания на пустую яичную скорлупу, положенную отдельно. Затем они клали пустую скорлупу рядом с настоящими яйцами и некоторые из них похищали вороны. Когда впоследствии скорлупу выкладывали отдельно, вороны уделяли ей особое внимание и тщательно обследовали все поблизости. В целом, результаты экспериментов показали, что наличие разбитой скорлупы вблизи гнезда обыкновенной чайки делает это гнездо более уязвимым для хищников, так как в этом случае его легко заметить с воздуха. Кроме того, вороны и другие хищники вскоре обучаются использовать скорлупу как ключ для поиска яиц или птенцов. Таким образом, поведенческая стратегия наземно гнездящихся чашек направлена на то, чтобы сделать гнездо как можно менее заметным. Интересно, что чайки не выбрасывают скорлупу немедленно, а ожидают около часа, прежде чем сделать это. Тинберген предположил, что эта отсрочка даст птенцам время обсохнуть. После этого они делаются более крепкими, лучше замаскированными и хищнику труднее их обнаружить.

4.3.3. Апосематизм

Не суйся меж драконом
и яростью его.

*Уильям Шекспир. Король Лир
(перевод Б. Пастернака)*

Многие потенциальные жертвы «рекламируют» свою несъедобность с помощью отпугивающей окраски, угрожающих, обманных и отвлекающих движений, а также путем сочетания этих средств защиты. Это и называется апосематизмом. Примерами животных, имеющих предупреждающую окраску, могут служить многие виды пауков, насекомых (пчелы и осы, некоторые виды бабочек, клопов, саранчовых); некоторые змеи (аспиды), скунсы, ярко окрашенные ядовитые лягушки, саламандры.

Сигналы, предупреждающие потенциальных хищников, могут включать манеру поведения, позу, запах и звук. Трещание погремушки гресмучей змеи, вероятно, служит сигналом для крупных животных, таких как американский бизон, не подходить слишком близко. Некоторые змеи поднимают свой тупой хвост, шевелят им как головой и иногда даже делают им быстрые выпады в сторону нападающего хищника. Если неосторожный хищник хватается такую «голову», змея кусает его зади.

Отпугивающую функцию имеют и способы «пускания в глаза» чего-нибудь резко отвлекающего. Так, кальмары и осьминоги выбрасывают в воду густое облако чернильной жидкости, а затем сразу меняют цвет тела и направление плавания, становясь блеклыми и двигаясь под прямым углом к первоначальному направлению. Э. Пианка (1981) сравнивает эту манеру поведения с тем, как отвлекают врагов многие саранчовые и кузнечики. На земле или в траве они незаметны, но будучи потревоженными, взлетают и тогда сразу бросается в глаза яркая окраска задних крыльев, обычно красная или оранжевая. После посадки они складывают крылья и быстро движутся прочь от места приземления.

У некоторых бабочек на задних крыльях есть пятна, напоминающие совиные глаза. Обычно эти глаза спрятаны под передними крыльями, но если к насекомому подлетает птица небольшого размера, передние крылья внезапно раскрываются и рисунок становится видимым. Некоторые птицы настолько пугаются, что немедленно улетают прочь, оставляя бабочку в покое.

Желтые «глаза» некоторых крупных зеленых гусениц придают им сходство с зелеными древесными змеями. Гусеница южноамериканского бражника обычно держится спиной вниз под веткой или листом. Потревоженная, она поднимает и раздувает переднюю часть тела, на нижней поверхности которой хорошо видны пятна, похожие на глаза, а общим видом гусеница напоминает голову змеи (Edmunds, 1974, 1990).

Как уже отмечалось ранее, далеко не все примеры апосематизма и миметизма подтверждены экспериментально и многие из них до сих пор являются спорными. Например, ярко окрашенные и черно-белые птицы могут получать преимущество при размножении, в то же время эта окраска может привлекать хищников, и с другой стороны она может иметь апосематический эффект, «сообщая» агрессору, что данный вид обладает если не ядовитыми свойствами, то по крайней мере, повышенной агрессивностью или высокой тревожностью, то есть с ним лучше не связываться.

Поскольку в естественных условиях трудно пронаблюдать большое число одинаковых ситуаций, экологам помогают эксперименты с чуче-

лами птиц, предъявляемых хищникам. В таких опытах можно как бы подправить облик жертвы, придав ей желаемые для экспериментатора черты: сделать более яркой или, напротив, менее заметной, и отметить изменения в реакции хищника.

Но и экспериментальный подход не всегда приводит к определенным выводам. Так, используя метод подсадных чучел, Ф. Готмарк показал, что хищники реже атакуют самцов мухоловки *Ficedula hypoleuca*, чем самок того же вида, а самок большого пестрого дятла *Dendrocopos major* – реже, чем самок черного дрозда *Turdus merula*. В обоих случаях атакам реже подвергались птицы, в окраске которых преобладали сочетания белых пятен и черного фона, и чаще – более скромно окрашенные птицы. Дополнительные опыты показали, что расчленяющий эффект черно-белой окраски, который мог бы скрывать птиц, в данных конкретных случаях отсутствует. Автор пришел к предварительному выводу об апосематической природе черно-белой окраски птиц исследованных видов (Götmark, 1995, 1997).

Один из основных дискуссионных вопросов, касающихся апосематизма, был поставлен еще в 30-е годы Р. Фишером (Fisher, 1930): каким образом потенциальные жертвы, использующие отпугивающие или угрожающие сигналы, могли преодолеть начальные стадии встречи с неопытными хищниками, которым необходима тренировка, чтобы научиться избегать опасных объектов. Фишер предположил, что по крайней мере для некоторых видов, в частности, насекомых (клопов, гусениц чешуекрылых), этот процесс облегчался тем, что после выхода из кладки особи часто оказываются в составе больших групп, и несколько первых ядовитых, вопящих или невкусных особей, убитых хищником, могут явиться не слишком высокой для такой группы платой за обучение агрессора. Несъедобность сама по себе может оказаться достаточной для того, чтобы хищник после одной пробы оставил группу в покое. В сочетании с отпугивающими сигналами обучение хищника происходит еще быстрее. Кроме того, группы мелких, но ярких животных, более заметны на основном фоне, и даже могут сойти за яркое, крупное и ужасное существо. Агрегация родственных особей, являющихся носителями редких аллелей на начальных стадиях эволюции апосематизма могла способствовать развитию этого явления.

Экспериментальные работы, направленные на проверку некоторых из этих предположений, появились значительно позднее. Так, шведские исследовательницы Г. Кэмберэйл и Б. Тульберг тестировали группы только что вылупившихся цыплят по их отношению к разным типам добычи. Ядовитые красные с черными пятнами клопы *Tropidothotax leucoptervis*

на личиночных стадиях в природных условиях держатся на листьях большими группами. Этих апосематических насекомых цыплетам предлагали поодиночке и в группах по 3, 9 и 27 особей. Для сравнения цыплетам предлагали неядовитых и неярких клопов *Cryptostethus servus*, а также в качестве контроля мучных червей.

Сравнение большого количества групп «хищников» показало, что вероятность атак на ядовитых ярких личинок явно уменьшается с ростом размера группы; тогда как для безобидных клопов такой зависимости не было выявлено, а мучные черви, наоборот, тем больше привлекали цыплет, чем в большем количестве их группировали (Camberale, Tullberg, 1998).

4.3.4. Миметизм (мимикрия)

Если ты будешь строить такие гримасы, как Пятачок, то когда вырастешь, станешь похож на Пятачка...

*Алан Адександр Милн. Винни Пух и все-все-все
(пересказ с английского Бориса Заходера)*

Как отмечалось во введении к данному разделу, не все эволюционные стратегии, связанные с миметизмом, можно отнести к бейтсовской и мюллеровской мимикрии.

Одним из интересных вариантов является *автомимикрия*. Это как бы азартная игра между потребителем и потребляемым, в которой не только жертва рискует, как это обычно бывает в ординарных ситуациях хищнических отношений, но риску подвергается и агрессор.

Представьте, что вам предлагают коробку соблазнительных конфет, кто-то на ваших глазах берет конфету и с удовольствием раскусывает, а вам достается муляж с солью, перцем или чем-нибудь похуже. Возможно, достаточно одной такой пробы для того, чтобы никогда больше не приближаться к подобным коробкам (такие розыгрыши, конечно, известны — так называемые «счастливые» пельмени или пирожки).

Сходные условия игры лежат в основе природного явления — *автомимикрии*. Например, большая и бросающаяся в глаза бабочка-данаида *Danaus plexippus*, неприятна на вкус для птиц, и они учатся избегать ее после одной или двух проб. Гусеницы этого вида питаются разными видами молочаев, которые ядовиты для большинства позвоночных. Гусеницы пакапливают токсины, которые сохраняются в куколке и остаются в бабочке. У хищников, съевших эту бабочку, обычно наблюдается рвота. Что же может случиться, если данаусы перестанут питаться на

ядовитых растениях и станут съедобными для хищников? С одной стороны, можно ожидать, что такие особи получают преимущество, оставаясь совершенно похожими на несъедобных особей своего вида, и при этом не неся затрат на выработку устойчивости к поеданию ядовитых молочаев; это дает основания для увеличения частоты такого генотипа. С другой стороны, если бы съедобные данаусы стали слишком обычны, хищники начали бы активно поедать их. На основании некоторых допущений экологи подсчитали вероятность выживания подобных бабочек как функцию соотношения съедобных и несъедобных форм в популяции. Допущения касаются степени хищничества и числа попыток, которые требуются хищнику, чтобы избегать данаусов после поедания особи, вызывающей рвоту. Фактически содержание ядовитых веществ в молочаях сильно различается, как различается и съедобность бабочек, которые питаются на разных молочаях. Таким образом, в естественных популяциях имеется некоторое число особей, съедобных для птиц. Они и играют роль автоимитаторов. В некоторых местностях соотношение автоимитаторов и модели составляет 3:1, и все же хищники избегают их поедать (Brower, 1969, цит. по: Мак-Фарленд, 1988).

Ту же самую вызывающую рвоту данаиду имитирует ленточник *Limetinus archippus*. Ленточники съедобны и птицы охотно их поедают – если только они предварительно не сталкивались с данаусами. Это уже пример бейтсовской мимикрии. Съев один раз данауса, хищники впредь избегают и данаусов и ленточников.

В другом ряду бейтсовских имитаторов участвует безобидный вид из семейства данаид. Этот ряд выглядит следующим образом: съедобные для хищников бабочки *Lycorea phenarete* (Danaidae), *Dismorphia orise* (Pieridae), и *Gazera linus* (Castniidae), имитируют окраску единственного в этом ряду ядовитого вида *Metona confusa* (Ithomiidae).

Среди многочисленных примеров насекомых – моделей и имитаторов – интересны случаи, когда подражатели систематически далеки от моделей, например, принадлежат к разным отрядам. Так, обыкновенной осе *Vespula vulgaris*, опасной для любого нападающего на нее животного подражают муха *Helophilus hybridus* и жукелица *Clytus arietis*. У всех трех тело темно-коричневое или черное, с желтыми полосками.

Примеры, касающиеся позвоночных животных, менее многочисленны, но достаточно красноречивы. Так, хищники быстро выучиваются избегать саламандры *Notophthalmus viridescens*, мясо которой неприятно на вкус, и они также избегают сходно окрашенного вида-имитатора *Pseudotriton ruber* при условии, что у них достаточно опыта в столкновениях с неприятным видом.

В качестве примера мюллеровской мимикрии можно привести группу видов бабочек *Archonias bellona* (Pieridae), *Heliconius xanthocles* (Ithomiidae) и *Pericopis phyleis* (Arctiidae), очень похожих один на другой по форме крыльев и рисунку на них; все эти виды ядовиты. Сходные виды существуют и у клопов и у некоторых других животных.

Устойчивость эволюционных стратегий видов-имитаторов и их моделей служит предметом весьма оживленной дискуссии. В последние годы предпринимаются попытки экспериментальных ответов на некоторые вопросы. Так, в разделе 4.3.2 уже упоминались эксперименты по исследованию мимикрии, основанные на методике, которую авторы назвали «искусственный мир» (рис. 11). Этот метод, по сути, основан на подходе, разработанном Н. Тинбергеном и его учениками: использование моделей (искусственных животных), подчеркивающих какие-либо черты оригинала, а иногда и доводящие эти черты до гротеска, часто помогает ответить на вопросы, касающиеся поведенческих механизмов разных типов взаимодействия: половых партнеров, родителей и детей, хищников и жертв (Зорина и др., 1999; Резникова, 2000).

В сериях опытов последних лет исследователи мимикрии использовали в качестве хищников, главным образом, синиц и цыплят. Взрос-

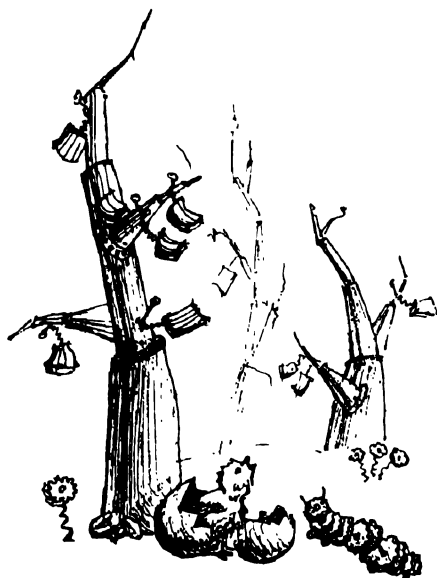


Рис. 11. По воле экспериментаторов, изучающих мимикрию, цыпленок, едва выйдя из яйца, попадает в «искусственный мир»

лых синиц ловили в естественных условиях, что касается цыплят, но некоторые из тестируемых групп, по условиям опытов, должны были реагировать на предъявляемые модели сразу, едва выйдя из яйца. В качестве моделей птицам показывали либо имитации неких фантастических гусениц, либо «добычу», принципиально непохожую на те объекты, с которыми птицы могли встречаться ранее: крестики, квадратики и прочие геометрические фигуры, различной степени яркости по отношению к фону – и при этом съедобные и несъедобные. Исследователи как бы имитировали имитацию, то есть создавали ситуации, типичные для бейтсовской мимикрии: несъедобные искусственные имитаторы «подражатели» съедобным искусственным моделям (Tullberg et al., 2000).

В центре внимания была гипотеза о возможных путях эволюции мимикрии, которые можно представить, интерпретируя результаты экспериментов: были ли это постепенные шаги (чуть более ядовитый – немного более яркий), либо для обучения хищников необходимы резкие раздражители. Полученные результаты во многом пока являются дискуссионными, однако в целом, авторы склоняются к тому, что слабые и постепенные сигналы не оказывают на хищников должного воздействия. Иными словами, если модель имитирует лишь отдельные, и при этом слабо выраженные, черты неприятного оригинала, она будет часто подвергаться атакам хищников (строго говоря, речь здесь идет не об оригинале и модели, а о первичной и вторичной модели). Для выработки устойчивых реакций избегания необходимо, чтобы и сам сигнал был достаточно резким, и модель явно выраженной (Roper, Redston, 1987; Mappes, Alatalo, 1997; Lindström et al., 1999).

4.4. БРЕМЯ БДИТЕЛЬНОСТИ, РАЗДЕЛЕННОЕ С РОДСТВЕННИКАМИ И СОСЕДАМИ: ПРЕИМУЩЕСТВА ЖИЗНИ В ГРУППЕ

Тот – караулит, этот – спит,
Уж так устроен свет.

*В. Шекспир. Гамлет, Принц Датский
(перевод с английского М. Лозинского)*

Кратко о сообществах. Общие закономерности, характеризующие способы групповой защиты животных от опасности, конечно, не являются специфичными для потенциальных жертв, а относятся в полной мере и к сообществам хищников, особенно мелких. Поэтому в соответ-

ствующем разделе (3.5.1) уже были рассмотрены характеристики так называемого тревожного поведения. В данном разделе мы к ним вернемся, а также приведем краткий обзор свойств сообществ, также относящихся как к жертвам, так и к хищникам.

Противостояние угрозе нападения для многих видов животных облегчается тем, что бремя слежения за действиями потенциальных агрессоров можно разделить с другими особями своего вида (для краткости в современной литературе иногда употребляется англизированный термин «конспецифик» – особь того же вида, или «конспецифическая особь»). Это легче сделать тем животным, которые большую часть своего времени проводят в составе сообществ себе подобных.

Рассмотрение структуры и механизмов функционирования сообществ выходит за рамки данной книги (Резникова, 1997; Зорина и др., 1999), но здесь мы отметим некоторые ключевые моменты, важные для определения стратегии групповой защиты у разных видов животных.

Уровень интеграции особей в группировках может быть различным и определяется этологическими механизмами взаимодействия членов группы. Этологи выделяют широкий диапазон различных типов социальной организации животных, начиная от одиночного образа жизни, когда понятие «социальность» может относиться лишь к периоду образования пар и к взаимодействию молодых особей между собой и (или) с родителями, и кончая сложными сообществами общественных насекомых, приматов, слонов и других высоко социальных видов.

Сообщества, даже самые примитивные, следует отличать от *скоплений*, или *агрегаций*, животных. Это такие объединения животных, которые образуются под действием какого-то физического фактора среды (пищи, температуры и т.п.). Примером агрегации могут служить стайки головастиков в прогретых солнцем местах водосема. Скопления характерны для многих видов беспозвоночных, к ним, например, относятся известные перелетные стаи саранчи.

В качестве одного из основных критериев классификации сообществ этологи используют такой ключевой признак как наличие или отсутствие способности членов группы узнавать друг друга. Сообщество животных, персонально не знающих друг друга, называют *анонимным*. Более высокий тип общественной организации – это *индивидуализированные* (персоналифицированные) сообщества, то есть объединения животных с упорядоченной структурой, в которых каждый член знает всех остальных «персонально». Для подобных групп характерно наличие отношений доминирования–соподчинения, а в некоторых случаях – и разделения ролей между особями.

Хотя в целом более высокие уровни социальной организации характерны для К-стратегов, эта закономерность не является строгой. Например, гуси узнают друг друга, а аисты и цапли – нет; группировки у лошадей персонифицированы, а у жирафов – анонимны; кенгуру присоединяются к любой группе кормящихся особей своего вида, а посумы живут в закрытых, индивидуализированных группировках. С другой стороны, как это было описано в главе 1 (раздел 1.3), при определенных условиях в популяциях животных, считающихся типичными r-стратегами, складываются равновесные группировки, в которых особи опознают друг друга (раздел 4.6.1).

