

动物的伪装方式

肖繁荣¹, 杨灿朝¹, 史海涛^{1,2*}

(1. 海南师范大学生命科学学院, 海口 571158; 2. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要: 伪装是动物防御性体色最重要的功能之一, 能减少被捕食者检测和识别的风险。本文综述了隐蔽、乔装、运动炫和运动伪装等 4 种伪装方式的研究进展, 并指出当前研究中存在的一些问题, 以期能为动物伪装进化的研究提供参考。

关键词: 伪装; 隐蔽; 背景匹配; 乔装

中图分类号: Q958.1 文献标志码: A 文章编号: 1000-7083(2015)06-0955-06

A Review of Different Types of Animal Camouflage

XIAO Fanrong¹, YANG Canchao¹, SHI Haitao^{1,2*}

(1. College of Life Science, Hainan Normal University, Haikou 571158, China;

2. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: Camouflage is an important strategy to deter predators, it may work to reduce predator detection and recognition risk. This review outlines different types of camouflage, such as crypsis, masquerade, motion dazzle and motion camouflage. Moreover, current issues in research are pointed out and some suggestions are made for future work.

Key words: camouflage; crypsis; background matching; masquerade

防御性体色广泛存在于动物界, 其作用是减少被捕食者检测和识别的风险(伪装 camouflage)。模仿其他生物的形态误导捕食者(拟态 mimicry), 或通过显眼的体色警示捕食者自己有毒不可食(警戒色 aposematism) (Endler, 1978; Stevens, 2007)。伪装是防御性体色最重要的功能之一, 其研究可追溯到达尔文和华莱士对各种动物隐蔽和欺骗的观察, 并以此阐述自然选择与适应。尽管伪装在自然界普遍存在, 并且有很长的研究历史, 但由于关注度不高和研究方法过于主观等因素, 导致伪装研究进展缓慢, 远落后于警戒色和拟态的研究。直到 Thayer (1896, 1909) 和 Cott (1940) 论述伪装并提出大量假说, 人们才对伪装有所了解。Norris 和 Lowe (1964) 第一次客观地量化颜色, 随后 Endler (1978, 1984) 促进了动物体色的定量研究, 在伪装领域产生巨大影响。近年来, 伪装已成为动物防御性体色的研究焦点。本文综述和讨论伪装的各种方式, 以期能为国内的相关研究提供参考。

1 隐蔽

伪装涉及所有的隐蔽策略, 其功能是反检测和反识别。伪装有隐蔽(crypsis)、乔装(masquerade)、运动炫(motion dazzle)和运动伪装(motion camouflage)等 4 种方式 (Stevens & Merilaita 2009)。隐蔽不同于隐藏(hiding), 是指动物暴露在捕食者的视野中所采取的反检测的策略, 包括体色和行为特

征以及二者的结合。隐蔽主要有以下 8 种形式。

1.1 背景匹配和混隐色

背景匹配(background matching)和混隐色(disruptive coloration)是 Thayer (1909) 提出的 2 种伪装方式。背景匹配是指动物体色与其所处的单一或复杂生境背景的颜色、亮度和图纹相匹配。满蟹蛛 *Thomisus onustus* 停留在与自身体色相似的花瓣上捕食, 这种伪装对于鸟类捕食者和膜翅目昆虫猎物以及人具有相同的欺骗性 (Théry & Casas 2002)。欧洲横纹墨鱼 *Sepia officinalis* 皮肤图案的光谱与自然基质的光谱高度相关, 体色与基质背景高度匹配 (Mäthger *et al.* 2008)。树蛙 *Bokermannohyla alvarengai* 的蝌蚪在受到干扰后所选择的微生境基质颜色比干扰前的更加与体色匹配 (Eterovick *et al.* 2010)。黑尾鸥 *Larus crassirostris* 的卵色与巢穴背景色越接近时, 卵的成活率越高 (Lee *et al.* 2010)。日本鹌鹑 *Coturnix japonica* 选择在背景色与卵色相似的地方产卵 (Lovell *et al.* 2013)。囊地鼠 *Geomys bursarius* 身体背部的毛色与洞穴旁土壤颜色的匹配程度高 (Krupa *et al.* 2000)。这些动物通过模仿其生境的图纹而达到与背景完全融合, 以降低被捕食者检测的风险。

