

УДК 598.2+591.51+591.525 DOI 10.21685/2500-0578-2026-2-2

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ОПОСРЕДУЮТСЯ И ПРЕДВАРЯЮТСЯ ИНФОРМАЦИОННЫМИ

В. С. Фридман¹, В. В. Суслов²¹ Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия² Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия¹ wolfkites3@yandex.ru, ² valya@bio.nsc.ru

Аннотация. Представлен обзор данных о реакции разных видов птиц и млекопитающих на риск хищничества, присутствие конкурента, доступность корма в разных местообитаниях, обилие или, наоборот, редкость убежищ, мест для кормления, гнездования, ночлега и другие экологические факторы. Обосновывается, что последние не воспринимаются непосредственно по результатам воздействий и в моменты последних (случаям гибели сородичей от хищника, собственным успешным или неудачным кормлениям в разных стациях и т.д.), но заблаговременно, благодаря опосредованию сигналами-предвестниками. Анализ случаев опосредования экологических воздействий информационными показал, что сигналом может стать всякий компонент внешнего мира животного: непосредственно видимое и счетное обилие корма; сами по себе особи своего или близкого вида (или же хищника, конкурента, мутуалиста), их гнезда, помет, подолбы, порои, задиры, сурчины, шишки в дятловых «кузницах» и прочие следы жизнедеятельности; типическая активность особей в типических ситуациях взаимодействия: токование, гнездостроение, яйцекладка, контактные или «охотничьи» крики, мочевого, каловые или иные метки в рамках этой активности. Градиенты обилия сигналов-предвестников в используемых особью местообитаниях воспринимаются как мера их привлекательности или, напротив, опасности. Так появляются «карты» субъективного качества территории, показывающие анизотропность среды «с точки зрения данного вида и особи»: они включают «ландшафты страха» и наоборот, «ландшафты притягательности», чье формирование обсуждается в статье. Ориентируясь по ним, животные направленно и успешно разворачивают жизнедеятельность на используемых территориях, в том числе новых и/или с незнакомыми биотопами: даже в этих условиях сигналы-предвестники позволяют быстро, направленно находить лучшие микростанции без времязатратного и опасного поиска, там успешно существовать и гнездиться. Показывается, что опосредование экологических воздействий информационными обеспечивает символичность их восприятия; обсуждаются экологические и эволюционные следствия этого.

Ключевые слова: этология, вторичные сигналы, сигнальное поле, городские популяции, эволюционная коммуникация животных, сигналы животных, интеллект животных, микроэволюция, ландшафт страха, альтернативные стратегии

Благодарности: В. С. Фридман признателен своему научному руководителю Г. Н. Симкину, от которого в 1980-е гг. воспринял идею сигнального действия элементов «архитектуры» местообитания (тогда еретическую). Авторы благодарят анонимного рецензента за ценные советы по улучшению текста статьи.

Финансирование: исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М. В. Ломоносова, частично поддержано: FWNr-2022-0020.

Для цитирования: Фридман В. С., Суслов В. В. Экологические воздействия опосредуются и предваряются информационными // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2026. Vol. 11 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2026-2-2>

ECOLOGICAL IMPACTS ARE MEDIATED AND PRECEDED BY SOCIAL AND PUBLIC INFORMATION

V.S. Fridman¹, V.V. Suslov²¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia² Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia¹ wolfkites3@yandex.ru, ² valya@bio.nsc.ru

Abstract. A review of data shows that the action of environmental factors (determining competition between species, predator-prey relationships, choice of habitats, nesting sites, shelters, microstations, feeding methods, etc.) is invariably preceded by information, so that the response to them is proactive rather than reactive. Animals

assess the risk of predator attack, the availability of food in different habitats, the abundance or, conversely, the scarcity of shelters, feeding sites, nesting sites, roosting sites, and other significant centres of activity not through direct stimulation by instances of hunting, successful or unsuccessful feeding in different stations, etc., i.e., not by the direct action of environmental factors, but indirectly, by precursor signals. Thanks to these signals, animals assess the level of risk or, conversely, the favourability of a biotope in advance: a map of its subjective quality is created, showing the anisotropy of the habitat "from the point of view of a given species and individual". Guided by this map, animals develop their life activities in a given territory, including new and/or unfamiliar habitats. Orientation by such signals allows them, even in these conditions, to quickly and purposefully find the best micro-stations without extremely dangerous blind searching (and without any traces of searching at all), to successfully feed and reproduce there. Any component of the animal's external environment can become a precursor signal: the directly visible and countable abundance of food; – individuals of their own or closely related species, as well as predators, competitors or mutualists, as well as their droppings, nests, burrows, hollows, scratches, gnaw marks, cones or nuts in woodpecker 'forages', etc., traces of life activity. Secondary signals of the presence or activity of these species in these habitats are perceived as the attractiveness and/or danger of the latter; – typical activity of individuals in typical situations of interaction (mating, nest building, egg laying, contact or 'hunting' calls, urine, faeces or other marks associated with this activity), i.e. any characteristic change in the habitat that allows one to recognise 'who did it' and 'for what purpose/what they were doing here'. What does this mean? An ordinary thing involved in an individual's activity, both in self-sufficiency and especially in interaction with social companions, can be perceived not as a thing, but as a sign, signal or symbol to the extent of the typicality of its execution (= the distinctiveness of the image and recognisability in perception). Like any sign, it informs about the situation, controls behaviour, 'making' this particular part of the external world of the individual a symbol. Animals (like humans) transform various objects of the external world from things into signs that control their activity in the external world and their psychophysiological state in the internal world. This includes, most remarkably, the use of neutral symbols, such as circles with triangles, by flycatchers, which mark significant objects (titmouse nests, observation of which allows one to determine the 'quality' of a given nesting site) are marked by the experimenter. Moreover, in assessing the quality of their habitat and choosing their own nesting sites, flycatchers prefer to be guided by such symbols rather than directly by the success of reproduction in the corresponding titmouse nests. The latter is important because until recently it was thought that this was characteristic only of intelligent humans: humanities scholars (alas!) still believe this to be the case.

Keywords: ethology, social information, biological signaling field, urbanized populations, animal communication, animal signals, animal intelligence, microevolution, landscape of fear, alternative strategies

Acknowledgments: V.S. Fridman is grateful to his scientific supervisor, G. N. Simkin, from whom he adopted the idea of the signal function of habitat "architecture" elements in the 1980s a concept considered heretical at the time. The authors thank the anonymous reviewer for valuable suggestions on improving the manuscript.

Financing: the study was carried out within the framework of the state assignment of Lomonosov Moscow State University and was partially supported by FWNR-2022-0020.

For citation: Fridman V.S., Suslov V.V. Ecological impacts are mediated and preceded by social and public information. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2026;11(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2026-2-2>

Введение

В последние 10–15 лет выяснилось, что действие экологических факторов (определяющих конкуренцию между видами, отношения «хищник-жертва», выбор местообитаний, мест гнездования, убежищ, микростадий, кормовых методов и т.д.) неизменно предваряется информационными. Животные реагируют на него заблаговременно, используя сигналы-предвестники. Так, одно присутствие пауков *Pisuarina mira* с бездеятельными ротовыми частями, о чем не ведает жертва – кузнечик *Melanoplus femurrubrum*, поднимает ее энергообмен на 40 %, заставляя переключиться с обычной, преимущественно белковой пищи, на богатую углеводами [1].

Настоящий обзор включает работы, показывающие:

1) как животные отыскивают сигналы-предвестники в структуре местообитания, в активности конспецификов и других видов;

2) как они используют сигнальную информацию для опережающего реагирования на экологические воздействия, включая формирование интенсивно исследуемых «ландшафтов страха» или, наоборот «ландшафтов притягательности», и их использование в практике природоохраны. В нем также анализируются следствия перечисленного для динамики, саморегуляции и эволюции популяций под давлением разных факторов неблагоприятности, особенно актуальных сегодня быстрых антропогенных трансформаций ландшафта.

Все это позволяет понять, как сигнальное предвращение экологических факторов рождает образы (или карты) местообитаний «с точки зрения вида», и тем самым развить концепцию умвелта, предложенную Якобом фон Юкскюлем. В ее рамках анализируется окружающий мир (нем. *die Umwelt*) «с точки зрения» вида, его субъективно значимые составляющие, в том числе и сигнальные.

Как «ландшафт страха»¹ управляет поведением

Птицы и прочие позвоночные оценивают риск хищничества по сигналам-предвестникам и уходят заранее из такого района. Утки фиксируют мочевые метки потенциальных разорителей по отражению в ультрафиолетовых лучах или запаху и избегают гнездиться в месте их концентрации, даже в предпочитаемых биотопах. Экспериментаторы «метили» одну территорию мочой лисы *Vulpes vulpes*, другую – просто водой, на первой два года подряд гнездились значительно меньше уток, чем на второй: суммарно 97 против 143 гнезд [2]. Мелкие воробьиные также игнорировали участки, обработанные экскрементами разорителей гнезд. Их численность в опыте сильно снижена по сравнению с контролем, при вполне подходящих местообитаниях. Уменьшилось и число видов, поселившихся на опасном участке [3].

Клесты-еловики используют социальную информацию (крики кормящихся птиц, скорость потребления ими семян из шишек) для выбора, продолжить кормиться на этих деревьях или лететь к более урожайным местам. Другой сигнал – непосредственно видимое обилие шишек: их недостаток ведет к стресс-реакции с устойчивым подъемом уровня кортизола раньше, чем ее вызвали бы фактические нехватки корма (снижение скорости потребления семян) или участвовавшие из-за этого стычки в стае. По сути, клесты оценивают урожай по шкале Клаппера – Формозова [4]. Они выбирают покинуть дерево или кормиться дальше, основываясь на скоростях потребления семян из шишек, как своей, так и прочих птиц в стае, т.е. отслеживают успешность кормления сородичей [5].

Урожаи семян непредсказуемо меняются, и полностью зависящие от них клесты чаще прочих выюровых сталкиваются с неожиданной

нехваткой пищи. Социальная информация от голодавших соседей эффективно готовит их к будущему голоду, оптимизируя кормодобывание. Клесты, наблюдавшие за соседями, ограниченными в пище три дня, нарастили темп потребления семян, у них выросла масса кишечника. Далее их самих ограничили в пище (два коротких кормления в день), но «предупрежденные» птицы интенсивнее питались, устойчивее сохраняли массу тела, жировые запасы и крыловые мышцы [6]. Сигналы-предвестники, генерируемые поведением голодающих, меняют обработку сигналов стресса у «предупрежденных» клестов, чем продлевают стадию адаптации [7].

Скопления меток, созданных сигналами-предвестниками наличия хищников, угрозы голода и других факторов неблагоприятности рождает анизотропность пространства «с точки зрения» воспринимающих особей, описываемую исследователями как «ландшафт страха». По его градиентам птицы заранее оценивают риск хищничества, дефицит корма, наличие конкурентов и другие обстоятельства, утяжеляющие борьбу за существование и заблаговременно уходят из районов высокого риска. Если не могут уйти, у них развивается стресс и/или подавляется размножение (см. данные по мелким млекопитающим [8–10] и певчим птицам [18, 89]). Аналогично сигналы нехватки и/или недоступности пищи рождаются из реакции усталости, развивающейся от визуального восприятия нехватки корма [49].

Как сигналы-предвестники риска часто используются тревожные крики особей своего или других видов, обычно живущих в данном биотопе (см. исследования их у кукушки *Perisoreus infaustus* [11], крикливого медососа *Manorina melanocephala* [12] и многих других птиц). Жертвы дифференцируют крики разных хищников, связывая их с большей или меньшей угрозой гибели. Их оборонительные реакции типа окрикивания учитывают эти различия в рисках, воспринятые благодаря различиям криков (более опасных окрикивают сильнее²).