Если группе животных угрожает опасность, то даже на уровне скоплений возможно индуцирование тревожного возбуждения от особей, непосредственно реагирующих на угрозу, к остальным, которые ее еще не заметили. Сообщества, даже анонимные, в подобных случаях часто демонстрируют удивительную слаженность и целесообразность групповых действий. Так, стаи скворцов, хотя они не являются персонифицированными, при появлении в воздухе ястреба или чеглока плотно стягиваются, спешат ему навстречу и обтекая со всех сторон, вновь собираются у него в хвосте. Так же реагируют на хищника и многие рыбы. Хищники же, не только крупные, но и мелкие, не нападают на жертву внутри плотного стада, а стараются отбить кого-то одного или выждать, пока наиболее пугливая и беспокойная жертва сама отделится от группы. В персонифицированных сообществах возможна и адресная передача информации об опасности, и даже такое разделение ролей, при котором функция охраны группы ложится на отдельных особей, или выполняется животными по очереди.

Примеры тревожного поведения животных в группах. Рассмотрим несколько конкретных примеров, связанных с ролью сообщества в обеспечении защиты от хищников и проанализируем гипотезы, касающиеся связей между тревожным поведением группировки как целого входящих в нее индивидуумов.

Зоологами и этологами накоплено множество эмпирических наблюдений за тревожным поведением животных.

Так, в группах архаров (горных баранов) животные никогда не ложатся отдыхать одновременно – часть пасется, постоянно при этом осматриваясь. Лежащие архары располагаются головами в разные стороны, а шею держат вертикально. Сон у них, вероятно, очень непродолжителен (Баскин, 1976). Жители открытых пространств – куланы (близкие родственники ослов) особенно осторожно ведут себя, приближаясь к водопою, так как волки, их наиболее обычные враги, затаиваются вблизи

троп у воды. В полосе зарослей вблизи водопоя куланы выстраиваются так, чтобы молодняк оказался в середине строя. Приближаясь к воде, они часто останавливаются, прислушиваются и осматривают окрестности, а также стараются приблизиться к опасному месту против ветра. Переходя к пастбищу на открытой местности, куланы бегом выскакивают на бугор или другое возвышение, останавливаются на нем, осматриваются и только после этого начинают пастись (Соломатин, 1973).

Истоком направления, положившего начало экспериментальным исследованиям тревожного поведения, которые позднее включили в себя ряд формализованных понятий, послужила работа Дж. Пауэлла (Powell, 1974). Он впервые выделил параметры, с помощью которых удобно описывать и сопоставлять реакции бдительности, и ввел основные понятия, которыми экологи и этологи в этой области пользуются до сих пор. Исследователь наблюдал за скворцами, кормящимися на площадке, где он мог показывать им чучело сокола. Он определял частоту, с которой птицы, кормящиеся в одиночку или группами, прерывали кормежку, чтобы посмотреть вверх, а также латентный период их взлета после появления сокола. Стаи снимались с места одновременно, а птица, которая первой замечала хищника, взлетала первой и обычно при этом издавала крик тревоги. Птицы в стае заметно реже взглядывали вверх и взлетали быстрее, чем одиночные. Хорошо известно, что даже полсекунды промедления при стремительном броске хищника может означать смерть.

Используя те же параметры для наблюдений, К. Барнард (Barnard, 1980) исследовал пищедобывательное поведение домовых воробьев на одной из английских ферм зимой. Воробьи кочевали стайками различных размеров и кормились в двух местах, которые отчетливо различались по степени риска подвергнуться нападению хищников — кошек и хищных птиц. Внутри коровника, где воробьи чувствовали себя в относительной безопасности, они поедали зерна ячменя, которые они отыскивали в соломенной подстилке. Скорость потребления пищи в этой ситуации зависела главным образом от количества зерен и была относительно независимой от величины стаи. Однако когда воробьи находились в открытом поле, они периодически прерывали еду и осматривались, нет ли поблизости хищников. Птицы старались держаться вблизи укрытий (например, кустов), даже если эти места были менее богаты пищей. Существенно, что в открытом поле скорость потребления пищи в большей степени зависела от величины стаи. Имеются и другие данные, свидетельствующие о том, что в большой стае птицы быстрее обнаруживают хищников и могут потратить больше времени на еду, поскольку

ку им не приходится постоянно тратить время на осмотр пространства (Barnard, Sibly, 1981; Lima, 1990; Roberts, 1996, 1997).

В последние годы в эволюционной экологии получили широкое распространение математические модели, оценивающие уровень тревожности потенциальных жертв в зависимости от размера группы и видовых особенностей поведения (Broom, Ruxton, 1998; Proctor, Broom, 1999). Характерной особенностью этих работ является то, что они основаны на конкретных эмпирических исследованиях видовых особенностей поведения и помогают выявить реальные проблемы, стоящие перед животными. Например, вначале было предсказано теоретически, а позже подтверждено эмпирическими наблюдениями, что юнко (небольшая овсянка) и скворцы, кормящиеся группами и не издающие сигналов опасности при приближении хищника, оценивают уровень опасности по временному интервалу между случаями исчезновения из стаи собратьев. У видов, использующих такую тактику, нередки ошибки, приводящие к тому, что вся стая летит в укрытие в отсутствие опасности (Lima, 1996).

Способность продуцировать сигналы тревоги уменьшает число ошибок. Это было показано, в частности, на птицах пастушках (Rallidae), среди которых одни виды демонстрируют визуальные сигналы тревоги при виде хищника (трепещущие движения хвостом), а другие нет. У видов, производящих и воспринимающих визуальные сигналы, эффективность защиты от нападений хищных птиц оказалась выше (Alvarez, 1993). В случае использования визуальных сигналов необходимо, чтобы они исходили от нескольких встревоженных особей. Акустические сигналы более надежны и эффективны. Для тех видов, у которых испуганные особи издают акустический тревожный сигнал (гуси, лебеди, голуби), достаточно сигнала одной особи для оповещения всей стаи (Davis, 1975, Black, 1988).

Сигналы могут иметь и химическую природу. Известно, например, что если в аквариум с рыбками налить немного воды из другого аквариума, в котором стайка таких же рыбок недавно спасалась от хищника, то паника может охватить обитателей первого аквариума. В данном случае информация передается с помощью особого вещества — феромона тревоги.

Нередко в виду опасности животные используют сочетание сигналов разной модальности (звуковых, зрительных, пахучих), что, видимо, повышает надежность.

Так, в стаде антилоп-вилорогов, заметив опасность, антилопа поднимает хвост и взъерошивает волосы так называемого белого зеркала обширного пятна под хвостом — а другие особи незамедлительно повто-

ряют этот сигнал. Одновременно пахучие железы начинают выделять резкий запах, который другие ангиллопы улавливают за полтора километра. В результате тревога охватывает все стадо (Bourliere, 1955). Запах тревоги продуцируют и хвостовые железы пятнистых оленей. Заметивший опасность олень издает свист и поднимает хвост. Моментально хвосты уже подняты у многих оленей стада. Такое движение хвоста и само по себе рассматривалось зоологами как зрительный сигнал тревоги, так как темный сверху хвост в поднятом положении открывал «белое зеркало». Убегающий олень своим белым зеркалом указывает направление другим членам стада. Как выяснилось позднее, к тому же при поднятии хвоста кверху воздействию потока встречного воздуха открывается его голая нижняя поверхность, на которую выходят многочисленные протоки трубчатых желез хвостовой железы. Таким образом, позади бегущего оленя остается струя пахнущего воздуха, по которой могут ориентироваться другие олени, что особенно важно в лесной чаще, где зрительный сигнал может быть не всегда эффективным (Соколов, 1975).

Все приведенные примеры говорят о том, что если животные находятся в группе, их тревожное поведение существенно отличается от того, как они ведут себя в одиночестве. Однако закономерности, связывающие поведение частей и целого, как это нередко бывает, казались исследователям более простыми, в начале развития этого направления поведенческой экологии, в 70-е годы, чем сейчас, когда накопилось много конкретных данных, касающихся разных видов. Проблемы и гипотезы, возникшие в этой области, будут рассмотрены в последней части раздела.

Роль структуры группы в формировании тревожного поведения. Этот фактор является одним из самых трудно учитываемых при попытках предсказать характер поведения группы при опасности, и его роль в большинстве исследований оценивается недостаточно.

Наиболее сложный характер имеют реакции бдительности в индивидуализированных сообществах. В таких группировках разделение ролей между особями может включать наличие специальных «служб оповещения», когда отдельные особи берут на себя функцию сторожей.

Документированных данных в этой области пока очень мало и они касаются главным образом, высоко социальных животных. Так, наличие системы оповещения, которая поддерживается постоянными по составу группами особей, выявлено у флоридской кустарниковой сойки, ведущей общественный образ жизни (McGowan, Woolfenden, 1989).

У рыжих лесных муравьев функцию защиты муравейника берут на себя самые старшие по возрасту и опытные особи, это именно они брыз-

гают кислотой в наклоняющегося над гнездом человека или любого другого потенциального агрессора (Захаров, 1991). У тропических муравьев-листорезов такие умудренные опытом особи охраняют границы гнездовой территории. Холльдоблер и Вильсон (Hölldobler, Wilson 1990), описавшие этот феномен, замечают, что у муравьев функцию военизированной охраны выполняют пожилые старые девы (эта шутка основана на уже известном читателю явлении разделения ролей у общественных перепончатокрылых между половыми особями и рабочими, которые несут функции обеспечения, защиты, строительства и другие, но к размножению не способны см. раздел 3.6.2). Наблюдения на индивидуальном уровне за небольшими группами насекомых приносят еще более удивительные результаты. Наши полевые эксперименты, сопровождающиеся индивидуальным мечением насекомых, показали, что у высокосоциальных рыжих лесных муравьев в индивидуализированных рабочих группах, ухаживающих за колониями тлей, функцию защиты от хищников несут специализированные «сторожа». Их специализация не выражена морфологически, и основана только на поведенческих особенностях, в частности, повышенной тревожности и агрессивности (Резникова, Новгородова, 1998).

Немаловажное значение для защитного поведения в некоторых случаях имеет система доминирования–соподчинения в группе. Приматологам давно известно, что обезьяны «доверяют» лишь сигналам (в частности, тревожным), исходящим от высокоранговых особей (Гудолл, 1992). У тех видов копытных, у которых социальная структура стада явно выражена, члены стада ориентируются на одного или нескольких вожakov. Есть данные о том, что в основе нелегкой и опасной «карьеры» такого вожака лежат индивидуальные способности к накоплению опыта и распознаванию опасности.

Например, по наблюдениям Л.М. Баскина (1976), у архаров вожаки значительно легче распознают опасность, дольше сохраняют беспокойство, нередко предпринимают разведку – подходят к тому месту, где слышали необычный шум, стараются обойти его и взглянуть с более открытого места. У вожаков настолько хорошая зрительная память, что их тревогу вызывают детали, на которые остальные члены стада не обращают внимания: изменение формы куста (когда за ним прячется охотник), изменение в порядке и скорости движения людей или машин. Архары, встревоженные характерным свистом вожака, собираются в более плотную массу, останавливаются и осматриваются. Однако не все животные смотрят в сторону опасности. Больше половины следят за ближайшими соседями, а те, что смотрят в сторону опасности, в основ-

ном не видят ее. Здесь сказывается неодинаковая способность животных различать образ врага. Группа не трогается с места, пока вожак не увидит опасности. Так получается, когда первым испугался один из членов группы, а вожак в этот момент смотрел в другую сторону. Если враг обнаружен, вожак устремляется прочь, а за ним остальные. Через некоторое время вожак снова останавливается, оглядывается, затем снова устремляется прочь. Так может повторяться несколько раз, пока животные не окажутся на безопасной дистанции.

Недавние исследования, сделанные на более мелких и, казалось бы, «простых» животных, показали, что доминирующее положение в группе обеспечивает доступ к менее опасным местам кормежки, а надежный супруг является одним из лучших средств защиты от опасности.

Так, сравнение тревожного поведения и энергетического баланса в группе больших синиц показало, что доминирующие особи обеспечивают себе привилегию кормиться в биотопах, где следует опасаться угрозы только со стороны одного хищника, ястреба-перепелятника, а субдоминанты оттесняются в места, где нужно опасаться еще и воробьиного сычика. Поскольку эти птицы теряют много времени на реакции тревоги, они вынуждены удлинять периоды активности, и все же им не удастся избежать некоторой потери веса, по сравнению с более комфортно питающимися доминантами (Krams, 2000).

Что касается защиты со стороны супруга, то для многих видов птиц уже показана связь между уровнем тревожности самца в кормящейся паре и количеством корма, который потребляет самка. Видеосъемки кормящихся американских белохвостых куропаток показали, что реакции членов пар взаимозависимы. Самка с большей вероятностью начнет кормиться в тот момент, когда самец принимает настороженную позу; с другой стороны, и самец более склонен к тревожным реакциям в то время, когда самка приступает к кормежке, а не когда она занята чем-либо другим, например, чисткой перьев или отдыхом (Artiss et al., 2000).

Проблемы и гипотезы, связанные с исследованием тревожного поведения. В заключение раздела рассмотрим кратко некоторые из проблем, возникших в разделе поведенческой экологии, связанном с изучением тревожного поведения.

1. Во многих работах исследуется зависимость между величиной группы и временем, которое высвобождается у животных от тревожных реакций на основную форму их активности (в большинстве примеров речь идет о фуражировке, но это может быть и отдых, и комфортное поведение). Кроме того, экологи рассматривают связь между числом особей, покидающих группу, и количеством тех, кто следует за ними. В некото-

рых работах сформулированы достаточно простые правила, предсказывающие поведение группы и основанные на эмпирических данных, например: «если видишь хищника — спеши в укрытие; если не видишь хищника, но два члена группы поспешили в укрытие, прерывай еду и скрывайся» (Ruxton, 1996).

Однако реально действующие закономерности чаще всего оказываются более сложными. Так, предсказывая поведение птиц в ответ на оставление стаи другими особями, следует учитывать такие факторы как размер группы, ее стабильность, связность, и близость угрозы (Lima, 1995). Каждый из этих факторов сам по себе имеет сложную природу и кроме того, они взаимозависимы. Например, «связность» группы определяется ее тенденцией реагировать как одно целое в ответ на внешние воздействия. Это, в свою очередь, зависит от размера группы. Например, для того, чтобы поднялась в воздух вся стая из 8 белых крачек, достаточно, чтобы взлетела одна птица, а чтобы поднять на крыло стаю из 20 особей, таких инициаторов требуется уже 4. Ситуация еще более усложняется тем, что для разных видов эти показатели различны. Так, при одинаковом размере стаи для камнешарок *Arenaria interpres* требуется меньше инициаторов тревоги, чем для белых крачек *Calidris alba*. Это дает основания полагать, что группировки у камнешарок более связны, чем у крачек (Roberts, 1997).

В свою очередь в основе степени связности может лежать структура сообщества — анонимная или индивидуализированная. Таким образом, проблема состоит в том, что для предсказания характера тревожного поведения животных необходимы хотя бы ориентировочные сведения о характере взаимодействия особей в группе.

2. Необходимо разграничить «эффект коллективного слежения» (collective detection effect) и «эффект разбавления» (dilution effect). Дело в том, что с одной стороны, как уже говорилось выше, при росте численности группы возрастает и количество особей, следящих за угрозой нападения. Индивидуальный уровень тревожности у особей, составляющих такую группу, как правило, понижается и животные уделяют больше времени своей основной активности, например, фуражировке. Пауэлл (Pawell, 1974) назвал это «эффектом многих глаз», а в работах последних лет чаще употребляется термин «эффект слежения». Однако в больших группах животные подвергаются меньшему риску просто потому, что для каждой особи вероятность быть схваченной хищником может в некоторых случаях становиться меньше, поскольку опасность делится между членами сообщества (в других случаях, наоборот, группа привлекает внимание хищника). Это и есть эффект разбавления. Индивиду-

альный уровень тревожности у животных может уменьшаться, но это не значит, что они обязательно следят за поведением соседей (Inman, Krebs, 1987).

Эффект разбавления продемонстрирован экологами на разных видах животных, в частности, на бабочках данаусах, клопах-водомерках, куликах-травниках (Roberts, 1996). Исследований, которые учитывали бы одновременно оба эффекта, крайне мало, в частности, одна из таких работ сделана на кормящихся лосях (Dehn, 1990).

3. Уменьшение индивидуальной тревожности с возрастанием размера группы подразумевает способность животных оценивать этот размер. Проблема состоит в том, что как правило, остается неясным, ориентируются ли животные на численность группировки или на плотность особей в ней. Абсолютная численность группы может быть не прямо связана с плотностью особей. На очень многих видах как позвоночных, так и беспозвоночных показано, что они способны оценивать динамическую плотность сородичей (число особей на единицу площади в единицу времени) по числу столкновений с ними. Это зависит как от подвижности животных, так и от индивидуальной дистанции, причем и то и другое может меняться. На примере чирков *Anas crecca* (Pösö, 1994) было показано, что расстояние до ближайшего соседа больше влияет на уровень тревожности этих птиц, чем абсолютный размер их группы. Однако в подавляющем большинстве исследований, посвященных зависимости тревожного поведения от размера группы, индивидуальная дистанция учитывается очень редко.

4. Индивидуальное тревожное поведение особи в ряде случаев противоречит реакциям большинства членов группы, поскольку мотивации разных особей могут не совпадать. Известно, например, что голодные животные менее бдительны, они предпочитают больше времени посвящать фуражировке, несмотря на возможную опасность (см. раздел 4.5.2). Если в стаю птиц, которые долгое время были лишены пищи, поместить не голодавшую особь того же вида, то уровень тревожности последней будет значительно выше, чем у сородичей. В подобных ситуациях, созданных экспериментально, птицы не изменяют своего тревожного поведения, то есть не подстраивают уровень собственной тревожности под уровень тревожности группы (Lima, 1995).

До сих пор практически нет работ, учитывающих воздействие мотивации на тревожность в зависимости от размера группы. Можно представить ситуации, когда в группировках действуют разнонаправленные «векторы мотиваций», но мне неизвестны экспериментальные работы в этой области.

