

DISSERTATIONES SEMIOTICAE UNIVERSITATIS TARTUENSIS

7

DISSERTATIONES SEMIOTICAE UNIVERSITATIS TARTUENSIS

7

**MIMIKRI KUI KOMMUNIKATSIOONI-  
SEMIOOTILINE FENOMEN**

**TIMO MARAN**



TARTU ÜLIKOOLI  
KIRJASTUS

Tartu Ülikooli semiootika osakond

Väitekirj on suunatud kaitsmisele filosoofiadoktori kraadi saamiseks semiootika ja kulturoloogia erialal 23. mail 2005. aastal Tartu Ülikooli sotsiaalteaduskonna semiootika osakonna nõukogu otsusega.

Oponendid: Toomas Tammaru, dotsent, Ph.D., Tartu Ülikooli Zooloogia ja Hüdrobioloogia Instituut

Peeter Torop, professor, Ph.D., Tartu Ülikooli semiootika osakond

Avalik kaitsmine toimub 28. juunil 2005. aastal kell 14.00 Tartu Ülikooli semiootika osakonnas, Tiigi 78.

ISBN 9949-11-091-2 (trükis)

ISBN 9949-11-092-0 (PDF)

Autoriõigus Timo Maran, 2005

Tartu Ülikooli Kirjastus

[www.tyk.ee](http://www.tyk.ee)

Tellimus nr. 247

*Põhimõtteliselt on semiootika teadus, mis uurib kõike,  
mida saab kasutada valetamiseks.*

Umberto Eco (1976)



# SISUKORD

SISSEJUHATUS .....	9
<b>1. KOMMUNIKATSIOONI TEOREETILINE KIRJELDAMINE .....</b>	<b>15</b>
<b>1.1. Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudelis sisalduvad võimalused.....</b>	<b>16</b>
1.2. Tagasiside tüübid ja kommunikatsiooni ajaline dünaamika.....	21
1.3. Kommunikatsiooni semiootilised dimensioonid ja elemendid .....	25
1.4. Kommunikatsiooni põhjused ja funktsioonid.....	34
1.5. Kommunikatsiooni defineerimine.....	37
<b>2. NIHKEGA KOMMUNIKATSIOONINÄHTUSED .....</b>	<b>43</b>
2.1. Mõõdakommunikatsioon .....	44
2.2. Pettus .....	50
2.3. Jäljendamine.....	57
2.4. Sarnasuse roll nihkega kommunikatsiooninähtustes .....	61
<b>3. BIOKOMMUNIKATSIOONI KIRJELDAMISE LÄHTEKOHAD.....</b>	<b>67</b>
3.1. Funktsioonid ja tähendused biokommunikatsioonis.....	69
3.2. Biokommunikatsioonisüsteemide mitmekesisuse alused .....	73
3.3. Biokommunikatsioon evolutsiooni ja elutegevuse vahel.....	79
3.4. Liigisisene ja liikidevaheline kommunikatsioon .....	83
<b>4. MIMIKRI MÄÄRATLEMINE JA STRUKTUUR.....</b>	<b>89</b>
4.1. Mimikri osalised, omadused ja definitsioonid .....	90
4.2. Struktuursed vaatenurgad mimikrile.....	97
4.3. Wolfgang Wickleri süsteemne mimikrikäsitlus.....	102
<b>5. MIMIKRI TÜÜBID JA TÜPOLOOGIAD .....</b>	<b>106</b>
5.1. Mimikri tüübid .....	106
5.2. Mimikri tüpoloogilistes seostes teiste kohastumustega .....	114
5.3. Mimikri tüpoloogiad .....	119
<b>6. MIMIKRI SEMIOOTILISED ASPEKTID.....</b>	<b>125</b>
6.1. Mimikri semiootiline kirjeldamine .....	125
6.2. Mimikrinähtuste semiootiline tüpologia .....	141
6.3. Vaatleja positsioon mimikrinähtuste kirjeldamisel .....	153

<b>7. MIMIKRI, SEMIOOS JA EVOLUTSIOON.....</b>	<b>158</b>
<b>7.1. Mimikri evolutsioonilised käsitlused ja alternatiivsed         põhjendused .....</b>	<b>159</b>
<b>7.2. Mimikrinähtuste evolutsioon ja semiootiline mõõde.....</b>	<b>164</b>
<b>7.3. Semioosiline kommunikatsioon ja evolutsioon .....</b>	<b>169</b>
<b>KOKKUVÕTE .....</b>	<b>175</b>
<b>KIRJANDUS.....</b>	<b>181</b>
<b>MIMICRY AS A COMMUNICATION SEMIOTIC PHENOMENON .....</b>	<b>202</b>
<b>CURRICULUM VITAE .....</b>	<b>212</b>
<b>CURRICULUM VITAE (IN ENGLISH).....</b>	<b>214</b>
<b>VALITUD ARTIKLID / SELECTED PUBLICATIONS.....</b>	<b>216</b>

## SISSEJUHATUS

Käesoleva uurimuse objektiks on bioloogiline mimikri, kuid mitte tervikuna ja mitte ainult. Mimikriuringute ajaloo üks silmapaistvamaid tundjaid Stanislav Komarék loetleb rohkem kui viit tuhandet mimikrit ja hoiatusvärvust käsitlevat publikatsiooni, mis on ilmunud ajavahemikul 1800–1990 (Komarék 1998). Olulisi monograafiaid mimikri ja sellega vahetult seotud teemade kohta on selle aja jooksul kirjutatud umbes sadakond. Huvi mimikrinähtuste vastu pole kahanenud ka viimase viieteistkümne aasta jooksul, pigem on märgata mimikriuringutes uut tõusu.

Selle praktiliste uuringute, teoreetiliste käsitluste ja diskussioonide müriaadi taustal keskendub käesolev uurimus vaid neile aspektidele, mis on olulised mimikri kui semiootilise ja kommunikatiivse nähtuse mõistmiseks. Kitsamalt analüüsitakse mimikrit liikidevaheliste kommunikatsiooninähtuste kontekstis, kaasates 1960. aastatel kujunenud süsteemset mimikri vaadet ja sellest tulenevaid võimalusi mimikrinähtuste uurimiseks ja liigitamiseks. Semiootika on pikka aega teadvustanud bioloogilise mimikri kui semiootilise probleemi olemasolu, ent vastav huvi on siiani jäänud küllaltki juhuslikuks. Põhjalikumad ülevaated mimikri semiootiliste aspektide kohta puuduvad, mainida võib vaid Thomas A. Sebeoki lähenemist, kes on kirjutanud mimikrist kui ikoonilise näitest looduses (Sebeok 1989: 115–117), ning mõningaid ülevaateid semiootika käsiraamatutes ja entsüklopeedias (Ford 1986: 552–553; Nöth 1990: 163; 2000: 269). Käesolev uurimus püüabki seda tühikut täita.

Oma viimases raamatus kirjutab Komarék, et mimikriuringute ajalugu ise on otsekui metatasandil avalduv mimikrinähtus: „me võime öelda, et looduses esinevate sarnasuste uuringud toovad kaasa teatava „metamimikri”, mis lukustub alati valdavatesse arusaamadesse elusmaailmast ja sobitub visuaalselt nendega” (Komarék 2003: 32).<sup>1</sup> Komaréki tähelepanekut saab mõista negatiivses tähenduses, sest paljudes teoreetilistes käsitlustes on looduses esinevaid petlikke sarnasusi püütud tõesti kasutada argumendina mõne teadusliku teooria või paradigma tõestuseks. Ent säärast tõdemust võib näha ka positiivses valguses viitena mimikrile kui nähtustele, mis tänu oma mitmekesisusele ja eriskummalistele vormidele on ikka ja jälle inimesi hämmastanud ning pannud neid otsima looduses avalduvate sarnasuste põhjuseid. Kui ma kirjutan, et käesolev uurimus ei tegele mitte ainult mimikriga, peangi ma silmas seda, et mimikrinähtused on paradoksaalsed, mitmekesised, silmatorkavad, vaimustavad ja kummalised ning et nad suudavad pakkuda mõtlemisainet ja esitada väljakutse igale elusloodusega tegelevale paradigmale. Käesolevas uurimuses on teoreetiliseks paradig-

---

<sup>1</sup> „[...] we can say that the study of similarities in nature carries out a sort of “metamimicry”, it always latches on to the prevalent explanation of the living world and it optically merges with it.”

maks, millest lähtudes mimikrit kirjeldatakse, valitud biosemiootika ning see suhe osutub kahepoolset kasulikuks, pakkudes ühtaegu värske vaatenurga mimikrinähtuste uurimiseks ja ebahariliku analüüsiobjekti tõttu võimaluse enese-refleksiooniks märgiteadusele.

Biosemiootiline lähenemine toob näiteks kaasa kommunikatsioonis osalejate maailmade kirjeldamise ja küsimuse inimvaatleja positsioonist mimikrisarnasuste suhtes, aga ka oma-võõra suhete teema, mis avaldub nii liikidevahelises kommunikatsioonis kui erinevate tähenduslike üksuste äratundmises vastuvõtja poolt. Samuti ilmneb, et mimikrinähtuste kaks põhikategooriat, mimikri ja mimees, nagu ka käeolevas uurimuses eristatud abstraktne mimikri, on semiootikast lähtudes määratletavad tähenduslike üksuste paiknemise alusel vastuvõtja maailmas. Uurimuse põhieesmärgiks võibki pidada mimikrinähtustes osalevate märgiprotsesside kirjeldamist viisil, mis ühtaegu arvestaks eluslooduses toimivate biokommunikatsiooniprotsesside mitmekesisust ja iseärasusi ning oleks kooskõlas loodusteaduslike uurimustega nende kohta, kuid pakuks samas formaliseeritud kirjelduse mimikrist kui märgistruktuurist semiootika jaoks, mida oleks võimalik edasi arendada teoreetilise kontseptsioonina ja rakendada ka inimestevahelise kommunikatsiooni uurimisel.

Väheste eranditega on olulisemate mimikriuurimuste autoriteks olnud seni kutselised bioloogid, millest tuleneb traditsiooniline lähenemine mimikri teemale ühes harjumuspärase keele ja stampseostega. Käesolev uurimus kaasab mimikri kirjeldamisele lisaks semiootikale kommunikatsiooniteooriat, klassikalist etoloogiat ja biokommunikatsiooni uuringuid, vähemal määral psühholoogiat ja loomapsühholoogiat, aga ka käitumisökoloogia ja teiste tänapäevaste neodarvinistlike bioloogia koolkondade vaateid, niivõrd kui see mõistlik tundub. Interdistsiplinaarne lähenemine on valitud, arvestades biosemiootika tänast positsiooni teadusmaastikul. Noore paradigma jaoks oleks üks suuremaid ohte oma kitsasse vaateviisi sulgumine. Mõttevahetustest ja avatud dialoogist teiste teadusharudega on aga palju õppida, sest biosemiootika ning kitsamalt mimikrinähtuste suhtes relevantseid uuringuid on tehtud kõigi eespool nimetatud suundade raames. Üllatavalt sageli kohtab eri teadusharudes terminoloogilistele ja teoreetilistele erinevustele vaatamata sarnaseid tõdemusi.

Interdistsiplinaarne vaatenurk tingib osalt ka käesolevas töös kasutatud väljenduslaadi. Uurimusse kaasatakse mitmeid semiootika ja loodusteaduste aluskäsitlusi, nagu näiteks Morrise semioosi dimensioonide eristus, Jakobsoni keelefunktsioonide skeem või Odumi ökoloogiliste suhete loend, mille esitamine kitsalt distsiplinaarse töö piires ilmselt poleks põhjendatud. Ka olen püüdnud kirjutada viisil, et eri paradigmade vahelised keelebarjäärid võimalikku lugejat väga kammitsema ei hakkaks.

Käesolevas uurimuses põimub mitu erinevat mõttesuunda, mis mõnes peatükis sõnaselgemalt esile tooduna, mõnes varjatumaks jäädes kirjutatut organiseerivad. Neist esimese teemana võiks nimetada kommunikatsiooni ja semioosi mõistete omavahelisi seoseid, mis laieneb küsimuseks kommunikatsiooniteooria

ja semiootika suhetest. Nende mõistete vahelisi suhteid on semiootikas määratletud mitmeti, ühe seostamisvõimaluse pakub näiteks Roman Jakobsoni kommunikatsioonimudel, mis eristab kommunikatsioonilises olukorras avalduvaid semioosilisi keelefunktsioone. Samas lähtub Jakobsoni käsitlus verbaalsest kommunikatsioonist, mistõttu selle kasutusvõimalused biosemiootikas, eriti liikidevahelise kommunikatsiooni kirjeldamisel on piiratud. Käesolev uurimus pakub tasakaalustavat lähenemist, väites, et mitte ainult verbaalne ja inimkommunikatsioon, vaid enamik kommunikatsioonist on tähenduslikke tasandeid sisaldav ja seega semiootiline. Teadete formuleerimise ja edastamise ning loomade või inimeste kokkupuudete kirjeldamiseks tuleks aga semioosi kontseptsioonile siiski eelistada kommunikatsiooni. Kommunikatsiooni kontseptsiooni kaasamine on käesoleva uurimuse jaoks hädavajalik, kuna võimaldab vaadelda mimikrinähtusi kui erinevate elusolendite teatavatüübilist kohtumist reaalses keskkonnas ühes selle võimalike tagajärgedega — perspektiiv, mis nüüdisaegses bioloogias on teenimatult tahaplaanile jäänud. Heuristilistel põhjustel on uurimuse alguspunktiks võetud Claude E. Shannoni ja Warren Weaveri kommunikatsioonimudel, mis tänu sellele osaks saanud diskussioonidele ja paljudele edasiarendustele annab hea stardipositsiooni eluslooduses toimuvate kommunikatsiooniprotsesside kirjeldamiseks.

Semioosi ja kommunikatsiooni suhtega seondub vahetult küsimus kommunikatsioonis osalejate aktiivsustest. See teema avaldub käesoleva uurimuse erinevates peatükkides mitmel viisil, näiteks saatja aktiivsuse vaatlemisena, mis on üheks võimalikuks kriteeriumiks kommunikatsiooni defineerimisel, või vastuvõtja interpretatsioonivõime rõhutamisena kommunikatsiooninähtuste kirjeldamisel. Biokommunikatsiooni käsitlevas peatükis vaadeldakse elusolendi kui indiviidi aktiivsuse ja evolutsiooniliste protsesside suhet kommunikatsioonisüsteemide vormumisel, mimikri teemaga seoses tuleb vaatluse alla elusolendite kehavormides kinnistunud kohastumuste suhe mimikrinähtustes osalejate erinevate võimalustega aktiivseks tegutsemiseks.

Mimikri vaatlemine kommunikatsioonisemiootilise nähtusena eeldab ka biokommunikatsiooni süsteemide iseärasuste kaardistamist. Käsitlemist vajavad väljendus- ja meeleelundite ning signaalitüüpide liigispetsiifiline mitmekesisus, samuti kommunikatsiooni tingimuste mitmekesisus, nagu erinevad kommunikatsioonikanalid, keskkonnast tingitud müra ja häired, segavad signaalid ja pealtkuulamine, millega nii biokommunikatsioonisüsteemid oma evolutsioonilises arengus kui ka elusolendid individidena arvestama peavad. Eri biokommunikatsioonisüsteemide iseärasused seonduvad otseselt semiootilise küsimusega vaatleja positsioonist, st. uuritavate mimikrinähtuste paiknemisest inimvaatleja maailma suhtes. Mimikrinähtuste kirjeldamine oleneb nii petlike sarnasuste tajutavusest inimesest loodusuurija meeleelundite jaoks kui ka tema eelarvamustest ja teaduslikest tõekspidamistest. Inimese maailmast osaliselt või täielikult väljapoole jäävaid sarnasusi, mis võivad olla petlikud teistele elusolenditele, on loodusuurijal kerge vääriti mõista.

Omaette peatüki, mis korrastab terminoloogiat ja mõttestruktuure, moodustab otsekommunikatsiooni ja mimikriiga seonduvate nähtuste, nagu jäljendamise, möödakommunikatsiooni ja pettuse analüüs, mille käigus asetatakse mimikriteooria konteksti ka sarnasuse ja ikoonilisuse mõisted. Jäljendamise, möödakommunikatsiooni ja pettuse käsitlemise põhjuseks käesolevas uurimuses on nende mõistete sagedane ja paiguti ebakorrektna kasutamine mimikrist kirjutatud publikatsioonides, samas annab see teema hea võimaluse analüüsida eri kommunikatsioonivormide sarnasusi ja erinevusi teistel loomadel, võrreldes inimesega. Nimetatud nähtustele viitamiseks kasutatakse käesolevas uurimuses üldmõistet nihkega kommunikatsioon, mida mõistetakse avaralt kui kommunikatsiooni, mille käigus toimub edastatava teate või tähenduse nihe sarnasuse alusel. Nihkega kommunikatsiooninähtusi määratletakse otsekommunikatsiooni suhtes kui selle teatud modifikatsioone.

Mimikri analüüsi aluseks on käesolevas töös võetud Wolfgang Wickleri poolt 1960. aastatel pakutud süsteemne mimikrikäsitlus ja selle hilisemad edasiarendused (Wickler 1965; 1968; Vane-Wright 1976; Pasteur 1982). Süsteemne käsitlus annab hea lähtekoha erinevate kommunikatsiooniprotsesside analüüsiks mimikrinähtuste raames. Samas võimaldab see mimikri fenomeni seostada seliste semiootika teoreetiliste alustega nagu Charles S. Peirce'i märgikontseptsioon ja Charles Morris'e käsitlus semioosi dimensioonidest. Jakob von Uexküll'i maailma mudeli ja funktsiooniringi ning Thomas A. Sebeeki zoosemiootilise platvormi kõrval on nende Ameerika pragmatistliku semiootika esindajate tööd käesoleva uurimuse põhilisteks lähtealusteks. Wickleri mimikrisüsteemi ja Peirce'i märgitriaadi seostamise kaudu püütakse määratleda mimikrit kui kommunikatsioonisemiootilist nähtust ning kirjeldada saatjate (mimeedi, modelli) ja vastuvõtja rolle selles, samuti defineerida erinevaid mimikritüüpe, lähtudes vastuvõtja osalusest mimeetilistes märgiprotsessides.

Eraldi osa käesolevas uurimuses moodustab ülevaade traditsioonilistest mimikritüüpide käsitlustest ja eri autorite poolt välja pakutud tüpoloogiate analüüs. Selle peatüki peamiseks eesmärgiks on praktilise uurimismaterjali koondamine ja mimikrinähtuste erinevate esinemisvõimaluste kirjeldamine. Reaalseid mimikrijuhtumeid kirjeldamata jääks uurimus vaid looduskaueks teoreetiliseks mõtiskluseks. Erinevate tüpoloogiate kirjeldamine annab küllaltki täieliku ülevaate selles vallas tehtud katsetustest, võimaldades samas mimikrinähtuste organiseerimispõhimõtete vaatlemist ning seoste selgitamist mimikri ja teiste sarnaste kohastumuste vahel. Ülevaade kirjanduses avaldatud tüpoloogiatest annab ka võrdlusematerjali ja lähtekoha mimikri kui kommunikatsioonistruktuuri omadustel põhineva tüpologia väljatöötamiseks. Selle koostamisel püütakse vältida nüüdisaegses bioloogias levinud mimikritüüpide liigitamist petlike sarnasuste evolutsioonilise „kasu-kahtu” alusel mimikrisüsteemis osalejatele.