У части видов тревожные вокализации дифференцированы – разными хищниками «маркированы» разными криками [13]. Черноголовым *Parus atricapillus*, горным *P. gambeli* и рыже-спинным *P. rufescens* гаичкам проигрывали крики воробьиного сыча-гнома *Glaucidium gnoma*, полосатого ястреба *Accipiter striatus*,

¹ Понятие «ландшафт страха» (англ. *landscape of fear*) предложено Джоном Лондре (John W. Laundré) с соавт. [99]; понятие «ландшафт притягательности» (англ. *landscape of attraction*) возникло одновременно как его противоположность и развивается в рамках той же концепции.

² Помимо сигнализации об опасности, окрикивание потенциальными жертвами реализует их «психологическую дуэль» с хищником, см. ниже.

ястреб-тетеревятника *A. gentilis* и горного дрозда-отшельника *Myadestes townsendi* для контроля. Первые два крайне опасны, но по-разному (хищник-засадник vs охотящийся в угон), третий крупнее и не так опасен. Все виды меняли вокализацию во время и после проигрывания хищников, но не контроля, сильнее реагируя на более опасных. У черноголовых и горных, но не рыжеспинных гаичек данные изменения зависят от вида хищника (и своеобразны у каждого вида), выступая сигналом разных угроз жизни [14].

Что «ландшафт страха» – регулятор сильный, действующий на большой территории, показано в парах волк *Canis lupus* – американский лось *Alces americanus* и вапити *Cervus elaphus* [15, 16], тигровые акулы *Galeocerdo cuvier* – дюгоны *Dugong dugon* [17], вороны и совы – певчий воробей *Melospiza melodia* [18], беспокоящие туристы – нубийские козлы *Capra nubiana* [19].

В этих и многих других случаях страх перед хищником возникает заблаговременно под действием сигналов-предвестников. Пространственные различия в уровне страха создают для животного как бы карту большей или меньшей опасности территории. Она оказывается регулятором его активности и получила название «ландшафт страха».

«Ландшафт страха» создан внутри- или межвидовой коммуникацией

Еще сильнее и специфичнее реакция птиц на противоположные варианты угроз жизни, маркированные разными (и контрастирующими между собой) формами сигналов из дифференцированных систем сигнализации, так называемыми сигналами-символами. Они выявлены у множества видов птиц (кукушка [20]; кукушка *Crotophaga ani* [21]; крикливый медосос [22, 23]; белобрюхая синица *Parus minor* [24]; см. также обзоры [13, 25–27]), млекопитающих (чернолобый прыгун *Callicebus nigrifrons* [28, 29]; тамарины, саки и другие обезьяны Нового Света [30]; лемуры, наземные белочки, мангусты и пр., см. обзоры [13, 30, 31]) или ящериц (агама *Amphibolurus muricatus*, анолисы *Anolis cristatellus*, *A. gundlachi* и *A. carolinensis*, такырная круглоголовка *Phrynocephalus helioscopus* [13]). Скорее всего, их найдут и у многих других позвоночных.

Неслучайно сигналы-символы противоположны друг другу по форме, между ними нет переходов, даже при непосредственном следовании друг за другом в секвенциях: взаимная альтернативность означающих соответствует таковой означаемых. В контексте предупреждения

об опасности они информируют о текущем способе нападения, например, «с воздуха» или «с земли» для домашних кур *Gallus gallus* или сусликов *Spermophilus spp.* [13, ч. 1, разд. 3.6–3.9, ч. 2, разд. 1.1–1.3]; о степени угрозы, связанной с разными видами хищников (кодируется структурой крика «chick-a-dee» гаичек, черноголовых и каролинских *P. carolinensis* [32, 33]) и/или о дистанции до опасности (австралийская сорока *Gymnorhina tibicen* [34]).

Идентично функционируют сигналы-символы и в других контекстах общения [13, 35, 36]. Так, пищевые сигналы «указывают» на корм и «отменяют» осматривания. Сигналы территориальные или брачные информируют о готовности демонстратора к нападению/бегству или, наоборот, ухаживанию, об их вероятном выражении на следующем «шаге» развития взаимодействия, ритуализованном (выраженном демонстрациями) или нет (выраженном клевками, замещающими прыжками и другими прямыми действиями агрессии, бегства либо сближения для ухаживания). Каждый из них «работает» как произвольный знак, передающий определенную информацию своей специфической формой, узнаваемой реципиентом, а не как стимул, «укол» которого напрямую побудит к бегству, ухаживанию или угрозе (или не только как стимул), см. [13, ч. 2, разд. 1.1–1.3].

Опыты с белобрюхими синицами показывают, что каждый из дискретных криков тревоги рождает специфический поисковый образ (англ. *search image*) именно данного хищника, направляющий внимание в сторону его наиболее вероятного появления, а не просто интенсифицирующий осматривания. Проигрывание сигналов заставляет искать опасный объект именно в направлении, заданном данным криком. Обнаружив «опасность» (движущуюся палочку – модель змеи), синицы специфически реагируют на нее, при индифферентности к ней же, но «ведущей себя» иначе [37]. Близкий вид (московка *P. ater*) однотипно реагирует на этот крик *P. minor*, тем более что их собственный крик гомологичен [38].

Противоположный ответ на различные сигналы-символы (направление взора в «нужную» сторону, специфическую для каждого из двух-трех вариантов оборонительного поведения, «запущенных» «своим» типом опасности или сигналом о ней) выявлен и у названных видов млекопитающих [39]. Австралийская сорока *Cracticus tibicen* точно воспринимает информацию, переданную сигналами крикливых медососов «опасность с воздуха» или «опасность с земли», направляя взгляд в соответствующую сторону, по-разному изменяя бдительность

в каждом из этих случаев и пр. [39]. Полосатые мангусты *Mungos mungo* используют сигналы тревоги сообитающих с ними нескольких видов чибисов *Vanellus spp.* для избегания хищников, но не дифференцируют сигналы, отражающие разные уровни беспокойства (и необходимости бегства), выдавая на них один и тот же ответ [40].

Специфичный ответ на специализированный сигнал видим везде, где это специально исследовали [13]. Последние адекватно воспринимаются другими видами, сообитающими с данным (экспериментально подтверждено у примерно 70 видов птиц и 35 – млекопитающих). Более того, они направлены используются для «обмана» особей своего вида или других, манипуляции их поведением в «интересах» животного, издавшего сигнал. Чтобы пресечь уход самок с токового участка, самец антилопы топи *Damaliscus lunatus* издает «ложные» крики тревоги, без реальной опасности. Самки пугаются, останавливаются, не решаясь уйти, что дает время самцу их покрыть большее число раз [41]. Большие синицы издают «ложный» сигнал тревоги «на ястреба», чтобы очистить кормушку от занявших ее полевых воробьев *P. montanus*. Однако те учатся выявлять «обман»: «настоящий» сигнал звучит резко и коротко, на фоне общего шума от взлетающих птиц. Этот шум при «обмане» отсутствует, а сигнал повторяется (до четырех раз за восемь секунд). Благодаря этому постепенно на «ложный» сигнал перестает отвечать до 80 % взрослых, но не молодых воробьев [42].

Сходно действуют кукши: издание «ложных» сигналов тревоги позволяет кормиться на чужих территориях, радикально снижая риск атаки владельцев, будь то пара или группа с «помощниками». «Обман» пресекается значимо большим доверием к сигналам тревоги «своих» (члены данной пары и группы), чем «чужих», незнакомцев или соседей: после проигрывания первых кукши быстрее слетают прочь и позже возвращаются [43]. С той же целью сигналы тревоги широкого круга птиц имитируют разные виды дронго – траурные *Dicrurus adsimilis*, райские *Dicrurus paradiseus* и пр. Чтобы не иссякало «доверие» жертв клептопаразитизма (сурикат *Suricata suricata*, пегих дроздовых тимелий *Turdoides bicolor*, и пр.) к его имитациям, *D. adsimilis* время от времени предупреждают их о реальной опасности [44]. Другие примеры (а они повсеместны) см. обзор В. С. Фридмана [13].

Подобному «пониманию» вокализаций других видов молодые выучиваются, как и использованию их для «обмана». Взрослые белобровые кустовки *Sericornis frontalis* реагируют на сигналы тревоги прекрасных расписных малюров

Malurus cyaneus (акустически сходные с их собственными) и желтокрылой медовки *Phylidonyris novaehollandiae* (сильно отличные) ничуть не хуже, чем на видовые. После вылета молодые кустовки реагируют сильно только на эти последние, и крайне слабо – на тревогу малюров с медовками. Спустя две недели реакция слетков на «чужие» тревожные крики по силе и точности приближается к реакции на них же родителей, через три – сравнивается с ней. Там же, где медососы отсутствуют, кустовки индифферентны к их сигналам тревоги [45].

Микрогеографический анализ показывает, что прекрасные расписные малюры выучивают сигналы тревоги крикливых медососов: адекватная реакция на них выявлена лишь при сообитании с этими птицами. Пространственные выделы, населенные медососами или нет, в районе исследований размещены на дистанции, сравнимой с дальностью дисперсии у малюров, реакция на крик медососа, если присутствует, одинаково точна у филопатричных самцов и переселяющихся самок данного вида. Поэтому конкурирующие объяснения (генетической адаптацией к восприятию «чужих» криков или уже присутствовавшей врожденной способностью) должны быть отклонены [46].

Приведенные данные показывают, что «ландшафт страха» также складывается как «пространственная проекция» коммуникативных процессов, развивающихся между особями в контексте предупреждения об опасности, на основе не только сигналов среды, но и видовых, ретранслируемых при появлении хищников.

«Ландшафт притягательности»: использование социальной информации

Вне достаточно узкого спектра ситуаций издавания специализированных сигналов, животные для тех же целей повсеместно используют сигналы *ad hoc*. В них превращаются все типические действия в важных для особей проблемных ситуациях, эффективно разрешающих эти последние: использование «должных» кормовых методов в «должной» микростации, способ бегства в укрытие, соответствующий данной опасности и пр. Другой вариант сигналов *ad hoc*: телодвижения особей и другие события, естественным образом делающиеся сигналом-предвестником закономерного развития проблемной ситуации, важной для всех конспецификов. Характерные образы этих действий или яркие характеристики ситуации (в том числе грубо схематизированные в опытах), «автоматически» воспринимаются особями своего вида (иногда также близких) как сигналы-предикторы типа

данной конкретной ситуации и/или способов ее разрешения.

Когда особи, пронаблюдавшие их в прошлом, сами окажутся в той же проблемной ситуации, то «автоматически» копируют «должные» типические действия или реагируют на сигналы-предикторы, пренебрегая собственным исследованием проблемы, почему экономят время и меньше рискуют. Так, домовые воробьи *Passer domesticus* в принципе неохотны: новый яркий предмет у кормушки подавляет ее посещение, но в разной степени у разных птиц, наблюдение за немногими самыми смелыми ускоряет начало кормления тех, кто иначе бы задержался надолго [47]. Большие желтохвостые какаду *Cacatua galerita* в городах Австралии откидывают крышки пластиковых мусорных баков, точно копируя способ, возникший в данном районе. При этом повторяются действия, в плане достижения конечного успеха нейтральные или вовсе ненужные [48].

Копирование поведения сочленов стаи – обычный способ распространения в ней поведенческих инноваций, например, новых кормовых методов. Таково знаменитое открывание молочных бутылок у 4 видов синиц (больших *Parus major*, лазоревок *P. caeruleus*, москотов *P. ater* и болотных гаичек *P. palustris*) в Англии, потом и на континенте [49, разд. 2.7, 3, 5]. Анализ сетей взаимоотношений птиц в стаях больших синиц, лазоревок, черноголовых гаичек *P. atricapillus* показывает, что более инновативные особи имеют везде больше связей с компаньонами, чем только копирующие; они подвижнее, чаще внедряются в другие социальные группы, расширяя свои наборы социальных связей, почему больше рискуют. Распространение инноваций взаимным подражанием идет именно и только по связям, образующим социальную структуру группировок [50–52].

