

АКАДЕМИЯ ПЕДАГОГИЧЕСКИХ НАУК СССР

ВОПРОСЫ ПСИХОЛОГИИ



3

1972

ДЕМОНСТРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЯЩЕРИЦ

Н. Б. АНАНЬЕВА

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Для эволюционной зоопсихологии весьма важны сравнительные исследования адаптивного поведения рептилий, особо выделенных в истории развития поведения и психики животных Н. Н. Ладыгиной-Котс [3]. Ею отмечены значительное усложнение (сравнительно с амфибиями) всей аналитико-синтетической деятельности мозга, комплексная организация дистантных рецепций, многообразие способов передвижения и других приспособлений к наземному образу жизни. Многие из этих приспособлений осуществляются посредством зрительно-моторной координации при участии ряда рецепций, объединенных в целостном образе предметов, в первую очередь, как подчеркивала Н. Н. Ладыгина-Котс, «живых объектов окружающей среды». С этой перцептивной особенностью поведения рептилий связаны сложные формы реакций в виде поз и позиций, имеющих сигнальное значение для внутривидовых и межвидовых взаимодействий.

Среди различных подклассов рептилий особо выделяются по ряду признаков, в том числе и экспрессией поведения, ящерицы, систематика, морфология и физиология, экология и этология которых углубленно изучаются в последние десятилетия. Установлено, что из всех рептилий ящерицы характеризуются наиболее высоким относительным весом головного мозга и благодаря более совершенной нервной регуляции процессов жизнедеятельности являются весьма пластично приспособленной к окружающей среде группой рептилий [8].

Направление развития головного мозга ящериц своеобразно: структура их мозга в некоторых отношениях напоминает строение мозга крокодилов и птиц, а в других — строение мозга низших млекопитающих. Примечательно, что сходство с млекопитающими у ящериц более выражено в формирующейся новой коре [10], с которой связаны основные тенденции ароморфоза. Все это, вероятно, обуславливает многообразие двигательных приспособлений и моторных механизмов поведения чешуйчатых рептилий, тщательно исследуемых в последнее время [9]. Двигательные приспособления и локомоторные акты специфически представлены в демонстрационном поведении, имеющем исключительно важное значение в жизни рептилий.

Некоторые данные новейших исследований этой экспрессивной формы поведения ящериц и рассматриваются в настоящей статье.

*

Демонстрационное поведение — цепь строго фиксированных движений и действий, ценных именно своей стереотипностью и стабильностью в изменяющихся ситуациях, поскольку эти движения и действия —

сигналы, играющие важную роль в распознавании животными друг друга.

Сопоставление данных наблюдений в природе, полевых и лабораторных экспериментов позволяет считать демонстрационное поведение сочетанием инстинктивных и индивидуально приобретенных реакций.

Демонстрации входят как важнейший компонент в целый ряд поведенческих актов, причем иногда отдельные реакции имеют полифункциональное значение.

Особенно интересны и разнообразны в мире рептилий апосематические реакции, т. е. реакции предостережения и угрозы. Эти реакции используются в качестве средств обороны у многих животных, и в том числе у рептилий. Нередко животное ограничивается только такими апосематическими сигналами, действующими на разные органы чувств противника, не переходя к прямому нападению.

Цель апосематического поведения та же, что и у криптического, т. е. поведения, направленного на то, чтобы увести противника от демонстрирующей или скрывающейся особи, но эффект достигается совершенно разными средствами.

Апосематические реакции вследствие их сложности классифицируются, по предложению Р. Мертенса [20], не функционально, а по органам чувств, на которые они действуют. Апосематические реакции рептилий целесообразно разделить по этому признаку на четыре категории: зрительные, слуховые, хеморецепторные и тактильные. Шире и многообразнее других у рептилий распространены зрительные реакции. Сюда относится ряд демонстраций окраски животного, его форм и движений. В целях предостережения или угрозы животное неожиданно выставляет яркие участки кожи, бывшие до этого незаметными. Внезапное появление ярких окрасок оказывает психологическое действие на противника, предупреждая нападение. Такой эффект может быть достигнут несколькими путями: 1) физиологическим изменением окраски; 2) демонстрацией ярких участков тела, которые в обычном состоянии мало бросаются в глаза или полностью скрыты и 3) демонстрацией постоянно яркой окраски.