Uurimuse võtab kokku mimikri kui kommunikatsiooninähtuse arenguloogika analüüs ning selle positsioneerimine nüüdisaegses bioloogias levinud evolut-

sioonikäsitluste taustal. Klassikalise kommunikatsioonimudeli ja mimikrisüsteemi käsitluse liitmine võimaldab näidata, kuidas mimikrinähtuste omadused tulenevad mimikrisüsteemi enda dünaamikast, vastuvõtja aktiivsusest interpreteerijana ning selle käitumuslikest ja kommunikatsioonilistest tagajärgedest eri tüüpi tagasisidemehhanismide kaudu. Laiendades seda põhimõtet semiootilise valiku kontseptsiooni all ka teistele biokommunikatsiooni tüüpidele, püütakse näidata, kuidas saab elusolendite märgiline tajumõjutada kommunikatsiooni kaudu eluslooduse arengut.

Ehkki evolutsiooniteoreetilised järeldused pole käesoleva uurimuse keskseks küsimuseks, on need mimikrinähtuste biosemiootilisest analüüsist orgaaniliselt tuletatavad. Tahaksin siinkohal juhtida tähelepanu semiootilise valiku hüpoteesi sügavamale tähendusele, mille põhjuseks on ajaloolised seosed ühiskondlike, majanduslike ja kultuuriliste tegurite ning arusaamade vahel looduse arengu- loost ja toimimisest. Stephen J. Gould on näidanud, kuidas käsitlused eluslooduse ülesehitusest ja evolutsioonist võivad vastata kultuuri ja ajastu üldisele intellektuaalsele kliimale, kandes endas varjatuna religioosseid veendumusi (Gould 2002: 260–281). Ühiskonnateooriate ja sotsiaalsete suhete mõju looduse kirjeldamisele on samuti palju käsitletud teema (nt. Simmons 1993). Analüüsides tänases bioloogias levinud vaateid, mis kirjeldavad mimikrikohastumusi eelkõige nende adaptiivväärtuse seisukohalt ning rõhutavad evolutsioonilist suunda kohastumuste efektiivsuse või „kasu” maksimiseerimisele, on seosed tänapäevase ühiskonna majanduse- ja konkurentsikesksusega küllaltki ilmsed.

Käesolev uurimus püüab oma lähtealustes seevastu enam arvestada eesti kultuuri ajaloolise loodustunnetusega, mis väljendub eeskätt arusaamas looduskeskkonna ja selles tegutsevate olendite subjektsusest ja elususest. See teadlikult valitud positsioon seostub mu akadeemilise ettevalmistusega, mis liidab endas loodusteaduslikku ja humanitaarset osa, ning aastatepikkuse teadusliku huviga eesti kultuuri ja kohaliku looduskeskkonna suhete vastu. Uurimust läbib mõistmine, et elusolenditel on nende maailma antuse piires voli kommunikatsiooniolukordi vabalt tõlgendada ning et sellest tulenevalt pole kokkupuuted elusolendite vahel kausaalselt ette määratud. Interpretatsioonivabaduses sisaldub aga potentsiaal biokommunikatsioonisüsteemide arenguks.

Ka valik kirjutada käesolev töö eesti keeles on teadlik otsus, mis ühelt poolt viitab uurimuse vaatenurga seosele kohaliku kultuuriga, teisalt aga arvestab vajadust arendada eestikeelset semiootikaalast terminoloogiat ja teaduslikku diskussiooni. Antropoloogiaprofessor Myrdene Anderson rõhutas ühes Tartu Ülikooli semiootikaosakonnas peetud vestluses, et tema arvates peaks inimene oma olulisemate teadustööde originaalid kirjutama selles keeles, milles ta mõtleb. Ehkki eesti keeles kirjutatud teadustöö pole rahvusvahelisel tasandil sedavõrd kättesaadav, usun, et vastav otsus on tulnud kasuks uurimuse sisulisele kvaliteedile. Mitmed uurimuses kasutatud arutlused ja lähenemised olen ma ingliskeelsete artiklitena juba avaldanud (vt. ilmumisandmeid töö lõpus).

Käesoleva uurimuse valmimisele on kaasa aidanud mitmed inimesed ja institutsioonid. Tahaksin siinkohal esmalt tänada Kalevi Kulli kauaaegse juhendamise ning viljakate mõttevahetuste ja kontaktide eest. Tema aastatepikkune tegevus biosemiootika arendamisel on selle dissertatsiooni kaitsmise Tartu Ülikoolis võimalikuks teinud. Samuti olen tänulik Peeter Toropile, Silvi Saluperele ja kõigile teistele Tartu Ülikooli semiootika osakonna töötajatele, kes heade nõuannetega kaasa aitasid. Tänan oma kauaaegseid kolleege ja sõpru Elin Sütistet ja Kadri Tüüri, kes olid töö valmimisel mitmeti abiks; samuti oma vanemaid, kes on mu õpingutesse mõistvalt suhtunud. Kirja- ja mõttevahetuse kaudu, soovitud teaduskirjanduse osas ning muudel viisidel aitasid selle uurimuse erinevate osade valmimisele kaasa Myrdene Anderson, Diego Gambetta, Karel Kleisner, Carlo Kopp, Dario Martinelli, Virve Sarapik, Renata Sõukand, Eero Tarasti, Aleksei Turovski, Ester Võsu ja Wolfgang Wickler. Uurimistööd on finantsiliselt toetanud Tartu Ülikooli semiootika osakond, sihtasutus Archimedes ja Eesti Kultuurkapital.

## 1. KOMMUNIKATSIOONI TEOREETILINE KIRJELDAMINE

Mimikrinähtused varieeruvad paljudes aspektides, nagu näiteks mimikris osalejate kuuluvus, kasutatavad tajuorganid ja kommunikatsioonikanalid, edastatavate teadete tähendused, jäljenduse funktsioonid jms. Mitmekesiste mimikrinähtuste ühisosaks võib aga pidada teatud kindlate omadustega kommunikatsiooni toimumist erinevate elusolendite vahel. Lisaks sellele eeldab pettusliku kommunikatsiooni toimumine mimikrinähtustes alati ka tõepärase kommunikatsiooni olemasolu või selle esinemise võimalikkust eluslooduses. Ökoloogilistes suhetes, kus elusolendid edastavad aktiivselt pettuslikke signaale, näiteks olukorras, kus ööliblikas saadab ultraheliimpulsse, et takistada nahkhiirel liblika täpse asukoha määramist, on mimikri kommunikatsioonilisust lihtne märgata. Juhtudel aga, kus mimikrina toimivad elusolendi kehavormid või värvused, mis keskkonnale või mõnele teisele elusolendile sarnanedes kiskja segadusse ajavad, võib nende tunnuste kommunikatiivsus jääda esmapilgul varjatuks. Ometigi leiab mõlemal juhul aset kahe elusolendi (antud juhul kiskja ja saaklooma) vaheline kokkupuude, mille käigus saadetakse konkreetse elusolendi poolt valikuliselt mingit informatsiooni teatud omadustega keskkonna kaudu ning see võetakse vastu ja tõlgendatakse teise elusolendi poolt teatud kindlal ajahetkel, st. toimub kommunikatsioon.

Käesoleva uurimuse autori arvates on just kommunikatsioon võtmemõisteks, mis lubab bioloogilist mimikrit semiootikateaduse raames tulemuslikult kirjeldada ja avab selle nähtuse mitmeid aspekte, mida loodusteaduslikud mimikrikäsitlused ei suuda piisavalt selgitada. Loodusteaduste ajaloo saab eristada kahte lähenemisviisi bioloogiliste mimikrinähtuste uurimiseks. Kumbki neist ajaloolistest traditsioonidest on andnud mitmekesiseid tulemusi erinevate autorite käsitlustes. Peamiselt anglo-ameerika kultuuriruumis levinud darvinistlik põhjendus näeb mimikrit loodusliku valiku tagajärjel tekkinud kohastumusena, mis suurendab petliku sarnasuse kandja edukust evolutsioonis. Seoses geneetika ja molekulaarbioloogia arenguga on sellest traditsioonist lähtuvalt tähelepanu pööratud ka mimikrinähtusi võimaldavatele geneetilistele mehhanismidele. Evolutsiooniliste käsitluste kõrval on Mandri-Euroopas levinud suund, mis põhjendab mimikrinähtusi ja teisi sarnasusi seaduspärasustega looduses esinevate kehavormide ja mustrite ülesehituses. See suund keskendub sageli ka vormide kujunemise reeglite uurimisele organismi ontogeneesis.

Kommunikatsiooni mõiste lubab tähelepanu pöörata mimikrinähtuste aspektidele, mis klassikaliselt kuuluvad semiootika huvifääri. Olgu siinkohal nimetatud edastatavate signaalide tähenduste ja interpretatsiooniga seotud küsimused, keskkonna kui kommunikatsiooniakti konteksti roll või ka mimikrinähtustega seotud funktsioonid võrrelduna kommunikatsiooni funktsioonidega otseses kommunikatsioonis. Teisalt võimaldab mimikri kui ebaharilik uurimis-

objekt avardada arusaamist kommunikatsiooni toimumisest eluslooduses ning arendada biokommunikatsiooni kirjeldamiseks sobilikku teooriat. Näiteks lubab kommunikatsiooni mõistest lähtumine mimikrinähtuste uurimisel tõlgendada evolutsiooni käigus elusorganismide tunnusteks kinnistunud petlikke sarnasusi kommunikatsiooniaktide väljenduste või tulemustena metatasandil. Säärasel loodusele suuremat kommunikatiivsust ja semioosilisust omistaval lähenemisel võib olla olulisi evolutsiooniteoreetilisi väljundeid. Märkiprotsesse tähistav semiootika põhimõiste — semioos — on liiga avar, et sellest käesolevas uurimuses lähtuda. Semioos hõlmab igasugust märgilist aktiivsust, mis leiab aset nii elusa kui elutu maailma nähtuste suhtes.<sup>2</sup> Samas ei tähenda see valik semioosi rolli eitamist kommunikatsioonis, semiootiline dimensioon lõikub kommunikatsiooniakti eelkõige punktis, kus elusolend interpreteerib teise elusolendi tunnust või tema poolt edastatud signaali, ning paljudel juhtudel ka teate formuleerimisel seda edastava elusolendi poolt.

Esimeses peatükis antakse ülevaade võimalustest kommunikatsiooniakte teoreetiliselt kirjeldada, rakendades selleks nii kommunikatsiooniteoorias kui ka semiootikas levinud käsitlusi. Ülevaade ei taotle olla sissejuhatus vastavatesse ainevaldadesse, vaid on pigem koostatud eemärgiga kirjeldada konkreetseid metodoloogilisi aluseid, millest käesolevas uurimuses mimikrinähtuste käsitlemisel lähtutakse. Sellest lähteülesandest tulenevalt jaguneb peatükk mitmeks alajaotuseks: kommunikatsiooniakti formaalne kirjeldustasand, kommunikatsiooniakti dünaamikat ja tagasisidet puudutav osa, semioos ja tähendusprotsessid kommunikatsiooniaktis ning kommunikatsiooni erinevad funktsioonid. Lähtudes mimikrinähtuste iseärasustest liikidevahelise kommunikatsiooni nähtuse erijuhuna, osutus vajalikuks ka kommunikatsiooni ümberdefineerimine viisil, mis võimaldaks mimikri kaasamist.

### **1.1. Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudel sisalduvad võimalused**

Järgnevate arutluste alguspunktiks on valitud klassikalised kommunikatsiooni käsitlused, eelkõige Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudel. Mimikrinähtuste kirjeldamisel on otstarbekaks tähelepanu pöörata kahele osalisele ja nende vahel toimuvale konkreetsele kommunikatsiooniaktile, kuid samas arvestada ka eri tüüpi kommunikatsiooninähtuste esinemisega eluslooduses. Shannon-Weaveri klassikaline ja palju diskussioone esile kutsunud kommunikatsioonikäsitlus annab hea lähtekoha mimikrinähtuste sarnasuste ja erinevuste kirjeldami-

---

<sup>2</sup> Selle väite eelduseks on semioosi mõiste kasutamine klassikalises tähenduses. Käesolevas uurimuses mõistetakse semioosi kui märgiprotsessi: „*Semiosis. A sign-process, that is, a process in which something is a sign to some organism*” (Morris 1971b: 366). Morris määratlus lähtub otseselt Charles S. Peirce'i märgikontseptsioonist: „[...] by *“semiosis” I mean [...] an action, or influence, which is, or involves, a coöperation of three subjects, such as a sign, its object, and its interpretant*” (CP 5.484).

seks otsekommunikatsiooniga (*direct, straight communication*) ning mimikri-nähtuste käsitlemiseks biokommunikatsiooni teatava erijuhuna.

Kommunikatsioon kui kahe osalise kokkupuutel toimuv informatsiooniva-hetus tõusis teaduse erilisse huvisfääri 1940. aastatel. Mõningaid uuringuid oli selles vallas tehtud ka varem, näiteks Harold D. Lasswelli tööd, mis keskendu-sid kommunikatsiooni rollile propagandas ja ajakirjanduses. Mitmed autorid peavad tema 1927. aastal ilmunud raamatut „*Propaganda Technique in the World War*” massikommunikatsiooniteooria alguseks (Mattelart, Mattelart 1998: 25). Samuti on Lasswelli poolt formuleeritud kommunikatsiooni olemust väljendav küsimus: „Kes ütleb kellele mida millises kanalis ja mis tulemuse-ga?” („*Who says what in which channel to whom with what effect?*”) tänaseni laialdaselt tsiteeritud (nt. McQuail 1994: 50).<sup>3</sup>

Üldise tuntuse saavutasid kommunikatsiooniuuringud aga eelkõige seoses küberneetika ja informatsiooniteooria arenguga ning peamiselt tänu Claude E. Shannoni panusele. Shannoni ja Warren Weaveri murranguline töö „*The Mathematical Theory of Communication*” (1963) kirjutati rakenduslike uurin-gute raames, mille eesmärgiks oli informatsiooni edasikande parandamine tele-graafi- ja telefonisides. Shannon esitas oma uuringus põhimõtted, mis võimal-dasid kommunikatsioonis edastatavat informatsioonihulka matemaatiliselt kirjeldada, määratles sidekanalite maksimaalse võime informatsiooni edasi kanda ja pakkus kriteeriumid koodide loomiseks, mis vähendaksid müra-st tule-nevaid häireid kommunikatsioonis. Weaver lisas teooriale mitmeid üldistavaid tähelepanekuid, mis võimaldasid selle kasutamist ka mujal kui sidetehnoloogias. Esimeste kommunikatsioonikäsitletluste otsene seos telekommunikat-sioonitööstusega (Shannoni tööandjaks oli Ameerika telegraafikompanii Bell) mõjutas kogu tollase kommunikatsiooniteooria arengut, suunates tähelepanu eelkõige telekommunikatsioonisüsteemide praktilise loomise käigus kerkivatele küsimustele, nagu optimaalsus, võimalikud häired ja nende vältimine.

Kommunikatsioon oli Shannoni jaoks eelkõige tehniline nähtus, mille või-malusi sai kirjeldada ja probleeme lahendada matemaatiliste vahendite abil. Kommunikatsiooni põhiküsimuseks oli „ühes punktis valitud teate kas täpne või ligikaudne taasloomine teises punktis” (Shannon 1948: 379).<sup>4</sup> Shannon rajas oma teooria seisukohale, et iga informatsiooniallika poolt teele saadetud teade on võrdse väärtusega. Edastatavate teadete omaduste kohta pole sidevõrgu kui

---

<sup>3</sup> Kõrvuti Lasswelli teostega avaldasid massikommunikatsiooniteooria tekkele olulist mõju ka teised sotsiaalteaduste raames tehtud uuringud, näiteks Charles H. Cooley, Paul F. Lazarsfeldi, Robert K. Mertoni jt. tööd (vt. Mattelart, Mattelart 1998: 25–42; Wartella, Middlestadt 1991). Et massikommunikatsiooniteooria keskendub peamiselt kommunikatsioonile inimühiskonnas ja meedia rollile selles, ei käsitleta käesolevas uurimuses seda suunda põhjalikumalt.

<sup>4</sup> „[...] *reproducing at one point either exactly or approximately a message selected at another point.*”

kommunikatsioonisüsteemi loomise hetkel lihtsalt veel midagi teada ja seetõttu ei saa ka neid konstrueerimisel arvesse võtta. Shannon kirjutas, et tema teooria ei käsitle edastavate signaalide mõistmist või mittemõistmist kommunikatsioonis osalevate inimeste poolt:

*Tihti on teadatel sõnum; see tähendab, et nad viitavad teatud füüsilistele või kontseptuaalsetele suurustele või on vastavuses nendest lähtuvalt. Need kommunikatsiooni semantilised aspektid on projekteerimise seisukohalt ebaolulised.* (Shannon 1948: 379).<sup>5</sup>

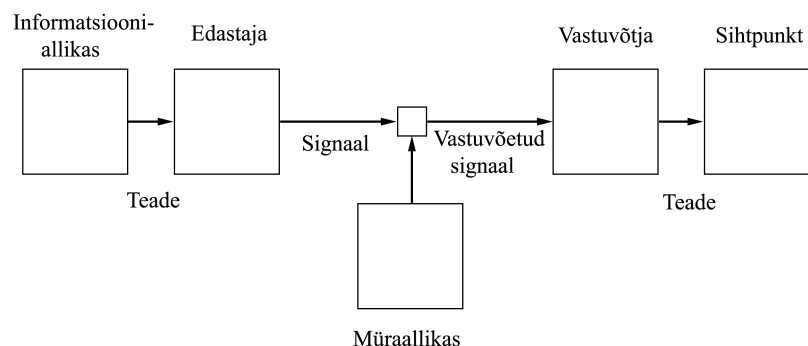
Seega kirjeldab Shannoni kommunikatsioonikäsitlus süsteemivälise päritoluga informatsiooni liikumist ja muundumisi süsteemis. Teooriale 1949. aastal kirjutatud sissejuhatavas osas puudutas Warren Weaver ka kommunikatsiooni semantilisi aspekte (edastatavate sümbolite seos tähendusega) ja kommunikatsiooni tõhususe küsimust (milline on vastuvõetud teadete mõju) ning selle seost tehniliste probleemidega (Weaver 1963). Sellest hoolimata on Shannon-Weaveri teooria tuntud kui edasikandeline (*transmissional, transportation*), vastandina näiteks Marshall McLuhani hilisemale transformatsioonilisele lähenemisele, mis pöörab tähelepanu teate ja konteksti seostele ning tähenduse tekkele kommunikatsiooni käigus (Cavell 1999: 348–349).<sup>6</sup>

Kui Shannoni kommunikatsioonikäsitluse matemaatilised lähtekohad osutusid revolutsioonilisteks informatsiooniteooria ja andmeside vallas ning on aktuaalsed veel tänapäevalgi (vt. Verdú 1998), siis tema poolt pakutud kommunikatsiooniskeem (tuntud Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudelina, vt. joonis 1) on leidnud erinevates modifikatsioonides laialdast kasutamist ka väljaspool autorite endi tegevusala. Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudel koosneb järgmistest komponentidest: informatsiooni allikas (*source*), mis tekitab teate või teadete jada (*message*) kommunikatsiooni lõpp-punkti saatmiseks; edastaja (*transmitter*), mis teisendab teate, luues sidekanalis edastamiseks sobiva signaali (*signal*); kanal (*channel*), mis on signaali saatmiseks kasutatav keskkond; müra (*noise*), mis häirib signaali saatmist keskkonnas; vastuvõtja (*receiver*), mis taasloob signalist teate; ning sihtpunkt (*destination*), milleks on isik või asi, kellele teade on mõeldud (Shannon 1948: 380).