Само присутствие особей своего или близких видов, их жизнедеятельность (спокойное и успешное кормление, интенсивное пение в устойчивом ритме, успешное гнездование, особенно с большой кладкой) выступает сигналом возможности жить и/или размножаться в данном месте, будет оно незнакомо попадающим туда особям. Ориентируясь по ним, животные направиленно выбирают самые подходящие биотопы на незнакомой территории (!), куда попали впервые при расширении ареала или при заселении ранее избегавшихся местообитаний внутри него, особенно городских при урбанизации вида [49, разд. 2.2–2.3].

Скажем, с 1950-х гг. гага *Somateria mollissima* залетала на Черном море, а потом загнездилась. Утки держались у каменистых островов,

визуально похожих на излюбленные места гнездования на севере, предпочитая среди них уже заселенные гоголем *Bucaphala clangula* и средним крохалем *Mergus serrator*: утки, с которыми гага сообитает внутри ареала, как бы «сигнализовали», что «место подходит» для поселения [53, 54].

Сколь точно такое «дистанционное наведение», видно лучше всего на зеленой пеночке *Phylloscopus trochiloides*. «Последняя волна расселения по территории Карелии началась с 1974 г. и продолжается до настоящего времени. За этот период зеленая пеночка стала у нас обычным ежегодно гнездящимся видом и местами (в Приладожье) плотность ее гнездового населения достигала 36 пар/км². Более того, на контролируемых территориях зеленые пеночки из года в год гнездятся на одних и тех же участках леса и даже заселяют те же земляные ниши, в которых гнезда особей этого вида размещались в предыдущие годы...

Однако многолетний контроль гнездового населения зеленой пеночки с ежегодным практически сплошным кольцеванием молодых и взрослых птиц стационара ... выявил, что на протяжении 20 последних лет каждый год на контролируемой площади состав гнездящихся птиц обновлялся полностью. Ни местные взрослые, ни молодые особи не возвращались на место предыдущего размножения или рождения (исключением является всего один самец, в конце указанного периода повторно отловленный на участке прежнего размножения)» [55].

Видим, что в недавно заселенных районах гнездовое население возникает каждый год заново из птиц, приходящих из «староосвоенных» частей ареала. Там же, по данным А. Ф. Ковшаря, верность местам гнездования достаточно высока, что контрастирует с нулевой в Карелии [55]. Следовательно, из года в год новоприбывшие особи быстро и точно «наводятся» на лучшие гнездовые микростации *незнакомой им местности*, без потерь времени на самостоятельный поиск (важность чего усилена крайне поздним прилетом).

Точность «наведения» независимо подтверждена успешным привлечением зеленых пеночек в искусственные ниши и/или полудупла, имитирующие занимаемые в природе – образовавшиеся между корнями или в корневых подошвах ветровала, «в более или менее крутых береговых склонах, в стенках траншей, ям, кочек и гнилых пней, обросших мхом, травянистыми растениями и кустарниками» [56]. Здесь важны (т.е. сигнализируют «место подходит для гнездования») замаскированность входа в гнездо вместе с наличием пространства,

свободного от излишне густой древесно-кустарниковой растительности и обеспечивающего открытый подлет [56].

Эти ниши копали обломком сука или охотничьим ножом (в пнях долбили стамеской) под толстыми корнями выворотов, идеально – между двумя из них или в месте их разветвления. Следили также, чтобы полость ниши была примерно шарообразной; входы маскировали сухими ветвями елей, покрытыми листоватыми лишайниками (охвоенные не так хороши из-за осыпания хвой). Из 50 ниш пеночки заняли 16; 21 гнездо также построено в полудуплах и нишах, искусственно созданных для привлечения зарянок *Erithacus rubecula*, достаточно сходных с пеночковыми [56].

Иными словами, высок шанс «наведения» птиц такими сигналами на лучшие (по условиям кормления, гнездования и т.д.) биотопы в незнакомом ландшафте, часто на незнакомой территории (при расселении за границы прежнего ареала) или в экстремальной среде обитания (урбанизация вида). Так птицы избегают крайне рискованного слепого рыска в их поисках.

Кроме «отрицательной» маркировки сигналами пребывания и активности хищников, птицы активно используют «положительную» – социальную информацию, показывающую, что сородичам или другим видам, часто селящимся по соседству, «здесь хорошо», они заняли участки, загнездились, устойчиво и интенсивно поют, нечасто прерываясь на отслеживание возможных опасностей и тревожную вокализацию. Для молодых, устанавливающих территориальные связи в период дисперсии, сигнал репродуктивного успеха – изобилие гнезд, из которых вылетели птенцы, для взрослых, размножающихся попозже большинства пар в популяции – изобилие гнезд с максимумом птенцов [57, 58]. Либо изобилие корма; его маркер для пустельги *Falco tinnunculus* и зимняка *Buteo lagopus* – мочевые метки полевок, «светящиеся» ультрафиолетом [59].

Все перечисленное этологи относят к вторичным сигналам, «производимым» намеренно (рекламирование территории, патрулирование границ и пр.) или нет (следы жизнедеятельности, вроде свежих шишек в дятловых «кузницах»). Так, обитаемые дупла – ценный информационный ресурс. Все дуплогнездники крайне интересуются ими и регулярно осматривают в «своем» районе, контролируют состояние каждого дупла, рискуя быть атакованным владельцами, в том числе во внегнездовое время [60].

Весьма небольшие затраты на такой «поиск информации» позволяют направленнo выбирать самые подходящие дупла, не тратя специально времени на их поиск, когда будет необходимость,

а прямо перемещаясь к подходящим дуплам. Птицы и млекопитающие также предпринимают регулярный осмотр территорий, иногда и определенного пространства вокруг (дальние исследовательские выходы резидентов) для сбора информации о размещении и состоянии всех прочих ресурсов: потенциальных мест кормления, гнездования, отдыха и т.д.

Важный вторичный сигнал для такого оценивания – особи своего или близкого вида, активно и устойчиво поющие (или нет), успешно и долго кормящиеся (или нет), успешно гнездящиеся (или нет). В первом случае выбор копируется и распространяется среди «наблюдателей», во втором ингибируется. Данная дихотомия отмечена для всех форм жизнедеятельности: выбора мест гнездования, особенно в дуплах или дуплянках; кормовых микростаций, особенно в межвидовых стаях; кормовых методов, особенно инновативных; обстановки вокруг места кормления, особенно включающей новизну (ее птицы часто боятся или она ассоциирована с реальной опасностью).

«Наблюдатели», реплицирующие или ингибирующие чужой выбор, могут быть конспецифики, столкнувшиеся со сходной проблемой; прочие виды, конкурирующие за тот же дефицитный ресурс (дупла, места ночевки, безопасные укрытия); они же, реализующую ту же активность (кормление, токование, отслеживание хищника) в тех же локациях, либо устанавливающие связь с будущим местом гнездования в период послегнездовых кочевки и пр.

Так, позднее прилетающие мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* или белошейки *F. albicollis* в выборе мест гнездования ориентируются на синиц – больших, лазоревки или москочков, раньше гнездящихся на том же участке леса. Пометив нейтральными символами (круг vs треугольник) дуплянки, уже занятые синицами, и пустые, из которых предстоит выбирать мухоловкам, исследователи показали, что выбор последних направляется символами на гнездовых синиц. Мухоловки значимо чаще выберут гнездовье с тем же символом, что у синиц (это копирование их выбора) или с противоположным (ингибирование) в зависимости от величины синичьей кладки, «установленного» при инспектировании занятых ими дуплянок на данном участке [61]. В обоих случаях поведение мухоловок управляемо знаками тем сильнее, чем позже они прилетели.

Управляемость знаком также зависит от уровня рассудочной деятельности самок (но не самцов) мухоловок. Ее оценивали по числу попыток, необходимых для выучивания, на какую из трех присад-рычажков садиться, чтобы открыть дверцу, закрывающую леток. Птиц тестировали

при шестидневных птенцах, когда кормление всего интенсивнее. Самые способные к обучению самки значимо чаще выбирали дуплянки с теми же символами, что на гнездах синиц, неспособные – с противоположными; сильнее всего это выражено у годовалых птиц [62].

«Наблюдателям» крайне выгодно использовать произвольные знаки, «указывающие» на важные проблемы жизнедеятельности в данном ландшафте: экономится время и снижается риск по сравнению с самостоятельным исследованием ситуации. Неудивительно, что высокая эффективность вторичных сигналов как «аттракторов» выбора местообитания показана для большинства видов птиц. Более того, воспроизводство сигналов (проигрывание песен, установка профилей или муляжей и т.д.) притягивает селиться именно здесь сильнее, чем подходящие биотопы как таковые. Поэтому их активно используют в управлении поведением – скажем, для концентрации населения вида в наилучших участках, если те окружены матриксом неподходящего или плохо проницаемого ландшафта вроде города, или для «осаживания» мигрантов исчезающих видов на крохотных, часто весьма изолированных «островах» особо охраняемых природных территорий (ООПТ), как овсянки *Ammodramus maritimus mirabilis* во Флориде на охраняемых «пятнах» травянистых биотопов в приморских маршах [63]. Обзор 24 исследований использования вторичных сигналов в привлечении конспектификов показал, что успеха достигли в 20 случаях [64].

Таким образом, «ландшафт притягательности» в биологии вида функционирует как противоположность «ландшафта страха», складываясь сигналами разных категорий – и используемых во внутривидовой коммуникации, и сигналами *ad hoc*, и значимыми составляющими «архитектуры» местообитаний.

Сигналы внешнего мира – маркеры проблем и возможностей, управ- ляющие поведением

Другие сигналы *ad hoc* представляют собой характерные образы источников проблем или возможностей для птиц, требующие от них определенной реакции. Так, многоголосые пересмешники *Mimus polyglottus*, американские вороны *C. brachyrhynchos* и вороны *C. corax* учивают «опасных» людей – подходивших по несколько раз к гнездовому дереву, стоявших у него, касавшихся рукой гнезда, тем более пытавшихся птиц отловить [65]. Их лица они запоминают надолго (как минимум на 2,7 лет, максимум >16) и специально окрикивают, даже

когда те просто проходят в толпе, при равнодушии к прочим людям, даже прошедшим под деревом. Эта память распространяется в популяции и передается молодым, родившимся несколько лет спустя, не контактировавшим с «опасностью» [66].

Столь же устойчиво (и надолго) американские вороны сочли «сигналом опасности» маски на ловивших их людях: черты лица тогда игнорируются. Дальше вороны агрессивно окрикивали лиц в масках независимо от того, на ком они. В проверочных опытах на каждом участке использовали 1 вариант «опасной» (ассоциированной с отловом) и 5 «нейтральных» масок, вороны обычно окрикивали первых, даже идущих мимо в толпе, но игнорировали вторых. Они сходно реагировали на одновременное появление людей в «опасной» и «нейтральной» масках, когда «опасная» здесь была «нейтральной» в другом месте [66].

Реакция на «опасные» маски распространяется среди ворон через обучение: начавшись у 7–15 отловленных, оно дальше фиксируется в радиусе 1,2 км от места отлова (включая молодежь), сохраняясь как минимум 5 лет. Вороны, сами с отловом не сталкивавшиеся, окрикивают «опасные» маски вдвое сильнее, но хуже отличают их от нейтральных [65]. «Указывая» на «опасных» людей интенсивными криками и преследованием, вороны рискуют: эта реакция ослабевает в местах интенсивного преследования птиц [66]. Уже через полгода после начала массового ношения масок в пандемию коронавируса полевые воробьи Китая «сочли» это новой нормой. Поодиночке или в группах, они подпускали людей в масках значимо ближе (примерно на метр), чем с открытыми лицами [67].