Физиологическое изменение окраски широко распространено у представителей тропических ящериц: игуан, агам и хамелеонов. Так, у северо-африканской пустынной агамы *Agama mutabilis* происходит посинение горловины мешка. Это отмечалось как в присутствии ящериц другого вида (*Eumeces sneideri*), так и при встрече особей одного вида. Сходное явление описано для *Agama sanguinolenta* и *Agama agama*. У последней во время такой демонстрации голубое туловище резко контрастирует с огненнокрасной окраской головы.

Поведение ящериц *Calotes* также иллюстрирует применение переменных окраски как средства угрозы. При встрече с более мелкими особями своего вида и перед собственным отражением в зеркале *Calotes calotes* поразительно меняется: ящерица цвета зеленой травы с голубым пятном на голове и перемежающимися более темными и более светлыми полосами на спине приобретает огненно-красную окраску головы и черные пятна на шее. Нормальная окраска возвращается при удалении врага или соперника.

У игуановых ящериц физиологическое изменение окраски распространено несколько меньше, хотя и здесь можно найти целый ряд примеров, особенно у представителей рода *Anolis*. У *Anolis carolinensis* при возбуждении зеленая окраска в темпоральной области превращается в черную, резко контрастируя с белой верхне-губной зоной.

Разница в окраске животных в спокойном состоянии и при возбуждении уже давно наводила натуралистов на мысль о ее предостерега-

ющей или угрожающей функции, что еще раз подтверждают хорошо известные примеры этого явления у хамелеонов. Будучи встревожены или рассержены, эти ящерицы с замечательной быстротой меняют свою обычную криптическую зеленую окраску на черную, что сопровождается другими демонстрациями, как это отмечено Х. Коттом [2] и др.

Ящерицы, не обладающие способностью изменения цвета, достигают того же отпугивающего эффекта растягиванием участков кожи, в складках которой спрятаны яркие предостерегающие знаки. Примеры такой формы устрашающего поведения известны у разных животных (рыбы, саранчевые, гусеницы некоторых бабочек) и, в частности, у ящериц. Рассерженная ящерица *Liolepis belliana* демонстрирует ряд пурпуровых полос, обычно скрытых вдоль боков ее тела в общей бурой окраске. Наивысшего развития отпугивающие приспособления достигли у плащеносной ящерицы *Chlamydosaurus kingii*, «воротник» которой внезапно разворачивается, когда ящерица возбуждена. Сюда же можно отнести демонстрацию яркой окраски слизистой оболочки и языка при разевании рта. Слизистая оболочка часто ярко окрашена: например, у *Chameleo dilepis* она интенсивно оранжевого цвета, у плащеносной ящерицы — желтого, у ушастой круглоголовки — розового.

Демонстрации ярких окрасок в большинстве случаев известны у животных с обычной покровительственной окраской, что еще усиливает эффект в силу внезапности появления. С другой стороны, такой механизм демонстрации делает возможным необходимое для выживания сочетание покровительственной и защитной окрасок, которое регулируется поведением в зависимости от определенных условий.

Зрительное воздействие обычно дополняется демонстрационными движениями и изменениями формы. Можно без преувеличения сказать, что основное значение в апосематическом поведении и поведении вообще у рептилий имеют оптические сигналы и локомоторная деятельность, т. е. вся структура поведения, в основном, является оптикомоторной.