混隐色又叫变形体色, 是指一系列分割、歪曲动物身体轮廓, 并能(在捕食者视觉中)产生虚假边缘或隐藏真实边缘的斑块 (Stevens & Merilaita 2009)。混隐色阻碍捕食者对猎

收稿日期: 2015-03-07 接受日期: 2015-09-14 基金项目: 国家自然科学基金项目 (No. 31372228)

作者简介: 肖繁荣 (1986—), 男, 博士研究生, 研究方向: 两栖爬行动物生态与保护, E-mail: xiao71815@163.com

* 通信作者 Corresponding author, E-mail: haitao-shi@263.net

物真实边缘的检测,从而达到伪装隐身的效果。Osorio 和 Srinivasan(1991) 研究了一种澳大利亚蛙 *Limnodynastes tasmaniensis* 的体表斑块(边界为窄黑线和白线增强)和其天敌束带蛇 *Thamnophis sirtalis* 的视觉系统。研究表明,使用相位量化策略来探测边界的束带蛇不能区分自然背景的边界和蛙体表增强的边界。这种体色伪装在动物界非常普遍,适应范围广泛。

背景匹配和混隐色是两种逻辑上截然不同的伪装方式(Cott, 1940; Merilaita, 1998; Cuthill *et al.*, 2005)。对于前者,动物体色是其背景色的随机取样,以阻碍目标-背景的识别(Endler, 1981, 1984);而对于后者,动物身体边缘的高对比度颜色破坏其身体轮廓,以阻碍捕食者对其真实边缘的识别(Thayer, 1909; Cott, 1940)。但由于动物可能同时使用背景匹配和混隐色进行伪装,因此这两种伪装方式又密切相关,针对它们之间的关系,研究者们开展了很多研究。Merilaita 和 Linda(2005) 使用人工猎物-捕食者实验研究了二者的关系。该实验在背景中放入具有背景匹配体色和混隐色的人工猎物,而后放入捕食者大山雀 *Parus major*, 记录其探测时间。结果发现,具有随机背景体色的人工猎物与混隐色的人工猎物的伪装效果并不一致,具有混隐色的人工猎物与最佳背景匹配体色人工猎物的伪装效果一致。该实验表明,与背景的相似性是体色伪装的一个重要方面,但随机背景体色并不足以降低发现概率,该结果对混隐色提供了经验支持。Cuthill 等(2005) 使用类似实验研究了这两种伪装方式。他们具体验证了两个预测,一个是动物身体边界上的图案对促进伪装尤为重要,另一个是高对比度颜色图案提高了混隐色的伪装效果。该实验结果表明混隐色的伪装效果明显优于背景匹配。Endler(2006) 认为背景匹配与混隐色的结合才是反检测的最好手段,特别是对于利用不同基质背景的动物。然而, Schaefer 和 Stobbe(2006) 的人工蛾与鸟类捕食者的实验表明,混隐色是独立于背景匹配的一种伪装方式。

1.2 反遮蔽(自阴影隐蔽和闭塞性隐蔽)

反遮蔽(countershading)是指动物从暗背部到亮腹部的颜色渐变(Thayer, 1896; Rowland, 2009)。许多研究者认为该术语仅指动物的某种体色而非功能,但最近的研究表明,反遮蔽涉及几种防御功能,包括隐藏照射到动物身体上的阴影(自阴影隐蔽 self-shadow concealment)、同时匹配 2 个不同方向的背景、改变动物身体的三维面貌(闭塞性隐蔽 obliterative shading)和防止紫外光照射等(Rowland, 2009)。从伪装的角度来说,自阴影隐蔽和闭塞性隐蔽是反遮蔽的两个重要功能,前者消除了光线照射到动物身体上所形成的阴影(Poulton, 1888; Kiltie, 1988),后者破坏了光投射到动物身体上所形成的三维信息(Poulton, 1890; Thayer, 1896)。由于自阴影隐蔽通过消除明显的阴影防止被捕食者检测,闭塞性隐蔽通过消除显著的三维信息防止被捕食者检测,最终都能达到伪装隐身的目的。因此, Stevens 和 Merilaita(2009) 把二者归为隐