Здесь мы видим, что исходно нейтральные символы, устойчиво ассоциированные с проблемой, быстро оказываются для птиц «наблюдателей» таким же сигналом «должного» действия по ее разрешению, что и поведение особей, непосредственно вовлеченных в последнее.

Экологическое действие и эволюционные последствия «ландшафтов притягатель- ности» и/или «страха»

Обычно эффекты вторичных сигналов сильнее влияния местообитаний *per se*: например, побуждают синеспинных лесных певунов *Dendroica caerulescens* гнездиться и на следующий год даже в негодном биотопе [68]. Их действие варьирует между видами: скажем, они «привязывают» молодых боболинков *Dolichonyx oryzivorus* даже к неподходящему биотопу, но саванных овсянок *Passerculus*

sandwichensis – нет [69, 70]. Позже прилетающие болотные камышевки *Acrocephalus palustris* раньше и в большем числе поселялись в местах имитации присутствия и пения теньковки *Phylloscopus collybita*, но избегали участков, занятых черноголовкой *Sylvia atricapilla*. В свою очередь, оба названных вида привлекаются пением конспецификов [71].

Эффекты вторичных сигналов долговременны. Места, где птицы гнездятся, поют или тревожатся в этом году, детерминируют выбор мест гнездования в следующем [72], аттракторы сигнального поля млекопитающих действуют несколько лет, часто – десятилетия [73]. На незнакомой (или опустошенной стихийным бедствием) территории переселенцы предпочитают места прошлой активности конспецификов: большие *Rhombomys opimus* и монгольские песчанки *Meriones unguiculatus* охотнее заселяют пустующие «колонии» своего вида, чем необжитые районы. Внутри прежних колоний зверьки выбирают участки в местах со следами жизнедеятельности других особей, особенно запаховыми метками [74].

Расселяющиеся бурозубки *Sorex araneus* следуют двум стратегиям, прямого (случайное блуждание зверьков в пространстве) и спирального поиска (направленное движение к ближайшим относительно места рождения подходящим участкам). Второй объясняет сверхдальние перемещения (включая заселение озерных островков в 80–520 м от берега), преимущественно наполняющие «ядро» популяции [75].

Канализованность перемещений бурозубок исследовали в системе трех камер из прозрачного пластика. Из центра в конечные камеры вело четыре равнозначных маршрута: один чистый и три со следами сородичей разной давности (их получали, пустив бурозубку бежать). Зверьки всюду предпочли давние следы конспецификов (>10 мин) их отсутствию: наиболее привлекательны оставленные 5–10 мин назад, наименее – свежие (0–5 мин). Плотность запаховых «следов» монотонно падает от центров к окраинам участков, «притягивая» мигрантов к уже занятым территориям, агрегируя поселения даже в однородной среде, при одновременном закреплении на их краях, с избеганием центра, где владельцы дадут отпор [75].

Это позволяет резидентам *S. araneus* охранять лишь места пребывания, а не весь участок (что и немыслимо при их напряженном энергобюджете). Динамика попадания бурозубок в ловушки, дезодорированные либо с запахом сородича, выявила в популяции два типа особей: реактивных в отношении запаховых меток и индифферентных к ним (реагируют лишь на самих

зверьков). Первые чаще бывали в «пахучих» ловушках, у них в 2 раза шире диаметр используемого пространства, в 2 раза больше дистанция между центрами участков, в 1,5 раза выше доля активности на участке его владельца сравнительно с таковой других землероек (мера монополизации пространства). Лишь они совершают дальние выходы для исследования социального окружения, почему и используют «спиральный поиск» [76].

Канализация перемещений также описана у лесных полевок *Myodes spp.* и лесной мыши *Apodemus sylvaticus*. В ряде экосистем старые тропинки мелких млекопитающих четко заметны в течение нескольких лет: при подъеме численности первых зверьков ловят именно там [77].

Канализация перемещений выявлена даже в однородной среде. На территории в 1 га у нор малого суслика *Spermophilus pygmaeus* выложили полосы закопченной бумаги для изучения посещений (их на ночь вводили в отверстие нор). Участок, лишенный растительности, норы покрывали равномерно (190 вертикальных и горизонтальных входов). Неожиданно выяснилась заслеженность полосок проходящими домовыми мышами *Mus musculus*: число заслеженных в текущие сутки коррелировало с числом встреченных на площадке нерезидентных мышей. Пространственное распределение мышиных следов показало движение между сусличьими норами по двум определенным маршрутам [77].

Все это создает своего рода «блок памяти» местной популяции, устойчиво воспроизводящий присущие ей особенности экологии и поведения («традиции») вопреки экологической и средовой стохастичности. Его действием следующие поколения животных удивительно точно воспроизводят использование пространства предшественниками, будь то непосредственная смена владельцев участков (северная *Ochotona hyperborea* и алтайская *O. alpina* пищухи, степной сурок *Marmota bobak*, кабарга *Moschus moschiferus*) или заселение территории заново после длительного отсутствия. Сигнальное поле популяции как бы наводит особей (независимо от происхождения и знакомства с ландшафтом) на одни и те же «ячейки-вакансии» будущих резидентов, маркированные его репеллентами и аттракторами [78, 79]. Поддержанные «продукцией» вторичных сигналов, аттрактивные и перераспределяющие эффекты сигнального поля связывают разные группировки потоками нерезидентов и/или переселенцев в общую сеть, векторизируют их перемещения между поселениями с разной плотностью/привлекательностью [77, 80, 81, с. 31–37].

Сегодня понятно, что территориальные виды певчих воробьиных (и шире, лесной авифауны) управляемы вторичными сигналами не менее стайных, колониальных или собирающихся на токах. Те и другие равно подвержены «эффекту Дарлинга» – активность уже поселившихся птиц сильнее притягивает вселенцев, чем качество местообитаний (его кормность, безопасность и пр.), вторичные сигналы действуют сильнее и специфичнее экологических факторов данной местности. У территориальных видов эффект Дарлинга даже сильнее: меньшая взаимная стимуляция во взаимодействиях, связанных с разделением пространства между резидентами, большая разнесенность их центров активности делают птиц чувствительнее к любым вторичным сигналам. Это толкает их сильнее ориентироваться на социальную информацию, чем на экологическую ситуацию в районе активности, т.е. они более управляемы вторичными сигналами сравнительно с колониальными видами [77, 80, 81, с. 31–37].

Характер и концентрация вторичных сигналов определяет разную значимость поселений для активных вселенцев, старающихся занять территории. Они выступают «семафорами и маяками», управляющими потоком птиц из «резерва», делающими его не стохастическим, а направленным: разница в пространственной плотности вторичных сигналов рождает «ландшафт притягательности» разных участков для подселения новых особей, противоположный «ландшафту страха». «Крутизна» градиентов обоих определяет потоки переселенцев между локальными поселениями вида. Что выявлено у многих видов и разными методами – у больших пестрых дятлов *Dendrocopos major*, степных пустельг *Falco naumanni*, колониальных видов птиц, мелких мышевидных грызунов и т.д. [49, разд. 2.2, 2.3, 5].

Резюмируя: в оценке риска, выборе местообитаний, гнезд и убежищ, других решениях, влияющих на приспособленность, животные больше «доверяют» вторичным сигналам, чем непосредственной стимуляции актами хищничества, конкуренции и т.д. Тем более это верно для специализированных видовых сигналов тревоги, пищевых и пр. [82]. При размещении гнезд в разных микростациях птицы не просто «следуют видовому стереотипу»: благодаря вторичным сигналам, «подсказывающим», где «надо» гнездиться¹ и где «не стоит»¹, стереотип

изменяется заблаговременно, до элиминации «плохо» («опасно») размещенных гнезд [4, 58, 80, 83]. Кормовая привлекательность разных микростаций оценивается «подсказками» от тех же «ландшафтов» и «суммируется» с предыдущей оценкой.

Благодаря этой информации, животные прогнозируют долговременную средовую динамику и перемещаются между биотопами, выбирают территорию, место гнездования *etc.* с учетом их *будущего* качества, а не текущего. Так, красные белки *Tamiasciurus hudsonicus* в канадской провинции Юкон «предсказывают» обильные урожаи семян сизой ели *Picea glauca*, главного зимнего корма, повторяющиеся раз в 4–6 лет: тогда самки рожают значимо больше детенышей. Часть их «ошибается» в обе стороны: много потомства в неурожай, где нехватка семян лимитирует выживаемость молодых, и мало в урожайные годы. Анализ репродуктивного успеха за жизнь по данным о размножении 1000 самок в 1987–2018 гг. показал, что «ущерб» от «ложноположительных» прогнозов почти нет, при высокой «упущенной прибыли» от «ложноотрицательных»: –30,0 % против +12,5 % при верном прогнозе. Самки живут примерно 3,5 года, т.е. половина из них вообще не увидит обильного урожая, дожившим до него важно не упустить возможность. Возникает давление отбора в пользу лучшего распознавания сигналов обильного урожая и большего увеличения помета в ответ на них [83].

У перелетных видов воробьиных местная сеть группировок при распределении территорий весной так структурируется «ландшафтами притягательности» или «страха», чтобы летом, в совершенно иных условиях, минимизировать риск разорения гнезд и максимизировать шанс каждой пары выкормить 5–9 птенцов. См., например, данные по ивовому тиранну *Empidonax traillii* [84]. В подтверждение подобных «прогнозов» показана отрицательная корреляция численностей 19 видов певчих воробьиных (в каждом из сезонов размножения, прослеженных за много лет) с плохими погодными условиями *весной*, в апреле – начале мая, однако не выявлены связи динамики численности с температурой июня, когда кормят птенцов² [85].

Таким образом, управляющее воздействие сигналов, складывающих оба типа «ландшафтов» сильнее воздействия местообитания, хищничества или прочих экологических факторов.

¹ Первые создают «ландшафт притягательности», вторые – «страха».

² Важно, что [85] основана на рядах наблюдений, включающих все разнообразие «хороших», «плохих» и «промежуточных» сезонов размножения в количестве, достаточном для репрезентативности и статистического анализа.

Оно структурирует население вида, обеспечивая неоднородность расселения резидентов и направленность перемещений при расселении даже в однородном биотопе.

Заключение

Проведенный анализ показывает, что действие экологических факторов повсеместно опосредуется и предваряется вторичными сигналами (как минимум для птиц и млекопитающих). Прежде всего это коммуникация – взаимодействия между конспецификами, конкурирующими за социальный ресурс – самок, территории, ранги в иерархии и пр. Здесь действия особей опосредованы специально выделенными формами поведения – демонстрациями с явной сигнальной функцией [82]). Однако вторичные сигналы опосредуют действие экологических факторов или предваряют его также в случаях хищничества, конкуренции или иных биотических связей между видами. Используя их для выбора поведения в проблемной ситуации, созданной разнотипными факторами неблагоприятности, особи не только ориентируются на долговременный выигрыш, жертвуя краткосрочным¹, но и координируют реакции на локальные проблемы так, что приспособительный ответ:

а) включает изменения на гораздо большей территории, чем затронутая неблагоприятными изменениями;

б) оптимизирует ситуацию не для отдельных особей, но для всей популяции, в меру их связности и управляемости ее сигнальным полем;

в) рождается непосредственно «сортировкой» особей с разными поведенческими потенциями (и морфоэкологическими предпочтениями) между контрастирующими биотопами без всплеска избыточной элиминации переселенцев между вновь возникающими (на проблемной территории) и исходными поселениями вида.

Наличие этой элиминации указывало бы на движущий отбор, приспособляющий особей к жизни на территориях, затронутых соответствующими факторами неблагоприятности. Ее отсутствие указывает на «сортировку»: сигналы, чье действие обсуждается в данной статье,

направляют туда именно особей, чья морфобиология, жизненные стратегии и прочие признаки больше подходят для существования в данных условиях [49, разд. 2.2–2.3]. «Сортировка» делает данный отбор просто ненужным и дополнительно увеличивает жизнеспособность популяции, отдельные части которой попали под «пресс» факторов неблагоприятности.