---

<sup>5</sup> „Frequently the messages have meaning; that is they refer to or are correlated according to some system with certain physical or conceptual entities. These semantic aspects of communication are irrelevant to the engineering problem.”

<sup>6</sup> Kaudselt oli Shannoni ja Weaveri käsitluse kujunemine seotud sõjajärgse teaduse üldise atmosfääri ja samaaegsete uuringutega teistes teadusharudes (vt. Rogers, Valente 1993; François 1999). Kommunikatsiooniteooriaga paralleelselt arenesid nii kübernetika (Wiener 1965) kui üldine süsteemiteooria (Bertalanffy 1968). Shannoni ja Weaveri käsitluse filosoofiliseks taustaks võib pidada objektivistlikku lähenemist, mis näeb võimalust keeles üheselt väljendada reaalse maailma objekte ja sündmusi.



**Joonis 1.** Shannoni üldise kommunikatsioonisüsteemi skemaatiline diagramm (Shannon 1948: 380 järgi).

Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudeli tuumaks on kahe vastassuunalise transformatsiooniprotsessi esinemine kommunikatsiooniaktis — teate kodeerimine signaaliks saatja poolt ning selle pöördprotsessina signaali dekodeerimine teateks signaali vastuvõtja poolt. Vahepeelses staadiumis on informatsioon aga avatud signaali edastamiseks kasutatava keskkonna omadustele, sh. keskkonnas esinevale mürale, mis mõjutab paratamatult seda, kuidas signaal vastuvõtjani jõuab. Keskkonna mõju edastatavatele signaalidele on oluline ja sellega arvestatakse nii kujundatud (tehniliselt loodud) kui ka kujunenud (tagasiside tõttu optimeerunud) kommunikatsiooniprotsessides.

Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudeli praktiliseks illustratsiooniks sobib olukord, kus kaks laeva suhtlevad tormis morsesignaalide vahendusel. Esimese laeva kapten (informatsiooni allikas) annab radistile (edastaja) suusõnalise teate, kes kodeerib selle morsekoodiks (signaal). Seejärel saadetakse kodeeritud teade läbi tormi (müra allikas) raadiolainete või valgusimpulssidena (kanal) teisele laevale, kus radist (vastuvõtja) vastuvõetud morsekoodi tavakeelde dekodeerib ning selle valveohvitserile (sihtpunkt) edastab. Analoogseid näiteid võib hulgaliselt leida ka eluslooduses toimuvast kommunikatsioonist. Nii kodeeritakse emase tammekedriku (informatsiooni allikas) valmisolek paaritumiseks (teade) spetsiaalsete lõhnanäarmete poolt (edastaja) liigispetsiifilisteks lõhnaaineteks — feromoonideks (signaal), mis läbi õhu kandudes (kanal) on avatud temperatuuri kõikumistele, sademetele ja teistele lõhnadele (müra). Kui feromoonimolekulid puutuvad isase liblika harjaselisi tundlaid (vastuvõtja), dekodeeritakse see putuka närvisüsteemis teateks, millest lähtudes saab isane tammekedrik (sihtpunkt) teha käitumusliku otsuse edasise lennusuuna kohta.

Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudel leidis tänu oma lihtsusele ja üldistatusele laialdast kasutamist nii reaals- kui sotsiaalteadustes. Kommunikat-

sioonimudeli rakendamisel erinevates teadusharudes ilmnes aga, et lihtne ja lineaarne kommunikatsioonikäsitus on toonud endaga kaasa ka mitmeid probleeme. Tulenevalt praktilistest vajadustest erinevates uurimissuundades heideti Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudelile ette võimaluste puudumist semantilise dimensiooni ning signaali saatja ja vastuvõtja vahelise ühisosa kirjeldamiseks. Ka peeti Shannoni ja Weaveri lähenemise nõrkusteks kommunikatsiooni ühesuunalisust, kommunikatsioonis osalejate jagunemist rangelt signaali saatjaks ja vastuvõtjaks ja sellega kaasnevat saatjapoolset kontrolli kommunikatsiooniakti üle. Eriti sotsiaalteadustes töid nimetatud aspektid kaasa mitmekülge kriitika Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudelile ning alternatiivsete kommunikatsioonikäsitluste tekke, teisalt aga ka kontseptsiooni edasiarendamise ja täiustamise (nt. Schramm 1954; Berlo 1960; Cherry 1966; Sola Pool jt. 1973; Hanneman, McEwen 1975; Dance, Larson 1976).

Semiootikast lähtudes võib Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudeli lineaarsust ja transmissioonilisust kirjeldada kui keskendumist peamiselt teadete süntaktiliste omaduste edasikandumisele kommunikatsioonis ja pragmaatilisele aspektile, niivõrd kui kasutatav kommunikatsioonikanal ja müra väljendavad konkreetse kommunikatiivse olukorra iseärasusi. Shannon-Weaveri mudel ei keskendu aga protsessidele, mille läbi tähendus kommunikatsiooni käigus muutub või tekib. Seda mõtet on väljendatud näiteks järgmises sõnastuses:

*Shannon-Weaveri mudelis edastatud signaalid ei sisalda tähenduslikku, inimesepärast tähendust. [...] Kui süntaks (lihtsalt sõnade järjekord või muud andmed) kandub saatjalt vastuvõtjani samasugusena, on kommunikatsioon toimunud, hoolimata sellest kui erinevad võivad olla [...] kommunikatsioonis osalejate mõtted.* (Bowman, Targowski 1987: 24).<sup>7</sup>

Transmissioonilise kommunikatsioonikäsitluse potentsiaal semiootika jaoks seisneb eelkõige keskendumises konkreetsele kirjeldusraamile, mis hõlmab kommunikatsiooni kahe osalise vahel. Seejuures tuleb aga lahendada küsimus, kuidas laiendada kontseptsiooni nii, et see võimaldaks efektiivselt tähelepanu pöörata ka märgiprotsesside neile aspektidele, mida Shannon-Weaveri klassikalise kommunikatsioonimudeli abil kirjeldada ei saa. Kindlasti tuleks kaasata semantiline mõõde, et kirjeldada tähendusi, mida teade saatja ja vastuvõtja jaoks omab. Samuti on semiootika jaoks oluliseks küsimuseks tähenduste seosed kontekstiga, kusjuures kontekstina mõistetakse ühtaegu nii konkreetset kommunikatsioonilist olukorda kui kindlale teatele eelnenud ja järgnevaid teateid ühes nende tähendustega.

---

<sup>7</sup> „the signals transmitted in the Shannon and Weaver model contain no significant, human meaning. [...] If the syntax (simply the order of words or other data) remains the same from the sender to the receiver, communication has taken place regardless of how different the ideas [...] may be in the minds of the communicators.”

## 1.2. Tagasiside tüübid ja kommunikatsiooni ajaline dünaamika

Üheks puuduseks, mida Shannon-Weaveri kommunikatsioonikäsitlusele on ette heidetud, on kommunikatsioonimudeli lineaarsus ja ühesuunalisus. Levinud võimaluseks mudeli seda kitsaskohta vähendada on tagasiside (*feedback*) lisamine vastuvõtjalt saatjale. Tagasiside mõiste ilmumine kommunikatsioonikäsitlustesse oli küberneetika otsene panus ja mõjutus. Kui küberneetilistes süsteemides võimaldas tagasiside reguleerida süsteemi olekut süsteemis eneses või väliskeskkonnas toimuvate muutuste põhjal ja tagada seeläbi homeostaasi (Wiener 1965: 95–115), siis kommunikatsiooni puhul lubab tagasiside kohandada saatja poolt edastatavaid teateid vastavalt vastuvõtja reageeringule.<sup>8</sup>

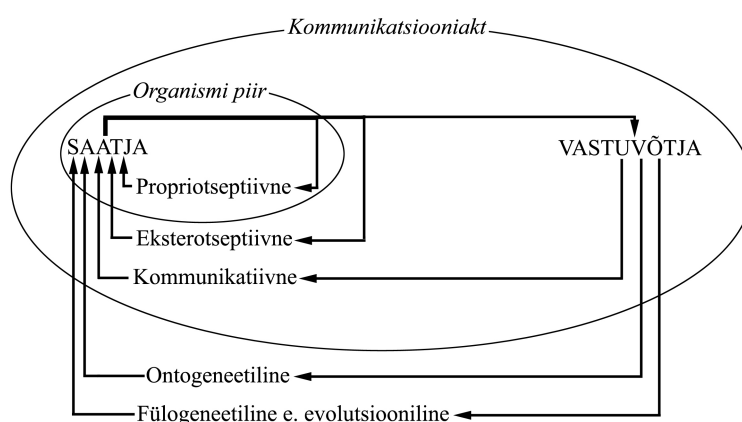
Esmalt võimaldab tagasiside dünaamika ilmumist kommunikatsiooniakti kirjeldamisse, lubades teate saatja käitumusliku ja kommunikatiivse aktiivsuse muutmist vastavalt vastuvõtja toimimisele. Metatasandil lubab tagasiside kommunikatsioonisüsteemis aga ka kasutatavate teadete kohandamist ja valikut nende vahel, mis pikemas perspektiivis võimaldab märgi- ja signaalisüsteemide arengut. Erinevalt küberneetilistes süsteemides toimuvast mehhaanilisest tagasisidest interpreteerib vastuvõtja kommunikatsiooni käigus edastatavat teadet aktiivselt ja toimib oma interpretatsioonist lähtuvalt, mistõttu on tagasiside puhul kommunikatsioonis igal juhul tegemist semiootilise fenomeniga.<sup>9</sup> Lähtudes vastuvõtja reageeringust ja saatja interpretatsioonist selle kohta, saab tagasisidet jaotada positiivseks ja negatiivseks.

Kombineerides homeostaasi võimaldavat süsteemisest tagasisidet ning kommunikatsiooni reguleerivat saatja ja vastuvõtja vahelist tagasisidet, on võimalik kirjeldada kommunikatsioonimudeliga ka eri tagasiside tüüpe sõltuvalt nende toimimiskohast. Näiteks eristab Werner Meyer-Eppler (Meyer-Eppler 1969: 4) propriotseptiivset (*proprioceptive*) tagasisidet, mille puhul saatja teadvustab tekkivaid signaale enne, kui need süsteemi piiresst väljuvad, nagu see on näiteks olukorras, kus lihastes toimuv kokkutõmme tekitab erutuse närvisüsteemis. Eksterotseptiivne (*exteroceptive*) tagasiside hõlmab aga signaali saatjapoolset tegevust ja tajuorganeid. Signaalid edastatakse läbi väliskeskkonna, näiteks olukorras, kus inimene reguleerib oma käe liikumist nägemismeele poolt antavast tagasisidest lähtuvalt. Propriotseptiivse ja eksterotseptiivse tagasiside puhul toimib saatja samaaegselt vastuvõtjana, st. ta interpreteerib iseenda poolt saadetud teadet ning toimib lähtuvalt sellest interpretatsioonist. Kommu-

<sup>8</sup> Elusolenditest kui küberneetilistest süsteemidest on põhjalikult kirjutanud David J. McFarland. Tagasiside, kontroll ning sisemised ja välised mõjurid on tema süsteemilisebiheivioristlikus käsitluses kesksed mõisted (McFarland 1971).

<sup>9</sup> Tagasiside kommunikatsioonis seondub paratamatult ka kontrolliga kommunikatsioonilise olukorra üle. Kui kommunikatsiooni sotsiaalsetes käsitlustes ja massikommunikatsiooniteoorias on kontrolli mõistet seostatud võimu algega ja seda on kirjeldatud kriitiliselt kui saatja kontrolli passiivse vastuvõtja üle, siis küberneetikas on tegemist neutraalse mõistega, mis võimaldab regulatsiooni.

nikatsioonilisi olukordi, milles osaleb ainult üks teateid aktiivselt saatev ja vastuvõttev elusolend, on põhjust kirjeldada kui autokommunikatsiooni.<sup>10</sup> Kommunikatsioonilise tagasiside puhul on aga tagasisidetsükklisse haaratud ka vastuvõtja ning saatja juhindub tema kommunikatsioonilisest või käitumuslikust reageeringust edastatud teadetele. Käitumusliku reageeringu kaasamist eraldi kategooriana tingib tõsiasi, et teatud juhtudel ei pruugi vastuvõtjapoolne reaktsioon olla kommunikatsiooniline. Näiteks võib pesakastist väänkaela leidnud nugis vastusena linnu sisesevale hoiatushäälitsusele väänkaela lihtsalt ära süüa, laskumata seejuures saakloomaga mingisse kommunikatsioonilisse teadetevahetusse.



**Joonis 2.** Erinevad kommunikatsiooniaktis avalduvad ja seda mõjutavad tagasisidetüübid. Lisaks propriotseptiivsele e. endokommunikatiivsele ja eksterotseptiivsele e. autokommunikatiivsele tagasisidele on eristatud kommunikatiivset tagasisidet saatja ja vastuvõtja vahel ning indiviidiülest ontogeneetilist ja evolutsioonilist tagasisidet.

Lisaks nimetatud kolmele tagasiside liigile, mis peaaegu igas kommunikatsiooniaktis esinevad, avaldub kommunikatsiooniaktides ka indiviidiülene ajalooline perspektiiv, seda nii elusolendite individuaalse arenguloo kui ka selle liigi aren-

<sup>10</sup> Autokommunikatsiooni ning saatja ja vastuvõtja vahelise kommunikatsiooni eristamine on oluline ka bioloogilise evolutsiooni seisukohast, kuna nende areng toimub arvatavasti erineva mehhanismi alusel. Kui kommunikatsiooni puhul kuuluvad teate saatja ja vastuvõtja erinevatesse evolutsioonilistesse üksustesse, mis lubab neil areneda teineteisest sõltumatult (olles samas valijateks teineteise suhtes), siis autokommunikatsiooni puhul on saatja ja vastuvõtja sama evolutsioonilise ühiku erinevad osad (vt. ka Hasson 1997: 140).

gulo kaudu, millesse elusolend kuulub. Thomas A. Sebeok on neid ajaloolisi dimensioone kirjeldanud kui kahte semiootikale olulist probleemide kogumit: „Edasi on semiootika huvitatud kahest omavahel seotud ajaliste probleemide kogumist: teadete töötlemiseks sobivate mehhanismide arengukulust üksikute organismide *ontogenesis*; ja selliste mehhanismide evolutsioonist liigi *fülogeneesis*” (Sebeok 1991: 22).<sup>11</sup> Lähtudes kommunikatsiooni kontseptsioonist, võib ontogeneetilist ja fülogeneetilist mõju kommunikatsiooniaktile kirjeldada kui kaht tüüpi tagasisidet, millest esimese, ontogeneetilise tagasiside kaudu avalduvad indiviidi varasemad sarnastest kommunikatsiooniaktidest saadud isiklikud kogemused ja kohandumised, ning teise, fülogeneetilise ehk evolutsioonilise tagasiside kaudu vastava kommunikatsiooniakti tõttu kujunenud liigiomased kohastumised (joonis 2).

Ontogeneetilise ja fülogeneetilise mõõtme sissetoomine kommunikatsiooniakti tähendab, et igas kommunikatsioonis osalejas tuleb ühtaegu näha mitut erinevat organisatsioonitasandit — lisaks elusolendile kui konkreetse kommunikatsiooniaktis osalejale ka elusolendit kui indiviidi ja kui oma liigi esindajat. Neist igal organisatsioonitasandil avalduvad teatud erinevad omadused, näiteks on säärase kommunikatsioonikäsitluse puhul alust kõnelda kolmest erinevast mälutüübist: 1) lühiajalisest mälust, mis võimaldab kommunikatsioonis osalejal meelde jätta antud konkreetse kommunikatsiooniakti käigus toimuvat; 2) individuaalsest neuraalsest mälust, milles säilib ja kumuleerub indiviidi kogemus varasematest samatüübilistest kommunikatsiooniaktidest; 3) liigiomasest geneetilise mälust, milles säilivad antud kommunikatsiooniaktiga seonduvad liigispetsiifilised kohastumised.

Samuti tuleks sellest käsitlusest lähtuvalt näha igas kommunikatsiooniaktis tervikuna kolme erinevat tasandit: 1) konkreetse ajas, ruumis ja oludes toimuvat kommunikatsiooniakti kui üksiknähtust oma juhuslikkuses ja ainukordsuses; 2) kommunikatsiooniakti kui teatud konkreetsete isendite vahelise lävimise üldistust, milles avalduvad kummagi osapoole individuaalsed kohanemised ja õppimine; 3) kommunikatsiooniakti kui indiviidiülest evolutsioonilist suhet selles osalevate liikide vahel, mis teeb võimalikuks nii kasutatavate teatetüüpide arengu kui ka kommunikatsioonis osalejate koevolutsioonilise muutumise.

Siinkohal tasub aga tähele panna, et erinevate tasandite avaldumine ning mõju kommunikatsiooniaktile ei pruugi olla saatja ja vastuvõtja puhul sugugi ühesugune. Näiteks tihaste ja päevaliblikate vahelises toitumissuhtes ja kommunikatsioonis mõjutab kommunikatsiooniakti kulgu suurel määral ontogeneetiline tagasiside lindude poolt, samas kui liblikate poolt edastatavad teated muutuvad ja kujunevad peamiselt evolutsioonilises ajaskaalas. Lisaks organis-

---

<sup>11</sup> „*Semiotics is further concerned with two sets of interrelated historical problems: the course of development of appropriate mechanisms for processing messages by individual organisms in ontogenesis; and the evolution of such mechanisms in a species in phylogenesis.*”

mide erinevale keerukusastmele ning sellest tulenevatele piirangutele võib eri tasandite ja tagasisidetüüpide vaheline suhe sõltuda ka saatja ja vastuvõtja põlvkondade erinevast ajalisest kestvusest. Toodud näite puhul on ühel konkreetsel tihasel võimalik osaleda märgatavalt suuremas hulgas kommunikatsiooniaktides ning neist õppida, kui ühel konkreetsel päevaliblikal.