Агрессивное поведение ящериц складывается из целого ряда компонентов. Первой реакцией на приближающегося врага или противника бывает стремление животного принять по отношению к нему поперечную ориентацию. Сопровождаемая латеральным уплощением туловища, особенно в грудном отделе, эта демонстрация приводит к эффекту ложного зрительного увеличения размеров. Одновременно такое поведение является оборонительным, так как затрудняет возможность нападения и укусов со стороны противника. Такая угрожающая демонстрация искусственно расширенной боковой стороны, по предположениям Г. Крамера [18], В. Кастле [17] и др., является исторически наиболее древней формой, так называемого импонирующего поведения. Под этим термином (предложенным Хейнротом) многие исследователи понимают особенности поведения, в которых можно усматривать стремление упрочить свое превосходство над другими особями своего вида. Функция такого поведения может быть как апосематической, так и эпигамной, т. е. имеющей значение в процессе размножения. Боковое уплощение и поперечная ориентация известна у gekkonov, агам, игуан, сцинков, лацертид, тейид и варанов [18], [21], [15].

Для игуан и агам характерно, по данным Л. Эванса [12], сочетание растягивания горлового мешка, различных придатков на шее и спинного и затылочного гребней с демонстрацией ярких цветовых знаков, которыми обладает данный вид.

Д. Тинклем [23] описано, как при охране территории самец *Uta stansburiana* приближается к вторгнувшемуся самцу, стараясь сохранить боковую позицию, усиливая зрительный эффект изогнутого и сжатого тела и выставляя раздувшийся горловой мешок.

Изучение предостерегающего поведения позволило В. Кастью [16] сделать вывод, что его проявление определено страхом и агрессивностью. Д. Мебс [19] посвятил специальное исследование апосематическому поведению сцинкового геккона. Он установил следующую последовательность реакций такого поведения: 1) приподнимание корпуса, стойка на выпрямленных конечностях; 2) раздувание горлового мешка, медленно нарастающий «треск» хвоста; 3) рассматривание противника, приготвление к прыжку; 4) прыжок вверх, шипение, удары хвоста; 5) нарастающий «треск», вызываемый движениями хвоста; 6) бегство. При этом Мебс установил, что между интенсивностью предостерегающих движений и тенденцией к бегству существует обратное соотношение.

Основное значение в апосематическом поведении имеет последовательность реакций и их интенсивность. В частности, у сцинкового геккона скорость змееобразных движений хвоста и в связи с этим интенсивность издаваемых чешуйками хвоста звуков («треска») может быть оценена как мера возбуждения. В данном случае в апосематическом поведении играет роль уже звуковой фактор, вообще имеющий меньшее значение у рептилий по сравнению с оптикомоторными реакциями. Можно предполагать, что апосематическое произведение звуков — явление, сопровождающее широко распространенное у ящериц движение хвостом, которое само по себе служит для предостережения и угрозы [20], [19]. Однако, по-видимому, для разных групп ящериц это явление имеет большее или меньшее значение. В частности, у гекконов, ведущих преимущественно ночной образ жизни, роль звуковых сигналов существенно выше, чем у других ящериц. Следует отметить, что представители именно этого семейства способны издавать наиболее разнообразные звуки: довольно громкий писк, щелканье, кваканье или чириканье.

Изучение демонстративных форм поведения показало, что различия видов, в основном, заключаются в сравнительной интенсивности компонентов демонстраций.

Исследования последних лет пролили свет на функциональную роль кивков и качаний головки у ящериц, которые, на первый взгляд, кажутся беспорядочными. Было давно известно [20], что раздувание горлового мешка и кивки головы имеют важное сигнальное значение. Ритмично повторяющиеся движения корпуса и головы у хамелеонов являются традиционной формой демонстрации, следующей за поперечной ориентацией, боковым уплощением и раздуванием горла. По-видимому, кивки и качанье головой представляют собой примеры локомоторных актов, первоначальная двигательная функция которых отошла на задний план или даже целиком исчезла. В процессе эволюции они приобрели новое — сигнальное значение. При этом могли возникнуть, по гипотезе К. Лоренца [4], две новые, одинаково важные функции, которые обслуживаются этими движениями. Одна из них — канализация (отвод) агрессии в ритуальных поединках, другая — образование связи, объединяющей две или большее число особей. Движения головы как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскости встречаются у ящериц и в поединках соперников, и при ухаживании, что указано рядом авторов [20], [14], [23], [15], [16], [22], [13].