Все вышеназванное подробно изучено у разных видов мелких млекопитающих с развитой системой внутривидовой компенсации после их истребления на какой-либо территории человеком либо стихийными бедствиями [77, 78]. Управляемые «дистанционным наведением» сигнального поля и/или «притянутые» вторичными сигналами, оставшимися в месте локальной катастрофы, нерезиденты «собираются» в нем с намного большей территории и сразу включаются в размножение (беременные самки – заметная доля среди переселенцев). Так в кратчайший срок восстанавливается население вида на «защищенной» территории, на уровне чуть выше численности до катастрофы [77, 78]. Точность и скорость такой компенсации максимальны у синантропных грызунов после дератизации [81, с. 78–82].

Так возникают экологические последствия опосредования и предварения экологических изменений информационными. «Ландшафты страха» и «ландшафты притягательности» устанавливают дальное действие вторичных сигналов и маркированных ими событий в системе-социум и/или системе-популяция². Последнее, в свою очередь, поддерживает различия в привлекательности для особей пространства внутри группировок (привлечение к центрам против избегания «периферии») и между ними на местности. Более плотные, многолетне-устойчивые поселения привлекательнее для вселенцев, чем разреженные и периодически исчезающие, там выше конкуренция за территорию и партнера, аналогичны различия между популяциями на градиенте «центр-периферия ареала».

Значимая для резидентов и закрепляющихся вселенцев, эта анизотропность (градиент соответствующих «ландшафтов») и направляет приспособительный ответ [86, 82, ч. 2, разд. 2.5]. Животные используют эти градиенты для

¹ «Жертва» включает в себя дополнительные затраты времени и энергии на оценку опасности в будущем и на само перемещение в новый район с непредсказуемыми последствиями. Обратите внимание, все это делается из одного лишь «доверия» к сигналам, часто еще и чужим, независимо от возможности (иногда и случающегося) «обмана» [13].

² Сходным образом коммуникативные сети внутри сообщества (англ. *communication network*) позволяют особям совершенствовать поведение, «подсматривая» за чужими взаимодействиями (это «подглядывание», англ. *eavesdropping behaviour*) и корректируя собственную модель поведения, а также место и время вступления в следующие социальные контакты на основании информации, переданной демонстрациями участников в «подсмотренных» взаимодействиях и/или их исходами [13, с. 155–157, 204–208].

выбора «должных» форм поведения в «подходящих» местообитаниях внутри постоянных участков (резиденты) и для переселения в новые, лучшие местообитания (нерезиденты, «подвижный резерв популяции»). Благодаря этому они:

1) оптимизируют поведение относительно состояния системы (социальной, популяционной) в целом, не только ближайшего окружения;

2) делают это с опережением действия факторов неблагоприятности, как бы прогнозируя их динамику;

3) радикально снижают риск элиминации. При «наведении» вторичными сигналами гибель грозит лишь меньшинству особей, «ошибшихся» в отреагировании подобных сигналов или «экономивших» на их продуцировании, при самостоятельном поиске лучших территорий (а внутри них – выбора кормовых или гнездовых микростадий и пр.) без подобного «наведения» риск касается всех.

Таким образом, «ландшафты притягательности» или «ландшафты страха» координируют поведение особей, рассредоточенных на большой территории и «запертых» в разнотипных пятнах растительности. Управляемые их градиентами, нерезиденты согласованно перемещаются между группировками, а резиденты сопряженно взаимодействуют внутри группировок [49, 82].

Все вышеназванное ведет к микроэволюционным последствиям, реализованным в то же время и в том же месте, что и экологические¹. Это всеобщее предвращение действий отбора направленной «сортировкой» особей альтернативных фено- и генотипов² между контрастирующими средами обитания, экологическими (биотопами, ландшафтными выделами) или социальными (например, поселениями разного размера, социальной плотности и, значит, устойчивости, вроде «сортировки» птиц по фенотипу между колониями у общественного ткачика *Philetairus socius* [88]).

В эволюционном плане существенно, что «сортировка» идет *до того*, как отбор (гибель от хищника, разорение гнезд или, наоборот, голодание хищника) действительно действует. Отбор лишь «закрепляет» ее результаты, элиминируя особей, хуже реагирующих на сигналы обоих «ландшафтов» или продуцирующих их мало/неточно. «Сортировка» рождает межгрупповые различия особей, «попавших» в каждый

из контрастирующих сред обитания (типов ландшафтов), обеспечивая дивергенцию находящихся там видовых группировок по признакам, затронутым «сортировкой» – размеру и форме тела, весу птенцов, величине кладки, микросателлитным локусам и т. д. [49, разд. 2.2–2.3]. «Сортировка» по градиентам «ландшафтов страха» или «ландшафтов притягательности» увеличивает шансы птиц «попасть» в поселения, чья среда обитания, экологическая и социальная, наиболее благоприятна именно с их морфофизиологией и/или генетикой, от чистой случайности до значимых и значительных величин, тем больших, чем сильнее приспособительный ответ и специфичнее действие родивших его вторичных сигналов.

Образно говоря, еще до того, как жертвы понесут потери от хищников, они начнут их «бояться» и в массе менять поведение сообразно пространственному распределению и силе данного страха – чтобы выйти из-под воздействия или как-то с ним жить. У черноголовых гаичек, слушавших крик хищника и не могущих избежать этого по дизайну опыта, выявлены изменения мозга и поведения, присущие посттравматическому стрессовому расстройству у человека. Видовые сигналы тревоги действовали на птиц идентично, и наоборот, синицы, послушав хищников, стали в разы чувствительнее к их крикам, т.е. действительная опасность и ее символическое отображение в вокализации эквивалентны [89].

Видно, что у оставшихся жертв, несмотря на сигналы-предвестники, развивается стресс, значимо понижающий жизнеспособность и/или успех репродукции еще до встречи с хищником и независимо от действительного риска гибели/разорения гнезда. Благодаря «ландшафтам страха» навык заблаговременной минимизации риска гибели жертвы вырабатывают раньше, чем собственно навык спасения жизни, и действует он точнее. Учитывая селективность хищников (успешнее всего ловящих особей в состоянии хронического стресса [49]), можно сказать, что в момент атаки жертве «уже поздно спасаться». Ошибки, ставшие непоправимыми, были сделаны раньше: выбрав участок независимо от «ландшафтов страха», жертва подвергла себя дистрессу настолько, что ее элиминируют не завтра, так послезавтра. Это воздействие распространяется на потомство, у птиц через изменение содержания кортикостерона и тестостерона

¹ Все это представляется достижимым и для растений – благодаря фитогенному полю и реагированию на его сигналы (и/или своеобразный аналог «ландшафтов страха» – градиентный сигнал о степени объединения фитофагами) с соответствующим изменением онтогенеза, поливариантного даже исходно, величины репродуктивного усилителя и степени вегетативной подвижности.

² В основу дихотомии которых могут лечь любые признаки, характеризующие «оцениваемый» отбором полиморфизм в популяциях [87, 81, разд. II. 3–4]

в желтке, что влияет на рост, поведение, и другие параметры «качества» птенцов [18, 90, 91].

«Психологическая дуэль» между жертвой и хищником двусторонняя: успешность охоты критически зависит от незаметности хищника до момента завершающей атаки. И крики тревоги жертв, обнаруживших хищников, их сильно стрессируют, толкая уйти из района охоты, покинуть засаду, прекратить скрадывание и т.д. Этот эффект специфический, прочие вокализации жертв никак не влияют на хищников, см. данные по грызунам [92] и приматам [93–95].

«Дуэли» уравнивают шансы жертвы и хищника. Восприняв названные сигналы, те и другие равно способны заранее определить тактику своего поведения: и дальше существовать в данной местности, испытывая стресс, либо «уйти» от него. Названная дихотомия фундаментальна для позвоночных, будучи связана с полярной дифференциацией индивидуальностей по разным параметрам: быстрое либо тщательное обучение [87] или быстрое либо медленное обследование новизны [49, разд. 2.7, 3]. В каждой из названных альтернатив новизна усиливает подвижность и исследовательские реакции при быстром обучении/обследовании, но подавляет при тщательном/медленном. Еще одна пара альтернатив создана способом контролировать ситуацию: это активное совладание либо пассивное претерпевание [87].

Вопреки утверждениям социобиологов, риск гибели особи, «демаскировавшей себя» окриками, отсутствует или невелик сравнительно с риском сородичей, ретранслирующих сигналы тревоги: замеченных хищников окриками с закрытых позиций, совмещая вокализацию с бегством в укрытие и пр. [96]. Или в сравнении с городским шумом и прочими техногенными шумами: «смазывая» или «маскируя» тревожную вокализацию, они делают жертв гораздо уязвимее [97, 98, 49, разд. 5], т.е. «цена» продуцирования и ретрансляции сигналов внутри группировок крайне мала по сравнению с «платой» за «отключение» особи от сигнального

поля, что пресечет самое приспособление или сильно его затруднит.

Следовательно, анализируемая здесь «сортировка» имеет коммуникативный характер. Уже концепция биологического сигнального поля Н. П. Наумова (1973, цит. по [77]) указывает на неслучайность и, более того, канализованность перемещений особей в пространстве ареала, будь то движение нерезидентов или тем более переселения резидентов внутри группировки или в ближайшие соседние. Данные, обсужденные в настоящей статье, показали, что в экологическом масштабе времени «ландшафты притягательности» и/или «-страха» – главная причина канализации подобных перемещений. В эволюционном масштабе времени они обеспечивают «сортировку» особей – носителей поведенческих (морфологических, генетических и т.д.) альтернатив между контрастирующими местообитаниями и/или ландшафтными выделами, обеспечивающую неслучайность «попадания» каждой из «сортируемых» в среду обитания, наиболее подходящую именно ей.

Таким образом, двусторонняя «сортировка» особей устанавливает точное соответствие между разнокачественностью их в популяции и разнотипностью значимых для вида средовых выделов в пространстве ареала, создает дивергенцию поселений (даже соседних) по соответствующим признакам, т.е. выполняет работу, обычно приписываемую отбору, рождая микроэволюционные изменения в том же масштабе пространства и времени, в котором идут экологические [49, разд. 2.2–2.3]. Это дает независимое подтверждение сделанного ранее вывода об одновременности экологических (приспособление) и эволюционных процессов (выработка адаптаций отбором и диверсификация маркированных ими групп), раньше считавшихся сильно разновременными. Так (микро)эволюционная новизна, могущая возникнуть в будущем, развивается как побочное следствие управления поведением птиц и млекопитающих «ландшафтами страха» и/или «-притягательности», происходящим здесь и сейчас.