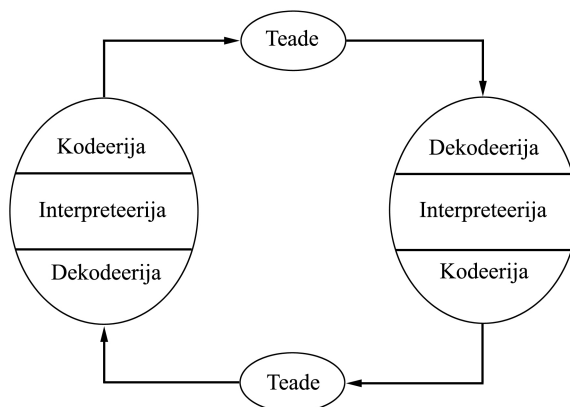
Erinevate kommunikatsioonitasandite ja tagasisidetüüpide kirjeldamine avab uusi võimalusi eluslooduses toimuvate kommunikatsiooniaktide uurimiseks. Esiteks lubab indiviidiülese tasandi kommunikatsiooni kaasamine analüüsida ka sääraseid mimikrijuhtumeid, mille puhul elusolendi jälgendavad omadused on peaaegu täielikult kinnistunud tema kehastruktuuridesse ja määratud geneetilise mälu poolt ning elusolendil kui indiviidil näib mimikri avaldumises kui konkreetses kommunikatsiooniaktis olevat üsna tagasihoidlik roll.<sup>12</sup> Teiseks pakub erinevate tagasisidetüüpide eristamine lisavõimalusi kommunikatsioonisüsteemide ja, kitsamalt, mimikrinähtuste tüpologiseerimiseks.

Tagasiside intensiivne ja mõlemasuunaline kaasamine kommunikatsiooni-mudelitesse võib uurija viia küsimuseni, et mil määral on põhjendatud kommunikatsioonis osalejate jaotamine signaali saatjaks ja vastuvõtjaks. Säärane probleem on tõstatanud inimestevahelise verbaalse kommunikatsiooni uurimisel. Dialoogi vormis toimuva verbaalse kommunikatsiooni puhul liiguvad teated mõlemas suunas, kusjuures nende seotus eelneva teatega (tagasiside) erineb teatest teatesse. Kommunikatsioonis osalejad täidavad sellisel juhul vaheldumisi nii saatja kui vastuvõtja rolle (nt. Stewart 1978).

Sääraste kommunikatsiooniaktide kirjeldamiseks, milles kaks osalist omavad võrdset positsiooni teateid kordamööda saates ja vastu võttes, on välja pakutud mitmesuguseid tsüklilisi kommunikatsioonimudeleid, näiteks Ferdinand de Saussure'i kõneakti mudel või Wilbur Schrammi tsüklilise kommunikatsiooni mudel (joonis 3). Signaali saatja ja vastuvõtja asemel oleks säärasel juhul õigem kõneleda kommunikatsioonis osalejatest (*participants, transceivers*). Kommunikatsioonilisi olukordi, milles mõlemad osapooled näitavad üles võrdset aktiivsust, leidub lisaks inimestevahelisele verbaalsele kommunikatsioonile hulgaliselt ka mujal eluslooduses. Säärase kommunikatsiooni näiteks võib pidada kahe isase laulurästa duetti kevadises metsas. Varahommikul esimesena ärganud lind alustab laulmist, teine rästas kuuleb laulu ja vastab sellele oma stroofidega, esimene lendab seepeale lähemale ning püüab konkurenti üle laulda jne.

---

<sup>12</sup> Liikidevaheliste interaktsioonide kirjeldamine kommunikatsioonisüsteemidena, mis kujunevad ja reguleeruvad peamiselt indiviidiüleste tagasisidemehhanismide kaudu, annab aluse spekulatsioonidele ka teiste kommunikatsioonisüsteemi elementide esinemise üle indiviidiülel tasandil. Näiteks võiks Sebeoki zoosemiootika teooriast lähtudes eeldada liikidevahelist kommunikatsiooni võimaldava protokoodi olemasolu, mis avaldub elusorganismide üldiste eelistustena ja eeldustena ning võimaldab aistingute organiseerimist. See eri liikidele ühine protokood hõlmaks näiteks sümmeetriat, kontrasti, liikumist jms.



**Joonis 3.** Wilbur Schrammi tsüklilise kommunikatsiooni mudel, milles kumbki osaline saab kodeerides teateid ja võtab neid samas dekodeerides vastu (Schramm 1954: 8 järgi).

Selle kriteeriumiks, kas vaadeldavat kommunikatsiooniakti saab kirjeldada tsüklilise kommunikatsioonina või mitte, võib pidada küsimust, kas mõlemad osalised omavad initsiatiivi ja õigust kommunikatsiooni alustamiseks. Mimikri puhul sõltub see, milline elusolend alustab kommunikatsiooni, tihti konkreetsest mimikrinähtusest. Näiteks alustab liblikate ja putuktoiduliste lindude vahelise toitumissuhte puhul kommunikatsiooni peaaegu alati toitu otsiv lind. Liblikas, kes kannab tiibadel rõövlooma silmadele petlikult sarnaseid silmalaike, vastab talle. Seevastu toitumissuhte puhul, kus merikurat ussikest meenutavat poiset liigutades väiksemaid kalu lähedale meelitada püüab, alustab kommunikatsiooni mimikritunnuseid kandev organism — merikurat. Mitmetes mimikrinähtustes pole kommunikatsiooni alustaja üldse üheselt määratletav ja seega oleks alust kõnelda tsüklilistest kommunikatsiooninähtustest. Samas on mimikri puhul võimalik kindlaks teha pettuslike teadete liikumise suund ning selle alusel jaotada kommunikatsioonis osalejaid saatjaks ja vastuvõtjaks.

### 1.3. Kommunikatsiooni semiootilised dimensioonid ja elemendid

Eelmistes alapeatükkides keskenduti peamiselt kommunikatsiooni formaalsele tasandile, mis kirjeldas kommunikatsiooniaktis osalejaid ning teate liikumist nende vahel. Ka erinevate tagasisidemehhanismide poolt võimaldatav dünaamilisus ning kommunikatsiooniakti tsüklilisus jäävad selle formaalse kirjelduse raamidesse, puudutamata kommunikatsiooni semiootilisi aspekte, eelkõige küsimust sellest, milliseid tähendusi omavad saatja ja vastuvõtja jaoks kommu-

nikatsiooni käigus edastatud teated või milline on kommunikatsiooni kui terviku tähendus neile. Semiootilist dimensiooni kaasamata ei saa aga ei üksiku kommunikatsiooniakti ega ka kommunikatsioonisüsteemide mõistmine olla kuigi tulemuslik.

Üheks põhjuseks, mis tingib semiootika kaasamise kommunikatsiooni kirjeldamisesse, võib olla arusaam, et kommunikatsiooni toimumise eelduseks on subjektiivselt tajutavate reaalsuste olemasolu, mida saatja ja vastuvõtja tähenduslikult organiseerivad ja kategoriseerivad. Nii tähenduslike teadete formuleerimiseks kui ka nende vastuvõtmiseks ja interpreteerimiseks peavad kommunikatsioonis osalejad olema võimelised ümbritsevat keskkonda tajuma diskreetsetes kategooriates. Sama mõtet semiootilisemalt väljendades võib väita, et märgilise aktiivsuse — semioosi — ilmumiseks peab interpreteerija olema suuteline tajuma potentsiaalsetele tähenduslikele märkidele<sup>13</sup> vastavaid reaalseid objekte diskreetsete üksustena. See eelsemioosiline protsess, milles erinevad objektid ja nähtused liigitatakse nende sarnasuste ja erinevuste põhjal tähenduslikeks kategooriateks, on omane kogu elavale loodusele.<sup>14</sup> Molekulaarsel tasandil põhineb säärasel mehhanismil näiteks oma ja võõra eristamine organismi immuunsüsteemi poolt (Hoffmeyer 1996: 83–87). Organismi tasandil võimaldab tajude tähenduslik kategoriseerimine aga suhestumist keskkonna ja teiste elusolenditega, mis väljendub näiteks nii liigikaaslaste kui ka võimalike saakloomade ja ohtlike elusolendite eristamises.

Elusolendite võime organiseerida ümbritsevat keskkonda tähendustest lähtuvalt on oluliseks aluseks Jakob von Uexküllile töödele. Valikuline vastamine keskkonnamõjudele sisaldub implitsiitselt Uexküllile funktsiooniringi mudelis, mille koostamise aluseks oli ärrituse ja erutuse tsükkel lihastes. Uexküllile oli hästi teada, et isegi lihtsaimad lihaskiud ei vasta keskkonnast lähtuvatele füüsikalistele mõjudele vahetult nõnda, et nende reaktsiooni intensiivsus oleks kausaalses seoses mõjuri intensiivsusega. Selle asemel reageerib lihas erineva intensiivsusega keskkonnamõjudele valikuliselt, subjektina, ignoreerides teatud mõjusid ja vastates teistele alati ühtemoodi, antud lihasele iseloomulikul moel (Uexküll, J. 1982: 34). Elusolendeid üldiselt iseloomustavast omadusest valida ümbritseva keskkonna omadustest ja mõjudest endale sobivad ning vastata neile oma loomusest lähtuvalt viisidel tuleb Uexküllil hiljem olulisi järeldusi erine-

---

<sup>13</sup> Märki nimetatakse käesolevas töös signaali, tunnust või tunnustekompleksi, nii nagu see on vastuvõtja poolt tõlgendatud. Märki puhul on võimalik eristada representamenit, interpretanti ja märki objekti vastavalt Charles S. Peirce'i märgikontseptsioonile või meeleeelundite kaudu tajutavat tähistajat (*signifier*) või märgikandjat (*sign vehicle*) ning interpreteeritavat üksust, mida eelnev tähistab (*signified*) (Sebeok 1991: 23).

<sup>14</sup> Frederik Stjernfelt on välja pakkunud kategoriseeriva keskkonnataju semiootilise definitsiooni: „*Categorical Perception is the local granularity of Umwelt for a complicated system*” (Stjernfelt 2001: 95).

vate organismide vaheliste suhete kohta. Teisalt näib, et ka Uexkülli mõistekasutus on valitud rõhutama elusolendite kategoriseerivat keskkonnataju. Näiteks peab Frederik Stjernfelt seda üheks oluliseks põhjuseks, mis on ajendanud Uexkülli oma töödes aktiivselt kasutama muusikaalast terminoloogiat:

*[...] tonaalne süsteem kehtestab sageduste kontiinumi põhjal jaotusliku kategoriseeringu. See seik lubab Uexküllil kasutada muusikat bioloogilise tähenduse metafoorina. [...] Uexkülli pildis elusloodusest kui sümfooniast näib olevat otsustavaks, ehkki mitte avalikult aktsepteeritud seigaks, et harmoonia on saavutatud vaid tänu üksikute nootide kategoriseeritud tajule. (Stjernfelt 2001: 89).<sup>15</sup>*

Eluslooduse lihtsamatel organisatsioonitasanditel võib keskkonna kategoriseerimine tuleneda valdavalt elusolendi füüsilisest struktuurist ja meeleelundite ehitusest. Näiteks on ööliblikas võimeline kuulmisorgani ehitusest tulenevalt tajuma ainult ühte kindlat helikõrgust, mis vastab tema loodusliku vaenlase — nahkhiire — poolt kuuldavale toodud ultraheliimpulssidele (Uexküll J. 1982: 56). Keerulisemal organisatsioonitasemel olevad elusolendid liigitavad aga tajude kontiinumi diskreetseteks üksusteks kõrgemate närviprotsesside poolt võimaldatud interpretatsiooni käigus. Säärasel juhul võib liigitus toimuda mitmete erinevate mehhanismide alusel, lähtudes näiteks eristatud objektitüüpidele iseloomulikest tunnustest või ka piirtunnustest, mis võimaldavad eristada üht nähtusteklassi teisest (Stjernfelt 2001: 94, 95).

Teiseks põhjuseks, mis tingib semiootilise komponendi kaasamise kommunikatsiooni kirjeldamisesse, on arusaam, et kommunikatsiooni formaalne kirjeldus suudab küll näidata teadete liikumist kommunikatsiooniakti käigus ning nendega toimuvaid muutusi ja teisendusi, kuid jääb lootusetult hätta küsimustega, millised on kommunikatsiooni eesmärgil formuleeritud teates peituvad tähenduslikud üksused ning kas, mida ja mil viisil kommunikatsiooni käigus tegelikult interpreteeritakse. Formaalsest vaatenurgast lähtudes võib uurija detailselt kirjeldada kommunikatsiooni käigus edastatud teate füüsilist avaldumiskuju ehk signaali, kuid pole mingit garantiid, et see ühtlasi vastuvõtja jaoks tähendusliku osaga teatest. Seda olulist probleemi on biokommunikatsiooni puhul kirjeldanud signaali, märgikandja ja märgi suhtena Timothy D. Johnston:

*Vahetegemine signaalil ja märgikandjal on oluline [...] Me võime teada, et vilkuv valgus on signaal, kuid olla võimetud otsustama, kas see on val-*

---

<sup>15</sup> „[...] the tonal system constitutes a discontinuous categorization of the continuum of frequencies. This fact now permits Uexküll to use music as a metaphor for biological meaning. [...] it seems a crucial but not explicitly admitted fact in Uexküll's picture of biological nature as a symphony that this harmony is achieved only by means of categorical perception of its simple notes.”

*gus või vilkumine, mis toimib märgikandjana, olles seega märgiks, mis tähistab midagi kellegi jaoks. (Johnston 1976: 47).<sup>16</sup>*

Samas on küsimus, milliseid aspekte teatest tõlgendab vastuvõtja tähenduslike-na, eluslooduses toimuva kommunikatsiooni uurimisel küllaltki olulise tähtsusega. Näiteks on paljude laululindude pulmarepertuaar väga keerulise struktuuriga, koosnedes erinevatest helijärjestustest, nende mitmesuguse intensiivsusega variatsioonidest ja kordustest. Mõnede aspektide omadused ja variatiivsus laulus jäävad liigispetsiifilise varieeruvuse piiridesse, teised seevastu võimaldavad lindudel eristada oma liigikaaslaste teiste liikide isenditest (samas). Vastuvõtjale on sääraseid tähendust omavad kriteeriumid kas sünnipäraselt teada või omandatud varasema kogemuse kaudu, inimvaatleja jaoks on aga ainsaks võimaluseks olulist ebaolulisest eristada lähtumine vastuvõtja reaktsioonist.

Kolmanda põhjuse mõistmiseks tuleb pöörduda hetkeks tagasi eelmises ala-peatükis kirjeldatud erinevate tagasisidetüüpide rolli juurde kommunikatsioonis ja sellest tuleneva väite juurde, et kommunikatsiooniakt võib tagasisidemehhanismide kaudu mõjutada järgnevate kommunikatsiooniaktide toimumist. Juhul kui on tegemist tsüklilise kommunikatsiooniaktiga, mõjutab eelnenud teadetele osaks saanud kommunikatsiooniline tagasiside järgnevate teadete valikut. Üksteisest ajaliselt eraldatud kommunikatsiooniaktide puhul mõjuvad järgnevate kommunikatsiooniaktide omadustele eelkõige ontogeneetiline ja evolutsiooniline tagasiside. Milline aga on vastuvõtjapoolne konkreetne tagasiside — kas julgustab ta kutsehüüule vastates saatjat kommunikatsiooni jätkama, kas annab ta hääldeveale tähelepanu juhtides saatjale võimaluse oma veast õppida, kas püüab ta silmatorkava värvusega saaklooma kinni ning kõrvaldab seeläbi „teate” tulevastest kommunikatsioonidest — sõltub eelkõige vastuvõtjapoolsest interpretatsioonist. Seega pole ka kommunikatsiooniaktide dünaamikat ja kommunikatsioonisüsteemide arengut võimalik mõista teisiti kui pöörates tähelepanu kommunikatsiooni semiootilisele dimensioonile, eelkõige küsimusele, mida vastuvõtja interpreteerib teates märgina ja mida see märk tema jaoks tähendab. Siinesitatud seisukohast, mis annab semiootilisele interpretatsioonile väljundi erinevatel tasanditel toimuva tagasiside kaudu, tuleneb olulisi järeldusi ka evolutsiooniteoreetilise mõtte jaoks, kuna see võimaldab näidata interpretatsiooni olulise evolutsiooni kulgu suunava jõuna.

Nende semantiliste dimensioonide avaldumisvormide põhjal on võimalik järeldada kaht tüüpi tähenduslikkuse esinemist kommunikatsioonis. Seni kirjeldatud juhtumid kuuluvad esimesse tüüpi, mille puhul tulenevad tähendused teate võimalikest seostest kummagi kommunikatsioonis osaleja omailmas. See tüüp hõlmab teadete mis tahes tähenduslikkust, eeldamata ühisest märgiväljast

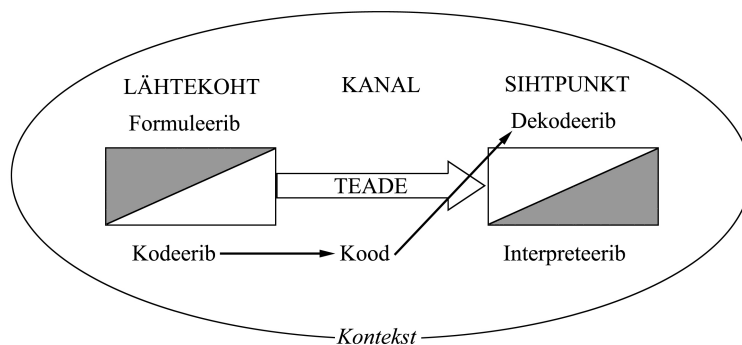
---

<sup>16</sup> „The distinction between the signal and the sign-vehicle is important [...] We may know that a flashing light serves as a signal, but be unable to decide whether it is the light or the flashing that acts as a sign-vehicle and is hence a sign in that it stands to somebody for something.”

ja kogemusest tulenevat teadete samatähenduslikkust saatja ja vastuvõtja jaoks. Kriteeriumiks on siin vastavuse kujunemine teadete füüsilise kuju ja neile omistatud tähenduste vahel, mis võib tekkida nii harjumuse (*habit*) kui erinevate tagasisidemehhanismide tulemusena. Säärast tähenduslikkust võib pidada elu arenguloos algelisemaks ja see võimaldab kirjeldada ka elusorganismide ja eluta keskkonna vahelisi suhteid. Samuti hõlmab see enamikku eri liikide vahel aset leidvatest kommunikatsioonilistest suhetest (ptk. 3.4.).

Teist tüüpi tähenduslikkusest ja tähendustest saab aga rääkida juhul, kui edastatud teated omavad saatja ja vastuvõtja jaoks ühesugust tähendust ning teate formuleerimise ja kodeerimise protsessid ühelt poolt ja teate dekodeerimise ja interpreteerimise protsessid teiselt poolt on omavahel enam-vähem vastavuses. Sellisel juhul muutub teadetes sisalduv tähendus ise tänu oma seostele teiste kommunikatsiooniakti aspektidega saatja ja vastuvõtja vahelist ühisosa kujundavaks jõuks. Seda tüüpi tähendust on traditsiooniliselt kirjeldatud inimestevahelise verbaalse kommunikatsiooni puhul, kuid see vastab ka enamikele liigisisese kommunikatsiooni juhtudele eluslooduses. Ühisosas, mida selline kommunikatsioon ühtaegu eeldab ja loob, on eri autorid esile tõstnud erinevaid kihistusi ja dimensioone.

Kompleksse näitena, mis keskendub eluslooduses toimuva kommunikatsiooni kirjeldamisele, võib siinkohal tuua Thomas A. Sebeoki edasiarenduse Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudelist (joonis 4). Kultuurisemiootika vajadusi ja inimestevahelise kommunikatsiooni iseärasusi arvestab paremini Umberto Eco adressaadi mudel, mis eristab teate sisu ja väljendust ning hõlmab muuhulgas erinevat tüüpi presupositsioone ja allkoode (Eco 1976: 142).