У агамид раздувание горлового мешка и кивки головой играют важную роль в социальном поведении. У живородящей агамы (*Cophotis ceylanica*) оба эти проявления поведения являются, по-видимому, довольно примитивными по сравнению с высокоспециализированными формами [16]. Это может быть связано с определенной формой горлового мешка — у представителей вира *Cophotis ceylanica* кивки бывают проявлением агрессии и испуга. Их можно дифференцировать при наблюдении за общей ситуацией и раздражителями, вызывающими ту или иную

реакцию. Кивки испуга чаще всего демонстрируются перед более сильным противником, реже спонтанно. После двух — трех кивков в кривой колебательных движений головой наступает более или менее длинная пауза. Внутри таких двойных или тройных кивков амплитуда заметно снижается. Очень часто кивки страха прерываются ударами хвоста и заканчиваются бегством или поисками убежища. Угрожающие кивки являются определенным звеном в цепи апосематических реакций и проявляются после поперечной ориентации по отношению к противнику, бокового уплощения тела, раздувания горла и разевания пасти. Производя угрожающие кивки, животное двигается к противнику, сохраняя боковую позицию. Во время угрозы наступает посветление боковой полосы на туловище и выпрямление затылочного и спинного гребней. Таким образом, поведение испуга и угрозы существенно различаются, не смотря на наличие общего компонента — кивков.

Таблица 1

Реакции	Их побудители			
	Неподвижный самец живородящей агамы	Кивки испуга	Готовность к нападению	Спонтанно
Кивки нападения	Неподвижный самец живородящей агамы	Кивки испуга	Готовность к нападению	Спонтанно
Угроза	Неподвижный самец	Готовность к нападению	Чужие виды	Спонтанно
Кивки страха	Более высокая по рангу особь		Нападение или угроза	Спонтанно
Извивание хвоста	Более высокая по рангу особь		Агрессия	

Исследование В. Кастле [16] о влиянии природных раздражителей на поведение живородящей агамы показало, что каждое движение вызывается одним или несколькими побудителями (см. табл. 1).

Исследования поведения игуановых ящериц подтвердили, что кивки головой являются первичной видоспецифической чертой демонстрации враждебности и в то же время играют важную эпигамную роль. Многие сложные формы поведения могут быть объяснены на основании координационных изменений простой серии кивков головы.

Существуют две гипотезы о происхождении кивков головы и ритуальных прыжков игуан (рассмотрены в книге К. Карпентера [11]). Гипотеза Смита связывает эти движения с развитыми морфологическими структурами на шее ящериц. Автор предполагает, что прыжки служили для расправления горлового мешка и кивающего движения поддерживали его в состоянии максимально увеличенного объема. Каулз считает кивки головой движениями, имеющими значение в территориальном поведении. Он предполагает, что эти демонстрации могут иметь происхождение от очень отдаленного общего предка семейств ящериц. Кроме того, кивающие движения головой, по Каулзу, могут служить для повышения остроты зрительного восприятия вследствие компенсирующих движений глаза или движения изображения на сетчатке.

Полифункциональная роль кивков доказана для древесной игуаны *Nogors auratus* [17]. Кивающие движения у представителей этого вида вместе с демонстрацией видоспецифичной окраски являются видовой опознавательной демонстрацией. Эти движения характеризуются меньшей интенсивностью и обязательно переходят, как показал В. Кастле [17], либо к 1) угрожающим реакциям (кивки головой, уплощение тела, открывание пасти, снова кивки головой, расправление спинного и затылочного гребней, изменение окраски, колебания корпуса в вертикальной плоскости) либо к 2) импонирующему поведению по отношению к партнеру в размножении.