4.5. РЕПОРТАЖ ИЗ ПАСТИ ХИЩНИКА

Дрожащий занесла кулак
И в страхе завизжала так,
Что всех аранов оглушила.

А.С. Пушкин. Руслан и Людмила

До сих пор мы рассматривали превентивные действия потенциальных жертв, направленные на то, чтобы избежать нападения. Однако животные, в том числе и человек, продолжают как-то вести себя и на той стадии сближения с хищником, когда их роль уже вот-вот сведется к роли еды. Можно ли на этой стадии говорить об адаптивном характере поведения?

Одна из статей, посвященная анализу поведения жертв, имевших несчастье попасться хищнику, с красноречивым названием «Ааааааааааargh, no! « (Diamoind, 1997) начинается со следующего хладнокровного наблюдения автора. Он был участником группы экологического туризма в Индии и оказался свидетелем несчастного случая, когда гид группы, по легкомыслию последовавший чуть ли не в убежище тигра, оказался схваченным хищником. Ужасный крик, который издал этот несчастный, и побудил автора этой появившейся впоследствии статьи к размышлению о том, зачем, собственно, жертвы так ужасно кричат, тратя на это последние силы, которые (хотя и с очень малой вероятностью) могли бы помочь вырваться из клыков или когтей? Этот вопрос касается одной из самых сложных проблем поведенческой экологии эволюции сигналов тревоги.

Для многих видов животных характерны крики, издаваемые при виде хищника на расстоянии. Они не только являются сигналом для сородичей, но и извещают хищника о том, что он обнаружен и тем самым уже предотвращает его возможную атаку. Однако, труднее объяснить крики животного, уже схваченного хищником. Такие реакции известны для многих видов млекопитающих, птиц, лягушек и молодых аллигаторов. В качестве химического аналога рассматривают феромоны тревоги, которые выделяют, будучи схваченными, многие рыбы, змеи, амфибии, ракообразные и черви. На эту тему существует пока больше умозрительных рассуждений, чем прямых экспериментов, хотя уже накоплены эмпирические данные в пользу того или иного объяснения.

В литературе последних лет обсуждаются три основных гипотезы, объясняющие усиление тревожных сигналов у схваченной хищником жертвы.

Первое объяснение базируется на положениях *теории отбора родичей* (kin selection), разработанной в начале 60-х годов Дж. Мэйнардом Смитом (Maynard Smith, 1964) и В. Гамильтоном (Hamilton, 1964) и ставшей популярной в последние годы (Резникова, 1997). Сигналы бедствия могут заставить убежать из опасного места других членов сообщества, которые могут оказаться близкими родственниками поедаемого, то есть носителями общих с ним генов.

Детальный анализ теории отбора родичей выходит за рамки данной книги. Приведем лишь краткие пояснения и один конкретный пример. Анализ социальной экологии животных показал, что сообщества, в которых проявляется кооперация особей, чаще всего представляют собой родственные группы. Если один из членов такой группы получает возможность размножаться, то он воспроизводит в своем потомстве и часть генов своих родственников. Доля репродуктивного успеха, получаемая при размножении генетического родственника, называется *совокупной приспособленностью* (inclusive fitness).

Представим себе колонию диких кроликов, в которой один кролик барабанит задними лапками о землю при появлении хищника, оповещая при этом остальных, и те успевают скрыться. Использование такого сигнала тревоги характерно для нескольких видов животных, которые оповещают об опасности либо членов сообщества, либо только детенышей. Так ведут себя некоторые зайцеобразные, грызуны, дикобразы; некоторые виды сумчатых производят тревожный барабанный стук хвостом. «Барабанный» кролик рискует больше своих сородичей и может вообще не оставить потомства. Если в колонии нет его родственников, гены, определяющие такое барабанищее поведение, умрут вместе с ним. Если же родственников достаточно для того, чтобы такое поведение способствовало увеличению совокупной приспособленности, отбор будет благоприятствовать его сохранению. Таким же образом и сигналы бедствия, издаваемые умирающей жертвой, могут продлить жизнь ее генов, предохраняя их от встречи с опасностью.

В качестве примера экспериментальной работы на эту тему, сошлось на недавнее исследование тревожного поведения в колонии большой песчанки, вида, сооружающего большие подземные «города» и известного своими развитыми социальными связями, основанными на частых контактах, выразительных движениях и звуковых сигналах (Гольцман и др., 1977). Для того, чтобы сравнить реакции зверьков на разные виды хищников в разных ситуациях, потенциальных агрессоров (собак, лис, хорей, людей, змей, ящериц) привязывали вблизи колонии, либо иными способами экспонировали обитателям нор (Randall et al., 2000). Оказа-

лось, что и самцы и самки песчанок издавали значительно больше сигналов тревоги (крики и барабанные удары лапами о землю) в присутствии своих потомков, близких родственников, а также потенциальных половых партнеров. Сигналы, используемые против разных хищников, различались: собака, которая не могла бы проникнуть в нору, вызывала у песчанок крики, издаваемые внутри убежища, а при виде змеи, которая может проникнуть под землю, зверьки издавали сигналы тревоги, выбегая из нор. Исследования, посвященные анализу родства уже схваченной жертвы с находящимися поблизости членами сообщества, мне неизвестны, но умозрительные экстраполяции с дистантных сигналов тревоги на «контактные» в литературе встречаются.

Вторая гипотеза основывается на своеобразной реакции сородичей-наблюдателей, характерной для некоторых видов животных. Наблюдатели нередко не бросаются врассыпную, а, привлеченные сигналом тревоги, способны прогнать хищника. Подобное поведение описано для многих копытных, которые способны, действуя группой, затоптать хищника, для птиц, которые с криком пикируя на хищника, могут заставить его убраться подальше, обезьян и многих других животных.

Например, лошадь, схваченная хищником, не убегает и не сопротивляется (за исключением жеребцов), а только отчаянно призывно ржет. Тотчас ближайшие лошади собираются к ней, пытаются напугать хищника и отогнать его: подбегают, пригнув голову к земле и оскалив зубы, топают передней ногой. Взрослые бизоны, увидев хищника, образуют каре, рогами наружу, пряча телят в середину; каре может даже смещаться, переводя телят в более безопасное место (Баскин, 1976).

При нападении шимпанзе на обезьян гверец взрослые самцы активно защищают членов своего стада и атаки шимпанзе заканчиваются успехом только в тех случаях, когда защитники находятся слишком далеко от места событий и не успевают реагировать на крик схваченной жертвы. Столкнувшись с агрессивными защитниками, которые быстро приближаются к шимпанзе и энергично угрожают им, раскачивая ветки, прыгая вверх и вниз и издавая высокие угрожающие звуки. Столкнувшись с таким отпором, шимпанзе всегда отступают, хныча и вскрикивая. Взрослые кистеухие свиньи также самоотверженно защищают младших членов стада. Дж. Гудолл (1992) описывает в качестве одного из примеров случай, когда шимпанзе столкнулись с тремя взрослыми свиньями и поросенком. Окруженные обезьянами, свиньи замерли, и взрослые выдвинулись вперед, прикрывая детеныша. Шимпанзе обменялись взглядами и издали несколько криков, после чего один из них швырнул камень, попав в морду взрослой свинье. Однако свиньи не убежали и продолжа-

ли защищать детеныша. Хотя в данной схватке им это не удалось, во многих случаях наблюдатели бывали свидетелями спасения поросят, благодаря оборонительному поведению взрослых, которые атаковали обезьян, хрюкали, рычали, мотали головой и трясли головой, заставляя нападавших отступить.

Третья гипотеза кажется наименее правдоподобной, однако имеются прямые эксперименты, которые ее подтверждают. Заключается эта гипотеза в том, что сигналы, исходящие от пойманной жертвы, привлекают хищников второго порядка, которые своим нападением на первого хищника помогут жертве освободиться. Проверке этой гипотезы были посвящены, в частности, эксперименты канадских ихтиологов (Chivers et al., 1996). Они исследовали в лабораторных условиях взаимодействие северной щуки (*Esox lucius*) и толстоголового гольяна (*Pimephales promelas*), которые водятся в озерах и реках Канады. В естественных условиях гольяны и молодь щуки держатся в зарослях водных растений у берега, предпочитая текучую воду, а взрослые щуки дожидаются химических сигналов о присутствии невидимой жертвы, подстерегая ее под корягами или в промоинах, и затем используя зрение для ближнего броска. Если кожа гольяна повреждена, он выделяет феромоны тревоги, что заставляет скрыться его сородичей, но привлекает щуку. Если гольяну удастся пережить атаку, он забивается в заросли растений и сохраняет там неподвижность, не выделяя также и феромонов, так что щука не может его обнаружить. В опытах было задействовано 16 аквариумов, каждый из которых был разделен на две части, в одной из которых помещалась щука – первичный хищник, а другая – либо содержала щуку – вторичного хищника, либо оставалась пустой для контрольных опытов. В течение двух дней всех щук кормили гольянами, чтобы пробудить их интерес к этой добыче. Затем в 8 аквариумах гольян помещался к «первичной» щуке, и спустя 10 сек после того, как он оказывался у нее в пасти, перегородка удалялась, и на арене появлялась «вторичная щука».

Наблюдатели фиксировали, что произойдет с гольяном (съедят его или ему удастся освободиться), и как поведут себя обе щуки. В 8 контрольных аквариумах щукам позволяли съесть добычу, не тревожа их. Спустя два дня после этих опытов, контрольных и экспериментальных хищников поменяли местами: те щуки, которые съедали жертву без помехи, теперь должны были столкнуться с вторичным хищником, а остальных 8 теперь никто не тревожил. Таким образом, бывшие экспериментальные щуки теперь служили собственным контролем. Три хищника отказались от попыток нападения на добычу, так что для анализа осталось 13. В итоге оказалось, что в отсутствие вторичного хищника, то есть

в контрольной серии опытов все 13 успешно хватали добычу, и ни одному гольяну не удалось освободиться. В экспериментальной серии опытов во всех 13 случаях вторичные хищники мешали первичным, кусая их за жабры (10 случаев) или подходя вплотную к вырывающейся жертве (3 случая). В пяти случаях из 13 гольян освобождался из пасти щуки, так как, будучи укушенной за жабры, она открывала пасть. Разница в успехах гольянов, освобождающихся от щук в присутствии и в отсутствие вторичного хищника оказалась статистически значимой. Во всех случаях, которые заканчивались поеданием жертвы, хищники затрачивали на это значительно больше времени (290 сек вместо 104 сек, в среднем).

Таким образом, возможное привлечение вторичного хищника реально увеличивает шансы жертвы на освобождение, и вероятно, эти шансы используются. В анализируемом случае, гольян вполне имеет возможность привлечь вторичного хищника. Полевые исследования тех же авторов показали, что феромоны, выделяемые с одного кв. см его кожи, могут привлечь щуку с расстояния до 4 метров, и ей требуется менее 60 секунд на то, чтобы оказаться в центре событий. Те щуки, которые продолжают жевать гольяна, не обращая внимания на вторжение, рискуют уже не только едой, но и собственной жизнью, так как щуки являются каннибалами, и гость, таким образом, может претендовать на обед из двух блюд.

Итак, если зубы тигра и его горячее дыхание уже коснулись вас, есть смысл кричать так громко, как только можете: вопль может привлечь других людей, которые прибегут на защиту, другой тигр может прибежать и атаковать первого, и это даст вам возможность скрыться, а быть может, последние минуты вашего страдания будут скрашены сознанием, что дети и (или) племянники, благодаря столь громкому сигналу, не стали жертвой хищника и ваши гены будут жить в потомках.

4.6. ШКОЛА ЖЕРТВ

Уж такая она, эта няня. Она пронизировала с утра до вечера, и в конце-концов малышка стала растворяться в воздухе. В пятницу ее уже совсем не стало видно. Няня отдала ее мне и сказала, что категорически отказывается смотреть за детьми, которых она даже не видит.

Тутве Янссон. Дитя-невидимка (перевод со шведского С.Б. Плахтинского)

Способов воспитания детей не так уж много. Среди разных видов животных как потенциальных жертв, так и хищников граница между

теми, кто реализует навыки, полученные в результате социального и индивидуального опыта, и теми, чье поведение базируется главным образом на врожденных стереотипах поведения, в значительной мере определяется принадлежностью к популяциям с различными эволюционными стратегиями, то есть подтвержденными *r*- и *K*-отбору (см. главу 1, раздел 1.4). Крайние точки этого континуума резко различаются: лошади и лемминги несравнимы по уровню «профессионального образования». Один из критериев, отличающих *K*-стратегов, популяции которых функционируют по равновесному типу, это сложное поведение, в значительной степени базирующееся на индивидуальном и социальном опыте (см. табл. 1, раздел 1.4). Представители оппортунистических популяций, среди которых большое число видов беспозвоночных, а также многие виды амфибий, птиц, рыб и млекопитающих, обладают не только короткой жизнью, но и «коротенькими мыслями», то есть реализуют набор сравнительно простых поведенческих моделей, в основе которых лежат генетические компоненты.

В данном разделе речь пойдет только о тех видах животных, которые после рождения в той или иной мере пользуются плодами родительской заботы. Некоторые результаты, касающиеся поведения животных на ранних стадиях развития, полученные в последние годы в поведенческой экологии, кажутся на первый взгляд парадоксальными. Это прежде всего касается степени необходимой опеки над потомками.

Известно, что независимо от типа функционирования популяции, смертность молодых особей от нападения на них хищников существенно выше, чем смертность взрослых — практически для всех исследованных в этом плане видов (Sih, 1980; Elgar, 1989; Sibly et al., 1997). Можно было бы ожидать, что молодые особи, по крайней мере, у большинства видов птиц и млекопитающих, обладают повышенным уровнем тревожности. Как мы убедились выше, эта форма поведения является общей для животных, способных оценить опасность, и она эффективна для профилактики нападения. В качестве общей закономерности выявлено, что уровень тревожности жертв тем выше, чем больше риск нападения хищника (Lima, 1990). Однако, обзор работ по 22 видам млекопитающих, в который попали африканский слон, африканский буйвол, несколько видов антилоп и оленей, зебра, броненосец, кенгуру, обезьяны-капуцины и бабуины, три вида сурков и три вида сусликов, показал, что только у двух видов (это были сурки) молодые особи, достигшие возраста, в котором они приступают к самостоятельному питанию, демонстрируют большую тревожность, чем взрослые; у 11 видов наблюдается обратная зависимость (более тревожны взрослые), а у оставшихся 9 видов не было отмечено

каких-либо возрастных различий в количестве и интенсивности тревожных реакций (Arenz, Leger, 2000).

Это означает, что у столь различных по размерным категориям и по образу жизни млекопитающих, защита молодежной фракции популяций возлагается на взрослых. Рассмотрим конкретные примеры и возможные закономерности взаимодействия разных поколений возможных жертв в опасных для них ситуациях.

4.6.1. Мыши не так просты

О мышь!

Льюис Кэррол. Приключения Алисы в стране чудес (пересказ Бориса Заходера)

У многих животных, несмотря на их мелкие размеры и недолгую жизнь, модели поведения отличаются чрезвычайной сложностью. В данном разделе будут рассмотрены именно эти случаи. Похоже, что число этих примеров будет неуклонно возрастать по мере накопления эволюции знаний о поведении животных.

Хорошими примерами являются тушканчики, ведущие жизненную битву в одиночестве, и мыши, пользующиеся роскошью социального общения.

В уже упоминавшейся монографии И.М. Фокина (1978) описаны около 40 видов тушканчиковых, среди которых один из самых мелких представителей класса млекопитающих — зверьки подсемейства карликовых тушканчиков *Cardiocraninae* поражают сочетанием своих размеров (их вес 10–15 г) и сложностью жизненных проблем, решаемых главным образом поведенческими средствами. Например, жирнохвостый тушканчик *Salpingotus crassicauda* обитает в покрытых разреженной растительностью пустынных ландшафтах. Этот зверек роет постоянные норы, достигающие в длину двух-трех метров, снабженные несколькими отпорками и гнездовыми камерами иногда выстланными сухими расщепленными листьями и стебельками злаков. Нора имеет от трех до шести выходов, часть из которых не доходит до поверхности земли. При рытье нор основная нагрузка ложится на передние конечности. Они работают так быстро, что концы мелькающих лапок невозможно разглядеть. Корешки и подземные части стеблей растений зверек перекусывает

резцами, ими же он разрыхляет плотные комочки грунта. Прорыв коротенький участок хода, тупканчик начинает тщательно обрабатывать свод. Поскольку подвижность головы у этого вида ограничена, вследствие сросшихся шейных позвонков, для обработки стенок зверьку приходится ложиться то на бок, то на спину, а фиксировать положение тела в этих странных позах ему помогает подвижный хвост, который он плотно прижимает к внутренней поверхности галерей. Закрывая норку, все карликовые тупканчики выгаликивают все новые порции песка, пока не образуется пробочка, закрывающая отверстие норы. Жирнохвостые тупканчики, по наблюдениям И.М. Фокина, используют для закрывания норы еще и хвост, которым они и загребают песок изнутри и заматают песком постепенно уменьшающееся входное отверстие. Столь удивительная функция хвоста не имеет аналогов в мире млекопитающих.

Вероятно, практически вся эта премудрость, а также тактика резких бросков от хищников к ближайшему укрытию, и способы добывания пищи, в составе которой, кроме растительной пищи нередко насекомые и пауки, «записана» в генах тупканчика. Нужно отметить, что материтупканчики заботливы до самоотверженности. Выводки первое время выходят из нор группами, под строгим наблюдением, а разбегающихся детей мамаша перетаскивает к норке, хотя они почти не уступают ей размерами. Однако эта неусыпная опека длится недолго. Уже спустя месяц после рождения, детеныши готовы к самостоятельной жизни. Вскоре после выхода их из норы выводки распадаются, молодежь переходит жить в собственные норы и большую часть жизненной школы зверькам предстоит осваивать самостоятельно.

Жизнь мышей также коротка и полна опасностей, но эти животные значительно дольше ощущают поддержку семьи. Кроме того, существование в колонии создает определенную преемственность мышинной «культуры», основанной, в частности, на использовании постоянных троп и следов, оставленных предшественниками.