Список литературы

1. Hawlena D., Strickland M. S., Bradford M. A. [et al.]. Fear of Predation Slows Plant-Litter Decomposition // *Science*. 2012. Vol. 336. P. 1434–1438.
2. Eichholz M. W., Dassow J. A., Stafford J. D. [et al.]. Experimental Evidence that Nesting Ducks use Mammalian Urine to Assess Predator Abundance // *The Auk*. 2012. Vol. 129. P. 638–644.
3. Forsman J. T., Mönkkönen M., Korpimäki E. [et al.]. Mammalian nest predator feces as a cue in avian habitat selection decisions // *Behav. Ecol.* 2013. Vol. 24. P. 262–266.
4. Cornelius J. M., Breuner C. W., Hahn T. P. Under a neighbour's influence: public information affects stress hormones and behaviour of a songbird // *Proc. Roy. Soc. B*. 2010. Vol. 277. P. 2399–2404.
5. Smith J. W., Benkman C. W., Coffey K. The use and mis-use of public information by foraging red crossbill // *Behav. Ecol.* 1999. Vol. 10. P. 54–62. doi: 10.1093/beheco/10.1.54

6. Cornelius J. M. Advance social information allows red crossbills (*Loxia curvirostra*) to better conserve body mass and intestinal mass during food stress // *Proc. R. Soc. B*. 2022. Vol. 289. P. 20220516. doi: 10.1098/rspb.2022.0516
7. Cornelius J. M., Perreau G., Bishop V. R. [et. al.]. Social information changes stress hormone receptor expression in the songbird brain // *Hormones and Behavior*. 2018. Vol. 97. P. 31–38.
8. Dickman C. R., Doncaster C. P. Responses of small mammals to red fox (*Vulpes vulpes*) odour // *J. Zool. (Lond.)*. 1984. Vol. 204. P. 124–127.
9. Gorman M. L. The responses of prey to stoat (*Mustela erminea*) scent // *J. Zool. (Lond.)*. 1984. Vol. 202. P. 419–423.
10. Perrot-Sinal T. Influence of natural stressor (predator odor) on locomotor activity in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*): modulation by sex, reproductive condition and gonadal hormones // *Psychoneuroendocrinology*. 2000. Vol. 25. P. 259–276.
11. Eggers S., Griesser M., Nystrand M. [et al.]. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay // *Proc. R. Soc. Biol.* 2005. Vol. 273. P. 701–706.
12. McDonald P. G., Doohan S. J., Eveleigh K. J. Using referential alarm signals to remotely quantify "landscapes of fear" in fragmented woodland // *Bioacoustics*. 2021. P. 1–17. doi: 10.1080/09524622.2021.2013319
13. Фридман В. С. От стимула к символу. Сигналы в коммуникации позвоночных : в 2-х т. М. : URSS, 2013.
14. Billings A. C., Greene E., de la L. S. M. Jensen. Are chickadees good listeners? Antipredator responses to raptor vocalizations // *Anim. Behav.* 2015. Vol. 110. P. 1–8.
15. Creel S., Winnie Jr. J. A., Christianson D. Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction // *PNAS*. 2009. Vol. 106. P. 12388–12393.
16. Ripple W. J., Beshta R. L. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction // *Biol. Conserv.* 2012. Vol. 145. P. 205–213.
17. Wirsing A. J., Ripple W. J. A comparison of shark and wolf research reveals similar behavioral responses by prey // *Frontiers in Ecol. & Env.* 2010. Vol. 9. P. 335–341.
18. Zanette L. Y., White A. F., Allen M. C. [et al.]. Perceived Predation Risk Reduces the Number of Offspring Songbirds Produce per Year // *Science*. 2011. Vol. 334. P. 1398–1400.
19. Tadesse S. A., Kotler B. P. Impact of tourism on Nubian Ibex (*Capra nubiana*) revealed through assessment of behavioral indicators // *Behav. Ecol.* 2014. Vol. 25. P. 1199–1204.
20. Griesser M. Referential calls signal predator behavior in a group-living bird species // *Curr. Biol.* 2008. Vol. 18. P. 69–73.
21. Grieves L. A., Logue D. M., Quinn J. S. Joint-nesting smooth-billed anis, *Crotophaga ani*, use a functionally referential alarm call system // *Anim. Behav.* 2014. Vol. 89. P. 215–221.
22. Farrow L. F., Doohan S. J., McDonald P. G. Alarm calls of a cooperative bird are referential and elicit context-specific antipredator behavior // *Behav. Ecol.* 2017. Vol. 28. P. 724–731.
23. Cunningham S., Magrath R. D. Functionally referential alarm calls in noisy miners communicate about predator behaviour // *Anim. Behav.* 2017. Vol. 129. P. 171–179.
24. Suzuki T. N. Communication about predator type by a bird using discrete, graded and combinatorial variation in alarm calls // *Anim. Behav.* 2014. Vol. 87. P. 59–65.
25. Gill S. A., Bierema A. M. K. On the meaning of alarm calls: a review of functional reference in avian alarm calling // *Ethology*. 2013. Vol. 119. P. 449–461.
26. Suzuki T. N. Semantic communication in birds: evidence from field research over the past two decades // *Ecol. Res.* 2016. Vol. 31. P. 307–319.
27. Smith C. L. Referential signalling in birds: the past, present and future // *Anim. Behav.* 2017. Vol. 124. P. 315–323.
28. Cäsar C., Byrne R. W., Hoppitt W. Evidence for semantic communication in titi monkey alarm calls // *Anim. Behav.* 2012. Vol. 84. P. 405–411.
29. Berthet M., Neumann C., Mesbahi G. Contextual encoding in titi monkey alarm call sequences // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2018. Vol. 72. P. 1–11.
30. Cäsar C., Zuberbühler K. Referential alarm calling behaviour in New World primates // *Curr. Zool.* 2012. Vol. 58. P. 680–697.
31. Townsend S. W., Manser M. B. Functionally referential communication in mammals: the past, present and the future // *Ethology*. 2013. Vol. 119. P. 1–11.
32. Templeton C. N., Greene E., Davis K. Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size // *Science*. 2005. Vol. 308. P. 1934–1937.
33. Soard C. M., Ritchison G. 'Chick-a-dee' calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators // *Anim. Behav.* 2009. Vol. 78. P. 1447–1453.
34. Dutour M., Walsh S. L., Ridley A. R. Australian magpies adjust their alarm calls according to predator distance // *Bioacoustics*. 2021. Vol. 30. P. 458–468.
35. Evans C. S., Evans L. Representational signalling in birds // *Biology letters*. 2006. Vol. 3. P. 8–11.
36. Clay Z., Smith C. L., Blumstein D. T. Food-associated vocalizations in mammals and birds: what do these calls really mean? // *Anim. Behav.* 2012. Vol. 83. P. 323–330.
37. Suzuki T. N. Alarm calls evoke a visual search image of a predator in birds // *PNAS*. 2018. Vol. 115. P. 1541–1545.
38. Suzuki T. N. Other species' alarm calls evoke a predator-specific search image in birds // *Curr. Biol.* 2020. Vol. 30. P. 2616–2620.

39. Pell F. S. D., Potvin D. A., Ratnayake C. P. [et al.]. Birds orient their heads appropriately in response to functionally referential alarm calls of heterospecifics // *Anim. Behav.* 2018. Vol. 140. P. 109–118.
40. Müller C. A., Manser M. B. The information banded mongooses extract from heterospecific alarms // *Anim. Behav.* 2008. Vol. 75. P. 897–904.
41. Bro-Jørgensen J., Pangle W. M. Male topi antelopes alarm snort deceptively to retain females for mating // *The American Natur.* 2010. Vol. 176. P. E33–E39.
42. Ластухин А. А. Большая синица и ее избирательная тактика в использовании сигналов тревоги // Птицы-дуплогнезники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции : материалы Междунар. конф. М. : Т-во научн. изд. КМК, 2014. С. 163–167.
43. Cunha F. C., Griesser M. Who do you trust? Wild birds use social knowledge to avoid being deceived // *Science Adv.* 2021. Vol. 7. P. eaba2862.
44. Flower T. P., Gribble M., Ridley A. R. Deception by Flexible Alarm Mimicry in an African Bird // *Science.* 2014. Vol. 344. P. 513–516.
45. Haff T. M., Magrath R. D. Eavesdropping on the neighbours: fledglings learn to respond to heterospecific alarm calls // *Anim. Behav.* 2013. Vol. 85. P. 411–418.
46. Magrath R. D., Bennett T. H. A micro-geography of fear: learning to eavesdrop on alarm calls of neighbouring heterospecifics // *Proc. R. Soc. Biol.* 2012. Vol. 279. P. 902–909.
47. Kelly T. R., Kimball M. G., Stansberry K. R. [et al.]. No, you go first: phenotype and social context affect house sparrow neophobia // *Biology letters.* 2020. Vol. 16. P. 20200286.
48. Klump B. C., St Clair J. J., Rutz C. New Caledonian crows keep ‘valuable’ hooked tools safer than basic non-hooked tools // *eLife.* 2021. Vol. 10. P. e64829.
49. Фридман В. С., Суслов В. В. Города как «арены» микроэволюционных процессов: Изменения поведения, популяционной структуры, отбор генотипов в «городских» популяциях птиц и других позвоночных. М. : URSS, 2022. 386 с.
50. Aplin L. M., Sheldon B. C., Morand-Ferron J. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus* // *Anim. Behav.* 2013. Vol. 85. P. 1225–1232.
51. Aplin L. M., Farine D. R., Morand-Ferron J. Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds // *Nature.* 2015. Vol. 518. P. 538–541.
52. Lefebvre L., Aplin L. M. Social learning and innovation // *Avian cognition.* Chapt. 6. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2017. P. v93–117.
53. Пузанов И. И., Назаренко Л. Ф. Гага на Черном море // *Природа.* 1961. № 12. С. 84.
54. Ардамацкая Т. Б. Численность, размещение, размножение и структура популяции обыкновенной гаги *Somateria mollissima* в Черноморском заповеднике // *Русск. орнитол. журн.* 2015. Т. 24. С. 2736–2738.
55. Зимин В. Б. Особенности распространения птиц таежного Северо-запада России, реальная и ложная экспансия (по данным кольцевания и контроля за составом меченного населения) // *Труды КарНЦ РАН. Серия Б «Биология».* 2001. Т. 2. С. 87–95.
56. Зимин В. Б. О гнездовании зеленой пеночки *Phylloscopus trochiloides* в искусственных укрытиях // *Русск. орнит. журн.* 1998. Т. 38. С. 3–9.
57. Nocera J. J., Forbes G. J., Giraldeau L. A. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds // *Proc. R. Soc. B.* 2006. Vol. 273. P. 349–355.
58. Loukola O. J., Seppänen J. T., Forsman J. T. Intraspecific social information use in the selection of nest site characteristics // *Anim. Behav.* 2012. Vol. 83. P. 629–633.
59. Rajchard J. Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review // *Veterinárni medicína.* 2009. Vol. 54. P. 351–359.
60. Ильина Т. А. Дупла как информационный ресурс: особенности инспектирования их птицами в послегнездовой период // *Орнитология.* 2019. Вып. 43. С. 89–94.
61. Seppänen J. T., Forsman J. T., Mönkkönen M. [et al.]. New behavioural trait adopted or rejected by observing heterospecific tutor fitness // *Proc. R. Soc. B.* 2011. Vol. 278. P. 1736–1741.
62. Morinay J., Cauchard L., Bize P. [et al.]. The role of cognition in social information use for breeding site selection: experimental evidence in a wild passerine population // *Front. Ecol. Evol.* 2020. Vol. 8. P. 559690.
63. Virzi T., Boulton R. L., Davis M. J. [et al.]. Effectiveness of artificial song playback on influencing the settlement decisions of an endangered resident grassland passerine // *The Condor.* 2012. Vol. 114. P. 846–855.
64. Ahlring M. A., Arlt D., Betts M. G. [et al.]. Research needs and recommendations for the use of conspecific-attraction methods in the conservation of migratory songbirds // *The Condor.* 2010. Vol. 112. P. 252–264.
65. Levey D. J., Londoco G. A., Ungvari-Martin J. [et al.]. Urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans // *PNAS.* 2009. Vol. 106. P. 8959–8962.
66. Cornell H. N., Marzluff J. M., Pecoraro S. Social learning spreads knowledge about dangerous humans among American crows // *Proc. R. Soc. B.* 2012. Vol. 279. P. 499–508.
67. Marzluff J. M., Walls J., Cornell H. N. [et al.]. Lasting recognition of threatening people by wild American crows // *Animal Behaviour.* 2010. Vol. 79. P. 699–707.
68. Jiang X., Liu J., Zhang C. [et al.]. Face masks matter: Eurasian tree sparrows show reduced fear responses to people wearing face masks during the COVID-19 pandemic // *Glob. Ecol. Conserv.* 2020. Vol. 24. P. e01277.
69. Betts M. G., Hadley A. S., Rodenhouse N. [et al.]. Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird // *Proc. Roy. Soc. B.* 2008. Vol. 275. P. 2257–2263.