**Joonis 4.** Sebeoki lineaarne kommunikatsiooniskeem, mis lisab Shannon-Weaveri mudelile semantilise dimensioonina teate formuleerimise ja interpreteerimise, samuti edastatava koodi ja konteksti mõisted (Sebeok 1991: 29 järgi).

Sebeok lisab klassikalisele kommunikatsioonimudelile teate formuleerimise saatja ja interpreteerimise vastuvõtja poolt (semantiline dimensioon), konteksti kui konkreetset kommunikatsioonisituatsiooni markeeriva mõiste (pragmaatiline dimensioon) ning tõstab esile koodi mõiste, avades seeläbi kommunikatsiooni metatasandi ja andes uue tähenduse ka kodeerimis- ja dekodeerimisprotsessidele.<sup>17</sup> Loodud süntees säilitab klassikalise transmissioonilise kommunikatsioonimudeli üldistuse, võimaldades samas mitmeid semiootikale iseloomulikke kirjeldussuundi.

Ehkki Sebeoki mudel on üldkommunikatsiooniline ning sobib eri tüüpi kommunikatsiooninähtuste kirjeldamiseks (vt. Sebeok 1991), arvestab see eeskätt eluslooduses toimuva kommunikatsiooni eripäradega. Samadest teoreetilistest lähtekohtadest tuleb Sebeok biokommunikatsioonile keskenduva zoosemiootika platvormi. Kuus küsimust, millele zoosemiootika peaks Sebeoki arvates tähelepanu pöörama, vastavad kuuele komponendile kommunikatsiooni skeemis (Sebeok 1986: 80–81, ka Sebeok 1969: 201).<sup>18</sup>

1. Kuidas saatjaks olev loom formuleerib ja kodeerib oma teate?
2. Kuidas saab teade esitatud, millise kanali kaudu ja millistel tingimustel?
3. Kuidas vastuvõtjaks olev loom dekodeerib ja interpreteerib teadet? Millised on tema tajuelundite võimalused ja piirangud?
4. Milline on võimalike teadete repertuaar antud liigil?
5. Millised on antud liigi kasutatava koodi omadused?
6. Milline osa on kommunikatsioonis kontekstist pärineval informatsioonil?

Niimoodi lahtiseletatuna sobib Sebeoki lähenemine eelkõige ühe kindla liigi isendite vahel toimuva kommunikatsiooni kirjeldamiseks. Nii märgirepertuaari kui ka koodi mõisted eeldavad, et edastatavate teadete tähendus oleks teate saatja ja vastuvõtja jaoks ühesugune, st. saatja ja vastuvõtja kuuluksid samasse liiki. Tegelikult pole seos teadete samatähenduslikkuse ning saatja ja vastuvõtja liigilise kuuluvuse vahel siiski ühene — võib leida ka lähedasi sugulasliike, kes

---

<sup>17</sup> Shannon kasutab oma kommunikatsiooniskeemis põhimõistetena signaali ja teadet ning mõistab signaali all informatsiooni füüsilist kuju, mis kommunikatsiooni käigus vastuvõtjale edastatakse, ja teate all tähenduslikku üksust saatja või vastuvõtja jaoks enne kodeerimist või pärast dekodeerimist. Sebeok kasutab signaali positsioonis mõistet teade, mis on üsna sage mõistekasutus nii semiootika kui massikommunikatsiooni teooria teostes. Näiteks Windahl jt. kasutavad kommunikatsiooniteooria käsiraamatus edastatava infokandja ja selles sisalduva tähendusliku üksuse eristamiseks mõistepaari teade (*message*) ja sisu (*content*) (Windahl jt. 1996: 11–12). Terminoloogia ühtsuse huvides kasutatakse edaspidi edastatava ja/või vastuvõetava informatsiooni füüsilist kuju tähistava katumõistena teadet.

<sup>18</sup> Sebeok seostab nende kuue kommunikatsiooni põhikomponentiga ka Charles Morrise eristuse semioosi süntaktilisest, semantilise ja pragmaatilise mõõtmest. Tema käsitluse järgi tegeleb zoosüntaktika märkide omavaheliste kombinatsioonidega (teade ja kood), zoosemantika märkide tähendusega (viidatav kontekst) ja zoopragmaatika märkide päritolu, levitamise ja mõjuga (saatja, vastuvõtja ja kanal) (Sebeok 1969: 201).

kasutavad ja interpreteerivad teateid ühtemoodi. Samuti esineb liigisisese kommunikatsiooni juhtumeid, milles teate tähendus on saatja ja vastuvõtja jaoks selgelt erinev.

Teist tüüpi tähenduste adekvaatseks edasikandumiseks kommunikatsioonis on seega oluline, et saatja ja vastuvõtja käsitleksid kommunikatsiooni aluseks olevaid teateid ühtviisi ja interpreteeriksid sarnaselt ka nende tähendusi. Meyer-Eppler rõhutab vajadust signaali saatja ja vastuvõtja poolt kasutatavate märgirepertuaaride (*Zeichenvorrat*) kattumiseks (Meyer-Eppler 1969: 2). Selline arusaam ulatub tagasi vähemalt möödunud sajandi 20. aastatesse ja matemaatik Ralph V. L. Hartley töödeni, kes ühena esimestest pakkus välja kommunikatsiooni kirjeldamise matemaatilised alused ning mõistis informatsiooni kui edukat märkide või sõnade valikut etteantud loenditest (Hartley 1928).

Lisaks saatjat ja vastuvõtjat ühendavale märgirepertuaarile on kommunikatsiooniaktide puhul edastatud teadete adekvaatseks kodeerimiseks ja dekodeerimiseks, aga ka formuleerimiseks ja interpreteerimiseks vajalik, et teate saatja ja vastuvõtja omaksid ühesuguseid reegleid või arusaamu selle kohta, kuidas teated on kodeeritud ja kuidas nad tähendustega seostuvad. Seega peavad kommunikatsiooni käigus mingil viisil ühtlustuma ka reeglid teate mõistmiseks, st. kommunikatsioon peab sisaldama metatasandit. Teate formuleerimiseks ja mõistmiseks vajalik kood võib täpsustada näiteks teates eneses sisalduva metatasandi kaudu, teate ja selle laiema konteksti suhte kaudu, teate ja objekti suhte kaudu, juhul kui teade viitab mõnele konkreetsele objektile, või erinevate tagasiside vormide kaudu. Eluslooduses võib kommunikatsiooniks vajalik kood kujuneda ka mikroevolutsiooniliste muutuste teel — kommunikatiivselt paremini sobivate isendite ristumise kaudu. Teadete formuleerimise ja interpreteerimise aluseks olevate koodide täpsustumine ja muutumine kommunikatsioonis tähendab, et kommunikatsioonisüsteemi saab vaadelda staatilise ja püsivana ainult teatud piiritletud taustsüsteemis (vt. Eco 1976: 125–129).

Üheks võimaluseks, mis lubab saatjal ja vastuvõtjal omada ja jagada adekvaatset teadmist teadete ja nende tähenduste seoste kohta, on ühine kogemus kas varasematest kommunikatsiooniaktidest või objektidest ja olukordadest, millega edastatavad teated seonduvad. Näiteks kasutab Wilbur Schramm kommunikatsiooni kirjeldamiseks kogemusvälja (*field of experience*) mõistet. Tema väite kohaselt peab tulemuslikuks kommunikatsiooniks saatja kogemusväli osaliselt kattuma signaali vastuvõtja kogemusväljaga. Ainult sellisel juhul on saatjal võimalik kohandada signaali vastuvõtja loomusele ja ootustele vastavaks (Schramm 1954: 6). Everett M. Rogers ja D. Lawrence Kincaid näevad seevastu kommunikatsiooni eesmärgina vastastikust mõistmist (*mutual understanding*), mis samaaegselt kujundab kommunikatsioonis kasutatavaid tähendusi (Rogers, Kincaid 1981: 53, 63). Sobiva kommentaari saatja ja vastuvõtja ühisosa kohta leiab ka Charles S. Peirce'i töödest:

*Maailmast peavad olema head teadmised ja ühised teadmised, selleks et maailma olemasolust oleks teadmine ja, mingis mõttes, kokkulepe kõneleja ja kuulaja vahel, oma alles kujunevaid arutlusi kaasa haarava meele ja nõnda kaasa haaratud meele vahel, või ei saa olla üldse mingit kommunikatsiooni ega „ühist keelt”. (CP 3.621).<sup>19</sup>*

Kogemuslik ühisosa seondub otseselt ka konteksti mõistega kommunikatsioonis, mida on erinevate autorite poolt defineeritud kitsamalt või laiemalt. Näiteks määratleb etoloog W. John Smith konteksti biokommunikatsiooni puhul väga avara mõistena, vastandades seda signaalile ja pannes hõlmama peaaegu kõike olulist kommunikatsioonis, mida signaal otseselt ei sisalda. Smith jaotab konteksti vahetuks ja ajalooliseks, neist esimene hõlmab vastuvõtja häälestust kommunikatsiooniakti ajal ja teatega paralleelselt vastu võetavaid aistinguid, ajalooline kontekst aga vastuvõtja varasemat kogemust ja liigispetsiifilisi omadusi (Smith 1965). Daniel W. Leger on biokommunikatsiooni kirjeldades eristanud kaht tüüpi kontekstuaalse informatsiooni allikaid: esiteks füüsilist olukorda, milles toimub teate saatmine, edastamine ja vastuvõtt, ning teiseks teate vastuvõtja käitumuslikke iseärasusi (Leger 1993: 296).

Enam levinud on konteksti määratlemine teatega seonduvate märgistruktuuride ja -protsesside kaudu või ka kommunikatsiooniakti ümbritseva füüsilise keskkonna kaudu selle ajalis-ruumilises lokaliseerituses. Konteksti rolli teate interpretatsioonis on rõhutanud ka Thomas A. Sebeok. Näiteks kirjeldab ta olukorda inimestevahelises kommunikatsioonis, kus teate tähenduse ja selle esinemise konteksti äärmusliku vastuolu puhul ignoreerib vastuvõtja teate olemasolu üldse (Sebeok 1991: 29–30, vt. ka Perconti 2002). Levinud on ka konteksti pidamine teate tähenduse allikaks. Sellist vaadet esindab näiteks Roman Jakobson, kes seostab kontekstiga edastatava teate referentsiaalset funktsiooni (Jakobson 1981: 22, 27).

Kokkuvõtvalt võib saatja ja vastuvõtja ühisosa kommunikatsioonis kirjeldada kolmeosalisena, lähtudes süntaktika, semantika ja pragmaatika eristusest.<sup>20</sup> Nende terminite abil kirjeldas Charles Morris semioosi kui märgiprotsessi kol-

---

<sup>19</sup> „*The universe must be well known and mutually known to be known and agreed to exist, in some sense, between speaker and hearer, between the mind as appealing to its own further consideration and the mind as so appealed to, or there can be no communication, or “common ground”, at all.*”

<sup>20</sup> Günter Tembrock on kasutanud süntaktikat, semantikat ja pragmaatikat organiseerivate printsiipidena biokommunikatsiooni kirjeldamisel. Biokommunikatsiooni süntaktiliseks mõõteks peab Tembrock kasutatavate märkide ajalist ja ruumilist organiseeritust ning nende korrastatust määravaid märgikombinatsioone ja reegleid (Tembrock 1971: 42). Semantiline aspekt hõlmab kasutatud signaalide tähendust, aga ka neis sisalduvat kontekstuaalset teavet osalejate identiteedi, motivatsiooni ja käitumusliku staatuse kohta (samam, 56). Pragmaatiline aspekt hõlmab endas olulisi tahke kommunikatsioonisituatsioonis ning kommunikatsioonist tingitud muutusi selles (samam, 48).

me dimensiooni, eristades märgikandjate omavahelisi suhteid (süntaktiline dimensioon); märkide seost tähenduste või objektidega, mille tähistamiseks märke tarvitatakse (semantiline dimensioon); märkide ja interpreteerijate vahelist suhet (pragmaatiline dimensioon) (Morris 1971a: 21–22).<sup>21</sup> Ka kommunikatsiooniaktis näivad nimetatud aspektid esindatud olevat, nimelt kasutavad ja mõistavad saatja ja vastuvõtja otsekommunikatsiooni puhul esiteks sarnaselt märgisüsteemi kui koodi või kitsamalt märgirepertuaari ning selle organiseerimise reegleid (süntaktiline mõõde). Teiseks peavad nad jagama arusaama edastatud teadete tähenduse kohta, see tähendab mõistma mingilgi määral sarnaselt objekte, nähtusi või mõisteid, millele kommunikatsioonis kasutatud märgid viitavad (semantiline mõõde). Ning kolmandaks, signaali saatjat ja vastuvõtjat peab ühendama kommunikatsiooniolukord, samuti peavad haakuma nende intentsioonid kommunikatsioonis (pragmaatiline mõõde).

Erinevate aspektide esindatust ja osatähtsust võib kasutada kommunikatsiooninähtuste tüpologiseerimise alusena, samas jääb nimetatud kolme aspekti täielik samasus saatja ja vastuvõtja vahel ideaaljuhiks, mis reaalses kommunikatsioonis kunagi ei täitu ega saagi täituda. Kui see võimalikuks osutuks, poleks osalistel erilist põhjust teineteisega lävida, kuna teadmiste hulk või ennustatavuse kasv, mida nendevaheline kommunikatsioon pakkuda suudaks, oleks minimaalne (Lotman 2001a: 14–15). Kui saatja ja vastuvõtja arusaamade, teadmiste ja orienteerituse erinevus loob põhjuse kommunikatsiooniks, siis erinev arusaamine kasutatavate märkide tähendusest ja kodeerimisreeglitest koos kommunikatsioonikanalis leviva müra poolt kaasa toodud moonutuste ja väärnimõistmisega on põhjuseks, mille tõttu saab kommunikatsioon olla kreatiivne — olemasolevaid signaale ja nende tähendusi ühtaegu muutev ning loov.

Käesoleva töö objekti, mimikrinähtuste puhul on saatja ja vastuvõtja ühisosa vähene — enamike mimikrinähtuse näol on tegemist liikidevahelise biokommunikatsiooni erijuhuga. Säärases kommunikatsioonis avaldub tähenduslik dimensioon esimest tüüpi tähendustena, tulenedes teate seostest kummagi kommunikatsioonis osaleja omailmas. Liikidevahelise kommunikatsiooni kirjeldamisel tuleks seega pöörata tähelepanu pigem teate tähendustele ja sellega seonduvatele funktsioonidele konkreetse elusolendi jaoks (ptk. 3.4.).

---

<sup>21</sup> Käesolevas uurimuses käsitletakse märgiprotsessi erinevaid aspekte kui üksteisega täiendussuhtes olevaid ja mittehierarhilisi. Ehkki Charles Morris on semioosi dimensioone paiguti kirjeldanud üksteisele järgnevatena, võimaldavad tema tööd ka teistsugust lähenemist. Vrd. „*It should be clear that the terms ‘sign’, ‘designatum’, ‘interpretant’, ‘interpreter’ involve one another, since they are simply ways of referring to aspects of semiosis*” (Morris 1971a: 19). Käesolevas uurimuses järjestatakse semioosi dimensioone — süntaktikat, semantikat ja pragmaatikat — semiootikas levinud viisil, millega ei kaasne aga viidet nende hierarhilisusele.

#### 1.4. Kommunikatsiooni põhjused ja funktsioonid

Saatja ja vastuvõtja vahelise ühisosa erinevad aspektid võimaldavad kommunikatsiooni toimumist ja tähenduse adekvaatset edastamist, kuid ei suuda mingil kombel vastata küsimusele, miks saatja ja vastuvõtja mingis olukorras kommunikueeruma peaksid. Kommunikatsiooni põhjuseid kõige üldisemalt sõnastades võib öelda, et kommunikatsiooni tagajärjel suureneb sündmuste, protsesside, nähtuste ja olukordade ennustatavus kommunikatsioonis osalejate jaoks. W. John Smith väljendab seda mõtet informatsiooniteooriast lähtudes: „Õelda, et signaalseerija teeb informatsiooni kättesaadavaks, tähendab seda, et ta saab pakkuda oma signaalide vastuvõtjatele võimalusi ennustuste tegemiseks, millele need saavad tugineda oma edasisel käitumisel” (Smith 1986: 75).<sup>22</sup> Ennustatavuse kasv on ainult osaliselt tingitud edastatavate teadete tähendusest ja nende tõepärasusest. Ka valeinformatsiooni sisaldavad teated või referentsiaalse funktsioonita teated võivad viia tõeste järeldusteni, juhul kui vastuvõtja interpretatsioon on adekvaatne.

Sääraselt tõlgendatuna seondub kommunikatsioon otseselt liiasuse (*redundancy*) mõistega, nii nagu seda kirjeldab Gregory Bateson.<sup>23</sup> Teadetesisesese liiasuse kõrval rõhutab Bateson teate ja välise keskkonna või konteksti vahelise liiasuse rolli, mille tõttu vastuvõtja tõenäosus teha välise maailma kohta juhuslikkusest suurema tõenäosusega tõeseid järeldusi kasvab teateid vastu võttes. Batesoni arvates on sellises olukorras mõistet liiasus ja tähendus isegi vaadeldavad sünonüümsetena ja mõlemad on kirjeldatavad kui osa ja terviku suhted (Bateson 2000: 419).<sup>24</sup>

Selle, oma üldisuses väheütleva määratluse kõrval võib eristada mitmeid konkreetsemaid põhjuseid, millest saatja ja vastuvõtja kommunikueerudes lähtu-

---

<sup>22</sup> „To say that a signaler makes information available says that it can provide recipients of its signaling with opportunities to make predictions on which to base their subsequent behavior.”

<sup>23</sup> Tavaliselt mõistetakse liiasuse all ettearvatavust, mis sisaldub teate või teksti struktuuris, eesmärgiga tagada adekvaatset dekodeerimist (O’Sullivan jt. 1994: 259). Liiasuse puhul on vastuvõtja võimeline seda juhuslikkusest suurema tõenäosusega dekodeerima ka siis, kui teade jõuab temani osaliselt või moonutatuna.

<sup>24</sup> Gregory Bateson eristab veel mitmesuguseid liiasuse avaldumisvorme, mida elusolenditevahelise kommunikatsiooni kirjeldamisel arvestama peaks. Siia kuuluvad näiteks: osa ja terviku suhted füüsilises keskkonnas, mistõttu füüsilise objekti osa tajumisest vastuvõtja poolt piisab terviku äratundmiseks; teate ja välise keskkonna või konteksti vaheline liiasus, mille tõttu vastuvõtja tõenäosus teha välise maailma kohta juhuslikkusest suurema tõenäosusega tõeseid järeldusi kasvab teateid vastu võttes; liiasuse kumuleerimine õppimisprotsessis, kus korduvate tunnuste ja sündmuste kohta tehtud tähelepanekud muudavad need edaspidi täpsemini ennustatavaks; ning liiasus kui organismi ja keskkonna vaheline vastavus ja sobivus, mille põhjuseks on organismi struktuuridesse fülogeneetiliste protsesside käigus salvestunud informatsioon keskkonna kohta (Bateson 2000: 419–422).