蔽伪装。

与混隐色一样,尽管有许多理论解释反遮蔽,但仅有少量的人工猎物实验验证。Ruxton 等(2004a) 回顾有关反遮蔽的研究,对反遮蔽的功能提出了质疑:尽管反遮蔽对海洋动物有利(捕食者从猎物背面俯视时,黑色的背面与深色的海水背景相似,而水中捕食者从猎物腹面仰视时,亮色的腹部与光照下的海水背景相似),但没有关键的证据证明反遮蔽能为陆地或空中的动物提供选择优势。Rowland 等(2007) 尝试用人工猎物和鸟类捕食者作为实验对象验证反遮蔽消除阴影假说。该实验分为 2 组,一组是把人工猎物置于有多种鸟类经常出现的草坪中,另一组是把猎物置于绿色木板上,其捕食者只有乌鸫 *Turdus merula*。结果发现 2 组实验中的反遮蔽猎物遭到捕食的概率都低于对照组。因此, Rowland 等(2007) 认为反遮蔽能加强隐蔽保护,这对理解猎物防御的进化生态有着重要意义。

反遮蔽有助于隐蔽的机制体现在以下 4 个方面: 1) 从侧面观察时,自阴影隐蔽导致背景匹配增强。Thayer(1909) 展示了天蛾 *Smerinthus ocellata* 幼虫的一系列图片阐述自阴影隐蔽:背腹部的反射率(reflectance) 渐变恰好平衡背腹部的辐射照度(irradiance) 渐变,这样从侧面观察时整个猎物身体的辐射率(radiance) 与其背景光线的辐射率匹配(Cott, 1940)。2) 从侧面观察时,闭塞性隐蔽使动物外形变得扁平,即反遮蔽的闭塞性隐蔽功能使三维的身体显得不那么立体。Poulton(1888, 1890) 首次论述这个观点,认为通过补偿腹部的阴影,遮蔽的渐变使得帝王紫蛱蝶 *Apatura iris* 的蝶蛹在视觉中呈现出扁平的外形。3) 从动物背面或腹面观察时的背景匹配。Wallace(1889)、Beddard(1895)、Cott(1940) 和 Craik(1944) 都认为当从背面观察时,反遮蔽动物背面的反射率与暗色基质的反射率匹配;当从腹面观察时,亮色腹部的反射率与天空的辐射率匹配。4) 当从背面观察时,反遮蔽动物的身体轮廓被消除(Rowland, 2009)。已有研究发现,捕食者能利用猎物边缘特征进行检测(Cuthill *et al.*, 2005),反遮蔽导致的身体轮廓消除可能会降低捕食者检测边缘特征的能力。

1.3 闪光融合伪装和干扰性斑纹

一些具有带状斑纹的动物在静止时会很显眼,但当其运动速度大于捕食者的闪光融合频率时,这些斑纹在捕食者视觉里变得模糊不清,与周围背景色融为一体而显得隐蔽,这种伪装方式称为闪光融合伪装(flicker-fusion camouflage)(Pough, 1976; Endler, 1978; Ruxton *et al.*, 2004b)。北美游蛇 *Natrix sipedon* 在快速逃跑时,身上的带状斑纹变得模糊而融入背景色,使捕食者很难判断它是否在运动或运动有多快(Pough, 1976)。虽然在蛇类有许多间接的证据支持闪光融合伪装理论(Jackson *et al.*, 1976; Pough, 1976; Shine & Madsen, 1994; Lindell & Forsman, 1996),但该理论还未得到直接的实验数据支持(Ruxton *et al.*, 2004b)。