Апосематические формы поведения *Nogors auratus*, как и других ящериц, таким образом, состоят из постепенно сменяющих друг друга реакций, обусловленных степенью возбуждения животного. Доминирующая роль оптикомоторной афферентации в поведении ящериц определяет характер ключевых раздражителей, необходимых для реализации той или иной формы выражения. Эксперименты с применением различных муляжей, имитирующих природные раздражители, показали, что важнейшее значение как побудители имеют форма, цвет, величина раздражителя и характер движения. Именно в этой связи процессу ритуализации у рептилий, в основном, подверглись локомоторные акты, связанные с демонстрацией видотипичного образца.

Таблица 2

Движения, входящие в акт кусания	Ритуализованное движение	Бросающиеся в глаза структуры
1. Опускание горла	Угрожающее раздувание горла	Яркая кожа между чешуями, горловые выросты
2. Открывание рта	Угрожающее разевание пасти	Ярко окрашенная слизистая оболочка
3. Толчки	Кивки, качания головы, колебания, толчки головой	Выросты на морде и шлеме

Особенно интересен этот процесс у хамелеонов, среди которых можно увидеть наибольшее изобилие гротескных форм, которые часто служат для определенных сигнальных движений. Так, например, наглядную ритуализацию претерпел локомоторный акт кусания, который В. Кастле [15] разделяет на три вида движений (см. табл. 2).

Как уже было сказано, сигнальную роль играют и звуковые раздражители. Звуковые сигналы имеют несколько способов происхождения.

1. Шипение (у мелких ящериц) и фырканье (вараны) достигаются быстрым выдыханием воздуха. Чаще эти звуки производят хамелеоны, вараны, крупные лацертиды и сцинки, несколько реже — агамы и игуаны [20]. Эти звуки могут модифицироваться в свистящие (у некоторых хамелеонов) или в гудящие (у желтопузика, варанов) также при помощи дыхания.

2. Истинные голоса, т. е. звуки, производимые гортанью, известны у гекконов. Чаще всего это квакающие или стрекочущие звуки. В семействе гекконов насчитывается более ста различных видов, способных к издаванию звуков, однако их голосовые реакции изучены крайне слабо. Как и другие сигналы ящериц, звуковые имеют двойную функцию апосематическую и эпигамную.

3. Звуки производятся также образованиями покровов ящериц. Так, трение роговых чешуй хвоста сцинкового геккона является угрожающим сигналом. По наблюдению К. П. Параскива [7], аутотомированный

хвост продолжает самопроизвольно извиваться и издаваемые им звуки являются сигналом тревоги для других особей этого же вида.

Определенное значение имеют в общей картине поведения и хемотрепторные реакции. Мертенс относит к ним любые апосематические выражения, воздействующие на вкусовые и обонятельные органы врага или соперника, а также своеобразные реакции невыясненной природы, как, например, выбрызгивание лимфы или крови. Их основное действие, возможно, направлено на предостережение или угрозу путем простого тактильного раздражения.

Покровы ящериц лишены желез, однако, как указывает И. С. Даревский [1], у некоторых круглоголовок на спине обнаружены настоящие кожные железы, функция которых не вполне ясна. Кроме того, у представителей ряда семейств на нижней поверхности бедер или впереди и по бокам анального отверстия располагаются ряды так называемых бедренных и анальных пор. Это — железоподобные образования, на которых у самцов в период размножения выступают столбики затвердевшего секрета. Данные исследований Д. Хунзакера [14] позволяют предполагать, что обонятельная чувствительность ящериц дает им возможность распознавать секрецию бедренных пор разных видов.

Вероятно, апосематическую природу имеет выделение некоторыми ящерицами в возбужденном состоянии беловатой пенной массы. Предполагают, что она вырабатывается слюнными железами и извергается из полости рта на кожу в области губ [20]. Это явление известно для ядовитой ящерицы (*Heloderma horridum*), которая выделяет пену, состоящую из слюны и ядовитого секрета. Кроме того, отмечено, что морская игуана *Amblyrhynchus cristatus* также извергает пенную массу при возбуждении.