Первым исследованием, посвященным общественной организации диких мышей, была статья Эйбл-Эйбесфельда, работавшего тогда под руководством Конрада Лоренца (Eibl-Eibesfeldt, 1950). Он вел наблюдения за мышами, жившими в сарае, и впервые описал явление «сверхсмерей», когда индивидуальный участок принадлежал сложным группировкам, состоявшим из трех поколений, являющихся потомством одной супружеской пары.

В начале 50-х годов П. Кроукфорд создал целую мышиную империю в специально оборудованном для этой цели ангаре (Crowcroft, Rowe, 1957, 1958; Кроукфорд, 1970). Инициатива принадлежала английскому мини-

стерству сельского хозяйства, заинтересованному в разработке методов защиты зерновых складов. В результате появилось всестороннее исследование жизни грызунов, в котором домовая мышь предстала неутомимым исследователем, грозным бойцом за собственный престиж среди собратьев, а также заботливым родителем. Вот как описывает автор то, чего до него не видел еще никто – первую прогулку диких мышат, вышедших из гнезда:

«Они вышли тесной робкой кучкой и осторожно прошли с полметра вдоль стены. Сначала один шел впереди, а остальные обнюхивали все вокруг и понемножку отставали. Затем, обнаружив, что он оказался впереди, вожак пятился, и вперед выходил другой. Внезапно что-то их напугало, и они молниеносно удрали в гнездо. Вскоре они снова вылезли и на этот раз осмелились отойти подальше, прежде чем ими снова овладел страх. За час они совершили много таких прогулок, а потом ими занялась мать. Она наткнулась на них и увела в гнездо. Но тут же вполне сознательно вывела их снова, останавливаясь, чтобы подождать отстающих и не давая им разбредаться. Они шли за ней вплотную, но очертания всей группы постоянно менялись, так как то один, то другой на секунду отставал.

В течение этой ночи она обошла с ними большую часть комнаты. В их воспитании принял участие и самец – он водил их и поджидал, по-видимому, с такой же заботливостью. Один раз я наблюдал пример поведения, которое мог истолковать только как разумное сотрудничество между родителями. Один мышонок, посмелее прочих, самостоятельно ушел в угол комнаты. Там он встретил мать, которая немедленно отвела его в ближайший ящичек-гнездо. Несколько секунд спустя самец, который бродил по комнате, последовал за ними в это убежище – возможно, по запаху самки, но тут же выбежал из ящичка и направился к гнезду. Он забрал остальных трех мышат и повел их за собой, словно намагниченных, прямо к ящичку, где сидела мать. Воссоединив семью, он снова ушел и продолжал интенсивно исследовать комнату. Вскоре после этого самка отвела всех четверых мышат в большое гнездо в углу.

Понаблюдав, как именно проделывали все это мыши, я затрудняюсь свести подобную цепь событий только к сти-

мулам и инстинктивным реакциям, которые совершаются непроизвольно, а животное само ничего не решает. Маленьких мышат, если они разбегаются, мать, бесспорно, собиравает чисто стереотипным поведением, которое может быть измерено и проанализировано также точно, как если бы она действовала механически. Но, наблюдая, как эта самка «нянчила» своих детей и водила их по комнате, я чувствовал, что ее поведение на этом этапе было таким же гибким и так же (относительно) зависело от ее выбора и опыта, как и поведение женщины-матери».

Автор высоко оценил исследовательскую активность мышей в сочетании со способностью запоминать изменения внешней среды. Он повторил опыт, сделанный К. Лоренцем с водяной куторой, описанный им в «Кольце царя Соломона»: кутора, выучив расположение препятствий на своем участке и выработав для себя стереотип передвижения, далее не меняла его, и когда Лоренц убрал камень, через который она перепрыгивала, зверек продолжал прыгать на пустом месте. С мышами Кроукфорта этого не происходило: они гибко реагировали на каждое изменение обстановки и корректировали свое поведение, хотя из-за плохого зрения, наталкивались на перегородки, то исчезающие, то появляющиеся в одних и тех же местах.

Изучение своей территории служит мышши реальную службу в тех ситуациях, когда надо быстро скрываться. Это было экспериментально подтверждено в опытах, в которых варьировали время пребывания мыши в большой вольере, прежде чем пустить туда сову. Оказалось, что мыши, давно живущие в вольере, попадают к сове значительно реже, чем жильцы, вселившиеся недавно, так что постоянное обитание на ограниченной территории может обеспечить животному селективное преимущество в избегании хищников (Metzgar, 1967 цит. по: Дьюсбери, 1981).

В дальнейшем выяснилось, что домовая мышь обладает не только прекрасно выраженной исследовательской активностью, но и сочетанием с одной стороны тенденции использования стереотипных маршрутов и способов преодоления препятствий (по типу «от добра добра не ищут»), а с другой – такой интереснейшей формы поведения как переобследование хорошо знакомой территории (Мешкова, Федорович, 1996).

В качестве первого примера исследователи приводят стереотипные и далеко не самые удобные способы передвижения, однажды использованные и с тех пор повторяемые мышами: так, в условиях «жилой комнаты», подобной кроукфортской, одна из самок домовой мыши, чтобы

попасть в свое гнездо на полке в столе, забиралась по его боковой стенке на полку, находящуюся еще выше, и уже оттуда спрыгивала на нужную. Она всегда забиралась в гнездо именно так, хотя можно было использовать более короткий и рациональный путь — естественно, с точки зрения человека.

Что касается реакции переобследования, то создавалось впечатление, что некоторые зверьки специально обходят территорию, в поисках изменений, появления чего-нибудь нового. Интересно, что такое поведение было характерно прежде всего для субдоминантных особей, и именно они первыми замечали наибольшее количество изменений, специально произведенных наблюдателями на их территории.

Будучи синантропным видом, домовая мышь обладает и чрезвычайно лабильной пространственной структурой популяции. Обитая в разных условиях, домовые мыши «подстраивают» пространственно-этологическую структуру своих поселений, систему социальных взаимодействий и поведение к меняющимся условиям. Это позволяет им проникать в новые ландшафты вместе с человеком, в частности, сравнительно недавно эти зверьки появились на арктическом побережье Чукотки вместе с промышленными грузами (Шилова, 1993; Котенкова, 2000).

4.6.2. Когда под угрозой самое ценное

Каждый, у кого есть хвост, знает, как мгновенно реагируешь, если ему угрожает опасность или какое-либо оскорбление.

*Тове Янссон. Мемуары папы Муми-тролля
(перевод со шведского Л.Ю. Брауде и Н.К. Беляковой)*

Из приведенных примеров видно, что даже у мелких животных, популяции которых служат кормовой базой целому сонму хищников, молодежь может себе позволить более или менее беззаботное времяпрепровождение, полагаясь на бдительность взрослых.

Это положение, несомненно, требует объяснений. Повышенная смертность молодых от нападения хищников у разных видов животных является свидетельством того, что взрослые далеко не полностью справляются с защитой потомства. Кроме того, неустанная опека над детенышами нередко ставит родителей буквально на грань истощения, что может приводить к конфликту между поколениями и в конечном итоге к снижению приспособленности слишком заботливых представителей старшего поколения.

Одно из возможных объяснений «безответственного» поведения молодых животных — это незрелость их поведения, неспособность к проявлению тревожных реакций на ранних стадиях самостоятельной жизни. Однако прямые наблюдения на некоторых видах млекопитающих противоречат этой гипотезе. Красноречивым примером в этом плане является поведение чернохвостых диких собак, обитающих в прериях.

Только начинающие выходить из норы щенки обладают значительно более высоким уровнем тревожности, чем представители других возрастных групп. В их бюджете активного времени реакции, связанные с настороженностью, затаиванием и т.п. занимают больше времени, чем пищевое поведение. Иными словами, они больше боятся, чем едят. В это время их энергетические потребности в значительной степени удовлетворяются материнским молоком (это замечание, как мы увидим ниже, весьма существенно). Тревожность снижается начиная с трехнедельного возраста, и у двух-трехмесячных щенков соотношение времени, затраченного на пищевую и пассивно-оборонительную активность становится обратным. Переходя к самостоятельному питанию, они предпочитают не бояться, а питаться. В то же самое время в этом возрасте будущие хищники сами являются потенциальной едой для множества других консументов, и несмотря на бдительность матери и членов стаи, участь маленьких собачек часто бывает плачевной.

Этот пример показывает, что детеныши менее бдительны не из-за того, что еще не научились проявлять осторожность. Несомненно, индивидуальный и социальный опыт необходим многим животным для того, чтобы научиться избегать хищников, но врожденный репертуар пассивно-оборонительных реакций явно задействован у молодых животных не в полную силу. Должны быть какие-либо веские причины, заставляющие их утрачивать бдительность.

Известно, что подрастающие животные, особенно млекопитающие и некоторые виды птиц, значительную часть времени уделяют игре между собой и со взрослыми. Игровая активность сохраняется и у многих видов и во взрослом состоянии.

Многие авторы указывают на необходимость игры для созревания основных форм поведения животных. Быть может, подрастающие особи «запрыгаются», забывая о бдительности, что приводит к повышенной смертности среди них? Прямых указаний на этот счет нет, как нет и специальных исследований. Однако в целом, работы, посвященные играм, говорят о том, что даже молодые играют в комфортных ситуациях, когда они «довольны», то есть сыты и находятся в безопасности (Зорина, 1998). По-видимому, игровая активность не является достаточным

основанием для отвлечения животных от слежения за опасностью, хотя этот вопрос исследован недостаточно.

Одной из гипотез, разрабатываемой в последние годы, является доминирование трофических интересов над соображениями безопасности на ранних стадиях самостоятельного развития животных. Молодые животные на стадии перехода к самостоятельному добыванию пищи, настолько нуждаются в питательных веществах для роста и развития, что от их недостатка, вызванного затратой времени и энергии на реакции бдительности, они страдают больше, чем от пресса хищников. Разумеется, это рассуждение относится к популяционному и видовому уровням анализа, так как конкретный зайчонок, чья пищевая активность была прервана филином или лисой, уже не страдает. На видовом уровне селективное преимущество, по-видимому, получали животные, отличающиеся в молодости повышенной пищевой мотивацией, а не повышенной тревожностью (Ydenberg, Dill, 1986; Quenette, 1990).

Следует отметить, что роль трофического фактора в регуляции численности популяций часто недооценивается, а при детальном исследовании именно он оказывается ведущим (Евсиков, Мошкин, 1994). Так, физиологические эксперименты на водяных полевках *Arvicola terrestris* (Макарова, 1998) показали, что даже краткосрочное голодание матерей в период беременности может приводить к более чем двукратному снижению рождаемости за счет эмбриональных потерь. Гибнут преимущественно женские эмбрионы, так что дефицит кормов в сезон размножения приводит к изменению половой и возрастной структуры популяции. У самцов-потомков такой посидевшей на диете матери, уже при рождении наблюдаются изменения жирового обмена, а у самок повышен репродуктивный потенциал. Казалось бы, это компенсирует потерю женских эмбрионов у недокормленной матери этих более плодовитых дочерей. Однако дело обстоит не так просто. Дело в том, что возрастание плодовитости матерей уменьшает приспособленность потомства, поскольку по мере увеличения выводка уменьшается скорость роста детенышей и их вес в зрелом возрасте. Так что недостатками в своем развитии водяные полевки будут обязаны своей бабушке, чья молодость, возможно, пришлось на засушливый период в жизни речной долины — а может быть, бабушка проявила недостаточную расторопность в добывании зеленого корма (рис. 12).

Эти экспериментальные результаты говорят о том, что «призрак голода» сказывается уже на стадии эмбриона, и трофический фактор является одним из важнейших в регуляторных процессах, действующих в популяции.



Рис. 12. Бабушка, ну зачем ты в молодости сидела на диете?

В последние годы проведено несколько серий этологических экспериментов в естественных условиях, посвященных проверке и развитию гипотезы о доминировании трофического поведения над тревожными реакциями у молодых животных.

Так было показано, что соотношение тревожного и трофического поведения у животных на ранних этапах самостоятельной жизни меняется в зависимости от их обеспеченности пищей. Исследования проводились на тринадцатиполосных сусликах *Spermophilus tridecemlineatus* (Arenz, Leger, 2000). В качестве экспериментального полигона для изучения поведения зверьков со столь несчастливым числом полосок, американские этологи выбрали одно из кладбищ в штате Небраска. 26 молодых сусликов, начинающих выходить из нор, были индивидуально помечены радиометками, и разделены на две группы. Всем ежедневно предлагали подкормку, но одной группе давали калорийный корм, состоящий из смеси арахисового масла и овсяных хлопьев, а другой — только листья салата. Поскольку потребление салата никак не сказывалось на энергетическом балансе животных и соответственно, не изменяло их

естественного трофического поведения, эта группа могла служить контрольной. Группы условно называли «высококалорийной» и «низкокалорийной». Их этограммы сравнивались как между собой, так и с этограммами взрослых сусликов.

Интересно отметить, что при первых выходах из гнезда все детеныши по уровню бдительности не уступали взрослым, и их врожденный поведенческий репертуар был вполне адекватным. Такая же закономерность была отмечена и для других животных, в частности, для диких собак (см. выше). В этом возрасте часть энергетических потребностей детенышей еще покрывается за счет материнского молока. По мере роста самостоятельности детенышей, поведенческий репертуар у сравниваемых групп складывался по-разному. Подростки, получавшие калорийное дополнительное питание, смогли «позволить себе» увеличение затрат времени на тревожные реакции, тогда как «низкокалорийные» почти все свое время посвящали поиску и поглощению пищи, лишь изредка поднимая голову, оглядываясь, или привставая на задние ноги. Различия между группами по бюджетам времени возрастали день ото дня. Если в первые дни опытов все три группы (две группы детенышей и одна взрослых) посвящали реакциям бдительности около половины активного времени, то к 18 дню у «низкокалорийных», в среднем, 75% активного времени занимала фуражировка и 25% реакции бдительности, а у «высококалорийных», как и у взрослых зверьков, это соотношение было почти обратным, то есть примерно 30% и 70%.

Авторы приходят к выводу о том, что именно высокая потребность в пище у молодых животных заставляет их в буквальном смысле слова терять бдительность, борясь за каждую лишнюю калорию.

4.6.3. Молодежные проблемы в равновесных популяциях

Приглядитесь за ним, не балуйте уж слишком-то, да и не выискивайте очень строго: выискать-то будет кому, выискут и чужие, а приласкать некому, кроме своего.

И.А. Гончаров. Обыкновенная история

У животных с длительными сроками развития и относительно поздним началом размножения детенышей рождается немного (нередко только один), и «ценность» потомка, с точки зрения родительских инвес-

тиций, значительно выше, чем у тех видов, которые решают проблемы поддержания численности популяции за счет увеличения числа относительно «дешевых» потомков. Проблема защиты молодых особей от хищников и других опасностей становится, таким образом, одной из центральных. Подрастающему детенышу необходимо также обеспечить соответствующее воспитание, то есть передать родительский и социальный опыт, соответствующий «культурным традициям» локальной популяции. Иными словами, первоочередные задачи родителей и сообщества в равновесных популяциях – сохранить детям жизни и обеспечить им адекватное образование.

В данном разделе будут рассмотрены примеры взаимодействия детей и родителей в трех основных вариантах: когда основную роль в выращивании потомства играет мать; когда в этом процессе участвуют и отцы; наконец, когда формирование «высшего образования» завершается в сообществе. Структурно три части раздела соответствуют трем частям раздела 3.4.2 главы 3, а общие закономерности, рассмотренные в разделе 3.4.2, касаются как хищников, так и их потенциальных жертв.

Диада «мать–детеныш» и защита от опасностей. Для всех видов, у которых так или иначе выражена родительская опека, в поведенческой экологии принято выделять два типа взаимодействия детеныша с матерью: детеныши условно делятся на «сопровождающих» (followers) и «прячущихся» – hiders. Эти формы взаимодействия, как уже отмечалось, характерны для видов, занимающих разные позиции в экологической пирамиде, однако мы не случайно рассматриваем их в разделе, посвященном первичным консументам. Если прячущиеся детеныши обычны и для хищников, то сопровождающие, «приклеенные» к матерям, образующие так называемую диаду (в случаях двоен – триаду) «мать–детеныш», чаще встречаются среди потенциальных жертв. Не случайно такое разделение на прячущихся и сопровождающих детенышей было предложено впервые для копытных животных (Byers, Byers, 1983; Carl, Robbins, 1988).

Различные варианты поведения детенышей в пределах описанной альтернативы зависят от того, принадлежат ли животные к категории *зрелорождающихся*, то есть сразу способных самостоятельно двигаться, либо к категории *незрелорождающихся*, полностью зависящих от матери. У птиц эти категории получили название *выводковых* и *птенцовых*. Нередко к разным категориям принадлежат систематически и экологически близкие между собой виды: так, слепорожденные и голые крольчата и крысята совершенно беспомощны, а детеныши морских свинок и зайцев рождаются полностью покрытыми мехом, с открытыми глазами и очень активны.

При всех возможных вариантах, «сопровождающие» детеныши либо следуют за матерью сами (таковы выводковые птицы, многие копытные, слоны, китообразные), либо путешествуют на матери, цепляясь за нее и пользуясь ее неустанной защитой (в категорию не расстающихся с малыми детьми матерей попадают разные виды, от обезьян до «живородящих» видов скорпионов, пауков и амфибий). «Прячущиеся» детеныши значительную часть времени проводят в ожидании матерей, которые отыщут их в логове или в гнезде, в густой траве или в кустах, накормят, почистят шкурку или перышки. Так ведут себя многие незрелорождающиеся животные, а среди зрелорождающихся – зайчата, некоторые виды копытных.

По мере развития и перехода к самостоятельной жизни детеныши увеличивают дистанцию между собой и матерью, как бы растягивая связывающую их воображаемую «резинку». Инициатива увеличения дистанции переходит от детеныша к матери, а скорость и интенсивность этого процесса зависит от многих факторов и является интересным предметом для сравнительных исследований. Пока исследований в русле поведенческой экологии, посвященных взаимодействию матери и ребенка, на удивление немного, и большинство из них посвящено обезьянам и копытным (Altmann, 1980; Leuthold, 1977; Green, 1992).