此外,干扰性斑纹(distractive markings)也属于隐蔽,混

乱的斑纹吸引了捕食者的注意力而使其忽略了猎物的身体轮廓(Thayer, 1909; Polat & Sagi, 1993; Wertheim *et al.*, 2006)。从Thayer(1909)开始, 对干扰性斑纹是否能加强隐蔽进行了广泛的讨论, 但至今还存在争论。目前, 仅有2个利用人工猎物的实验检验这种隐蔽方式, 一个是野外实验(Stevens *et al.*, 2008a), 一个是室内(鸟舍)实验(Dimitrova *et al.*, 2009), 而这两个实验得出了相反的结论。Stevens等(2008a)采用人工猎物-鸟类捕食者系统研究干扰性斑纹的隐蔽功能, 结果发现与无斑纹的“猎物”相比, 具圆形斑纹或不规则斑纹的“猎物”的捕食率相对较高, 即该实验并不支持干扰性斑纹能加强隐蔽假说。而Dimitrova等(2009)的实验则支持该假说。他们利用蓝冠山雀 *Cyanistes caeruleus* 和人工猎物进行捕食实验, 结果表明高对比度的斑纹的确能加强“猎物”的隐蔽。总之, 自然界动物是否存在这种斑纹, 其对猎物存活是否具有潜在价值还需更多的实验进行验证。

除上述6种隐蔽方式外, Stevens和Merilaita(2011)认为具有银色光泽和透明的动物也能很好地隐蔽。许多具有银色光泽的水生动物, 其身体像镜子一样是高度反光的, 使捕食者很难检测。箭天竺鲷 *Rhabdamia gracilis* 和一些远洋性鱼类被证实能进行银色伪装(Denton & Nicol, 1966; Johnsen & Sosik, 2003)。而有一些动物身体透明, 能降低其被检测的机率, 例如水母、环节动物和甲壳动物等(Johnsen, 2001)。

2 乔装

乔装是指动物与其生境中物体(石头、树枝和落叶等)的颜色和外形相似而使捕食者识别错误的一种伪装方式(Stevens & Merilaita, 2009; Skelhorn *et al.*, 2010a)。竹节虫和鳞翅目幼虫与树枝的外形和颜色相似, 头足类动物甚至能够改变它们的身体外形和图纹来模仿附近的物体。巨乌贼 *Sepia apama* 常使用三维的棘和直立的腕乔装成一团海藻(Barbosa *et al.*, 2008; Allen *et al.*, 2009)。枪乌贼 *Sepioteuthis sepiodea* 能模拟浮游藻类隐藏在软珊瑚上(Hanlon & Messenger, 1996)。坦桑尼亚霞水母章鱼 *Octopus cyanea* 乔装成石头缓慢地穿过海床, 而条纹蛸 *Octopus marginatus* 模仿椰子, 海藻章鱼 *Abdopus aculeatus* 乔装成一团浮游海藻穿过海床(Huffard *et al.*, 2005)。尽管乔装与背景匹配不易区分, 但可通过乔装与背景匹配的作用不同将其区分, 乔装的作用是促进捕食者对乔装者的错误识别, 背景匹配则是防止猎物被捕食者发现(Skelhorn *et al.*, 2010b)。此外, 乔装也不同于拟态, 拟态通常是指一种动物模拟另一种动物(Wickler, 1968; Edmunds, 1974; Ruxton *et al.*, 2004b)。

乔装的效果受动物所乔装物体(model)的大小和密度影响。Skelhorn等(2010c, 2011)用家鸡 *Gallus gallus domesticus* 作为捕食者, 研究了树枝的长度和密度对捕食者取食刺蛾 *Selenia dentaria* 幼虫的影响, 结果表明树枝长度越接近幼虫或树枝密度越高, 捕食者识别幼虫所需的时间就越长。此

外, 捕食者是否熟悉生境中动物所乔装的物体也会影响动物的乔装效果。当刺蛾幼虫乔装成捕食者所熟悉的树枝时, 乔装更为有效(Skelhorn & Ruxton, 2011)。

3 运动炫

运动炫是指耀眼的斑纹使捕食者很难估计猎物的运动速度和轨迹(Thayer, 1909; Behrens, 1999)。仅有少量的实验研究这种伪装形式, 但支持该理论的2个实验表明运动炫斑纹能防止捕食者对猎物运动进行精确判断, 一个是人工系统实验(Stevens *et al.*, 2008b), 另一个则是墨鱼实验(Zylinski *et al.*, 2009)。当防止检测失败, 猎物会采取运动炫策略使捕食者误判其运动速度和路线, 以降低被捕食的风险。Zylinski等(2009)通过研究欧洲横纹墨鱼的斑纹检验了该假说。