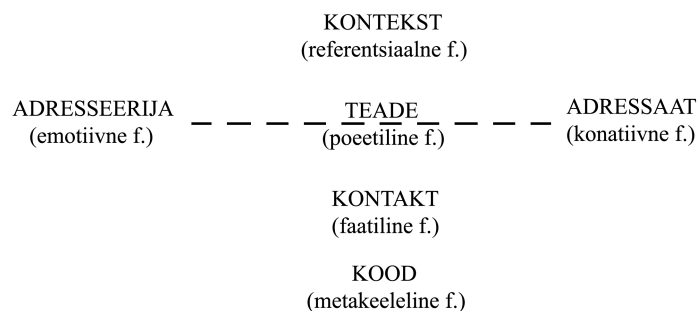
vad, ning erinevaid funktsioone, mida kommunikatsiooniakt neist lähtudes omandada võib. Näiteks võib inimestevahelise kommunikatsiooni eemärkidena esile tuua enese suhestamise teiste kommunikatsioonis osalejate ja keskkonnaga, keerukate mõtteprotsesside ja tundeseisundite kujundamise ja täiustamise ning enese ja teiste käitumise reguleerimise (Dance, Larson 1976: 55 jj.). Võib väita, et saatja ja vastuvõtja põhjused kommuniqueeruda on paljuski kommunikatsioonieelsed või -ülesed ning tulenevad osalejate vajadustest, organiseeritusest, psühholoogilistest iseärasustest või muudest teguritest, mis jäävad välja-poolle semiootika ja kommunikatsiooniteooria ainevalda. Seetõttu ei saa käesolev uurimus neile küsimustele kuigi detailselt tähelepanu pöörata.

Inimestevahelise kommunikatsiooni põhjuste selgitamisel võib lähtuda Abraham H. Maslow vajaduste hierarhiast, milles eristatakse: 1) füsioloogilisi vajadusi (vesi, toit, soojus); 2) vajadust turvalisuse järele (turvatunne, sõltuvus, vabadus hirmust); 3) kuuluvusvajadust (armastus, kiindumus ja vajadus kuuluda); 4) väärtustamisvajadust (enesehinnang ja austus teiste poolt); 5) eneseväljendamise vajadust (oma potentsiaali rakendamine ja eneseteostus) (Maslow 1970: 35–58; 1968: 33–36; Hargie 1997: 33). Kommunikatsiooni põhjuste kirjeldamiseks biokommunikatsioonis on koostatud eraldi põhivajaduste ja funktsioonide loendeid (Marler, Hamilton 1966: 357–396; Tembrock 1971: 17–18; Hinde 1982: 99–121), funktsioonide rollist biokommunikatsioonis on kirjutanud Daisy Radner (1999), liikidevahelise kommunikatsiooni puhul sobib funktsioonidena vaatluse alla võtta ka ökoloogiliste suhete tüpoloogia (ptk. 3.1.). Elusolendi põhivajadustest tulenevate bioloogiliste funktsioonide kõrval tuleb eristada kommunikatiivseid ehk semantilisi funktsioone, mis kirjeldavad edastatava teate mõju ja seoseid kommunikatsiooniakti erinevate komponentidega nagu saatja, vastuvõtja, kood, kontekst jne.

Inimeste intentsioonide seoseid kommunikatsioonis edastatavate teadeteiga aitab selgitada Austini ja Searle'i kõneaktide teooria, mis kirjeldab, kuidas teated seonduvad reaalse mõju ja selle tagajärgedega. John L. Austin eristab lokutiivseid (*locutionary*), illokutiivseid (*illocutionary*) ja perlokutiivseid (*perlocutionary*) kõneakte. Neist esimesele vastavad üldjoontes tavalised tähendused sisaldavad teated, teise kuuluvad teated, milles mingi kokkuleppeline mõju leiab väljenduse, näiteks kellegi informeerimise, hoiatamise või käskimise kaudu, kolmas hõlmab aga teateid, mille tulemusena saavutatakse mingi mõju, näiteks kedagi veendes, keelitates või hirmutades (Austin 1962: 109). John R. Searle arendab Austini klassifikatsiooni edasi, eristades kõneakte lähtuvalt nende mõjust maailmale (*illocutionary point*) kui representatiivseid (väljendab kõneleja väite tõesust), direktiivseid (väljendab kõneleja püüdu panna kuulajat tegema midagi), kommissiivseid (väljendab kõneleja intentsiooni võtta vastutus midagi teha), ekspressiivseid (väljendab kõneleja emotsionaalset seisundit) ja deklaratiivseid (kehtestab uue konventsionaalse olukorra) (Searle 1976: 10–16).

Kommunikatsioonis osalejate kavatsused, intentsioonid ja vajadused võivad esile tõsta mõne kitsama aspekti kommunikatsiooniaktis. Sääraseid kommuni-

katsiooni funktsionaalseid aspekte, millele saatja ja vastuvõtja tähelepanu võib keskenduda, kirjeldab hästi Jakobsoni käsitus verbaalse kommunikatsiooni funktsioonidest (joonis 5), millest hiljem on loodud ka teistele kommunikatsioonitüüpidele sobivaid edasiarendusi (nt. Sebeok 1972: 13–18).



**Joonis 5.** Jakobsoni keelelise kommunikatsiooni mudeli koostisosad ja vastavad funktsioonid (Jakobson 1981: 22, 27 järgi).

Jakobson eristab oma verbaalse kommunikatsiooni mudelis: 1) adresseerijat (*addresser*, vastab saatjale Shannon-Weaveri mudelis); 2) adressaati (*addressee*, vastab vastuvõtjale Shannon-Weaveri mudelis); 3) teadet; 4) konteksti, millega teade seondub või millele viitab; 5) koodi, mis lubab teate kodeerimist ja dekodeerimist; 6) kontakti, mis hõlmab ühtaegu nii füüsilist kommunikatsioonikanalit kui psühholoogilist kontakti adresseerija ja adressaadi vahel (Jakobson 1981: 21–22). Vastavalt sellele, milline neist aspektidest on kommunikatsiooniaktis enam esile tõstetud, eristab Jakobson järgmisi kommunikatsiooni funktsioone: 1) emotiivset (*emotive*) või ekspressiivset funktsiooni, mis keskendub adresseerija enda suhtumisele või intentsioonile; 2) konatiivset (*conative*) funktsiooni, mis on orienteeritud adressaadile; 3) poeetilist (*poetic*) funktsiooni, mis keskendub teate enese omadustele, näiteks selle sisemisele esteetikale; 4) referentsiaalset (*referential*) funktsiooni, mispuhul kommunikatsiooniakt keskendub tähenduslikele seostele kontekstiga; 5) metakeelelist (*metalingual*) funktsiooni, mispuhul kommunikatsioon viitab metatasandil kommunikatsiooni enese mõnele aspektile; 6) faatilist (*phatic*) funktsiooni, mille eesmärk on luua või alal hoida kontakti saatja ja vastuvõtja vahel (samal, 22–27).<sup>25</sup> Faatilise kommuni-

<sup>25</sup> Jakobsoni käsitus lähtub Karl Bühleri keele-*organon*'i mudelist, milles eristatakse kolme semantilist funktsiooni kui väljendumist (*expression*), pöördumist (*appeal*) ja representatsiooni (*representation*). Neist esimene seostub saatjaga, teine vastuvõtjaga ja kolmas kujutatavate objektide või olukorraga (Bühler 1990: 34–37).

katsioonifunktsiooni avaldumisvormiks biokommunikatsioonis võib pidada näiteks rändel olevate lindude vastastikust hõikumist kehvade ilmastikutingimuste puhul. Emotiivne funktsioon on biokommunikatsioonis esiplaanil olukorras, kus mõne linnuliigi, näiteks käbliku *Troglodytes troglodytes* isaslind püüab emaslinnule demonstreerida erinevate enda valitud pesapaikade headust.

Nii inimeste kui ka teiste elusolendite vahelise kommunikatsiooni kirjeldamisel tuleb aga arvestada võimalusega, et kommunikatsioonis osalejate intentsioonid ei pruugi mitte alati tuleneda praktilistest vajadustest. Elusolendid võivad ennast väljendada lihtsalt lustist, ilma et see lähtuks funktsionaalsetest põhjustest. Aleksei Turovski kirjutab vajadusest muljete järele (*need for impression*) ja vajadusest muljet avaldada (*need to impress*) kui kahest teineteisega seotud nähtusest, mis köidavad maailma ontogeneetilises arenguloos määratletud struktuurid elusolendi unikaalseks ja isiklikuks läbielamiseks (Turovski 2000: 383). Keeruline on leida praktilisi põhjendusi uudishimule, mängulisusele ja ilulemisele elusolendite käitumises. Näiteks võib lindude lauluoskuse taga näha intentsiooni väljendada oma pesitsusterritooriumi kuuluvust ja vajadust leida pesitsuspartner, kuid see ei põhjenda konkreetse laulu esteetilist väljendust. Seetõttu on ka biokommunikatsiooni puhul alust kõnelda edastatavate teadete esteetiliselt väljendusele keskenduvast poeetilisest funktsioonist. Mitte vähem oluline pole käesoleva kommunikatsiooni mõistest lähtuva uurimuse jaoks küsimus vastuvõtja interpretatsiooni ja kommunikatsiooni poeetilise funktsiooni vahelistest seostest.

### 1.5. Kommunikatsiooni defineerimine

Eelnevates alapeatükkides esitatud kommunikatsiooni kirjeldamise lähtekohtadest tulenevad ka enam levinud viisid kommunikatsiooni defineerimiseks. Transmissioonilisest kommunikatsioonikäsitlusest lähtuvad määratlused defineerivad kommunikatsiooni protsessuaalse nähtusena, mille käigus saatja edastab vastuvõtjale teate, kusjuures teade mõjutab vastuvõtjat mingil kombel.<sup>26</sup> Selle tüübi näiteks sobib Thomas A. Sebeoki määratlus, kes näeb kommunikatsiooni kui „iga mõju ülekannet elussüsteemi ühest osast teise, mille tagajärjel tekib muutus. See, mida üle kantakse, on teade.” (Sebeok 1991: 22).<sup>27</sup>

Teine traditsiooniline lähenemine määratleb kommunikatsiooni kui tähenduste vahetust või läbirääkimist, milles teated, kultuurikonteksti kandvad inimesed ja „reaalsus” seonduvad viisil, mis teeb võimalikuks tähenduse ilmumise

---

<sup>26</sup> Warren Weaver, kelle panus seisnes peamiselt Shannoni tehnilise kommunikatsioonimudeli kasutusala laiendamises ja populariseerimises, määratles kommunikatsiooni laias tähenduses kui mõistet, mis hõlmab kõiki protsesse, mille käigus üks mõistus (*mind*) võib mõjutada teist (Weaver 1963: 3).

<sup>27</sup> „[...] *the transmission of any influence from one part of a living system to another part, thus producing change. It is messages that are being transmitted.*”

või arusaamise tekkimise (O’Sullivan jt. 1994: 50). Sellist võimalust sobib illustreerima Richard L. Lanigani lähenemine, kes näeb kommunikatsioonis peituvat ühtaegu nii semiootilist kui fenomenoloogilist komponenti:

*Esiteks, kogu kommunikatsioon on semiootiline, kuna see avaldub märgisüsteemides ja on reguleeritud nende poolt. [...] Teiseks, kogu kommunikatsioon on fenomenoloogia, kuna ta avaldub teadlikkuses kogemusest ja on reguleeritud selle poolt. (Lanigan 1982: 63).<sup>28</sup>*

Seda tüüpi definitsioonid seostavad kommunikatsiooni sageli kas kultuurilise või sotsiaalse kogemusega või keele mõistega ning määratlevad kommunikatsiooni vaid inimliigi omadusena, jättes vaatluse alt välja kõik teised elusolendid.

Kolmandaks sagedamini esinevaks võimaluseks on kommunikatsiooni defineerimine kommunikatsioonis osalejate vahelise ühisosa esinemisest või selle loomisest lähtudes. Näiteks defineerivad Everett M. Rogers ja D. Lawrence Kincaid kommunikatsiooni kui „protsessi, mille käigus osalised loovad ja jagavad üksteisega informatsiooni, et jõuda ühisele arusaamale” (Rogers, Kincaid 1981: 43)<sup>29</sup>; Colin Cherry lisab: „Sõna „kommunikeeruma” ise tähendab „jagamist” ja niivõrd kui sina ja mina kommunikeerume käesoleval hetkel, oleme me üks” (Cherry 1966: 4).<sup>30</sup> Semiootikutest toetab ühise arusaama esinemist ja kujunemist kommunikatsioonis näiteks Charles Morris oma määratlusega<sup>31</sup>:

*Mõiste „kommunikatsioon” [...] katab igat juhtu, millega tekitatakse ühisosa, st. kus teatud omadus tehakse ühiseks paljudele asjadele. [...] Kommunikatsioon [on] märgikasutus, mis mõjutab vastuvõtja märgikäitumist muutuma sarnaseks saatja omale. (Morris 1971b: 195–196).<sup>32</sup>*

Juri Lotman seevastu rõhutab kommunikatsioonis peituvat loovat potentsiaali, mis tuleneb kommunikatsiooniks kasutatava keele ebaadekvaatsusest ning erinevustest saatja ja vastuvõtja vahel. Lisaks teadete ringluse võimaldamisele on kommunikatsiooni oluliseks ülesandeks kultuuris uute teadete ja tähenduste

---

<sup>28</sup> „First, all communication is semiotic by force of being constituted and regulated by systems of signs [...] Second, all communication is a phenomenology by force of being constituted and regulated by consciousness of experience.”

<sup>29</sup> „[...] as a process in which participants create and share information with one another to reach mutual understanding.”

<sup>30</sup> „The very word “communicate” means “share”, and inasmuch as you and I are communicating at this moment, we are one.”

<sup>31</sup> Charles Morris kasutab kommunikatsiooni osapoolte tähistamiseks mõisteid *communicator* ja *communicatee*. Neist esimene tähistab osapoolt, kes põhjustab kommunikatsiooni, ja teine osapoolt, kelles kutsuvad esimese poolt kasutatud märgid esile märgiprotsessi (Morris 1971b: 195).

<sup>32</sup> „The term ‘communication’ [...] covers any instance of the establishment of a commonage, that is, the making common of some property to a number of things. [...] Communication [is] the use of signs to incite in the communicatee sign-behavior similar to that of the communicator.”

tekitamine. Vajadus muutuste järele kultuuris tingib kommunikatsioonimehhanismide keerustumise ja individualiseerumise (Lotman 1999a: 59, 62–63).

Mõistetavalt leidub ka mitmeid teistsuguseid viise kommunikatsiooni määramiseks, mis suuresti lähtuvad erinevate teadusharude ja paradigmatel eelistustest ning uurimisobjektide poolt tingitud erivajadustest. Frank E. X. Dance kirjeldab kommunikatsiooni mõistet, eristades erinevate valdkondade kirjanduse analüüsi põhjal selles 15 kontseptuaalset komponenti: 1) sümbolid, verbaalsus, kõne; 2) mõistmine; 3) interaktsioon, vahekord, sotsiaalne protsess; 4) määramatuse vähendamine; 5) protsessuaalsus; 6) ülekanne, edastamine, vahetus; 7) seotus, kokkukõitmine; 8) ühisosa loomine; 9) kanal, kandja, vahend; 10) mälestuste dubleerimine; 11) selektiivne vastus, muutus käitumises, reageering; 12) stiimul, ajend; 13) intentsionaalsus; 14) aeg, koht, olukord; 15) mõju (Dance 1970: 204–208). Hiljem esitab ta koos Carl E. Larsoniga osa selle analüüsi algmaterjalist — 126 kirjandusest valitud kommunikatsiooni määratlust (Dance, Larson 1976: 171–192).

**Tabel 1.** Valik kommunikatsiooni definitsioone loodusteadustest (Hauser 1998: 7 järgi, osaliselt).

<i>Autor ja distsipliin</i>	<i>Definitsioon</i>
Wilson (1975: 111) Sotsiobioloogia	Kommunikatsioon leiab aset, kui ühe organismi tunnus või tegevus on vastu võetud ja see mõjutab teise organismi käitumise tõenäosust viisil, mis on adaptiivne ühe või mõlema osaleja jaoks.
Hailman (1977: 52) Etoloogia	Kommunikatsioon on informatsiooni ülekanne kanalis saadetud signaalide kaudu saatja ja vastuvõtja vahel. Kommunikatsiooni tuntakse ära oletatava vastuvõtja käitumise erinevuse põhjal kahes olukorras, mis erinevad ainult oletatava signaali esinemise või puudumise poolest. Signaali mõjuks võib olla ka muutuse mittetoimimine või vastuvõtja sisemise käitumusliku valmisolekuseisundi säilumine.
Dusenbery (1992: 37) Tajuökoloogia	Mõistet tõeline kommunikatsioon piiratakse juhtumitega, milles edastav organism on hõivatud käitumisega, mis on adaptiivne peamiselt seetõttu, et see tekitab signaali, ja milles signaali poolt vahendatud interaktsioon on adaptiivne ka vastuvõtva organismi jaoks.
Krebs ja Davis (1993: 249) Käitumisökoloogia	Kommunikatsioon on protsess, milles toimija kasutab spetsiaalselt kujundatud signaale või demonstratsioone, et mõjutada reageerija käitumist.
Kimura (1993: 3) Neuropsühholoogia	Kommunikatsiooni mõistet kasutatakse siin kitsas tähenduses, viitamaks käitumistele, mille kaudu liigi üks isend edastab informatsiooni liigi teisele isendile.

Ka eluslooduses toimuvat kommunikatsiooni on defineeritud paljudel eri viisidel. Loodusteaduslikes käsitlustes jagunevad kommunikatsiooni määratlused peamiselt transmissioonilise lähenemise, mis on sage etoloogias, ja neodarvinistlikumate vaadete vahel, mis rõhutavad kommunikatsiooni adaptatiivsust või selle mõju organismide kohasusele. Erinevad vaated rõhutavad kas saatja või vastuvõtja kesket rolli kommunikatsioonis ja tõstavad esile kas infovahetust ja vastastikkust kasu või informatsiooniga manipuleerimist. Kommunikatsiooniteoreetik Marc D. Hauser esitab valiku kommunikatsioonikäsitlusi eri bioloogia koolkondadest (tabel 1).

Käesoleva uurimuse objektiks olevate mimikrinähtuste näol on tegemist kommunikatsiooni erivormiga. Esiteks pole mimikri puhul teate mimeedist saatja eesmärgiks anda vastuvõtjale enda kohta adekvaatset informatsiooni. Teiseks on enamike mimikrinähtuste puhul tegemist liikidevahelise biokommunikatsiooniga, mis tähendab, et signaali saatja ja vastuvõtja kasutavad erinevat liigispetsiifilist märgirepertuaari ega mõista sarnaselt ka teineteise teadete tähendusi. Säärasel juhul ei põhine osapooltevaheline kommunikatsioon ühisosal ja tähenduste sarnasusel saatja ja vastuvõtja jaoks ning tähenduse jagamist pole võimalik võtta kommunikatsiooni defineerimise lähtekohaks.