Поведенческие модели для «сопровождающих» детенышей различаются очень существенно. Например, среди копытных животных можно найти самые разные варианты. Так, у шотландских пони мать обеспечивает защиту своему жеребенку вплоть до наступления половой зрелости и даже охраняет детеныша во время его сна (Crowell-Davis, 1986). В противоположность этому варианту, у бизонов диада «мать-детеныш» сохраняется только в первую неделю жизни теленка, а дальше его защита становится прерогативой стада. При этом тесные дружеские связи между матерью и теленком сохраняются как минимум до его годовалого возраста, а самки держатся вблизи матерей до появления своего собственного первого потомства, то есть в среднем до трех лет (Green, 1990).

Прячущиеся дети предоставляют своим родителям большую свободу, по крайней мере, на ранних этапах взаимодействия. Однако и здесь степени контакта с матерью чрезвычайно разнообразны, по крайней мере, у млекопитающих. Например, детеныши карликовых хомячков на все день присасываются к материнским соскам, оставляя их только на ночь, когда мать уходит из гнезда кормиться. Это более высокий уровень контакта, чем у крысят и мышат, пользующихся вниманием матери лишь в течение небольших промежутков времени. Другой крайний случай – это кролики. Мать навещает выводок только один раз в день и лишь на несколько

минут. Молоко в детей закачивается из сосков под напором, затем мать быстро чистит им шкурки, накрывает гнездо и уходит. Предполагают, что такое поведение уменьшает вероятность обнаружения гнезда хищниками по запаху матери (Zartow et al., 1965, цит. по: Меннинг, 1982).

У некоторых видов детеныши в своем развитии проходят обе стадии, переходя от затаивания к следованию за матерью. Примером могут служить сайгаки и верблюды, для которых характерно медленное развитие по сравнению с многими другими видами копытных. Сайгачата обычно рождаются двойней и в первые несколько дней жизни не следуют за матерью, а остаются в траве в характерной позе затаивания: детеныши подбирают ноги, положив голову себе на бок или вытянув шею и положив голову на землю. Матери пасутся неподалеку и подходят к малышам лишь дважды в сутки, чтобы покормить и перевести на другое место. Они кормят только своих сайгачат и настойчиво ищут их, а в перерывах между кормлениями следят за грозящей им опасностью и способны защитить их от хищных птиц. Кормление продолжается всего полторы минуты, причем сила сосания у сайгачат такова, что самка стонет и пытается вырваться (вспомним закачивание молока в юных кроликов). На второй неделе жизни детеныши уже могут пастись и начинают следовать за матерью, не расставаясь с ней, то есть переходят к поведенческой модели «сопровождающих». Подростки (2–3 месяца) подолгу бегают и играют друг с другом, но при всех миграционных движениях стада присоединяются к своим матерям (Слудский, 1955; Баскин, 1976).

Роль отца в формировании облика потенциальной жертвы. Как уже говорилось в кратком обзоре раздела 3.3.3, посвященного взаимодействию родителей между собой и с детьми, участие отца в воспитании подрастающего поколения возможно у тех видов, для которых характерна облигатная или факультативная моногамия. Именно необходимость участия отца в обеспечении безопасности и благополучия потомства чаще всего сплачивает семью и, по мнению многих исследователей, является одной из основных причин происхождения моногамии.

Среди первичных косументов не так уж много примерных семьянинов, и даже среди немногочисленных верных супругов не все являются примерными отцами. Это создает дополнительные проблемы для эволюционистов, пытающихся объяснить происхождение супружеской верности у конкретных видов животных. Примером может служить карликовая антилопа дик-дик *Madoqua kirkii*, обитающая в зарослях кустов восточной и юго-западной Африки. Супружеский союз у них основан на весьма редкой у млекопитающих системе «защиты партнера». Он сохраняется в течение всей жизни и нарушается только смертью одного из

животных. Каждая пара владеет участком около 3,5 га, границы его животные метят с помощью секрета подчелюстной железы (трутся мордочкой о кусты), а также кучками помета, на который сверху натебают комочки земли. На водопой эти антилопы не ходят, получая необходимую жидкость с пищей, и могут всю жизнь провести, не покидая своего «рая в кустах». У них рождается в среднем один теленок в год, и когда он подрастет, его изгоняют за пределы участка, причем если это дочь, то она изгоняется матерью, а если сын – то отцом.

Чего только не предпринимали исследователи для того, чтобы заставить дик-дика нарушить свою строгую привязанность: самок изолировали, помещая их во временные загоны, оставляя самцов одних и ожидая, что они покинут свою территорию в поисках другой партнерши; размеры естественных территорий животных изменяли с помощью загоронок; животным создавали дополнительные пищевые ресурсы, подкармливая их яблоками, что обеспечивало около 20% их потребностей в пище. Таким образом проверяли гипотезы о влиянии на популяционную структуру размеров и кормности территории, а также дефицита самок. При всех воздействиях дик-дики оставались строго моногамными, но что самое удивительное – при этом отцы не принимали никакого участия ни в защите ни в воспитании детенышей. Как уже говорилось выше, самцы изгоняют своих подросших сыновей за пределы участка, и этим, похоже, истощается их общение с потомками. Моногамия при отсутствии родительской заботы – редкий случай среди млекопитающих, и именно такой тип взаимоотношений оказался характерен для дик-дики. Эволюционное происхождение столь оригинальной популяционной структуры именно у этих животных до сих пор остается во многом неясным (Komers, 1996; Brotherton, Manser, 1997).

Примером истинно совместной родительской заботы о детях у облигатно моногамных пар первичных консументов может служить семейная идиоллия скалистого поссума *Petrpseudes dahli*, принадлежащего к семейству цепкохвостых поссумов *Pseudocheridae*. Это сумчатые зверьки, обитатели Австралии.

Любопытно происхождение названия «поссум». Капитан Дж. Кук, открывший в Квинсленде животное этой группы, заметил его сходство с американским опоссумом. Однако в своем отчете о путешествии он случайно пропустил первую букву и вместо «опоссум» написал просто «поссум». Поскольку в систематическом отношении эти две группы

совершенно различны, зоологи сохранили это название, и австралийские зверьки стали называться поссумами.

Все цепкохвостые поссумы питаются исключительно листьями и фруктами. *Petrpseudes dahli* довольно крупные зверьки, весом около 2 кг. Они почуют в расщелинах скал, а питаются листьями, цветами и фруктами на деревьях. Врагами этих безобидных пушистых животных, напоминающих обезьянок, являются совы, динго, одичавшие кошки, кволлы, крокодилы и питоны. Наблюдение за поссумами, помеченными радиопередатчиками, показало, что они живут небольшими семейными группами, включающими родителей и молодых первого и второго лет жизни (обычно рождается двойня). Не только матери, но и отцы принимают постоянное участие в заботе о молодых. Забота включает прямые контакты (трюминг, обнюхивание, совместный отдых), а также косвенные — помощь в добывании пищи и защите от хищников.

Эти формы поведения оказались самыми интересными. Родители, обнаружив, что плодоносные ветки недоступны для детей, образуют живые мосты: они цепляются хвостом за одну ветку, а передними лапами за другую и замирают, предоставляя детенышам по их телам перебраться к нужному месту. Защита от хищников включает особые сигналы — ритмичные постукивания хвостом по камням, стволам или веткам. Заслышав этот стук матери или отца, молодые скрываются в убежище. Стуком поссумы сигнализируют о появлении динго или человека. Для «сообщений» о других хищниках они используют особые позы («позы часового») и крики, а при необходимости скрыться быстро и бесшумно, выстраиваются в цепочку, так, чтобы молодые оказались между взрослыми. Взрослые также могут забросить детеныша к себе на спину и вскарабкаться с ним по стволу вверх, скрываясь от угрозы нападения. Отцы проявляют все эти формы активности с той же частотой, что и матери (Runcie, 2000).

Пример исследования столь экзотического животного лишний раз свидетельствует о том, что среди первичных консументов совсем немного видов, для которых характерно симметричное участие родителей в выращивании потомков.

Еще несколько примеров, опять-таки немногочисленных, касающихся ситуаций, когда помимо родителей в воспитании молодежи участвуют и члены сообщества, мы рассмотрим в следующем разделе, выделяя ситуации с участием отцов.

«Высшее образование» первичных консументов: роль сообщества. Как уже говорилось в разделе 4.3, жизнь в группе позволяет животным более

оперативно и эффективно реагировать на опасность. Даже в анонимных сообществах сигналы, исходящие от других особей, спасают жизнь остальным, помогая им вовремя скрыться или, напротив, объединиться в совместной атаке на агрессора. В индивидуализированных сообществах, характерных для равновесных популяций, члены группировки должны, в дополнение к врожденным формам поведения, научиться строить свои отношения с внешним миром с учетом характера отношений внутри своего сообщества.

Один из примеров эффективности такой организации описан в книге К. Лоренца (1984) «Год серого гуся». На специально построенной станции, функционирующей в Австрийских Альпах до сих пор, ученому и его сотрудникам удалось буквально внедриться в колонию диких гусей и на примере их естественной истории узнать много нового о закономерностях семейной и общественной жизни.

Супружеские пары гусей строго моногамны, по крайней мере, в тех случаях, когда они соединились в молодости и пара не распалась по какой-либо трагической для гусей случайности. Узы повторных браков не так крепки, гусак в этих случаях может спариваться и с другими самками и не так преданно защищает свою подругу, хотя она как раз хранит ему верность.

Важно, что как в первичных, так и в повторных браках отец принимает деятельное участие в охране и воспитании потомства. В поведенческом репертуаре гусей многие реакции основываются на обучении, в частности, если движения, с помощью которых птицы клюют корм, являются врожденными, то выбирать съедобную для себя пищу гусята учатся, наблюдая за обоими родителями. После нескольких первых дней, в течение которых семья с новыми детьми держится обособленно, семьи с гусятами сходного возраста, объединяются и растят детей в своеобразном детском саду. Если на гусей пикирует хищная птица, гусята всех семей стремительно сбиваются в тесную кучку, а родители раскрывают крылья и смыкаются вокруг них в оборонительное кольцо. Возбужденные крики и шипение объединившихся родителей отпугивают даже крупного хищника.

Когда молодые гуси поднимаются на крыло, участие родителей совершенно необходимо для того, чтобы научить их оценивать расстояние, высоту и особенно ветер. Координация движений, необходимых для взлета, полета по горизонтали, торможения и снижения, у гусей врожденная, но они должны освоить технику полета и усвоить, что приземляться можно только против ветра, а в тех случаях, когда они летят с группой, снижаться необходимо вовремя, иначе они рискуют потерять-

ся. Именно родители показывают молодым гусям, какие места удобны для приземления, и не отпускают их летать самостоятельно. Для первых дальних экспедиций, когда дети бывают к этому готовы, опять-таки объединяются несколько семей, в которых старшие гуси руководят молодыми совместно и следят за тем, чтобы от стаи не отстали не только их собственные, но и чужие дети.

От старших молодые гуси усваивают азбуку социальных отношений. В отличие от большинства видов уток, для которых характерно полное распадение семейных уз когда утята поднимаются на крыло, у гусей молодые сохраняют тесные связи с семьей, пока сами не станут родителями. Участвуя в стычках вместе с матерью и отцом, они узнают ранг своих родителей и наследуют его. Гусенок может отгонять низкоранговую взрослого гусака от корма, но только в тех случаях, если поблизости находится семья, особенно отец. Лоренц и его ученики преодолели множество трудностей, когда учились у гусей искусству воспитания осиротевших птенцов и формирования у них картины сложного поведения с использованием палитры «красок» врожденных реакций, индивидуального и социального опыта.

Необходимость освоения «социальной грамоты» для выстраивания эффективной стратегии защиты, продемонстрирована во многих экологических и этологических исследованиях (Резникова, 1997; Зорина и др., 1999). В них содержатся конкретные примеры, иллюстрирующие закономерность, которую, для краткости, можно сформулировать следующей, не лишённой антропоморфизма, фразой: членам сообщества, претендующим на более высокие ранги, и ответственность достается большая, и освоение навыков играет в их жизни более значительную роль, чем в жизни рядовых членов группировки.

Приведем лишь один пример, указывающий на значительную роль социального воспитания в жизни первичных консументов. Известно, что поведение стадных копытных животных по отношению к хищнику существенно зависит от размера группы, в которой они находятся. Несколько зебр успешно защищают жеребенка от гиен, а компания из 3–4 лошадей или мустангов ведет себя несравненно смелее, чем животные, по какой-либо причине оказавшиеся в одиночестве. При этом лишь жеребцы, выросшие в маленьких группах, круглый год содержащихся на пастбище, способны активно нападать на хищников и защищать от них табун. Одновременно они затабунивают лошадей, входящих в косяк и заставляют их держаться плотной массой, стоя головами к центру. Жеребцы, выросшие в общем табуне и привыкшие держать свой косяк отдельно от других лишь в период гона, при нападении волков беспокойно бегают,

ржут, но не собирают лошадей в группу, и не нападают на волков. Наконец, племенные жеребцы, выросшие в конюшне, ведут себя подобно «рядовым» лошадям (кобылам, молодняку), то есть прячутся в массе, убегают за лидером, но не пытаются ни нападать на хищников сами, ни защищать других (Баскин, 1976).

Один из наиболее важных и интересных аспектов защитной роли, которую индивидуализированные сообщества играют в жизни своих членов, это сложная природа сигналов тревоги. В современной этологии оживленно дискутируется и интенсивно исследуется на разных видах животных вопрос о семантической природе их акустических сигналов (вокализаций), то есть о соответствии разных сигналов определенным предметам или событиям.

Наличие «смысловых» сигналов было впервые описано Т. Струзейкером (Struhsaker, 1967) для Восточно-Африканских марьтшек (верветок) *Caecropithecus aethiops*. Он обнаружил, что верветки издают по-разному звучащие крики в ответ на появление трех хищников: леопардов, орлов и змей. При этом сигналы, издаваемые при появлении леопарда, заставляли верветок взбираться на деревья, тревога по поводу орла — вглядываться в небо и спасаться в кустах, а при звуках, означающих появление змеи, обезьяны становились на задние лапы и вглядывались в траву. Так возникло предположение, что верветки могут обозначать различными сигналами опасность, грозящую от разных видов хищников.

Существовали и более скептические интерпретации, которые соответствовали той точке зрения, что коммуникация животных, по крайней мере, акустическая выражает только степень их мотивационного и эмоционального состояния, в частности, испуг, тревогу, довольство (Панов, 1978, 1983; Lancaster, 1975). Тревожные крики могут служить просто сигналами общей готовности, заставляющими животных оглядываться, и если они видят хищника, то реагируют на увиденное, а не услышанное. Возможно и то, что крики марьтшек — это не символы разных хищников, а выражение относительной интенсивности испуга, вызываемого леопардами, орлами или змеями.

Эти гипотезы были проверены Р. Сифардом и Д. Чили (1993) (Seyfarth et al., 1980). Они с помощью спрятанных магнитофонов транслировали обезьянам в естественных условиях записи различных сигналов в отсутствие хищников, так что животные реагировали только на звуковую, а не на зрительную составляющую такого сложного комплекса стимулов. Чтобы проверить, не отражают ли сигналы степень испуга или возбуждения, записи изменяли, делая их длиннее или короче, громче или тише (Резникова, 2000). К настоящему времени считается доказанным, что кри-

ки тревоги и некоторые другие сигналы верветок (такие как щебетание и ворчание, издаваемые при встречах с членами своего сообщества и с чужими особями) имеют семантическую природу (Seyfarth, Cheney, 1992).

Результаты, полученные в последние годы, позволяют предположить, что функциональные семантические сигналы относительно обычное явление у приматов. Полученные данные пока касаются небольшого числа видов, но можно полагать, что сравнительные описания — вопрос времени. Так, было показано, что кольцехвостые лемуры *Lemur catta* отвечают качественно различными сигналами на появление наземного хищника (собаки) и модели орла — хищника, нападающего с воздуха (Perciga, Macedonia, 1991).

Большая серия работ была сделана на мартышках Диана в парках Таиланда, где эти обезьяны обитают в сомкнутых густых кронах (Zuberbühler et al., 1997; Zuberbühler, 2000 a, b). Этот вид — один из красивейших в своем роде (черное лицо с белой бородой, белая грудь, полоса над бедром, оранжево-коричневые внутренние поверхности бедер). Мартышки Диана живут маленькими группами, состоящими из одного взрослого самца и нескольких самок с потомками разного возраста. Основную их пищу составляют различные части растений, включая фрукты. Их основными врагами являются леопард *Panthera pardus*, а также шимпанзе, которые подстерегают и убивают мартышек.

Экспериментаторы предъявляли мартышкам в разной ситуации чучела орлов и леопардов, а также записи звуков, которые каждый из этих хищников производит перед броском на жертву с близкого расстояния. Кроме того, как и в экспериментах на верветках, обезьянам проигрывали записи криков их сородичей, издаваемые в различных ситуациях, и искусственно изменяемые в записях.

Оказалось, что на крики тревоги, издаваемые в разных ситуациях самцами, самки мартышек отвечают своими собственными «женскими» сигналами, акустически отличимыми от «мужских», но также четко соответствующими обозначениям различных хищников. Более того, оказалось, что с помощью вокализации обезьяны могут передавать информацию о расстоянии, с которого им угрожает хищник («близко-далеко»), но не о его топографическом положении (например, «сверху-снизу»). Как и верветки, мартышки Диана вели себя в соответствии с семантическими значениями сигналов, игнорируя различия в изменчивой части их акустических характеристик (рис. 13).

Интересно отметить, что видя или слыша леопарда, мартышки сопровождают сигналы, обозначающие хищника, еще и серией неспецифических криков тревоги, то есть акустические реакции на орла и лео-

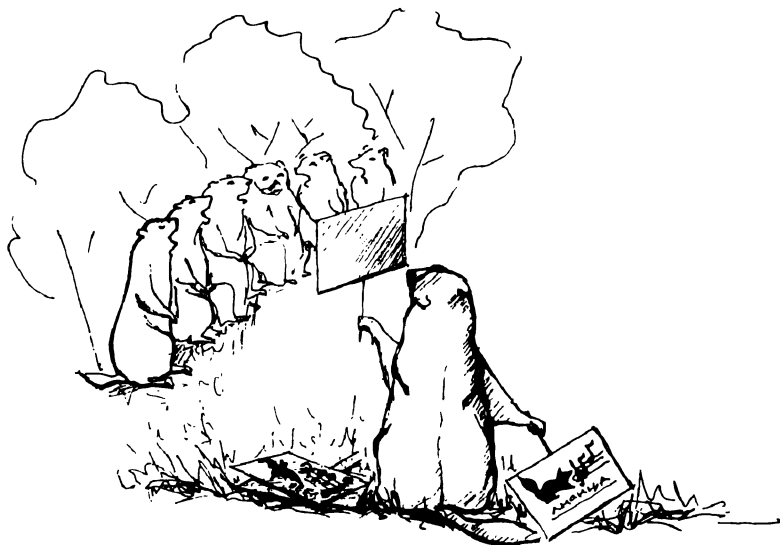


Рис. 13. Акустические сигналы опасности надо учить с детства — даже если ты сурок

парда различаются не только качественно, но и количественно. Это объясняется спецификой охотничьей тактики леопарда: он подкрадывается бесшумно, обнаруживая себя рычанием лишь на ближней дистанции, но если по крикам мартышек ясно, что его заметили, хищник немедленно покидает группу обезьян и отправляется на поиски другой добычи.