运动炫通常具有高对比度斑纹, 比如带状或条状斑纹(Behrens, 1999)。运动炫斑纹与混隐色相似, 都具有高对比度的斑纹, 但这两种伪装的机理却不同。当动物体色与背景匹配时, 混隐色的效果最好(Stevens *et al.*, 2006; Fraser *et al.*, 2007), 而运动炫则是在背景不匹配时伪装效果最好(Stevens, 2007)。

Ruxton(2002)等认为运动炫能很好解释斑马的斑纹, 特别是在低亮度的条件下, 斑马的斑纹伪装效果非常好。许多研究者认为斑马的条纹在其运动时, 可以使捕食者眼花而较难判断出斑马群中的个体(Eltringham, 1979; Kingdon, 1984)。也有研究者发现该种条纹使斑马融合在高草的背景中, 但由于斑马大部分时间都是生活在开阔的环境中, 该研究受到很多质疑(Ruxton, 2002)。此外, 关于斑马条纹的功能还存在很多争论, 如存在调节体温(Kingdon, 1979)、促进种群联系(Kingdon, 1984)和驱赶蚊虫(Waage, 1981)等多种观点。

4 运动伪装

动物以某种反识别的方式运动, 以达到伪装的目的称为运动伪装(Stevens & Merilaita, 2009)。许多章鱼通过这种方式穿过没有物体隐藏的开阔区域。它们首先使自身的形状和颜色与石头或珊瑚相似(乔装), 然后再缓慢地穿过海底开阔的区域以欺骗捕食者(Hanlon *et al.*, 1999; Huffard, 2006)。此外, 还有一些章鱼在运动过程中通过扭曲它们的腕模拟海藻(Huffard *et al.*, 2005)。运动伪装得以实现主要是通过3种机制: 1) 运动信号最小化(motion signal minimisation), 包括运动本身最小化(缓慢运动)和运动信号最小化。例如, 为隐藏运动信号, 乌贼调整自己的身体以使主轴与条纹垂直(Shohet *et al.*, 2006)。2) 光流拟态(optic flow mimicry)。光流是关于视域中的物体运动检测中的概念, 用来描述相对于观察者的运动所造成的观测目标、表面或边缘的运动。光流拟态与试图模仿背景或周围的运动有关, 这样就不能从环境中分离出动物的运动。一个动物以某种方式运动会在另一个动物的视觉中产生相同的运动影像, 而该影像与环境中的某一静止不

动的物体相似,这样动物的运动就不易察觉(Srinivasan & Davey, 1995)。这种策略已在蜻蜓 *Hemianax papuensis* (Mizutani *et al.* 2003) 和食蚜虻(Srinivasan & Davey, 1995) 观测到,并且被证明是一种有效的伪装方法(当用人作为观察者时)(Anderson & McOwan, 2003)。3) 运动变形(motion disruption)。运动变形涉及破坏或歪曲运动线索,从而使捕食者对运动的判断失真。当某一物体的轮廓具有高对比度的条纹时,在这些条纹方向的干扰下,该物体呈现在视觉中的运动方向会发生偏移(Wuerger *et al.*, 1996)。

5 结语

目前动物体色量化的研究相当成熟,已从头足类和鸟类(卵色)扩展到其他动物,但生境基质的颜色量化一直没有得到重视。动物体色伪装程度,尤其是背景匹配的研究往往要对其背景色进行量化。简单了解不同环境下动物体色存在一定的差异已不能很好解释体色的伪装机制,因此,对动物体色与生境基质颜色的匹配程度进行研究尤为重要。

动物结合视觉背景在神经或激素的调节下获得伪装体色,因此,捕食者和猎物的视觉系统在体色伪装的进化中起着关键作用(Hanlon *et al.* 2011)。目前已知鸟类和龟类的四色视觉探测灵敏度最高,人类的三色视觉次之,食肉动物的二色视觉或单色视觉最差(Ammermüller *et al.*, 1998; Ventura *et al.*, 1999; Honkavaara *et al.* 2002)。而大多数的伪装研究是采用人类的视觉系统代替捕食者或猎物的视觉系统,或用纯粹的数学方法研究动物体色的伪装程度,因此研究结论缺少说服力。