Весьма своеобразное апосематическое средство рептилий состоит в выбрызгивании полостных жидкостей, крови или лимфы. Это явление распространено у некоторых гекконов, игуан и у рода *Voia* из змей. В этой связи в первую очередь необходимо упомянуть выбрызгивание крови из угла глаза жабовидной ящерицей *Phrynosoma*. Этот поразительный факт установлен уже давно, однако до последнего времени нет полной ясности в вопросе о его происхождении и функции. Эта реакция наблюдается не у всех особей и не у всех видов: в последнее время появилось предположение о том, что она присуща только самкам и как-то связана с особенностями их репродуктивной активности. Механизм выбрызгивания крови состоит в повышении кровяного давления и разрыве сосудов в области нижней части верхнего века. Тонкая струйка крови может выбрызгиваться на расстояние до 1 м.

Австралийские гекконы *Diplodactylus spinigerus* и *D. ciliaris* выбрызгивают лимфу из субэпидермальных лимфатических сосудов, отверстия которых, видимо, находятся в коже между двумя рядами мягких шипов на дорзальной стороне хвоста.

Иногда цепь апосематических реакций включает в себя тактильные компоненты, которые особенно действенны при соприкосновении с противником. Если при этом соперники не наносят друг другу серьезных повреждений, то дело идет о ложной, т. е. сильно ритуализированной борьбе. Самец живородящей агамы во время поединка дотрагивается мордой до головы противника, что вызывает через некоторое время его бегство. Сюда относятся также толчки головой, укусы, удары хвостом и толчки корпусом. Подобные реакции предостережения и угрозы, наряду с другими функциями, предотвращают возможность действительных столкновений.

Апосематические и эпигамные реакции являются очень сложными поведенческими актами с повторяющимися компонентами и ярко вы-

раженной зависимостью от реакции партнера, как это показано В. Ка-стле [15].

Особый интерес представляет расшифровка механизма распознавания пола у ящериц.

При образовании пар у тейид, сцинков и игуан [21] характерна полная неразборчивость самцов. Самец, стремящийся к спариванию, ведет себя демонстративно по отношению ко всем особям вида, независимо от пола. Выбор не зависит и от готовности самки к спариванию.

Есть основание полагать, что видовое опознавание совершается именно самками, а у самцов наблюдается меньшая избирательность спаривания [18], [15], [12], [14], [13]. Попытки к спариванию с особью своего же пола бывают у самцов при реакции на неподвижную ящерицу. Стремление к спариванию с несоответствующими партнерами, однако, у самца рано или поздно затухает, так как он получает или активный отпор, или не получает соответствующего ответа. Только в случае встречи с восприимчивой самкой своего вида, самец сможет продолжить процедуру ухаживания, получая от партнера соответствующие сигналы. Эта процедура выполняет функцию синхронизации полов и стимулирует самку к спариванию. Порог готовности к спариванию у самок ящериц, как и у других животных [5], гораздо выше, чем у самцов. Такое различие поддерживается естественным отбором, так как самка с ограниченным запасом яйцеклеток должна иметь такие поведенческие реакции, которые обеспечивают успешное и эффективное оплодотворение.

Распознавание пола обнаруживают виды с четким половым диморфизмом, например, некоторые популяции *Lacerta melisellensis*, у самцов, брюхо которых окрашено в красный цвет. Однако Г. Крамер [18] считает этот признак из-за его вариабельности не особенно надежным и предполагает, что здесь возможна выработанная в течение индивидуальной жизни ассоциация. Целый ряд наблюдений над взаимоотношениями полов у ящериц [18], [14] дает возможность предполагать, что при различении полов имеют значение химические раздражители, действующие на орган Якобсона. Г. Крамер, Д. Хунзакер и другие [18], [14] предполагают, что возможно оптическое восприятие различных пропорций тела самцов и самок. Несомненно, что распознавание полов достигается комплексом механизмов, включающим в себя в первую очередь поведение самца, зависящее от реакции объекта, и дополненным приобретенными индивидуальными ассоциациями в отношении признаков полового диморфизма. Импонирующее поведение самцов по отношению к самкам также чаще всего представляет собой у ящериц систему локомоторных актов, направленных на демонстрацию сигнальной окраски и поэтому включает в себя характерные компоненты апосематического поведения. Видовые различия в деталях демонстраций в целом ряде случаев [5], [6] представляют собой наиболее существенную преграду для образования пар особей разных видов, даже если морфологические различия этих видов трудно уловимы.