Специальные эксперименты позволяют предположить, что в системе семантических сигналов мартышек, помимо врожденной составляющей, есть и выученная, и при этом, вероятно, основанная на весьма непростых когнитивных процессах. В этих опытах мартышкам проигрывали, помимо рычания леопарда, специфические громкие крики шимпанзе, издаваемые ими при визуальных или акустических контактах с этим хищником. Как отмечалось выше, шимпанзе сами охотятся на мартышек Диана, но они же подвергаются опасности со стороны леопарда, который охотится и на тех и на других обезьян. Поведенческие ответы мартышек на визуальное или акустическое столкновение с шимпанзе и с леопардом совершенно различны: в первом случае они молча прячутся, а во втором, как уже было сказано, издают серии громких криков, заставляющие хищника убраться с места событий. При этом леопард

представляет более значительную опасность для мартишек, кроме того, шимпанзе не решаются напасть на мартишек, вопли отгоняющих леопарда. С учетом всех этих обстоятельств, очень интересными оказались результаты экспериментов с популяциями мартишек Диана, чьи территории либо перекрываются с местами обитания шимпанзе, что делает их встречи очень частыми, либо только соприкасаются, и встречи обезьян этих видов редки. В первой ситуации все мартишки в ответ на крики шимпанзе, обозначающие присутствие леопарда, вели себя так, как будто и они встретили леопарда, то есть вскакивали на деревья и издавали специфические сигналы, сопровождаемые неспецифическими громкими криками тревоги. Мартишки как бы «переводили» для себя сигналы шимпанзе, и им было понятно их значение. Во втором случае только часть популяции вела себя так, остальные же молча прятались в кронах, скрываясь от шимпанзе. Эти особи явно не понимали значения криков шимпанзе, и просто опознавали их как крики опасных для себя обезьян.

Акустические сигналы шимпанзе, как выяснилось в последние годы, также имеют сложную природу, во многом определяемую подражанием членам локальной популяции. Вокальную коммуникацию шимпанзе исследователи даже назвали «минимальным языком», или «протоязыком» (Mitani, Brandt, 1994), однако этот вопрос требует дальнейшего исследования.

Есть указания на то, что сигналы макаков резусов *Macaca mulata* (Hauser, Marler, 1993) и золотистых львиных тамаринов *Leontopithecus rosalia* (Benz, 1993) содержат информацию о категориях пищи. Последние три примера выходят за рамки рассматриваемого вопроса о свойствах сигналов тревоги, но они дополняют представления современной этологии о потенциальных возможностях акустических систем коммуникации животных.

Опыты на более «простых» животных, которым демонстрировали модели или предъявляли живых хищников, позволяют предположить весьма широкое распространение более простых систем акустической сигнализации, чем у приматов, с использованием сигналов, основанных на некатегориальном обозначении опасности. Однако и такие сигналы несравненно более сложное явление, чем традиционно предполагаемое отражение эмоционального состояния.

Традиционная точка зрения предполагает, что вокализация животных и птиц представляет собой неспецифический континуум звуковых единиц. Попытки «расшифровать» сигналы, то есть выделить какие-либо дискретные единицы, которые бы закономерно повторялись, до сих пор

не имели успеха. Может быть, одна из причин состоит в том, что анализу подвергались слишком большие фрагменты вокализаций. Так, сосредоточившись только на тревожных сигналах кустарниковой сойки *Aphelocoma coerulescens*, этологи смогли разложить их в ряд дискретных, закономерно повторяющихся элементов (Elowson, Hailman, 1991). Подобные результаты были получены и для дельфинов, издающих множество звуков при решении конкретных задач (Марков, 1993).

Калифорнийские суслики *Spermophilus beecheyi* издают специфический свист в ответ на появление опасности с воздуха и щебет в ответ на угрозу со стороны наземного хищника (Leger et al., 1980). В то же время суслики другого вида *Spermophilus beldingi* используют менее специфичные сигналы. Они издают свист, замечая быстро движущегося хищника, от которого исходит непосредственная угроза, и трели – если потенциальный агрессор далеко и движется медленно, однако при этом они не «различают» наземных и надземных хищников, когда издают свои сигналы. Похоже, что у разных видов сусликов существуют варианты от неспецифического континуума вокализаций до четко выраженных специфических сигналов, соответствующих разным видам опасности (Slobodchikoff et al., 1991). Подобные результаты были получены и при исследовании красных белок (Green, Meagher, 1998).

Завершая раздел, можно сказать, что обращение к когнитивным возможностям разных видов при исследовании таких сравнительно простых и недвусмысленных ситуаций как извещение членов сообщества об опасности, существенно обогатило поведенческую экологию и дало надежду на то, что многие нерешенные вопросы, касающиеся различных сторон жизнедеятельности, можно будет в ближайшем будущем решать в непосредственном диалоге с животными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной книге были кратко рассмотрены основные понятия современной поведенческой экологии, а также гипотезы и теории, давшие начало множеству исследований последних лет. Наше внимание было сосредоточено при этом только на исследовании поведенческих механизмов межвидового взаимодействия, и был проанализирован лишь один из нескольких типов межвидовых отношений, а именно хищничество.

Однако даже на столь скромном материале можно проследить развитие основных тенденций поведенческой экологии в наши дни.

С одной стороны, это стремление к систематизации и формализации огромного количества эмпирических данных, накопленных экологами за последнее столетие, попытки выявления общих правил и закономерностей функционирования биологических систем и предсказания их поведения в различных более или менее контролируемых условиях.

С другой стороны, это оценка гибкости поведения и попытки выявить границы когнитивных возможностей той наименьшей единицы, которая составляет основу любого исследования экологических систем, а именно, целостного организма. Выяснилось, что способности изменять тактику поведения, использовать накопленный опыт и ресурсы долговременной памяти, подмечать закономерности и даже учитывать количественные характеристики объектов присущи в той или иной степени огромному числу организмов, принадлежащих к самым различным таксономическим подразделениям, размерным категориям и экологическим группировкам: от муравьев до кальмаров, от полсвоков до слонов, от синиц до орлов.

На этой основе экологи нового поколения смогут построить картину взаимодействия элементов в экологических системах, основанную на общих закономерностях и в то же время включающую кратковременные и долговременные последствия сложного поведения животных. Для осуществления этой задачи необходимы тщательно продуманные эксперименты и разработка новых методов полевых экологических исследований. Именно адекватные подходы и методики позволяют существенно расширить, а иногда и коренным образом изменить представления о потенциальных возможностях организмов, ярче всего проявляющихся в их взаимодействии.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамсон Дж. Пятнистый сфинкс. М.: Мир, 1972. 215 с.
- Адамсон Дж. Африка глазами Джой Адамсон. М.: Прогресс, 1977. 125 с.
- Адамсон Дж. Пиппа бросает вызов. М.: Мир, 1983. 150 с.
- Бадридзе Я.К. Пищевое поведение волка // Вопросы онтогенеза. Тбилиси: Высшая школа, 1987. 175 с.
- Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 220 с.
- Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 293 с.
- Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. М.: Высшая школа, 1971. 479 с.
- Бельские Б.Ф. Стрекозы Сибири (*Odonata*). Новосибирск: Наука, 1973. Т.1, 2. 370 с.
- Бибииков Д.И., Берендяев С.А., Кизилев В.А. Серый сурок; красный сурок // Сурки / Отв. ред. Р.П. Зимица. М.: Наука, 1978. С.39-115.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т.1. 667 с. Т.2. 477 с.
- Благосклонов К.Н. Охрана и привлечение полезных птиц. М.: Просвещение, 1972. 210 с.
- Большой биологический словарь / Отв. ред. М.С.Гиляров. М.: Советская энциклопедия, 1986. 832 с.
- Брайен М. Общественные насекомые. Экология и поведение. М.: Мир, 1986. 397 с.
- Бромлей Г.Ф. Харза: региональные особенности динамики запасов, экологии и хозяйственного использования // Соболь, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С.223-227.
- Волк: происхождение, систематика, морфология, экология / Отв. ред. Д.И.Бибииков. М.: Наука, 1985. 175 с.
- Гаузе Г.Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т.ХIV. №2. С.243-270.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: МГУ, 1990. 184 с.
- Гольцман М.Е., Наумов Н.И., Никольский А.А., Овсянников И.Г. Пасхи-на Н.М., Смирнов В.М. Социальное поведение большой песчанки // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С.5-69.
- Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 487 с.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной книге были кратко рассмотрены основные понятия современной поведенческой экологии, а также гипотезы и теории, давшие начало множеству исследований последних лет. Наше внимание было сосредоточено при этом только на исследовании поведенческих механизмов межвидового взаимодействия, и был проанализирован лишь один из нескольких типов межвидовых отношений, а именно хищничество.

Однако даже на столь скромном материале можно проследить развитие основных тенденций поведенческой экологии в наши дни.

С одной стороны, это стремление к систематизации и формализации огромного количества эмпирических данных, накопленных экологами за последнее столетие, попытки выявления общих правил и закономерностей функционирования биологических систем и предсказания их поведения в различных более или менее контролируемых условиях.

С другой стороны, это оценка гибкости поведения и попытки выявить границы когнитивных возможностей той наименьшей единицы, которая составляет основу любого исследования экологических систем, а именно, целостного организма. Выяснилось, что способности изменять тактику поведения, использовать накопленный опыт и ресурсы долговременной памяти, подмечать закономерности и даже учитывать количественные характеристики объектов присущи в той или иной степени огромному числу организмов, принадлежащих к самым различным таксономическим подразделениям, размерным категориям и экологическим группировкам: от муравьев до кальмаров, от полсвоков до слонов, от синиц до орлов.

На этой основе экологи нового поколения смогут построить картину взаимодействия элементов в экологических системах, основанную на общих закономерностях и в то же время включающую кратковременные и долговременные последствия сложного поведения животных. Для осуществления этой задачи необходимы тщательно продуманные эксперименты и разработка новых методов полевых экологических исследований. Именно адекватные подходы и методики позволяют существенно расширить, а иногда и коренным образом изменить представления о потенциальных возможностях организмов, ярче всего проявляющихся в их взаимодействии.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамсон Дж. Пятнистый сфинкс. М.: Мир, 1972. 215 с.
- Адамсон Дж. Африка глазами Джой Адамсон. М.: Прогресс, 1977. 125 с.
- Адамсон Дж. Пиппа бросает вызов. М.: Мир, 1983. 150 с.
- Бадридзе Я.К. Пищевое поведение волка // Вопросы онтогенеза. Тбилиси: Высшая школа, 1987. 175 с.
- Баишенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 220 с.
- Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 293 с.
- Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. М.: Высшая школа, 1971. 479 с.
- Бельские Б.Ф. Стрекозы Сибири (*Odonata*). Новосибирск: Наука, 1973. Т.1, 2. 370 с.
- Бибииков Д.И., Берендяев С.А., Кизилев В.А. Серый сурок; красный сурок // Сурки / Отв. ред. Р.П. Зимица. М.: Наука, 1978. С.39-115.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т.1. 667 с. Т.2. 477 с.
- Благосклонов К.Н. Охрана и привлечение полезных птиц. М.: Просвещение, 1972. 210 с.
- Большой биологический словарь / Отв. ред. М.С.Гиляров. М.: Советская энциклопедия, 1986. 832 с.
- Брайен М. Общественные насекомые. Экология и поведение. М.: Мир, 1986. 397 с.
- Бромлей Г.Ф. Харза: региональные особенности динамики запасов, экологии и хозяйственного использования // Соболь, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С.223-227.
- Волк: происхождение, систематика, морфология, экология / Отв. ред. Д.И.Бибииков. М.: Наука, 1985. 175 с.
- Гаузе Г.Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т.ХIV. №2. С.243-270.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: МГУ, 1990. 184 с.
- Гольцман М.Е., Наумов Н.И., Никольский А.А., Овсяников И.Г. Пасхи-на Н.М., Смирнов В.М. Социальное поведение большой песчанки // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С.5-69.
- Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 487 с.

- Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М.: Мир, 1992. 671 с.
- Гудолл Дж., Гуго ван Лавик-Гудолл. Невинные убийцы. М.: Мир, 1977. 175 с.
- Данилов О.Н. Хищные птицы и совы Барабы и Северной Кулунды. Новосибирск: Наука, 1976. 155 с.
- Дежкин В.В., Мараков С.В. Каланы возвращаются на берег. М.: Мысль, 1968. 199 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Доппельмаир Г.Г., Мальчевский А.С., Новиков Г.А., Фалькенштейн Б.Ю. Биология лесных птиц и зверей. 3-е изд. М.: Высшая школа, 1975. 383 с.
- Дорошева Е.А. Особенности поведения хищных жуужелиц, позволяющие им избегать встреч с муравьями // Проблемы почвенной зоологии. Биоразнообразие и жизнь почвенной системы. М.: КМК, 1999. С.187-188.
- Дьюсбери Д. Поведение животных: сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981. 480 с.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П. Динамика и гомеостаз природных популяций животных // Сибирский экологический журнал. 1994. Т.1. №4. С.331-347.
- Желтухин А.С. Рысь южной тайги Верхневолжья (экология, поведение, вопросы использования и охраны) // Дис. канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1987.
- Заика В.В., Стебаев И.В., Резникова Ж.И. Опыт изучения поведения насекомых в связи с ярусной структурой биогеоценоза (Odonata, Acridoidea, Formicidae) // Этология насекомых и клещей. Пространственная ориентация. Томск: Томский ГУ, 1977. С.7-39.
- Захаров А.А. Муравей, семья, колония. М.: Наука, 1978. 170 с.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 277 с.
- Зорина З.А. Игры животных как они есть в природе, в человеческой среде и в понимании и объяснении человеком // Мир психологии. М.: АПСН. 1998. Т.4. Вып.16. С.95-117.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 1999. 383 с.
- Ильичев В. Д. Адаптации-экологические параллелизмы мозаичная эволюция // Журн. общ. биол. 1973. Т.34. №1. С.23-34.
- Кищинский А.А. Белый медведь. М.: Лесная промышленность, 1974. 71 с.

- Котенкова Е.В. Синтантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus*: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция // Автореф. докт. дис. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, 2000.
- Котт А. Приспособительная окраска животных. М.: ИЛ., 1950. 543 с.
- Крукфорт П. Артур, Билл и другие (Все о мышах). М.: Мир, 1970. 157 с.
- Кусто Ж.-П., Паккале И. Лососи, бобры, каланы. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 285 с.
- Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г. Невинные убийцы. М.: Мир, 1977. 183 с.
- Ланге А.Б. Подтип Хелицерные // Жизнь животных. Т.3: Беспозвоночные / Под ред. Л.А. Зенкевича. М.: Просвещение, 1969. С.10-134.
- Лоренц К. Кольцо царя Соломона. М.: Знание, 1970. 180 с.
- Лоренц К. Год серого гуся. М.: Мир, 1984. 187 с.
- Майнард Д. Собака и лисица. Правдивый рассказ о свободном путешествии по царству этологии. М.: Мир, 1980. 148 с.
- Макарова Е.Н. Влияние пренатальных условий развития на приспособленность у водяной полевки *Arvicola terrestris* L. Популяционный аспект // Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1998.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988. 519 с.
- Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965. 350 с.
- Марков В.П. Продуктивность коммуникативной системы дельфина афалины: к проблеме внечеловеческих языковых систем // Язык в океане языков. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1993. С.86-147.
- Матюшкин Е.Н. Рысь. М.: Лесная промышленность, 1974. 62 с.
- Меннинг О. Поведение животных. М.: Мир, 1982. 360 с.
- Мешкова Н.П., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус, 1996. 225 с.
- Миронов Н.П. К вопросу о питании филина в условиях полупустынь // Природа. 1949. №9. С.76-77.
- Моуэт Ф. Не кричи: волки! М.: Армада, 1998. 179 с.
- Найденко С. В. Социальное поведение рыси (*Lynx lynx* Linnaeus, 1758) и особенности его формирования в онтогенезе // Автореф. канд. дис. ИПЭЭ им. А.Н.Северцова РАН. М., 1997.

- Найденко С.В. Взаимоотношения особей внутри семейных групп и возможные причины **распада** выводков у рысей (*Felis lynx*, Felidae, Carnovora) // Зоол. журн. 1998. Т.77. №11. С.1317-1320.
- Наумов Д.П., Пронн М.В., Рыбаков С.В. Мир кораллов. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 359 с.
- Наумов Н.П. Экология животных. 2-е изд. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
- Наумов Н.П. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн. 1971. Т.50. №7. С.965-980.
- Наумов Н.П. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. 1973. Т.34. №6. С.808-817.
- Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски: Распространение, жизненные формы, **эволюция**. М.: Наука, 1985. 250 с.
- Несис К.Н. Жестокая любовь **кальмаров** // Российская наука: Выстоять и возродиться. М.: Наука, 1997. С.358-365.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 362 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т.1. 325 с. Т.2. 373 с.
- Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 1978. 303 с.
- Панов Е.Н. Знаки, символы, языки. 2-е изд. М.: Знание, 1983. 247 с.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Познанин Л.П. Экологические аспекты эволюции птиц. М.: Наука, 1978. 146 с.
- Пукинский Ю.Б. Жизнь сов. Л.: ЛГУ, 1977. 240 с.
- Резникова Ж.И. Неантагонистические отношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Зоол. журн. 1975. Т.54. №7. С.1020-1031.
- Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 205 с.
- Резникова Ж.И. Структура сообществ и коммуникация животных. Новосибирск: Мост, 1997. 90 с.
- Резникова Ж.И. Интеллект и язык. Животные и человек в зеркале эксперимента. М.: Наука, 2000. 280 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи современной биологии. 1998. Т.118. Вып.3. С.345-356.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев // Журнал высшей нервной деятельности. 1995а. Т.45. Вып.3. С.500-509.