近年来随着水下摄影技术和光谱技术的发展,伪装体色的研究从陆地发展到水下,使得研究空间更加广阔(Chiao *et al.* 2011; Akkaynak *et al.*, 2013)。与此同时,从行为生态学、实验心理学、计算机科学和艺术史到军事等多个学科领域的学者都在研究伪装,伪装的研究有望取得突破性进展,这将会对动物进化和适应以及动物视觉等领域的研究产生深远的影响。

参考文献:

- Akkaynak D, Allen JJ, Mäthger LM, *et al.* 2013. Quantification of cuttlefish (*Sepia officinalis*) camouflage: a study of color and luminance using *in situ* spectrometry [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(3): 211-225.
- Allen JJ, Mäthger LM, Barbosa A, *et al.* 2009. Cuttlefish use visual cues to control three-dimensional skin papillae for camouflage [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 195: 547-555.
- Ammermüller J, Itzhaki A, Weiler R, *et al.* 1998. UV-sensitive input to horizontal cells in the turtle retina [J]. *European Journal of Neuroscience*, 10(5): 1544-1552.
- Anderson AJ, McOwan PW. 2003. Humans deceived by predatory stealth strategy camouflaging motion [J]. *Proceedings of the Royal Society*, Ser-

ies B, 270: S18-S20.

- Barbosa A, Litman L, Hanlon RT. 2008. Changeable cuttlefish camouflage is influenced by horizontal and vertical aspects of the visual background [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 194: 405-413.
- Beddard FE. 1895. *Animal colouration: an account of the principal facts and theories relating to the colours and markings of animals* [M]. London: Swan Sonnenschein.
- Behrens RR. 1999. The role of artists in ship camouflage during world war I [J]. *Leonardo*, 32(1): 53-59.
- Chiao CC, Wickiser JK, Allen JJ, *et al.* 2011. Hyperspectral imaging of cuttlefish camouflage indicates good color match in the eyes of fish predators [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 108(22): 9148-9153.
- Cott HB. 1940. *Adaptive coloration in animals* [M]. London, UK: Methuen.
- Craik KJ. 1944. White plumage of seabirds [J]. *Nature*, 153: 228.
- Cuthill IC, Stevens M, Sheppard J, *et al.* 2005. Disruptive coloration and background pattern matching [J]. *Nature*, 434(7029): 72-74.
- Denton EJ, Nicol JA. 1966. A survey of reflectivity in silvery teleosts [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 46: 685-722.
- Dimitrova M, Stobbe N, Schaefer HM, *et al.* 2009. Concealed by conspicuousness: distractive prey markings and backgrounds [J]. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, 276: 1905-1910.
- Edmunds M. 1974. *Defence in animals: a survey of anti-predator defences* [M]. Harlow, UK: Longman.
- Eltringham SK. 1979. *The ecology and conservation of large African mammals* [M]. London: Macmillan.
- Endler JA. 1978. A predator's view of animal color patterns [J]. *Evolutionary Biology*, 11: 319-364.
- Endler JA. 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16: 25-31.
- Endler JA. 1984. Progressive background matching in moths and a quantitative measure of crypsis [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22: 187-231.
- Endler JA. 2006. Disruptive and cryptic coloration [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 2425-2426.
- Eterovick PC, Oliveira FFR, Tattersall GJ. 2010. Threatened tadpoles of *Bokermannohyla alvarengai* (Anura: Hylidae) choose backgrounds that enhance crypsis potential [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(2): 437-446.
- Fraser S, Callahan A, Klassen D, *et al.* 2007. Empirical tests of the role of disruptive coloration in reducing detectability [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1325-1331.
- Hanlon RT, Chiao CC, Mäthger LM, *et al.* 2011. Chapter 9: Rapid adaptive camouflage in cephalopods [M] // Stevens M, Merilaita S. *Animal camouflage: mechanisms and function*. Cambridge, UK: Cambridge University Press: 145-163.
- Hanlon RT, Forsythe JW, Joneschild DE. 1999. Crypsis, conspicuousness, mimicry and polyphenism as antipredator defences of foraging octopuses on