70. Nocera J. J., Forbes G. J., Giraldeau L. A. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds // *Proc. Roy. Soc. B*. 2006. Vol. 273. P. 349–355.
71. Nocera J. J., Forbes G. J., Giraldeau L. A. Aggregations from using inadvertent social information: a form of ideal habitat selection // *Ecography*. 2009. Vol. 32. P. 143–152.
72. Szymkowiak J., Thomson R. L., Kuczyński L. Interspecific social information use in habitat selection decisions among migrant songbirds // *Behav. Ecol.* 2017. Vol. 28. P. 767–775.
73. Nocera J. J., Betts M. G. The role of social information in avian habitat selection // *The Condor*. 2010. Vol. 112. P. 222–224.
74. Ванисова Е. А., Никольский А. А. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рожд. проф. Н. П. Наумова) // *Журн. общ. биол.* 2012. Т. 73. С. 403–417.
75. Громов В. С. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (Mammalia, Rodentia). М. : Наука, 2000. 391 с.
76. Тумасьян Ф. А., Щипанов Н. А. Значение ольфакторной коммуникации при стратегии «спирального поиска» у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. // *Докл. Акад. наук*. 2012. Vol. 447. P. 347–347.
77. Тумасьян Ф. А., Щипанов Н. А. Значение запаха конспецифика для использования пространства обыкновенными бурозубками *Sorex araneus* L. // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2013. № 3. С. 368–368.
78. Щипанов Н. А. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // *Зоол. ж.* 2003. Т. 82. С. 450–469.
79. Щипанов Н. А. Экологические основы управления численностью мелких млекопитающих. Избранные лекции. М., 2007. 165 с.
80. Биологическое сигнальное поле млекопитающих / под ред. А. А. Никольского, В. В. Рожнова. М. : Т-во научн. изд. КМК, 2013. 323 с.
81. Seppänen, J.-T., Forsman J. T., Mönkkönen M. [et al.]. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics // *Ecology*. 2007. Vol. 88. P. 1622–1633.
82. Фридман В. С., Еремкин Г. С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М. : URSS, 2009. 240 с.
83. Фридман В. С. Как социобиология сама себя отрицает. Ч. 1 // *Соц-экол. техн.* 2017. № 1. С. 65–117. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/kak-sotsiobiologiya-sama-sebya-otritsaet-chast-1>
84. Petrullo L., Boutin S., Lane J. E. Phenotype – environment mismatch errors enhance lifetime fitness in wild red squirrels // *Science*. 2023. Vol. 379. P. 269–272.
85. Prescott D. R., Middleton A. L. Feeding-time minimization and the territorial behavior of the Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) // *The Auk*. 1988. Vol. 105. P. 17–28.
86. Соколов Л. В. Популяционная динамика воробьиных птиц // *Зоол. ж.* 1999. Т. 78. С. 311–324.
87. Харитонов С. П. Пространственно-этологическая структура колоний околородных птиц // *Зоол. ж.* 2011. Т. 90. С. 846–860.
88. Будаев С. В., Михеев В. Н., Павлов Д. С. Индивидуальные различия в поведении и механизмы экологической дифференциации на примере рыб // *Журн. общ. биол.* 2015. Т. 76. С. 26–47.
89. Spottiswoode C. N. Phenotypic sorting in morphology and reproductive investment among sociable weaver colonies // *Oecologia*. 2007. Vol. 154. P. 589–600.
90. Zanette L. Y., Hobbs E. C., Witterick L. E. [et al.]. Predator-induced fear causes PTSD-like changes in the brains and behaviour of wild animals // *Sci. Rep.* 2019. Vol. 9. P. 11474.
91. Saino N., Romano M., Ferrari R. P. [et al.]. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring // *J. Exp. Zool.* 2005. Vol. 303A. P. 998–1006.
92. Coslovsky M., Richner H. Predation risk affects offspring growth via maternal effects // *Funct. Ecol.* 2011. Vol. 25. P. 878–888.
93. Shelly E. L., Blumstein D. T. The evolution of vocal alarm communication in rodents // *Behav. Ecol.* 2005. Vol. 16. P. 169–177.
94. Zuberbühler K., Jenny D., Bshary R. The predator deterrence function of primate alarm calls // *Ethology*. Vol. 105. P. 477–490.
95. Isbell L. A., Bidner L. R. Vervet monkey (*Chlorocebus pygerythrus*) alarm calls to leopards (*Panthera pardus*) function as a predator deterrent // *Behaviour*. 2016. Vol. 153. P. 591–606.
96. Adams D. B., Kitchen D. M. Experimental evidence that titi and saki monkey alarm calls deter an ambush predator // *Anim. Behav.* 2018. Vol. 145. P. 141–147.
97. Collier T. C., Blumstein D. T., Girod L. [et al.]. Is alarm calling risky? Marmots avoid calling from risky places // *Ethology*. 2010. Vol. 116. P. 1171–1178.
98. Chan A. A. Y.-H., Giraldo-Perez P., Smith S. [et al.]. Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis // *Biol. Lett.* 2010. Vol. 6. P. 458–461.
99. Li C., Monclús R., Maul T. L. Quantifying human disturbance on antipredator behavior and flush initiation distance in yellow-bellied marmots // *Appl. Anim. Behav.* 2011. Vol. 129. P. 146–152.
100. Laundré J. W., Hernández L., Altendorf K. B. The landscape of fear: ecological implications of being afraid // *Can. J. Zool.* 2001. Vol. 79, № 8. P. 1401–1409.

References

1. Hawlena D., Strickland M.S., Bradford M.A. et al. Fear of Predation Slows Plant-Litter Decomposition. *Science*. 2012;336:1434–1438.
2. Eichholz M.W., Dassow J.A., Stafford J.D. et al. Experimental Evidence that Nesting Ducks use Mammalian Urine to Assess Predator Abundance. *The Auk*. 2012;129:638–644.
3. Forsman J.T., Mönkkönen M., Korpimäki E. et al. Mammalian nest predator feces as a cue in avian habitat selection decisions. *Behav. Ecol.* 2013;24:262–266.
4. Cornelius J.M., Breuner C.W., Hahn T.P. Under a neighbour's influence: public information affects stress hormones and behaviour of a songbird. *Proc. Roy. Soc. B*. 2010;277:2399–2404.
5. Smith J.W., Benkman C.W., Coffey K. The use and mis-use of public information by foraging red crossbill. *Behav. Ecol.* 1999;10:54–62. doi: 10.1093/beheco/10.1.54
6. Cornelius J.M. Advance social information allows red crossbills (*Loxia curvirostra*) to better conserve body mass and intestinal mass during food stress. *Proc. R. Soc. B*. 2022;289:20220516. doi: 10.1098/rspb.2022.0516
7. Cornelius J.M., Perreau G., Bishop V.R. et al. Social information changes stress hormone receptor expression in the songbird brain. *Hormones and Behavior*. 2018;97:31–38.
8. Dickman C.R., Doncaster C.P. Responses of small mammals to red fox (*Vulpes vulpes*) odour. *J. Zool. (Lond.)*. 1984;204:124–127.
9. Gorman M.L. The responses of prey to stoat (*Mustela erminea*) scent. *J. Zool. (Lond.)*. 1984;202:419–423.
10. Perrot-Sinal T. Influence of natural stressor (predator odor) on locomotor activity in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*): modulation by sex, reproductive condition and gonadal hormones. *Psychoneuroendocrinology*. 2000;25:259–276.
11. Eggers S., Griesser M., Nystrand M. et al. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proc. R. Soc. Biol.* 2005;273:701–706.
12. McDonald P.G., Doohan S.J., Eveleigh K.J. Using referential alarm signals to remotely quantify "landscapes of fear" in fragmented woodland. *Bioacoustics*. 2021:1–17. doi: 10.1080/09524622.2021.2013319
13. Fridman V.S. *Ot stimulus k simvolu. Signaly v kommunikatsii pozvonochnykh: v 2-kh t. = From stimulus to symbol. Signals in vertebrate communication: in 2 volumes*. Moscow: URSS, 2013. (In Russ.)
14. Billings A.C., Greene E., de la L.S.M. Jensen. Are chickadees good listeners? Antipredator responses to raptor vocalizations. *Anim. Behav.* 2015;110:1–8.
15. Creel S., Winnie Jr. J.A., Christianson D. Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction. *PNAS*. 2009;106:12388–12393.
16. Ripple W.J., Beshta R.L. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biol. Conserv.* 2012;145:205–213.
17. Wirsing A.J., Ripple W.J. A comparison of shark and wolf research reveals similar behavioral responses by prey. *Frontiers in Ecol. & Env.* 2010;9:335–341.
18. Zanette L.Y., White A.F., Allen M.C. et al. Perceived Predation Risk Reduces the Number of Offspring Songbirds Produce per Year. *Science*. 2011;334:1398–1400.
19. Tadesse S.A., Kotler B.P. Impact of tourism on Nubian Ibex (*Capra nubiana*) revealed through assessment of behavioral indicators. *Behav. Ecol.* 2014;25:1199–1204.
20. Griesser M. Referential calls signal predator behavior in a group-living bird species. *Curr. Biol.* 2008;18:69–73.
21. Grieves L.A., Logue D.M., Quinn J.S. Joint-nesting smooth-billed anis, *Crotophaga ani*, use a functionally referential alarm call system. *Anim. Behav.* 2014;89:215–221.
22. Farrow L.F., Doohan S.J., McDonald P.G. Alarm calls of a cooperative bird are referential and elicit context-specific antipredator behavior. *Behav. Ecol.* 2017;28:724–731.
23. Cunningham S., Magrath R.D. Functionally referential alarm calls in noisy miners communicate about predator behaviour. *Anim. Behav.* 2017;129:171–179.
24. Suzuki T.N. Communication about predator type by a bird using discrete, graded and combinatorial variation in alarm calls. *Anim. Behav.* 2014;87:59–65.
25. Gill S.A., Bierema A.M.K. On the meaning of alarm calls: a review of functional reference in avian alarm calling. *Ethology*. 2013;119:449–461.
26. Suzuki T.N. Semantic communication in birds: evidence from field research over the past two decades. *Ecol. Res.* 2016;31:307–319.
27. Smith C.L. Referential signalling in birds: the past, present and future. *Anim. Behav.* 2017;124:315–323.
28. Cäsar C., Byrne R.W., Hoppitt W. Evidence for semantic communication in titi monkey alarm calls. *Anim. Behav.* 2012;84:405–411.
29. Berthet M., Neumann C., Mesbahi G. Contextual encoding in titi monkey alarm call sequences. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2018;72:1–11.
30. Cäsar C., Zuberbühler K. Referential alarm calling behaviour in New World primates. *Curr. Zool.* 2012;58:680–697.
31. Townsend S.W., Manser M.B. Functionally referential communication in mammals: the past, present and the future. *Ethology*. 2013;119:1–11.