- Резникова Ж.П., Рябко Б.Я. Экспериментальное исследование способностей муравьев к простейшим арифметическим операциям, основанное на теоретико-информационном подходе к изучению систем коммуникации животных // Докл. РАН. 1995б. Т.343. №3. С.420-422.
- Резникова Ж.П., Рябко Б.Я. Арифметические способности муравьев // Наука в России. 1997. №4. С.31-34.
- Резникова Ж.П., Рябко Б.Я. Экспериментальные исследования способностей муравьев к сложению и вычитанию небольших чисел // Журн. высшей нервной деятельности. 1999. Т.49. Вып.1. С.12-21.
- Рязанова Г.П., Мазохин-Поршняков Г.А. Поведение как механизм оптимизации репродукции у насекомых (на примере стрекоз) // Успехи современной биологии. 1984. Т.98. №3 (6). С. 451-453.
- Рязанова Г.П., Мазохин-Поршняков Г.А. Каннибализм хищных насекомых. Выбор конспецифической жертвы у личинок стрекоз // Зоол. журн. 1998. Т.77. №2. С.1-5.
- Северцов А.С. Основы теории эволюции. М.: МГУ, 1987. 320 с.
- Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: МГУ, 1990. 272 с.
- Сергеева Т.К. Серологическая диагностика трофических взаимоотношений и распределение ресурсов в ассамблеях плотоядных жуков // Успехи современной биологии. 1992. Т.112. Вып.5-6. С.1589-1592.
- Сергеева Т.К. Гильдия сенокосцев (Opiliones): структура, трофические отношения // Зоол. журн. 1999. Т.78. №10. С.1172-1179.
- Сифард Р.М., Чини Д.Л. Разум и мышление у обезьян // В мире науки. 1993. №2-3. С.68-75.
- Смирин В.М., Смирин Ю.М. Звери в природе. М.: МГУ, 1991. 254 с.
- Слудский А.А. Сайгак в Казахстане // Труды ин-та зоологии АН Каз.ССР. Алма-Ата. 1955. Т.4. 180 с.
- Слудский А.А. Гепард // Крупные хищники. М.: Лесная промышленность, 1976. С.120-180.
- Соломатин А.О. Кулан. М.: Наука, 1973. 195 с.
- Соколов В.Е. Хемокоммуникация млекопитающих // Вестн. АН СССР. 1975. Т.2. С.44-54.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А. Запаховая сигнализация и обонятельное поведение копытных // Поведение млекопитающих. Сер.: Вопросы териологии. М.: Наука, 1977. С.107-123.
- Соколов В.Е., Пайдиско С.В., Сербенюк М.А. Маркировочное поведение европейской рыси (*Felis lynx*, Felidae, Carnovora) // Известия РАН. Сер. биол. 1995. №3. С.304-315.

- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 230 с.
- Стебаев И.В. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Восточного Алтая // Зоол. журн. 1970. Т.49. №3. С.325-336.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биосистемная экология. Новосибирск: Наука, 1993. 286 с.
- Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М.: Мир, 1970. 334 с.
- Тинберген Н. Мир серебристой чайки. М.: Мир, 1974. 260 с.
- Тинберген Н. Поведение животных. М.: Мир, 1978. 192 с.
- Фабр Жан-Анри. Жизнь насекомых. Рассказы энтомолога / Пер. и обр. Н.Н.Плавильщикова. М.: ГИЗ, 1963. 459 с.
- Фокин И.М. Тупкапчики. Л.: ЛГУ, 1978. 182 с.
- Формозов А.Н. Хищные птицы и грызуны // Зоол. журн. 1934. Т.13. Вып.4. С.664-700.
- Фридман Э.И. Занимательная приматология. Эпюды о природе обезьян. М.: Знание, 1985. 192 с.
- Фосси Д. Гориллы в тумане. М.: Мир, 1990. 284 с.
- Харитонов А.Ю. Внутри- и межвидовые взаимодействия стрекоз (Insecta, Odonata) как фактор формирования видовых ареалов и стабилизации их границ // Сибирский экологический журнал. 1994. Т.1. №4. С.321-329.
- Чернова Н.М., Былова А.М. Экология. 2-е изд. М.: Просвещение, 1988. 265 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 262 с.
- Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 321 с.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997. 509 с.
- Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
- Ицпанов Н.А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2000. Т.120. №1. С.73-87.
- Эванс Г., О'Нейл К.М. Пчелиные волки // В мире науки. 1991. №10. С.50-58.
- Alatalo, R. V. Mappes, J. 1996. Tracking the evolution of warning signals // Nature. V.383. P.708-710.

- Allee W.C.* 1931. Animal Aggregations. A Study in General Sociology. Chicago: Univ. Chicago Press. 230 p.
- Altmann J.* 1978. Infant independence in yellow baboons // The development of Behavior: Comparative and Evolutionary aspects (Ed. by G.M. Burghardt & M.Bekoff), N.-Y.: Garland STPM Press. P.253-277.
- Alvarez F.* 1993. Alertness signalling in two rail species // *Animal Behaviour*. V.46. P.1229-1231.
- Andersson M.B.* 1994. Sexual selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 350 p.
- Ardrey R.* 1961. African Genesis. London N.-Y. 260 p.
- Arenz C.L., Leger D.W.* 2000. Antipredator vigilance of juvenile and adult thirteen-lined ground squirrels and the role of nutritional need // *Animal Behaviour*. V.59. P.535-541.
- Artiss T., Hochachka W.M., Martin K.* 2000. Female foraging and male vigilance in white-tailed ptarmigan (*Lagopus leucurus*): opportunism or behavioural coordination? // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V.46. №6. P.429-434.
- Barnard C.J.* 1980. Flock feeding and time budgets in the house sparrow *Passer domesticus* L. // *Animal Behaviour*. V.28. P.295-309.
- Barnard C.J., Sibly R.M.* 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows // *Animal Behaviour*. V.29. P.543-550.
- Benz J.J.* 1993. Food-elicited vocalization in golden lion tamarins: design features for representational communication // *Animal Behaviour*. V.45. P.443-455.
- Black J.M.* 1988. Pre-flight signalling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation // *Ethology*. V.79. P.143-157.
- Bourliere F.* 1955. The natural history of mammals. N.-Y.: Knopf. 430 p.
- Brito e Abreu, F., Kacelnik A.* 1999. Energy budgets and risk-sensitive foraging in starlings // *Behavioral Ecology*. V.10. №3. P.338-345.
- Brotherton P.N.M., Manser M.B.* 1997. Female dispersion and the evolution of monogamy in the dik-dik // *Animal Behaviour*. V.54. P.1413-1424.
- Broom M., Ruxton C.D.* 1998. Modelling responses in vigilance rates to arrivals and departures from a group of foragers // *IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology*. V.15. P.387-400.
- Brown W.I., Wilson E.O.* 1959, The evolution of the dacetine ants // *Quarterly Review of Biology*. V.34. №4. P.278-294.
- Bryant J.P., Kuropat P.J.* 1980. Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V.11. P.261-285.

- Byers J.A., Byers K.Z. 1983. Do pronghorn mothers reveal the locations of their hidden fawns? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V.13. P.147-156.
- Camberale G., Tullberg, B.S. 1998. Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence // *The Royal Society Proceedings: Biological sci.* V.265. P.889-894.
- Candolin U., Voigt H.-R. 1998. Predator-induced nest site preference: safe nests allow courtship in sticklebacks // *Animal Behaviour.* V.56. P.1205-1211.
- Caraco T., Martindale S., Pulliam H. 1980. Avian flocking in the presence of a predator // *Nature.* V.285. P.400-401.
- Caraco T., Chasin M. 1984. Foraging preferences: response to reward skew // *Animal Behaviour.* V.32. P.76-85.
- Carducci J.P., Jakob M.E. 2000. Rearing environment affects behaviour of jumping spiders // *Animal Behaviour.* V.59. P.39-46.
- Carl G.R., Robbins C.T. 1988. The energetic cost of predator avoidance in neonatal ungulates: hiding versus following // *Can. J. Zool.* V.66. P.239-246.
- Caro, T. M. 1994. Cheetahs of the Serengeti Plains: group living in an asocial species // University of Chicago Press, Chicago. 345 p.
- Charnov E.L. 1976. Optimal Foraging: The marginal Value Theorem // *Theoret. Pop. Biol.* V.9. P.129-136.
- Chivers, D.P., Brown, G.E. and Smith, R.J.F. 1996. Evolution of chemical alarm signals: attracting secondary predators benefits alarm signal senders // *American Naturalist.* V.148. P.649-659.
- Clark, C.W. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle // *Behavioral Ecology.* V.5. P.159 -170.
- Clutton-Brock T.H. 1991. Parental care in birds and mammals // *The Evolution of Parental Care* (Ed. by J. R. Krebs & T. Clutton-Brock). Princeton, New Jersey: Princeton University Press. P.132-279.
- Connor, R.C., Heithaus M.R. 1996. Great white shark approach elicits flight response in bottlenose dolphins // *Marine Mammal Science.* V.12. P.602-606.
- Cooper N., Carling B. 1999. The social context and ethical implications of ecology // *Perspectives in Ecology* (A. Farina Ed.). Backhuys Publishers, Leiden. P.411-418.
- Corbe P.S. 1962. Biology of dragonflies. London. 360 p.
- Cott H.B. 1940. Adaptive coloration in animals. Oxford Univ. Press, London, 508 p.
- Cowie R.H. 1977. Optimal foraging in great tits, *Parus major* // *Nature.* V.268. P.137-139.

- Crowcroft P. Rowe F.P.* 1957. The grows of confined colonies of the wild house mouse (*Mus musculus* L.) // Proc. Zool.Soc. Lond. V.129. P.359-370.
- Crowcroft P., Rowe F.P.* 1958. The grows of confined colonies of the wild house mouse: the effect of dispersal of female fecundity // Proc. Zool. Soc. Lond. V.131. P.357-365.
- Crowell-Davis S.L.* 1986. Spatial relations between mares and foals of the Welsh pony, *Equus caballus* // Animal Behaviour. V.34. P.1007-10015.
- Cullen E.* 1957. Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting // Ibis. V.99. P.275-302.
- Davis J.M.* 1975. Socially induced flight reactions in pigeons // Animal Behaviour. V.23. P.597-601.
- Dehn M.M.* 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects // Behaviour. Ecol. Sociobiol. V.26. P.337-342.
- Diamond J.M.* 1973. Distributional ecology of New Guinea birds // Science. V.179. P.759-769.
- Diamond J.M.* 1997. Aaaaaaaaaaargh, no! // Nature. V.385. P.295-296.
- Dreisig H.* 1995. Ideal free distribution of nectar foraging bumblebees // Oikos. V.72. P.161-172.
- Eaton, R.L.* 1979. Interference competition among carnivores: a model for the evolution of social behavior // Carnivore (Seattle). V.2. P.9-16.
- Eddington J.M., Eddington M.A.* 1972. Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood // J. Anim. Ecol. V.41. P.331-357.
- Edmunds M.* 1974. Defence in Animals: a survey of anti-predator defences. Harlow: Longmann. 230 p.
- Edmunds M.* 1990. The evolution of cryptic coloration // Insect defences (Ed. by D.D.L.Evans & J.O. Schmidt). Albany State University of New York Press. P.3-21.
- Eibl-Eibesfeldt I.* 1950. Beiträge zur Biologie der Hausund der Ahren-maus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern // Z. Tierpsychol. H.7. S.558-587.
- Elgar M.A.* 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence // Biological Reviews of the Cambridge Biological Society. V.64. P.13-33.
- Elowson A.M. Hailman J.P.* 1991. Analysis of complex variation: dichotomous sorting of predator-elicited calls of the Florida scrub jay // Bioacoustics. V.3. P.295-320.
- Elton C.S.* 1927. Animal Ecology. London: Sodgwick and Jackson. 209 p.

- Endler J.A. 1991. Interactions between predators and prey // Behavioural Ecology (3rd edn.) (eds. J. R. Krebs and N. B. Davies), Blackwell, Oxford. P.169-196.
- Evans H.E., O'Neil K.M. 1988. The natural history and behaviour of North American bee-wolves. Cornell Univ. Press. 180 p.
- Ewert J.P. 1980. Neuroethology. Heidelberg, Springer Verlag. 210 p.
- Fisher R.A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press. 272 p.
- FitzGibbon C.D. 1989. A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomson's gazelles hunted by cheetahs // Animal Behaviour. V.37. P.508-510.
- Foelix R. 1996. Biology of Spiders. N.-Y.: Oxford University Press. 340 p.
- Futuyma D. 1998. Evolutionary Biology. 3rd edn. Sunderland, Simauer. 420 p.
- Girvan J.R., Braithwaite V.A. 1998. Population differences in spatial learning in three-spined sticklebacks // Proceedings of Royal Society. London. P.913-918.
- Götmark F. 1995. Black-and-white plumage in male pied flycatchers reduces the risk of predation from sparrowhawks during the breeding season // Behav. Ecol. V.6. P.22-26.
- Götmark F. 1997. Bright plumage in the magpie: does it increase or reduce the risk of predation? // Behav. Ecol. Sociobiol. V.40. P.41-49.
- Green R.F. 1980. Bayesian birds: a simple example of Oaten's stochastic model of optimal foraging // Theoretical Population Biology. V.18. P.244-256.
- Green E., Meagher T. 1998. Red Squirrels, *Tamiasciurus hudsonius*, produce predator-class specific alarm calls // Animal Behaviour. V.55. P.511-518.
- Green W.C.H. 1990. Reproductive effort and associated costs in bison (*Bison bison*): do older mothers try better? // Behav. Ecol. V.1. P.148-160.
- Green W.C.H. 1992. The development of independence in bison: pre-weaning spatial relations between mothers and calves // Animal Behaviour. V.43. P.759-773.
- Grinnell J. 1917. The niche relationships in the California transier // Auk. V.21. P.364-382.
- Hamilton W.D. 1964. The genetical theory of social behaviour (1 and 2) // J. Theor. Biol. V.7. P.1-16 and 17-32.
- Hauser M.D., Marler P. 1993. Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulata*): I. Socioecological factors // Behav. Ecol. V.4. P.194-205.

- Harward G.D.* 1993. Ecology of boreal owls in the northern Rocky Mountains, USA // *Wildlife monogr.* N.-Y. 240 p.
- Heinrich B.* 1979. Bumblebee economics. Cambridge, Massachusetts, Harvard Univ. Press. 180 p.
- Heinsohn R.* 1997. Group territoriality in two population of African lions // *Animal Behaviour*. V.53. P.1143-1147.
- Holling C.S.* 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // *Canadian Entomologist*. V.91. P.385-398.
- Hölldobler B., Wilson E.O.* 1990. The Ants. Berlin: Springer Verlag. 732 p.
- Hughes R.N., Blight C.M.* 2000. Two intertidal fish species use visual association learning to track the status of food patches in a radial maze // *Animal Behaviour*. V.59. P.613-621.
- Hulse S.H., O'Leary D.K.* 1982. Serial pattern learning: teaching an alphabet to rats // *J. Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes*. V.8. P.260-273.
- Hutchinson G.E.* 1953. The concept of pattern in ecology // *Proc. Nat. Acad. Sci.* V.105. P.1-12.
- Inman A.J., Krebs J.R.* 1987. Predation and group living // *Trends of Ecology & Evolution*. V.2. P.31-32.
- Jones M.E.* 1998. The function of vigilance in sympatric marsupial carnivores: the eastern quoll and the Tasmanian devil // *Animal Behaviour*. V.56. P.1279-1284.
- Kacelnik A, Bateson M.* 1996. Risky theories the effects of variance on foraging decisions // *Am Zool.* V.36. P.402-434.
- Kamil A.C.* 1983. Optimal foraging theory and the psychology of learning // *American Zoologist*. V.23. P.291-302.
- Kleiman D.G.* 1981. Correlation among life history characteristics of mammalian species exhibiting two extreme forms of monogamy // *Natural Selection and Social Behaviour* (Ed. by R.D. Alexander & D.W. Tuttle). N.-Y.: Chevron Press. P.332-344.
- Komers P.E.* 1996. Obligate monogamy without parental care in Kirk's dikdik // *Animal Behaviour*. V.51. P.131-140.
- Komiya M., Yamashita S., Takeda H.* 1988. Timing reactions to real and apparent motion stimuli in the posterolateral eyes in jumping spiders // *Journal of Comparative Physiology A*. №163. P.585-592.
- Kono H., Reid P.J., Kamil A.C.* 1998. The effect of background cuing on prey detection // *Animal Behaviour*. V.56. P.963-972.
- Krams I.* 2000. Length of feeding day and body weight of great tits in a single- and a two-predator environment // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* V.48. №2. P.147-153.

- Krebs C.I. 1972. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. N.-Y.: Harper and Row. 694 p.
- Krebs J.R., Kacelnik A., Taylor R. 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits // *Nature*. V.275. P.27-31.
- Krebs J.R., McCleery R.H. 1984. Optimization in behavioural ecology // *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. (Ed. by J.R.Krebs and N.B.Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications. P.23-63.
- Krebs J.R., Stephens D.W., Sutherland W.J. 1983. Perspectives in optimal foraging // *Perspectives in Ornithology*. (Ed. G.A. Clark and A.H. Brush). N.-Y.: Cambridge Univ. Press. P.120-155.
- Krishnamani R., Mahaney W. 2000. Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequence // *Animal Behaviour*. V.59. P.899-915.
- Kruuk H. 1964. Predator and anti-predator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.) // *Behav. Suppl.* V.11. P.1-130.
- Kruuk H. 1975. Functional aspects of social hunting by carnivores // *Function and Evolution in Behaviour*. Oxford: Clarendon Press. P.119-141.
- Lancaster J.B. 1975. Primate Behavior and the Emergence of Human Culture. N.-Y.: Holt, Rinehart & Winston. 420 p.
- Laurenson M.K. 1994. High juvenile mortality in cheetahs (*Acionyx jubatus*) and its consequences for maternal care // *Journal of Zoology*. London. V.234, P.387-408.
- Lazaro-Perea C., Castro C.S.S., Harrison R., Araujo A., Arruda M.F., Snowdon C.T. 2000. Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* V.48. №2. P.137-146.
- Lawton J.H., Beddington J.R., Bonser R. 1974. Switching in invertebrate predators // *Ecological Stability*, M.B. Uscher and M.H. Williamson eds., Chapman and Hall, London. P.141-158.
- Leger D.W., Owings D.H., Gelfand D.L. 1980. Single-note vocalizations of California ground squirrels: graded signals and situation-specificity of predator and socially evoked calls // *Z. Tierpsychol.* V.52. P.227-246.
- Leuthold W. 1977. African Ungulates: a Comparative Review of their Ethology and Behavioural Ecology. N.-Y.: Springer Verlag. 430 p.
- Lima S.L. 1990. The influence of models on the interpretation of vigilance // *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behaviour: V.2, Explanation, Evolution and Adaptation* (Ed. by M. Bekoff & D. Jamiesson). Boulder, Colorado, Westview Press. P.246-267.