Samuti ei saa paljusid mimikrinähtusi vaadelda kommunikatsiooniaktidena, kui võtta aluseks saatja intentsioon või eesmärgipärasus kommunikatsiooni abil vastuvõtjat mõjutada ning kirjeldada kommunikatsiooni kui „toiminguid, mis väljendavad tekitaja eesmärki ja mida tajutakse või interpreteeritakse säärastena” (Mackay 1975: 5).<sup>33</sup> Olukorras, kus vastuvõtja poolt visuaalselt tajutavad tunnused asuvad saatja kehastruktuurides, nii nagu see on näiteks mitmete päevaliblikate tiibadel asetsevate silmalaikude puhul, võib saatja olla kommunikatiivses olukorras täiesti passiivne. Mimikri teemast lähtuv kommunikatsiooni määratlus peaks aga võimaldama kommunikatsioonina käsitleda ka selliseid interaktsioone erinevate elusolendite vahel.

Neist kaalutlustest lähtuvalt mõistetakse kommunikatsiooniprotsesse käesolevas uurimuses väga laias tähenduses. Autor aktsepteerib Sebeoki poolt pakutud definitsiooni kommunikatsioonist kui elussüsteemi ühe osa mõjust teisele, mille tagajärjel leiab aset muutus, kuid märgib samas, et Sebeoki määratlus ei erista efektiivselt semioosilisi mõjutusi füüsikalistest kausaalsetest seostest. Sebeoki definitsiooni täienduseks pakutakse järgnev kommunikatsiooni üldmääratlus: **kommunikatsioon on protsess saatja ja vastuvõtja vahel, mille käigus edastatakse teade ja mille tulemusel leiab tagasiside vahendusel aset interpretatsioonist lähtuv muutus.**<sup>34</sup>

<sup>33</sup> „[...] *those acts that are expressive of the originator's purpose and perceived or interpreted as such*”

<sup>34</sup> Kommunikatsiooni säärane defineerimine ammutab inspiratsiooni nii küberneetikast kui ka semiootikast. Küberneetikaga seob siin pakutud definitsiooni tagasiside mõiste,

See definitsioon seab kommunikatsiooni tingimuseks teate edastamise kommunikatsiooni käigus ja interpretatsiooni toimumise, st. interpretatsioonivõimelise vastuvõtja olemasolu. Vastuvõtja peab olema võimeline teadet interpreteerima ja sellele reageerima, kuid samas ei sea definitsioon tingimust, et vastuvõtja peaks teadet interpreteerima samamoodi kui teate saatja. Definitsioon hõlmab nii teate saatja poolt aktiivselt edastatavad signaalid, mille puhul saatja võib aktiivselt tõlgendada vastuvõtja tagasisidet, kui ka saatja passiivsed tunnused, mida vastuvõtja peab ise aktiivselt otsima ja interpreteerima. Määratlus hõlmab ka elutu keskkonna omadusi saatjatena niivõrd, kui need saavad edastada teateid vastuvõtja jaoks ja kutsuda esile vastuvõtjapoolse interpretatsiooni ja tagasiside.

Kommunikatsiooni selline määratlus võimaldab kirjeldada enamikke eluslooduses esinevaid kommunikatsiooninähtusi. See hõlmab liikidevahelist kommunikatsiooni ning kaasab ka olukordi, kus teate tähendus on saatja ja vastuvõtja jaoks erinev, tingimusel, et vastuvõtja on võimeline teadet mingilgi kombel interpreteerima ja et see interpretatsioon toob kaasa tagasisidest lähtuva muutuse. Hõlmates eri tüüpi tagasisideprotsesse (vt. joonis 2) võimaldab pakutud definitsioon kirjeldada ka autokommunikatsiooni juhtumeid, mille puhul signaali saatjaks ja vastuvõtjaks on üks ja seesama elusolend, nagu see toimub näiteks nahkhiirte puhul, kes kasutavad ultrahelisignaale ruumis orienteerumiseks.

Tagasisideprotsesside rolli rõhutamine kommunikatsioonis ning võimaluse teadvustamine, et teade muutub kommunikatsiooniakti tulemusel, suunab tähelepanu kommunikatsioonisüsteemide dünaamikale, diakroonilisele dimensioonile ja arenguvõimalustele. Allen E. Ivey ja James C. Hurst on märganud kommunikatsiooniprotsessi sarnasust bioloogilise evolutsiooniga. Nende arvates tuleks kommunikatsiooni sarnaselt elusloodusele vaadelda mitte staatilise, vaid adapteeruva süsteemina, milles on oluline roll keskkonnast ja kommunikatsioonist tuleneval tagasisidel. Kahe erinevat päritolu ja kultuurilist tausta omava inimese lävimist võib sellest seisukohast lähtuvalt mõista kui „interaktsiooni-  
protsessi, milles kumbki inimene õpib teisega kohanema kommunikatsiooniaktide ja tagasisidemehhanismide kaudu” (Ivey, Hurst 1971: 203).<sup>35</sup> Kommunikat-

---

mis on oluliseks kontseptsiooniks tasakaaluliste süsteemide kirjeldamisel. Näiteks Bernard Korzeniewski on välja pakkunud määratluse, mis võimaldab kirjeldada elu kui erinevate sidestusprotsesside tasakaaluolekut (Korzeniewski 2001). Keskendumine teate vastuvõtja interpretatsioonile nihutab vaatenurga aga semiootika suunas, avardades märgi mõiste kasutusvõimalusi kommunikatsiooni kirjeldamisel. Vastavalt Charles S. Peirce'i määratlusele pole miski märk, kui seda märgina ei interpreteerita („*nothing is a sign unless it is interpreted as a sign*”, CP 2.308) ja seega saab ka kommunikatsioonis edastatud teadet vaadelda märgina ainult ja alles siis, kui saatja või vastuvõtja interpreteerib seda kui märki millegi kohta.

<sup>35</sup> „[...] *interaction process in which each person learns to adapt to the other via communication acts and feedback mechanisms.*”

sioonisüsteemide dünaamikaga arvestav määratlus võimaldab dialoogi ka bioloogias levinud vaadetega kommunikatsioonisüsteemidest ja mimikrist, mis pööravad tähelepanu nende nähtuste evolutsioonilisele kujunemisele ja arengu-  
loole.

Samas on esitatud määratluse kasutusvõimalustel ka teatud piirid. See definitsioon ei sobi massimeedias toimuva ühesuunalise kommunikatsiooni kirjeldamiseks, mille puhul on edastatavate teadete omadused ette antud ja vastuvõtjapoolne interpretatsioon ei mõjuta saadetavaid teateid kuigivõrd. Samuti ei hõlma definitsioon kommunikatsiooni tehnilises tähenduses, kus vastuvõtja võimalikud reaktsioonid teadetele on eelnevalt determineeritud.

## 2. NIHKEGA KOMMUNIKATSIOONINÄHTUSED

Mimikri mõistega on seostatud mitmeid kontseptsioone, mille puhul ei ole saatja ja vastuvõtja vaheline kommunikatsioon otsene ja teineteisemõistmist loov. Neist olulisemateks võib pidada möödakommunikatsiooni ehk väärilmõistmist (*miscommunication*), pettust ja jäljendamist. Mimikri kui kommunikatsiooninähtuse uurimisel tuleb paratamatult tähelepanu pöörata ka nimetatud mõistetele ja nende omavaheliste seostele. Selle muudab raskemaks asjaolu, et möödakommunikatsioon, jäljendus, pettus ja mimikri ei allu ühtsele kirjeldusalusele. Pigem on nende puhul tegemist kommunikatsiooni erijuhtude või etapidega, mida võib omavahel seostada väga mitmesugusel viisil.

Möödakommunikatsiooni, pettust, jäljendust ja mimikrit võib vaadelda otsese kommunikatsiooniakti teatud modifikatsioonidena, mis võivad üksteisega sarnaneda või erineda mitmes aspektis, nagu näiteks osalejate intentsioonid, originaali ja jäljenduse vaheline sarnasus jms. Kõige üldisemalt võib ühendavaks omaduseks pidada edastatava teate või selle märgilise tähenduse nihet, mis seondub sarnasusega. Säärane nihkumine kommunikatsioonis võib olla informatsioonivoogu katkestav, nagu see on möödakommunikatsiooni puhul, kus erinevatest häiretest tulenev tähendusnihe suurendab erinevust saatja ja vastuvõtja märgikäitumise vahel. Aga nihkumine võib olla ka informatsiooni edasikandev, nagu see on sarnasusel põhineva jäljenduse loomisel, või informatsiooni asendav, nagu see on pettuse ja mimikri puhul, kus vastuvõtjale ootuspärase teade asendatakse vormilisest sarnasusest lähtudes teise teatega (tabel 2).

**Tabel 2.** Ülevaade nihkega kommunikatsiooninähtustest, mis lähtub sarnasuse mõistest ja nihke põhjustest.

	<i>Kommunikatsioonis avaldub ...</i>	<i>Nihe tekib tänu ...</i>
<i>Mööda-kommunikatsioon</i>	erinevus saatja poolt formuleeritud teate ja vastuvõtja interpretatsiooni vahel.	mürale, erinevat tüüpi häiretele, erinevustele saatja ja vastuvõtja arusaamades.
<i>Pettus</i>	sarnasus tõese, algupärase või oodatava teate ja selle asemel edastatud teate vahel.	saatja intentsioonile petta vastuvõtjat või manipuleerida tema käitumist.
<i>Jäljendus, imitatsioon</i>	sarnasus algupärase objekti ja tema jäljenduse vahel, mis edastatakse teatena.	saatja intentsioonile jäljendada ja/või tema loovale tegevusele.
<i>Mimikri</i>	isendiülene sarnasus elusolendi või ta edastatud teate ja mõne teise vastuvõtjale tähendusliku tunnuskompleksi vahel.	iseeneslikult või vastuvõtja tegevuse tõttu interpreteerijana ning avaldub saatja tunnuse või signaalina.

Kuna teate formuleerimise ja edastamise ning teate vastuvõtmise ja interpreteerimise täielik vastavus on ideaaljuht, mida tegelikus kommunikatsioonis peaaegu kunagi ette ei tule, leiab tähendusnihe teatud mõttes aset igas kommunikatsiooniaktis. Siinses uurimuses eristatakse aga nihkega kommunikatsiooni otsekommunikatsioonist, mõistes neist esimese all nähtusi, milles edastatava teate või tähenduse nihe on sedavõrd domineeriv, et ta määratleb suures osas kommunikatsiooniolukorra omadused. Käesolevas peatükis kirjeldatakse erinevaid nihkega kommunikatsiooninähtusi ning vaadeldakse nende paiknemist otsest kommunikatsiooni kirjeldava kommunikatsioonimudeli suhtes. Et möödakommunikatsiooni, pettust, jäljendamist ja teisi käsitletavaid mõisteid on uuritud psühholoogias jt. teadusharudes küllaltki põhjalikult, pretendeerib käesolev peatükk pigem võrdleva ülevaate loomisele. Tähelepanu pööratakse nimetatud nähtuste paiknemisele kommunikatsiooniaktis ning erinevustele ja sarnasustele mimikriga. Kirjeldamise käigus keskendutakse teatud formaliseeritavatele tunnustele, nagu seda on teate edasikandumine ja teisenemine kommunikatsioonis, sarnasus ja erinevus, kommunikatsiooni funktsioonid, tagasiside tüübid ja osaliste intentsioonid. Et nimetatud nähtused hõlmavad kommunikatsiooni erinevaid etappe, toob järgnev käsitlus selgelt välja vajaduse vaadelda eraldi saatja ja vastuvõtja osalust kommunikatsioonis, arvestades kummagi osapoole positsioone ja paiknemist eraldi omailmas. Säärane vaatenurk kommunikatsioonile on rõhutatult semiootiline ja see säilitab oma olulisuse ka mimikrinähtuste kirjeldamisel.

## 2.1. Möödakommunikatsioon

Möödakommunikatsiooni (*miscommunication*) mõistet on enam kasutatud kommunikatsiooniuuringutes ja psühholoogias. Kõige üldisemalt võib selles näha kõrvalekallet õnnestunud otsesest kommunikatsiooniaktist — olukorda, milles mõne vea või häire tõttu kommunikatsioonis ei jõua teade vastuvõtjani säärasel kujul, nagu saatja selle teele läkitas. Võimalikeks häireteks, mille tõttu ei jõua teade adekvaatselt vastuvõtjani, võivad vastavalt Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudelile olla kanalis leviva müra poolt tingitud moonutused, aga ka vead teate kodeerimisel ja dekodeerimisel. Samuti võib vastavalt Shannon-Weaveri kommunikatsioonikäsitlusele olla teate sumbumise põhjuseks selle mittevastavus kommunikatsioonikanali omadustele, näiteks olukord, kus teates sisalduv informatsioonihulk ületab kanali läbilaskevõime (Shannon, Weaver 1963: 16, 60 jj.).

Inimestevahelises suhtlemises on üheks lihtsaimaks möödakommunikatsiooni näiteks olukord, kus vastuvõtja pole suuteline dekodeerima ja seetõttu ka mõistma saatja poolt käsitsi kirjutatud teksti viisil, nagu saatja selle kirja pani. Möödakommunikatsiooni põhjus võib säärasel juhul peituda nii saatja lohakas käekirjas (kodeerimine), paberi ja kirjutusvahendi kehvast kvaliteedist (kanal) või lugeja nõrgas silmanägemises (dekodeerimine). Näitena biokommunikatsioonist

sobib möödakommunikatsiooni illustreerima olukord, kus tugeva müra tõttu linnades ja kõrge inimasustusega piirkondades on takistatud nahkhiirte ja lindude liigisisene kommunikatsioon. On kirjeldatud kuni 2 km laiust surnud tsooni Euroopa kiirteede ääres, kus ligi poolte biotoobile vastavate linnuliikide arvukus on tavalisest madalam. Arvukuse languse peamisteks põhjusteks on metsamassiivide jagunemine väiksemateks osadeks ning transpordimüra, mis mõlemad takistavad kommunikatsiooni ja paarilise leidmist (Brotons, Herrando 2001). Elusolendite kommunikatsioonisüsteemidele võib tõsiseid väljakutseid esitada ka kaudne inimõju. Näiteks kirjeldavad Lawrence A. Rabin ja Corrieh M. Greene kirevahvenlaste kommunikatsiooniraskusi eutrofeerunud Victoria järves Aafrikas, mis on viinud sugupartnerit visuaalsete signaalide põhjal valivate liikide omavahelise ristumiseni (Rabin, Greene 2002). Samuti võib möödakommunikatsiooniks eluslooduses pidada olukorda, kus saatja pole tänu füüsilisele kurnatusele võimeline esile tooma piisava intensiivsusega signaale. See võib juhtuda näiteks pesahüljajate lindude puhul, kus nõrkenud pojale ei saa saatuslikuks mitte niivõrd kurnatus ise, vaid suutmatus enda asukohest vanematele märku anda.

Seni kirjeldatud möödakommunikatsiooni näited piirduvad transmissioonilise kommunikatsioonikäsitluse võimalustega, st. nad kirjeldavad teate kodeerimise, edastamise, vastuvõtu ja dekodeerimise käigus tekkivaid kommunikatsioonihäireid ega pööra tähelepanu tähendusega seotud küsimustele. Möödakommunikatsiooni on aga võimalik mõista aga ka märgatavalt laiemalt, kui kaasata teate formuleerimise ja interpreteerimisega seotu (vt. joonis 4), st. kommunikatsioonis avalduvad semiootilised tasandid ning nendes peituvad võimalused. Semiootilistel tasanditel toimuva möödakommunikatsiooni tähistamiseks kasutatakse ka mõistet väärarvustamine (*misunderstanding*, vt. ülevaadet Dascal 1999). Sel juhul pole möödakommunikatsioon enam kõrvalekalle ainuõigest viisist, kuidas teade peab saatjalt vastuvõtjani jõudma, vaid igas kommunikatsiooniaktis sisalduv semiootiline potentsiaal, mis sõltuvalt olukorrast võib olla kas loov või eksitav. „Möödakommunikatsioon pole mitte ainult viga või mittevastavus; tegelikult on see ka võimalus, kuna suurendab kommunikatsioonis osalejate vabadust nende vahelises koostoimimises” (Anolli 2001: 4).<sup>36</sup>

Semiootika vaatenurgast on naiivne kõnelda ühest õigest interpretatsioonist, vastandatuna ülejäänutele. Kommunikatsioonis osalejate omailmade ja tähenduslike reaalsuste erinevustest tulenevalt võimaldab iga teade mitmesuguseid interpretatsioone, millest mõni on saatja poolt teateks formuleeritud ja kodeeritud tähendusele lähedasem, ning teised, igaüks omal kombel, erinevad. Kommunikatsioonis osalejate jaoks võib olla soovitavaks tulemuseks teate edastami-

---

<sup>36</sup> „*Miscommunication is not plainly a defect or a mismatch; actually, it is also a chance, because it enhances the degrees of freedom available to the communicators in their interaction.*”

ne viisil, et selle tähendus oleks saatjale ja vastuvõtjale üheselt mõistetav, kuid nad võivad lubada ka tähenduse nihkumist või muutumist kommunikatsiooni käigus. Kommunikatsioonis osalejate ootused ja suhtumine võimalikku valestimõistmisesse sõltub konkreetse kommunikatsiooniakti funktsioonist (ptk. 1.4.). Kommunikatsiooniaktis, mille dominandiks on referentsiaalne funktsioon, on väärnimõistmine kindlasti ebasoovitav, kuna see toob kaasa edastatava informatsiooni valestimõistmise, poeetilise dominandi puhul võib möödakommunikatsioon olla aga isegi oodatud või on see vähemasti kommunikatsiooni normaalne osa, kuna poeetiline dominant lubab märgatavalt suuremat interpretatsioonivabadust. Ka metakommunikatsioonilise dominandi puhul võib objektitasandil toimuv möödakommunikatsioon olla soositud, kuna see võimaldab edastada teavet kommunikatsioonis kasutatava koodi kohta vähemalt samavõrd kui objektitasandil toimuv otsekommunikatsioon.