32. Templeton C.N., Greene E., Davis K. Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*. 2005;24:1934–1937.
33. Soard C.M., Ritchison G. ‘Chick-a-dee’ calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators. *Anim. Behav.* 2009;78:1447–1453.
34. Dutour M., Walsh S.L., Ridley A.R. Australian magpies adjust their alarm calls according to predator distance. *Bioacoustics*. 2021;30:458–468.
35. Evans C.S., Evans L. Representational signalling in birds. *Biology letters*. 2006;3:8–11.
36. Clay Z., Smith C.L., Blumstein D.T. Food-associated vocalizations in mammals and birds: what do these calls really mean? *Anim. Behav.* 2012;83:323–330.
37. Suzuki T.N. Alarm calls evoke a visual search image of a predator in birds. *PNAS*. 2018;115:1541–1545.
38. Suzuki T.N. Other species’ alarm calls evoke a predator-specific search image in birds. *Curr. Biol.* 2020;30:2616–2620.
39. Pell F.S.D., Potvin D.A., Ratnayake C.P. et al. Birds orient their heads appropriately in response to functionally referential alarm calls of heterospecifics. *Anim. Behav.* 2018;140:109–118.
40. Müller C.A., Manser M.B. The information banded mongooses extract from heterospecific alarms. *Anim. Behav.* 2008;75:897–904.
41. Bro-Jørgensen J., Pangle W.M. Male topi antelopes alarm snort deceptively to retain females for mating. *The American Natur.* 2010;176:E33–E39.
42. Lastukhin A.A. The great tit and its selective tactics in using alarm calls. *Ptitsy-duplognezniki kak model'nyye ob'yekty v reshenii problem populyatsionnoy ekologii i evolyutsii: materialy Mezhdunar. konf. = Hollow-nesting birds as model objects in solving problems of population ecology and evolution: Proceedings of the International Conference*. Moscow: T-vo nauchn. izd. KMK, 2014:163–167. (In Russ.)
43. Cunha F.C., Griesser M. Who do you trust? Wild birds use social knowledge to avoid being deceived. *Science Adv.* 2021;7:eaba2862.
44. Flower T.P., Gribble M., Ridley A.R. Deception by Flexible Alarm Mimicry in an African Bird. *Science*. 2014;344:513–516.
45. Haff T.M., Magrath R.D. Eavesdropping on the neighbours: fledglings learn to respond to heterospecific alarm calls. *Anim. Behav.* 2013;85:411–418.
46. Magrath R.D., Bennett T.H. A micro-geography of fear: learning to eavesdrop on alarm calls of neighbouring heterospecifics. *Proc. R. Soc. Biol.* 2012;279:902–909.
47. Kelly T.R., Kimball M.G., Stansberry K.R. et al. No, you go first: phenotype and social context affect house sparrow neophobia. *Biology letters*. 2020;16:20200286.
48. Klump B.C., St Clair J.J., Rutz C. New Caledonian crows keep ‘valuable’ hooked tools safer than basic non-hooked tools. *eLife*. 2021;10:e64829.
49. Fridman V.S., Suslov V.V. *Goroda kak «areny» mikroevolyutsionnykh protsessov: Izmeneniya povedeniya, populyatsionnoy struktury, otbor genotipov v «gorodskikh» populyatsiyakh ptits i drugikh pozvonochnykh = Cities as “arenas” of microevolutionary processes: Changes in behavior, population structure, and genotype selection in “urban” populations of birds and other vertebrates*. Moscow: URSS, 2022:386. (In Russ.)
50. Aplin L.M., Sheldon B.C., Morand-Ferron J. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Anim. Behav.* 2013;85:1225–1232.
51. Aplin L.M., Farine D.R., Morand-Ferron J. Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature*. 2015;518:538–541.
52. Lefebvre L., Aplin L.M. Social learning and innovation. *Avian cognition. Chapt. 6*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2017:v93–117.
53. Puzanov I.I., Nazarenko L.F. Eider in the Black Sea. *Priroda = Nature*. 1961;(12):84. (In Russ.)
54. Ardamatskaya T.B. The abundance, distribution, reproduction and population structure of the common eider *Somateria mollissima* in the Black Sea Nature Reserve. *Russk. ornitol. zhurn. = The Russian Journal of Ornithology*. 2015;24:2736–2738. (In Russ.)
55. Zimin V.B. Features of the distribution of birds of the taiga of the Northwest of Russia, real and false expansion (according to data from banding and monitoring of the composition of the marked population). *Trudy KarNTS RAN. Seriya B «Biologiya» = Proceedings of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences. Series B “Biology”*. 2001;2:87–95. (In Russ.)
56. Zimin V.B. On the nesting of the green warbler *Phylloscopus trochiloides* in artificial shelters. *Russk. ornit. zhurn. = The Russian Journal of Ornithology*. 1998;38:3–9. (In Russ.)
57. Nocera J.J., Forbes G.J., Giraldeau L.A. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. *Proc. R. Soc. B*. 2006;273:349–355.
58. Loukola O.J., Seppänen J.T., Forsman J.T. Intraspecific social information use in the selection of nest site characteristics. *Anim. Behav.* 2012;83:629–633.
59. Rajchard J. Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review. *Veterinární medicína*. 2009;54:351–359.
60. Il’ina T.A. Hollows as an information resource: features of their inspection by birds in the post-nesting period. *Ornitologiya = Ornithology*. 2019;(43):89–94. (In Russ.)
61. Seppänen J.T., Forsman J.T., Mönkkönen M. et al. New behavioural trait adopted or rejected by observing heterospecific tutor fitness. *Proc. R. Soc. B*. 2011;278:1736–1741.

62. Morinay J., Cauchard L., Bize P. et al. The role of cognition in social information use for breeding site selection: experimental evidence in a wild passerine population. *Front. Ecol. Evol.* 2020;8:559690.
63. Virzi T., Boulton R.L., Davis M.J. et al. Effectiveness of artificial song playback on influencing the settlement decisions of an endangered resident grassland passerine. *The Condor*. 2012;114:846–855.
64. Ahlring M.A., Arlt D., Betts M.G. et al. Research needs and recommendations for the use of conspecific-attraction methods in the conservation of migratory songbirds. *The Condor*. 2010;112:252–264.
65. Levey D.J., Londoco G.A., Ungvari-Martin J. et al. Urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans. *PNAS*. 2009;106:8959–8962.
66. Cornell H.N., Marzluff J.M., Pecoraro S. Social learning spreads knowledge about dangerous humans among American crows. *Proc. R. Soc. B*. 2012;279:499–508.
67. Marzluff J.M., Walls J., Cornell H.N. et al. Lasting recognition of threatening people by wild American crows. *Animal Behaviour*. 2010;79:699–707.
68. Jiang X., Liu J., Zhang C. et al. Face masks matter: Eurasian tree sparrows show reduced fear responses to people wearing face masks during the COVID-19 pandemic. *Glob. Ecol. Conserv.* 2020;24:e01277.
69. Betts M.G., Hadley A.S., Rodenhouse N. et al. Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird. *Proc. Roy. Soc. B*. 2008;275:2257–2263.
70. Nocera J.J., Forbes G.J., Giraldeau L.A. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. *Proc. Roy. Soc. B*. 2006;273:349–355.
71. Nocera J.J., Forbes G.J., Giraldeau L.A. Aggregations from using inadvertent social information: a form of ideal habitat selection. *Ecography*. 2009;32:143–152.
72. Szymkowiak J., Thomson R.L., Kuczyński L. Interspecific social information use in habitat selection decisions among migrant songbirds. *Behav. Ecol.* 2017;28:767–775.
73. Nocera J.J., Betts M.G. The role of social information in avian habitat selection. *The Condor*. 2010;112:222–224.
74. Vanisova E.A., Nikol'skiy A.A. Biological signaling field of mammals (to the 110th anniversary of the birth of Professor N.P. Naumov). *Zhurn. obshch. biol. = Journal of General Biology*. 2012;73:403–417. (In Russ.)
75. Gromov V.S. *Etologicheskiye mekhanizmy populyatsionnogo gomeostaza u peschanok (Mammalia, Rodentia) = Ethological mechanisms of population homeostasis in gerbils (Mammalia, Rodentia)*. Moscow: Nauka, 2000:391. (In Russ.)
76. Tumas'yan F.A., Shchipanov N.A. The importance of ulfactorial communication in the “spiral search” strategy of the common shrew *Sorex araneus* L. *Dokl. Akad. nauk = Proceedings of the Academy of Sciences*. 2012;447:347–347. (In Russ.)
77. Tumas'yan F.A., Shchipanov N.A. The importance of conspecific odor for space use by common shrews *Sorex araneus* L. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya = Izvestia of RAS. Biological Series*. 2013;(3):368–368. (In Russ.)
78. Shchipanov N.A. Population as a unit of species existence. Small mammals. *Zool. zh. = Zoological journal*. 2003;82:450–469. (In Russ.)
79. Shchipanov N.A. *Ekologicheskiye osnovy upravleniya chislennost'yu melkikh mlekopitayushchikh. Izbrannyye lektsii = Ecological Foundations of Small Mammal Population Management. Selected Lectures*. Moscow, 2007:165. (In Russ.)
80. Nikol'skiy A.A., Rozhnov V.V. (eds.). *Biologicheskoye signal'noye pole mlekopitayushchikh = Biological signaling field of mammals*. Moscow: T-vo nauchn. izd. KMK, 2013:323. (In Russ.)
81. Seppänen J.-T., Forsman J. T., Mönkkönen M. et al. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology*. 2007;88:1622–1633.
82. Fridman V.S., Yermkin G.S. *Urbanizatsiya «dikikh» vidov ptits v kontekste evolyutsii urbolandshafta = Urbanization of "wild" bird species in the context of urban landscape evolution*. Moscow: URSS, 2009:240. (In Russ.)
83. Fridman V.S. How sociobiology denies itself. Part 1. *Sots-ekol. tekhn. = Social and ecological technologies*. 2017;(1):65–117. (In Russ.). Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/kak-sotsiobiologiya-sama-sebya-otritsaet-chast-1>
84. Petrullo L., Boutin S., Lane J.E. Phenotype – environment mismatch errors enhance lifetime fitness in wild red squirrels. *Science*. 2023;379:269–272.
85. Prescott D.R., Middleton A.L. Feeding-time minimization and the territorial behavior of the Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*). *The Auk*. 1988;105:17–28.
86. Sokolov L.V. Population dynamics of sparrow birds. *Zool. zh. = Zoological journal*. 1999;78:311–324. (In Russ.)
87. Kharitonov S.P. Spatial and ethological structure of colonies of waterbirds. *Zool. zh. = Zoological journal*. 2011;90:846–860. (In Russ.)
88. Budayev S.V., Mikheyev V.N., Pavlov D.S. Individual differences in behavior and mechanisms of ecological differentiation using fish as an example. *Zhurn. obshch. biol. = Journal of General Biology*. 2015;76:26–47. (In Russ.)
89. Spottiswoode C.N. Phenotypic sorting in morphology and reproductive investment among sociable weaver colonies. *Oecologia*. 2007;154:589–600.
90. Zanette L.Y., Hobbs E.C., Witterick L.E. et al. Predator-induced fear causes PTSD-like changes in the brains and behaviour of wild animals. *Sci. Rep.* 2019;9:11474.
91. Saino N., Romano M., Ferrari R.P. et al. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring. *J. Exp. Zool.* 2005;303A:998–1006.

92. Coslovsky M., Richner H. Predation risk affects offspring growth via maternal effects. *Funct. Ecol.* 2011;25:878–888.
93. Shelly E.L., Blumstein D.T. The evolution of vocal alarm communication in rodents. *Behav. Ecol.* 2005;16:169–177.
94. Zuberbühler K., Jenny D., Bshary R. The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology.* 1999;105:477–490.
95. Isbell L.A., Bidner L.R. Vervet monkey (*Chlorocebus pygerythrus*) alarm calls to leopards (*Panthera pardus*) function as a predator deterrent. *Behaviour.* 2016;153:591–606.
96. Adams D.B., Kitchen D.M. Experimental evidence that titi and saki monkey alarm calls deter an ambush predator. *Anim. behav.* 2018;145:141–147.
97. Collier T.C., Blumstein D.T., Girod L. et al. Is alarm calling risky? Marmots avoid calling from risky places. *Ethology.* 2010;116:1171–1178.
98. Chan A.A.Y.-H., Giraldo-Perez P., Smith S. et al. Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis. *Biol. Lett.* 2010;6:458–461.
99. Li C., Monclús R., Maul T.L. Quantifying human disturbance on antipredator behavior and flush initiation distance in yellow-bellied marmots. *Appl. Anim. Behav.* 2011;129:146–152.
100. Laundré J.W., Hernández L., Altendorf K.B. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Can. J. Zool.* 2001;79(8):1401–1409.