*

Все вышесказанное позволяет сделать вывод, что демонстрационное поведение обеспечивает целостность вида, являясь определяющим моментом во внутри- и межвидовых контактах. Поэтому изучение демонстрационного поведения особенно важно в связи с проблемой репродуктивной изоляции, стоящей в центре внимания современной эволюционной теории.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Даревский И. С. Отряд чешуйчатых. В кн. «Жизнь животных», т. 4, ч. 2, 1969.
2. Котт Х. Приспособительная окраска животных. М., Изд-во «Иностранная литература», 1950.
3. Ладыгина-Котс Н. Н. Развитие психики в процессе эволюции организмов. М., Изд-во «Советская наука», 1958.
4. Лоренц К. Эволюция ритуала в биологической и культурной сферах. «Природа», 1969, № 11.
5. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., Изд-во «Мир», 1968.
6. Панов Е. П. Этологические механизмы изоляции. В сб. «Проблемы эволюции», т. 1, Новосибирск, 1968.
7. Параскив К. П. Пресмыкающиеся Казахстана. 1956.
8. Стрельников И. Д. Анатомо-физиологические основы видообразования позвоночных. М., Изд-во «Наука», 1970.
9. Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. М., Изд-во «Наука», 1968.
10. Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия большого мозга рептилии. М., Изд-во АН СССР, 1963.
11. Carpenter C. C. Aggression and social structure in iguanid lizards. В КН. "Lizard ecology". A symposium. Columbia, Missouri, 1967.
12. Evans L. T. Social behavior. Introduction. В КН. "Lizard ecology" A symposium. Columbia, Missouri, 1967.
13. Garcea R. and Gorman G. A difference in male territorial display behavior in two sibling species of Anolis. "Copeia", No. 2, 1968.
14. Hunsaker D. Ethological isolating mechanisms in the Sceloporus torquatus group of lizards. "Evolution", v. 6, No. 1, 1962.
15. Kästle W. Soziale Verhaltensweisen von Chamäleon aus der pumilus und bitaeniatus — Gruppe. "Zeitschr. für Tierpsychologie", Bd. 24, 1967.
16. Kästle W. Beobachtungen an ceylonesischen Taubagamen (Cophotis ceylanica). "Salamandra", Bd. 2, Hf. 3, 1966.
17. Kästle W. Zur Ethologie des Grassanolis (Norops auratus) Daudin. "Zeitschr. für Tierpsychologie", Bd. 20, Hf. 1, 1963.
18. Kramer G. Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Maureidechsen. "Zeitschr. morphol. Oekol. Tiere", Bd. 32, 1937.
19. Mebs D. Studien zum aposematischen Verhalten von Teratoscincus sciencus. "Salamandra", Bd. 2, Hf 1/2, 1966.
20. Mertens R. Die Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien. Frankfurt a. M., 1946.
21. Noble G. K. and Bradley H. T. Mating behavior of lizards; its bearing on the theory of sexual selection. New York, 1933.
22. Ruibal R. Evolution and behavior in West Indian anoles. В КН. "Lizard ecology". A symposium. Columbia, Missouri, 1967.
23. Tinkle D. The Life and Demography of the side-blotched lizard, Uta stansburiana. Michigan, 1967.

LIZARDS' DEMONSTRATION BEHAVIOUR.

Summary

N. B. ANANIEVA

This paper reports on the results of newest investigations of lizards' demonstration behaviour. A special attention was paid to lizards' aposematic and epigamous reactions which are of great importance when forming couples and defending individual territories.

The species differences represent in quite a number of cases the most essential obstacle for the formation of couples of the individuals of different species, even if the morphological differences of these species are hardly perceptible. Being the determining feature in intra- and inter-species contacts, the demonstration behaviour ensures the integrity of a species.