- Lima S.L.* 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group size effect // *Animal Behaviour*. V.48. P.734-736.
- Lima S.L.* 1996. Collective detection of predatory attack by social foragers: fraught with ambiguity? // *Animal Behaviour*. V.50. P.1097-1108.
- Lima S.L., Dill L.M.* 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // *Canad. J. Zool.* V.68. P.619-640.
- Lindström, L., Alatalo, R.V., Mappes, J., Riipi, M., Vertainen, L.* 1999: Can aposematic signals evolve by gradual change? // *Nature*. V.397. P.249-251.
- L'vei G.L., Sunderland K.D.* 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) // *Ann. Rev. of Entomol.* V.41. P.231-256.
- MacArthur R.H., Pianka E. R.* 1966. On optimal use of patchy environment // *Amer. Nat.* №100. P.603-609.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, N.J. 203 p.
- MacKney P.A., Hughes R.N.* 1995. Foraging behaviour and memory window in sticklebacks // *Behaviour*. V.132. P.1241-1253.
- McAdam A.G., Kramer D.L.* 1998. Vigilance as a benefit of intermittent locomotion in small mammals // *Animal Behaviour*. V.55. P.109-117.
- McComb K., Parker C., Pusey A.E.* 1994. Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo* // *Animal Behaviour*. V.47. P.379-387.
- McGowan K.J., Woolfenden G.E.* 1989. A sentinel system in the florida scrub jay // *Animal Behaviour*. V.37. P.1000-1006.
- McNair J.N.* 1982. Optimal giving-up times and the marginal value theorem // *American Naturalist*. V.119. P.511-529.
- McNamara J.M., Houston A.I.,* 1992. Risk-sensitive foraging: a review of the theory // *Bull Math Biol*. V.54. P.355-378.
- Mappes J., Alatalo R.V.* 1997. Batesian mimicry and signal accuracy // *Evolution*. V.51. P.2048-2051.
- Maynard Smith J.* 1964. Group selection and kin selection // *Nature*. V.201. P.1145-1147.
- Messenger J.B.* 1968. The visual attack of the cuttlefish *Sepia officinalis* // *Animal Behaviour*. V.16. P.342-369.
- Micheli F.* 1997. Effects of experience on crab foraging in a mobile and sedentary species // *Animal Behaviour*. V.53. P.1149-1159.
- Mitani J.C., Brandt K.L.* 1994. Social factors influence the acoustic variability in the long-distance calls of male chimpanzee // *Ethology*. V.96. P.223-252.

- Morse D.H. 1979. Prey capture by the crab spider *Misumena calycina* (Araneae: Thomisidae) // *Oecologia*. V.39. P.309-319.
- Morse D.H. 2000. Flower choice by naive young crab spiders and the effect of subsequent experience // *Animal Behaviour*. V.59. P.943-951.
- Mueller H.C. 1975. Hawks select odd prey // *Science*. №188. P.953 -954.
- Naef-Daenzer B. 2000. Patch time allocation and patch sampling by foraging great and blue tits // *Animal Behaviour*. V.59. P.989-999.
- Naef-Daenzer B., Keller L., 1999. The foraging performance of great and blue tits in relation to caterpillar development and its consequences for nestling growth and fledging weight // *Journal of Animal Ecology*. V.68. P.708-718.
- Norton-Griffits M.N. 1969. The organization, control and development of parental feeding in oyster-catcher (*Haematopus ostralegus*) // *Behaviour*. V.34. P.55-114.
- Odum E.P. 1959. *Fundamentals of Ecology* (2nd Ed.). Sounders, Philadelphia. 564 p.
- Owens D., Owens M. 1996. Social dominance and reproductive patterns in brown hyaenas, *Hyaena brunnea*, of the central Kalahari desert // *Animal Behaviour*. V.51. P.535-551.
- Parker G. A., Stuart R.A. 1976. Animal behaviour as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds // *American Naturalist*. №110. P.1055-1076.
- Pereira M.E., Macedonia J.M. 1991. Ringtailed lemur antipredator calls denote predator class, not response urgency // *Animal Behaviour*. V.41. 543-544.
- Pianka E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // *American Naturalist*. №100. P.33-46.
- Pianka E.R. 1970. On *r*- and *K*-selection // *American Naturalist*. №104. P.592-597.
- Pianka E.R. 1978. *Evolutionary Ecology*. Second Edition. The University of Texas at Austin. Harper and Row, Publishers. New York, Hagerstown, San Francisco, London. 420 p.
- Pianka E.R. 1998. Relating competition to community structure // *Proceedings of VII Internat. Congress of Ecology*. Florence. P.337-338.
- Pietrewicz, A.T. Kamil A.C. 1979. Search image formation in the blue jay *Cyanocitta cristata* // *Science*. №204. P.1332-1333.
- Phillips R.L., Wheeler A.H. Lockhart M. Beske A.E. 1990. Nesting ecology of golden eagles and other raptors in southeastern Montana and northern Wyoming // *Washington Press*. 210 p.

- Polis G.A.* 1990. Ecology. In: The Biology of Scorpions. (Ed. by G.A. Polis). Stanford: Stanford University Press. P.247-293.
- Pontin A.J.* 1982. Competition and Coexistence of Species. London: Pitman. 320 p.
- Popson M.* 1999. Finding the way: learning in *Phidippus audax*. // M.S. Thesis, Bowling Green State University.
- Powell G.V.N.* 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging // *Animal Behaviour*. V.14. P.107-125.
- Price P.W.* 1980. Evolutionary Biology of Parasites // Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 420 p.
- Pösä H.* 1994. Group foraging, distance to cover and vigilance in the teal (*Anas crecca*) // *Animal Behaviour*. V.48. P.921-928.
- Proctor C.J., Broom M.* 1999. A spatial model of anti-predator vigilance // University of Sussex at Brighton, Research Report. №99/01. P.1-26.
- Punzo F.* 1997. Leg autonomy and avoidance behavior in response to a predator in the wolf spider *Schizocosa avida* (Aranea, Lycosidae) // *Journal of Arachnology*. V.25. P.202-205.
- Pusey A.E., Parker C.* 1994. Non-offspring nursing in social carnivores: minimizing the costs // *Behav. Ecol.* V.5. P.362-374.
- Quenette P.-Y.* 1990. Functions of vigilance behaviour in mammals: a review // *Acta Oecologica*. V.11. P.801-818.
- Quinn T.P., Kinnison M.T.* 1999. Size-selective and sex-selective predation by brown bears on sockeye salmon // *Oecologia*. V.121. №2. P.273-282.
- Raine, R.M.* 1983. Ranges of juvenile fisher, *Martes pennanti*, and marten, *Martes americana*, in southeastern Manitoba // *Canadian Field-Naturalist*. V.96. №4. P.431-438.
- Randall J.A., Rogovin K.A., Shier D.M.* 2000. Antipredator behavior of a social desert rodent: footdrumming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opiu*. // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V.48. №2. P.110-118.
- Rasa O.A.E.* 1989. The cost and effectiveness of vigilance behaviour in the dwarf mongoosic: implications for fitness and optimal group size // *Ethology, Ecology and Evolution*. V.1. P.265-282.
- Real L., Ratchke B.J.* 1988. Patterns of individual variability of floral resources // *Ecology*. V.69. P.728-735.
- Reznikova Z.I., Ryabko B.Ya.* 1994. Experimental study of the ants' communication system with the application of the Information Theory approach // *Memorabilia Zoologica*. V.48. P.219-237.

- Reznikova Zh., Ryabko B. 1998. Does ant intelligence important for long term ecological research? // Proceedings of VII International Congress of Ecology, Zoological Museum, Aulla. P.356-357.
- Richardson D.S., Bolen G. M. 1999. A nesting association between semi-colonial Bullock's orioles and yellow-billed magpies: evidence for the predator protection hypothesis // Behavioral Ecol. and Sociobiol. V.46. №6. P.373-380.
- Robinson M.H. 1970. Insect anti-predator adaptations and the behaviour of predatory primates // Congr. Latin Zool. V.II. P.811-836.
- Rohner C. 1997. Non-territorial "floaters" in great horned owls: space use during a cyclic peak of snowshoe hares // Animal Behaviour. V.53. P.901-912.
- Rohner C., Krebs C.J. 1996. Owl predation on snowshoe hares: consequences of antipredator behaviour // Oecologia. V.108. P.303-310.
- Rohner C., Krebs C.J. 1998. Responses of great horned owls to experimental "hot spots" of snowshoe hare density // Auk. V.92. P.101-121.
- Root R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // Ecol. Monogr. V.37. P.317-350.
- Runcie M.J. 2000. Biparental care and obligate monogamy in the rock-haunting possum, *Petropseudes dahli*, from Tropical Australia // Animal Behaviour. V.59. P.1001-1008.
- Roberts G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases // Animal Behaviour. V.51. P.1077-1086.
- Roberts G. 1997. How many birds does it take to put a flock to flight? // Animal Behaviour. V.54. P.1517-1522.
- Ruxton G.D. 1996. Group-size and anti-predator vigilance: a simple model requiring limited monitoring of other group members // Animal Behaviour. V.51. P.478-481.
- Seyfarht E., Hergenröder R., Ebbes H., Barth F. 1982. Idiothetic orientation of a wandering spider: compensation of detours and estimates of goal distances // Behavioural Ecology and Sociobiology. V.11. P.139-148.
- Seyfarht R.M., Cheney D.L., Marler P. 1980. Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate // Animal Behaviour. V.28. P.1070-1094.
- Seyfarht R.M., Cheney D.L. 1992. Meaning and mind in monkeys // Scientific American. №267. P.122-128.
- Sibly R.M., Collett D., Promislow D.E. L., Peacock D.J., Harvey P.H. 1997. Mortality rates of mammals // Journal of Zoology. №243. P.1-12.

- Sih A.* 1980. Optimal behaviour: can foragers balance two conflicting demands? // *Science*. №210. P.1041-1043.
- Shaffer L. R., Formanowicz D.R.* 1996. A cost of viviparity and parental care in scorpions reduced spirit speed and behavioural compensation // *Animal Behaviour*. V.51. P.1017-1024.
- Slobodchikoff C.N., Kiriazis J., Fischer C. Creff E.* 1991. Semantic information distinguishing individual predators in the alarm calls of Gunnison prairie dogs // *Animal Behaviour*. V.42. P.713-719.
- Smith J.N.M.* 1974. The food searching behaviour in two European thrushes. II. The adaptiveness of the search patterns // *Behaviour*. V.49. P.1-61.
- Solomon M.E.* 1949. The natural control of animal populations // *Journal of Animal Ecology*. V.18. P.1-35.
- Stanford G.* 1999. *The Hunting Apes: Meat Eating and the Origins of Human behaviour*. Princeton: Princeton Univ. Press. 280 p.
- Stephens D.W.* 1981. The logic of risk-sensitive foraging preferences // *Animal Behaviour*. V.29. P.628-629.
- Stephens D.W. Krebs J.R.* 1986. *Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 385 p.
- Struhsaker T.T.* 1967. Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) // In: *Social Communication Among Primates*. (Ed. by S.A.Altmann). Chicago: University of Chicago Press. P.281-324.
- Strohm E.* 2000. Factors affecting body size and fat content in a digger wasp // *Oecologia*. V.123. №2. P.184-191.
- Taylor E., Blache D., Groth D., Wetherall J.D. Martin G.B.* 2000. Genetic evidence for mixed parentage in nests of the emu (*Dromaius novaehollandiae*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V.47. №5. P.359-364
- Temple S.A.* 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant // *Science*. №V. V.197. P.885-886.
- Thompson J. N.* 1982. *Interaction and Coevolution*. N.-Y.: Wiley Interscience. 285 p.
- Tinbergen N.* 1951. *The Study of Instinct*. Oxford: Oxford Univ. Press. 430 p.
- Tinbergen N.* 1960. The natural control of insects in pinewoods. 1. Factors influencing the intensity of predation by songbirds // *Archives neerlandaises de Zoologie*. V.13. P.266-336.
- Thorpe W.H.* 1950. A note on detour experiments with *Ammophylla pubescens* Curt. (Hymenoptera: Sphecidae). *Behaviour*. V.2. P.257-263.
- Tullberg B. S., Leimar O., Camberale-Stille G.* 2000. Did aggregation favour the initial evolution of warning coloration? A novel world revisited // *Animal Behaviour*. V.59. P.281-286.

- Turner M., Polis G. 1979. Patterns of co-existence in a guild of raptorial spiders // J. Anim. Ecol. V.48. P.509-520.
- Underwood R. 1981. Companion preference in an enland herd // Afr. J. Ecol. V.19. P.341-354.
- Venner S., Pasquet A., Leborcne R. 2000. Web-building behaviour in the orb-weaving spider *Zygella x-notata*: influence of experience // Animal Behaviour. V.59. P.603-611.
- Wasmann E. 1899. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen // Zoologica. H.26. S.1-133.
- Weeks P. 2000. Red-billed oxpeckers: vampires or tickbirds? // Behavioral Ecology. V.11. №2. P.154-160.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W.C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C., Wrangham R.W., Boesch C. 1999. Cultures in chimpanzees // Nature. V.399. P.682-685.
- Wilson W.G., Richards S.A. 2000. Evolutionarily Stable Strategies for Consuming a Structured Resource // American Naturalist. V.155. P.83-100.
- Wisenden B.D., Chivers D.P., Smith R.J.F. 1997. Learned recognition of predation risk by *Enallagma damselfly* larvae (Odonata, Zygoptera) on the basis of chemical cues // Journal of Chemical Ecology. V.23. P.135-151.
- Zuberbühler K. 2000a. Causal knowledge of predators behaviour in wild Diana monkeys // Animal Behaviour. V.59. P.209-220.
- Zuberbühler K. 2000b. Referential labelling in Diana monkeys // Animal Behaviour. V.59. P.917-927.
- Zuberbühler K., Noi R., Seyfarth R.M. 1997. Diana monkey long-distance calls: messaged for conspecifics and predators // Animal Behaviour. V.53. P.589-604.
- Zarrow M.X., Denenberg V.H., Anderson C.O. 1965. Rabbit: frequency of suckling in the pup // Science. N.-Y. V.150. P.1835-1836.
- Yadenberg R.C., Dill L.M. 1986. The economics of fleeing from predators // Advances in the Study of Behaviour. V.16. P.229-249.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	4
Глава 1. ОСНОВЫ МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ, ИЛИ КАК СЕБЯ ВЕСТИ ЗА СТОЛОМ, НА СТОЛЕ И ПОД НИМ...	9
1.1. Фундаментальные понятия: экологическая ниша и гильдия	10
1.2. Основные типы межвидовых взаимодействий и способы их классификации	12
1.3. Эволюционные стратегии популяций как основа межвидового взаимодействия	23
Глава 2. ОПТИМАЛЬНАЯ ФУРАЖИРОВКА: СВЯЗЬ ДИЕТЫ С ПОВЕДЕНИЕМ	29
2.1. Введение в проблему и основные понятия	30
2.2. Выбор пищи: энергетическая ценность и энергетические затраты	33
2.3. Обилие и доступность пищи	36
2.4. Взаимная интерференция	38
2.5. Пищевые пятна	40
2.6. Накопление опыта и «формирование образа»	45
2.7. Соотношение риска и вознаграждения	51
Глава 3. ВЗГЛЯД С ВЕРШИНЫ ПИЩЕВОЙ ПИРАМИДЫ: ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ХИЩНИКОВ	57
3.1. Введение в проблему	58
3.2. Самые хищные: элементы естественной истории	61
3.2.1. Кошки	62
3.2.2. Совы	66
3.2.3. Стрекоты	69
3.3. Этологические аспекты специализации хищников	72
3.3.1. Орудия убийства и характер их пользователей	74

3.3.2. Ансамбли потребителей	79
3.3.3. Синдром-гипотеза и дятлы	83
3.4. Школа хищников	87
3.4.1. Прирожденные хищники	88
3.4.2. Вклад родителей и сообщества в формирование хищника	95
3.5. Жертва по образованию, хищник по профессии...	106
3.5.1. Бдительность как основа образования	107
3.5.2. Очень маленькие хищные существа	110
3.6. Хищники по совместительству	115
3.6.1. Несожданные хищники	115
3.6.2. Когда популяция сама себе театр: распределение ролей между фракциями	116

Глава 4. БДИТЕЛЬНОСТЬ ИЛИ МАНИЯ ПРЕСЛЕДОВАНИЯ? ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ЖЕРТВ	123
4.1. Введение в проблему	124
4.2. Стратегии индивидуальной защиты: сумма технологий и выбор стереотипов поведения	127
4.3. Маскируемся, пугаем, рекламируем	134
4.3.1. Основные понятия, связанные с криптическим поведением	135
4.3.2. Криптизм как таковой	138
4.3.3. Апосематизм	145
4.3.4. Миметизм (мимикрия)	148
4.4. Бремя бдительности, разделенное с родственниками и соседями: преимущества жизни в группе	151
4.5. Репортаж из пасти хищника	161
4.6. Школа жертв	165
4.6.1. Мыши не так просты	167
4.6.2. Когда под угрозой самое ценное	171
4.6.3. Молодежные проблемы в равновесных популяциях	175

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	188
-------------------	------------

ЛИТЕРАТУРА	189
-------------------	------------