- Indo-Pacific coral reefs, with a method of quantifying crypsis from video tapes[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66: 1-22.
- Hanlon RT, Messenger JB. 1996. *Cephalopod behaviour*[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Honkavaara J, Koivula M, Korpimäki E, et al. 2002. Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates[J]. *Oikos*, 98(3): 505-511.
- Huffard CL, Boneka F, Full RJ. 2005. Underwater bipedal locomotion by octopuses in disguise[J]. *Science*, 307: 1927.
- Huffard CL. 2006. Locomotion by *Abdopus aculeatus* (Cephalopoda: Octopodidae): walking the line between primary and secondary defences[J]. *Journal of Experimental Biology*, 209: 3697-3707.
- Jackson JF, Ingram W, Campbell HW. 1976. The dorsal pigmentation pattern of snakes as an antipredator strategy: a multivariate approach[J]. *American Naturalist*, 110: 1029-1053.
- Johnsen S, Sosik HM. 2003. Cryptic coloration and mirrored sides as camouflage strategies in near surface pelagic habitats: implications for foraging and predator avoidance[J]. *Limnology and Oceanography*, 48: 1277-1288.
- Johnsen S. 2001. Hidden in plain sight: the ecology and physiology of organismal transparency[J]. *Biological Bulletin*, 201: 301-318.
- Kiltie RA. 1988. Countershading: universally deceptive or deceptively universal[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 21-23.
- Kingdon J. 1979. *East African mammals: part IIIb large mammals*[M]. London: Academic Press.
- Kingdon J. 1984. The zebra's stripes: an aid to group cohesion[J]. *The Encyclopedia of Mammals*: 486-487.
- Krupa JJ, Gelusa KN. 2000. Matching the color of excavated soil: cryptic coloration in the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*) [J]. *Journal of Mammalogy*, 81: 86-96.
- Lee WS, Kwon YS, Yoo JC. 2010. Egg survival is related to the colour matching of eggs to nest background in black-tailed gulls[J]. *Journal of Ornithology*, 151(4): 765-770.
- Lindell LE, Forsman A. 1996. Sexual dichromatism in snakes: support for the flicker-fusion hypothesis [J]. *Behavioral Ecology*, 74: 2254-2256.
- Lovell PG, Ruxton GD, Langridge KV, et al. 2013. Egg-laying substrate selection for optimal camouflage by quail [J]. *Current Biology*, 23(3): 260-264.
- Mähger LM, Chiao CC, Barbosa A, et al. 2008. Color matching on natural substrates in cuttlefish, *Sepia officinalis* [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(6): 577-585.
- Merilaita S, Linda J. 2005. Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1563): 665-670.
- Merilaita S. 1998. Crypsis through disruptive coloration in an isopod[J]. *Proc R Soc B*, 265: 1059-1064.
- Mizutani A, Chahl JS, Srinivasan MV. 2003. Insect behaviour: motion camouflage in dragonflies[J]. *Nature*, 423: 604.
- Norris KS, Lowe CH. 1964. An analysis of background color-matching in amphibians and reptiles[J]. *Ecology*, 45: 565-580.
- Osorio D, Srinivasan MV. 1991. Camouflage by edge enhancement in animal coloration patterns and its implications for visual mechanisms [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 244(1310): 81-85.
- Polat U, Sagi D. 1993. Lateral interactions between spatial channels: suppression and facilitation of revealed by lateral masking experiments [J]. *Vision Research*, 33: 993-999.
- Pough FH. 1976. Multiple cryptic effects of crossbanded and ringed patterns of snakes[J]. *Copeia*: 834-836.
- Poulton EB. 1888. Notes in 1887 upon lepidopterous larvae, etc., including a complete account of the life-history of the larvae of *Sphinx convolvuli* and *Aglia tau* [J]. *Transactions of the Entomological Society of London*: 515-606.
- Poulton EB. 1890. *The Colours of Animals: Their meaning and use, especially considered in the case of insects* [M]. London: Kegan Paul, Trench Trubner & Co.
- Rowland HM, Speed MP, Ruxton GD, et al. 2007. Countershading enhances cryptic protection: an experiment with wild birds and artificial prey [J]. *Animal Behaviour*, 74(5): 1249-1258.
- Rowland HM. 2009. From Abbot Thayer to the present day: what have we learned about the function of countershading? [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 364: 519-527.
- Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP. 2004b. Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry [M]. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Ruxton GD, Speed MP, Kelly DJ. 2004a. What, if anything, is the adaptive function of countershading? [J]. *Animal Behaviour*, 68(3): 445-451.
- Ruxton GD. 2002. The possible fitness benefits of striped coat coloration for zebra [J]. *Mammal Review*, 32(4): 237-244.
- Schaefer HM, Stobbe N. 2006. Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 273(1600): 2427-2432.
- Shine R, Madsen T. 1994. Sexual dichromatism in snakes of the genus *Viperia*: a review and a new evolutionary hypothesis [J]. *Journal of Herpetology*, 28: 114-117.
- Shohet AJ, Baddeley RJ, Anderson JC, et al. 2006. Cuttlefish responses to visual orientation of substrates, water flow and a model of motion camouflage [J]. *Journal of Experimental Biology*, 209: 4717-4723.
- Skelhorn J, Rowland HM, Delf J, et al. 2011. Density-dependent predation influences the evolution and behavior of masquerading prey [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(16): 6532-6536.
- Skelhorn J, Rowland HM, Ruxton GD. 2010a. The evolution and ecology of masquerade [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(1): 1-8.
- Skelhorn J, Rowland HM, Speed MP, et al. 2010b. Masquerade: camouflage without crypsis [J]. *Science*, 327: 51.
- Skelhorn J, Rowland HM, Speed MP, et al. 2010c. Size-dependent misclassification of masquerading prey [J]. *Behavioral Ecology*, 21(6): 1344-1348.

- Skelhorn J , Ruxton GD. 2011. Context-dependent misclassification of masquerading prey [J]. *Evolutionary Ecology* ,25(4) : 751-761.
- Srinivasan MV , Davey M. 1995. Strategies for active camouflage of motion [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* ,259: 19-25.
- Stevens M , Cuthill IC , Windsor AMM , *et al.* 2006. Disruptive contrast in animal camouflage [J]. *Proceedings of the Royal Society B* ,273: 2433-2438.
- Stevens M , Graham J , Winney IS , *et al.* 2008a. Testing Thayer's hypothesis: can camouflage work by distraction? [J]. *Biology Letters* , 4: 648-650.
- Stevens M , Merilaita S. 2011. Chapter 1: animal camouflage: mechanisms and function [M]// Stevens M , Merilaita S. *Animal camouflage: mechanisms and function*. Cambridge , UK: Cambridge University Press: 1-16.
- Stevens M , Merilaita S. 2009. Animal camouflage: current issues and new perspectives [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* ,364: 423-427.
- Stevens M , Yule DH , Ruxton GD. 2008b. Dazzle coloration and prey movement [J]. *Proceedings of the Royal Society , Series B* ,275: 2639-2643.
- Stevens M. 2007. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration [J]. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences* ,274: 1457-1464.
- Thayer AH. 1896. The law which underlies protective coloration [J]. *The Auk* ,13: 477-482.
- Thayer GH. 1909. Concealing-colouration in the animal kingdom: an exposition of the laws of disguise through colour and pattern , being a summary of Abbot H Thayer's discoveries [M]. New York: Macmillan.
- Théry M , Casas J. 2002. Visual systems: predator and prey views of spider camouflage [J]. *Nature* ,415(6868) : 133-133.
- Ventura DF , Souza De JM , Devoe RD , *et al.* 1999. UV responses in the retina of the turtle [J]. *Visual Neuroscience* ,16(2) : 191-204.
- Waage JK. 1981. How the zebra got its stripes: biting flies as selective agents in the evolution of zebra colouration [J]. *Journal of the Entomological Society of South Africa* ,44: 351-358.
- Wallace AR. 1889. Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications [M]. London: Macmillan.
- Wertheim AH , Hooge ITC , Krikke K , *et al.* 2006. How important is lateral masking in visual search? [J]. *Experimental Brain Research* , 170: 387-402.
- Wickler W. 1968. *Mimicry* [M]. London: Weidenfeld & Nicolson.
- Wuerger S , Shapley R , Rubin N. 1996. "On the visually perceived direction of motion" by Hans Wallach: 60 years later [J]. *Perception* , 25: 1317-1367.
- Zylinski S , Osorio D , Shohet AJ. 2009. Cuttlefish camouflage: context-dependent body pattern use during motion [J]. *Proceedings of the Royal Society , Series B* ,276: 3963-3969.