Teate edastamise käigus tekkivate häirete kõrval pöörab kommunikatsiooni semantilisest ja pragmaatilistest iseärasustest tulenevale väärnimõistmisele tähelepanu Luigi Anolli, määratledes möödakommunikatsiooni kui erinevaid kommunikatsiooninähtusi hõlmavat katusmõistet:

*[möödakommunikatsiooni] mõiste ei hõlma mitte ainult tema peamiseid tähendusi, nagu kommunikatsioonireeglite puudumist, defektsust või rikkumist ja „inimestevahelise suhtluse pahupoolt”, vaid ka interpreteerimise erinevust ja informatsiooni valestiesitamist. Möödakommunikatsioon hõlmab ka väärnimõistmisi saatja ja vastuvõtja vahel, kuid nad ei jaga sama kultuuri ja omavad erinevaid interpreteerimismustreid. (Anolli 2001: 4).<sup>37</sup>*

Interpretatsiooniharjumustest tulenevaid väärnimõistmisi on rohkesti kirjeldatud erinevate kultuuritaustaga inimeste vahelises kommunikatsioonis. Fernando Poyatos kirjeldab sääraseid kultuurispetsiifilisi, situatsiooni ja kontekstiga seotud kultuurilisi praktikaid kui kultureeme ning pakub välja ka nende liigendamise tüpoloogia (Poyatos 2002: 10). Fikseerides keskkonna kasutamise ja suhtluspaikade valiku, suhtluskanalid ja lävimise intensiivsuse, käitumise ajalise ja ruumilise organiseerituse, on kultureemidel oluline roll nende kandjate enesemääratluses ja identiteediloomes. Saatja ja vastuvõtja kultureemide erinemine on aga tihti väärnimõistmiste allikaks. Näitena selle kohta kirjeldab Poyatos Hispaanias õppiva Põhja-Ameerikast pärit üliõpilase mitmesuguseid eksimusi mitteverbaalse kommunikatsiooni vallas, nagu kohalikest erinevate žestide

---

<sup>37</sup> „[miscommunication] not only includes its standard meaning such as a lacking, defect and violation of communicative rules and “the dark side of personal communication”, but also mismatching interpretation, as well as misrepresentation of information. Miscommunication also covers misunderstandings between speaker and addressee when they do not share the same culture and have different interpretative patterns.”

kasutamise, teistsuguse suhtlusdistsantsi valiku ja erinevad lauakombed (samam, 18–19).<sup>38</sup>

Üheks levinud möödakommunikatsiooni põhjuseks on erinevused kommunikatsiooni kontekstis saatja ja vastuvõtja jaoks. Möödakommunikatsioon võib tuleneda ühisosa vähesusest saatja ja vastuvõtja taustateadmistes, aga selle põhjuseks võib olla ka kommunikatsioonilise olukorra erinev tõlgendamine. Barbara Schneider kirjeldab vääritimõistmisi, mis tulenevad saatja ja vastuvõtja erinevast hinnangust kommunikatsiooni kontekstile. Näiteks võib vääritimõistmine kergesti aset leida, kui üks osapool tõlgendab kommunikatsiooniolukorda kui ametialast, teine aga eeldab suhtlust isiklikul tasandil (Schneider 2002: 212). Erinev konteksti tajumine võib põhjustada möödakommunikatsiooni eriti asünkroonse kommunikatsiooni puhul, kus teate saatmise ja vastuvõtmise vahel jääb ajaline distants, või teineteisest ruumiliselt kaugel paikneva saatja ja vastuvõtja puhul, keda ümbritsevad keskkonnad on üksteisest erinevad. Walburga von Raffler-Engler kirjeldab kolme tüüpi möödakommunikatsiooni põhjuseid. Lisaks kultuuris kehtivate normide ning verbaalse ja mitteverbaalse käitumise mittetundmisele eristab ta vääritimõistmise põhjusena ka väärkasutust (*misnomer*), nagu see leiab aset akadeemikutevahelises diskussioonis, kui kumbi ei soostu teise vaatenurka omaks võtma (Raffler-Engler 2003: 25–26).

Nii teadete edasikandel esinevatest häiretest kui interpretatsioonierinevustest tulenev möödakommunikatsioon võib sõltuvalt kommunikatsiooni iseärasustest kaasa tuua mitmesuguseid tagajärgi.<sup>39</sup> Roman Jakobsoni kommunikatsioonifunktsioonide jaotust (Jakobson 1981: 23 jj.) järgides võib möödakommunikatsioonis eristada mitmeid avaldumisvorme ja tagajärgi. Möödakommunikatsioon võib põhjustada: 1) saatja seisundi või kuuluvuse vääritimõistmist (emotiivne funktsioon); 2) saatja kavatsuste, intentsioonide või tegevuse põhjuste vääritimõistmist (konatiivne funktsioon); 3) teates sisalduva informatsiooni vääritimõistmist millegi kohta (ekspressiivne funktsioon); 4) vigaste, ebaharilike või lihtsalt uute kommunikatsioonireeglite kujunemist (metakeeleline funktsioon)<sup>40</sup>;

<sup>38</sup> Kultuurispetsiifilisi võimalusi (kõnelemise ja kuulamise iseärasused, prosoodilised rütmid, formaalsed kõnekujudid, diskursuse üldine ülesehitus jms.) kõne tähenduse varieerimiseks kirjeldavad inglise-, saksa- ja hispaaniakeelset kultuuriruumi analüüsides Dagmar U. Scheu-Lottgen ja Juan M. Hernández Campoy (1998: 264–283).

<sup>39</sup> Carla Bazzanella ja Rossana Damiano eristavad näiteks süntaktilisel, semantilisel, leksikaalsel ja pragmaatilisel tasandil toimuvat möödakommunikatsiooni, mida vallandavad põhjused võivad olla struktuursed (häired kommunikatsioonikanalis, sarnasused keele elementide vahel jms.), seotud kõnelejaga (kõnehäired, otsusekindluse puudumine jms.), kuulajaga (eelarvamused, kognitiivne koormatus jms.) või interaktsiooniga (erinevad teadmised, fokuseerimisprobleemid jms.) (Bazzanella jt. 1999: 818–821).

<sup>40</sup> Umberto Eco käsitluses esitab iga teate interpreteerimisakt väljakutse kasutatavate koodide kehtivusele ning toob kaasa nende modifitseerumise, mida Eco nimetab ekstrakodeerimiseks (*extra-coding*). Ekstrakodeerimine jaguneb ülekodeerimiseks (*over-coding*), mille käigus muudetakse olemasolevat koodi uusi reegleid lisades, ja alakodee-

5) edastatavate teadete (esteetika) muutumist ja uute teadete teket (poetiline funktsioon); 6) muutust kommunikatsioonilises olukorras või selle katkemist (faatiline funktsioon).

Teate saatja hälvetest tulenevatele kommunikatsioonihäiretele pööravad tähelepanu Stepan Davtian ja Tatyana Chernigovskaya, eristades psühhiaatria semiootilise käsitluse raames kuut võimalikku märgiprotsesside talitlushäiret: 1) oligoseemia (*oligosemia*) puhul on vastuvõetavate märkide arv vähenenud; 2) hüposeemia (*hyposemia*) puhul väheneb märkide tähenduslikkus; 3) hüperseemia (*hypersemia*) toob kaasa teatud märkide tähenduslikkuse tõusu teiste märkide arvelt; 4) ambiseemia (*ambisemia*) seisneb märkide tähenduste ebamäärasuses juhul, kui olukord on ebaselge; 5) krüptoseemia (*cryptosemia*) seisneb märkide äratundmises, mis pole teistele vaatlejatele tajutavad; 6) paraseemia (*parasemia*) puhul leiab aset märkide väärustunud interpreteerimine, mille põhjuseks on ebaõige kontekst (Davtian, Chernigovskaya 2003: 533, 541–542).

Möödakommunikatsioon võib seega aset leida eri tasanditel ja eri põhjustel ning tuua kaasa mitmesuguseid tagajärgi. Sellest mitmekesisusest sõltumata ühendab kõiki möödakommunikatsiooni olukordi toimumine teatud konventsionaalse või eeldatava kommunikatsiooni foonil. Möödakommunikatsioon võib olla kas formaliseeritud reeglite rikkumine, üleastumine saatja ja vastuvõtja vahelisest „kõrvalkalle” või kõrvalekalle konventsioonist ja harjumustest, kuid igal juhul eeldab see otsekommunikatsiooni võimalikkust. Seega ei saa möödakommunikatsiooni võrdsustada kommunikatsioonilise kaose või totaalse veaga, vaid pigem tuleks selles näha kõrvalekallet muidu toimiva kommunikatsioonisüsteemi suhtes. Biokommunikatsioonis võib tuua näiteid lähedaste liikide vahelistest kokkupuudetest, kus suur osa kasutatavatest teadetest on eri liikidel sarnased, kuid mõned teated erinevad tähenduse poolest. Kattuvad teated lubavad liikidevahelise kommunikatsiooni toimumist, erineva tähendusega teated toovad aga kaasa vääritimõistmise.

Näiteks kirjeldab Konrad Lorenz sugulasliikide kalkuni ja sinipaabu *Pavo cristatus* kokkupõrget, mis võib tänu kommunikatsioonis osalejate mõneti erinevale märgirepertuaarile ühele poolele kergesti letaalseks saada. Nimelt näevad kummagi liigi isaslinnud välise sarnasuse tõttu teineteises pulmaajal vastast. Tänu paremale lennuosavusele ja kiiremale rünnakule jääb konflikti puhul võit peaaegu alati kasvult väiksemale sinipaabule, samas ei kutsu mahaheitmine — märguanne, millega kalkun oma allaandmist väljendab — sinipaabus esile mingit pidurdusreaktsiooni. Juhul kui teda ei takistata, võib sinipaabu oma

---

rimiseks (*undercoding*), mille käigus tuletatakse tundmatu või arusaamatu teksti põhjal uus kood. Koodi (ja kodeerimise) mõiste eeldab Eco käsitluses sotsiaalset konventsionaalsust ja nendest moodustuv semiootiline väli (*semiotic field*) piirdub eelkõige inimkultuuriga (Eco 1976: 133–136). Näiteks geneetilise koodi puhul on Eco arvates tegemist koodi mõiste metafoorse kasutusega (Eco 1984: 182–184).

maaslösutava konkurendi kergesti surnuks nokkida, kuna alistumismärguanded on liigispetsiifiliselt erinevad (Lorenz 1984: 102). Võimalus väärnimõistmise tekkimiseks on tõenäoline ka sama liigi isendite vahel, kes pärinevad erinevatest paikkondadest ning kelle käitumuslikud väljendused ja dialektid on seetõttu paigaspetsiifiliselt erinevad. Seda tüüpi väärnimõistmiste kohta on tehtud vähe teaduslikke uuringuid (nt. Salwiczek, Wickler 2004; Marler, Hamilton 1966: 450–461).

Paljudel liikidel on kommunikatsiooniks kasutatavate märkide hulk füsioloogiliste võimalustega limiteeritud. Sel juhul saab üheks liikidevahelist väärnimõistmist võimaldavaks mehhanismiks biokommunikatsioonis kasutatavate teadete piiratud hulk ja neile vastavate märkide liigispetsiifiline arbitraarsus. Nii näiteks tõlgendavad erinevad imetajad sabaga tehtud liigutusi väga erinevalt. Thomas A. Sebeok kirjutab tabavalt: „saba liigutused tähistavad koeral sõprust, kassil vaenulikkust ja hobusel kärbestele olemasolu” (Sebeok 1969: 207).<sup>41</sup> Neist kahe esimese, inimesega oma eluruumi jagava koera ja kassi puhul annab sama teate vastandlik tähendus ikka ja jälle alust väärnimõistmisteks.

Samas pole otstarbekas pidada möödakommunikatsiooniks evolutsioonis kinnistunud biokommunikatsiooni juhtumeid erinevate liikide vahel, mis on kaasa toonud spetsiaalsete kohastumuste väljakujunemise. Ehkki teade võib säärasel juhul omada saatja ja vastuvõtja jaoks sootuks erinevat tähendust, ei teki tähenduse muutus kõrvalekaldena otsesest kommunikatsioonist. Näitena on kollase- ja mustalaigulise hoiatusvärvuse tähendus seda kandva puukonna või pisikiskja jaoks erinev. Röövloomale tähistab hoiatusvärvus mittesöödavust, konna enda jaoks kuulub see aga liigikaaslast tähistavate tunnuste hulka. Selline teate erinevate tähenduste esinemine saatja ja vastuvõtja jaoks on omaloomade erinevustest tulenev paratamatus. Kummagi kommunikatsioonis osaleja subjektiivses maailmas pole teate ja tähenduse säärane seos aga mitte ebatavalisus, vaid pigem norm.

Möödakommunikatsiooni üldiselt iseloomustavaks omaduseks võib pidada saatja ja vastuvõtja sarnaseid või üksteisele vastavaid intentsioone. Need võivad küll teatud määral erineda, kuid kommunikatsiooni tõrgeteta toimumine tuleb kasuks mõlemale osapoolle. Kummagi osaleja huvides on otsekommunikatsiooni toimumine, mõlemad tahaksid teateid vahetada ja neid adekvaatselt mõista, kuid mingil põhjusel ei osutu see võimalikuks. Seega on kommunikatsioonis osalejate taotluseks häirete ja väärnimõistmiste ületamine, mis toob pikemas ajalisel perspektiivis kaasa kommunikatsioonisüsteemi täiustamise. Sootuks teistsugune on aga olukord pettuse puhul, kus kommunikatsioonis osalejate taotlused ja intentsioonid erinevad üksteisest märkimisväärselt ning eesmärgiks on vastastikuse mõistmise asemel informatsiooni moonutamine ja kommunikatsioonipartneriga manipuleerimine. Kui kommunikatsioonis osale-

---

<sup>41</sup> „[...] tail movements in a dog denote friendship, in a cat hostility, and in a horse the presence of flies.”

jate taotluste erinevus on püsiv, võib pettuslik kommunikatsioonistruktuur jääda osalejate huvide konflikti tulemusena ajas muutuma, nõnda et saatja oskused manipuleerida arenevad võrdeliselt vastuvõtja oskustega pettust ära tunda (käsitlusi saatja ja vastuvõtja koevolutsioonist vaata ptk. 7.1).

## 2.2. Pettus

Otsesed kommunikatsiooniaktid võivad kaasa tuua möödakommunikatsiooni, kuid igal juhul langevad saatja ja vastuvõtja intentsioonid neis ühte või vastavad teineteisele. Samas esineb aga ka olukordi, kus saatja ei püüagi teateks formuleerida tõest, adekvaatset või relevantset tähendust, vaid vastupidi, püüab vastuvõtjaga manipuleerida, edastades viimasele eksitava teate. Säärast kommunikatsioonitüüpi tuleks nimetada pettuseks, vastavalt näiteks Myrdene Andersoni üldisele määratlusele: „pettust võib lihtsalt mõista kui eksitava informatsiooni saatmist ja/või vastuvõtmist avatud süsteemis” (Anderson 1986: 324).<sup>42</sup> Steven A. McCornack täpsustab, et pettust määratletakse sageli kommunikatsiooni kognitiivsete iseärasuste alusel, milleks on saatja intentsionaalsus petta ja valede uskumuste tekkimine vastuvõtjal (McCornack 1997: 96). Pettuse definitsiooni, mis lähtub osalejate intentsioonidest, on sõnastanud ka Lilly-Marlene Russow: „Osaleja käitumine on pettuslik siis ja ainult siis, kui osaleja taotleb, et tema käitumise tagajärjel jõuaks teine organism valele arusaamale ja ehk ka käituks sellest lähtuvalt” (Russow 1986: 48).<sup>43</sup>

Paljude kommunikatsiooniuringutes tehtud katsete hulgast pettust määratleda ja analüüsida tõusevad esile kaks süstematiseeritud ja küllaltki mõjuvõimsat teooriat. Informatsiooni manipuleerimise teooria (*Information Manipulation Theory* — IMT) keskendub meetoditele, mille abil saatja moonutab või teiseb relevantset informatsiooni. IMT eristab kolme põhilist uurimisteemat: pettuslike teadete loomine, pettuslike teadete omadused ja nende interpreteerimine vastuvõtja poolt (McCornack 1997). Isikutevaheline pettuse teooria (*Interpersonal Deception Theory* — IDT) pöörab tähelepanu erinevatele pettuse aspektidele ja muutujatele pettuslikus kommunikatsioonis, nagu kahtlus, kommunikatsioonis osalejate lähedus, käitumisest tulenev info läbiimbumine jms. (Burgoon jt. 1996). Pettus on olnud paljukäsitletud teemaks psühholoogias, ülevaate uurimise ajaloost, alates Joseph Jastrow, Max Dessoir, Alfred Binet ja Norman Tripletti varajastest töödest kuni tänapäevaste lähenemisteni, annab Ray Hyman (1989). Robert Hopper ja Robert A. Bell on uurinud mõiste pettus (*deception*) tähendusi inglise keelt kõnelevatel tudengitel. Semantilise analüüsi tulemusena eristavad nad kuut pettuse komponenti: väljamõeldised (müüdid,

---

<sup>42</sup> „[...] *deception can be understood as simply the sending and/or receiving of misleading information in open cybernetic system.*”

<sup>43</sup> „*An agent’s behavior is deceptive if and only if the agent intends that, because of its behavior, another organism will come to have (and perhaps act on) a false belief.*”

ironia, liialdused jms.); mängulisus (lõõpimine, bluffimine, narritamine jms.); valetamine (ebaausus, vassimine jms.); kuritööd (vandenõu, võltsimine, spioneerimine jms.); maskeerimine (varjamine, silmakirjalikkus jms.); valega seotud nähtused (moonutamine, eksitamine, valed järeldused) (Hopper, Bell 1984).

Kui eelmises alapeatükis kirjeldatud möödakommunikatsiooni puhul on otsene kommunikatsioon normiks ning selle suhtes võivad aset leida väga mitmesugused kõrvalekalded, siis võimalused pettuseks on täpsemalt määratletud. Pettuse puhul rikutakse vastuvõtja ootusi kommunikatsiooni suhtes taotluslikult ning see saab toimuda teatud vastuvõtja omailma kategoriseeritusele vastavatel viisidel. Samas ei ole pettuse puhul tegemist ühe või ainuvõimaliku vastandiga otsekommunikatsioonile; vähemalt inimestevahelise kommunikatsiooni puhul võivad teate asendamine, moonutamine ja salgamine erinevatel viisidel kombineeruda. Psühholoogid Luigi Anolli, Michela Balconi ja Rita Ciceri eristavad nelja desinformeeriva kommunikatsiooni kategooriat, mis erinevad üksteisest n.-õ. valetamise määra poolest: 1) väljajätmine (*omission*), saatja jätab vastuvõtjale edastamata osa informatsiooni, mida ta teab olevat relevantne vastuvõtja eesmärgi suhtes; 2) varjamine (*concealment*), saatja jätab edastamata vastuvõtjale relevantse informatsiooni ja asendab selle muu informatsiooniga, mida ta teab olevat tõese, kuid asjassepuutumatu, et luua seeläbi vastuvõtjas valet arusaama; 3) valetamine (*falsification*), saatja edastab tahtlikult vastuvõtjale infot, mida ta teab olevat vale; 3) maskeerimine (*masking*), saatja jätab vastuvõtjale edastamata osa informatsiooni ja asendab selle muu informatsiooniga, mida ta teab olevat vale (Anolli jt. 2001: 78).

Sarnaseid kategooriaid on võimalik eristada ka biokommunikatsiooni puhul. Näiteks jaotab Frans de Waal šimpanside pettusliku käitumise viide erinevasse kategooriasse: 1) varjamine (*camouflage*), oma teadmiste, kihkude või intentsioonide tagasihoidmine; 2) huvi teesklemine (*feigning interest*), huvi demonstreerimine ilmselgelt asjasse puutumatu objektide vastu; 3) meeleolu teesklemine (*feigning a mood*), näiline ärrituvus või rahulikkus, näiteks mängulisus sotsiaalse konfliktsituatsiooni varjamiseks; 4) teate korrigeerimine (*signal correction*), näiteks tahtmatu näogrimassi varjamine näo pööramisega või poja suu kinnikatmine emaslooma poolt olukorras, kus häälitsemine võiks ohtlikuks saada; 5) valetamine (*falsification*), näiteks vigastuse teesklemine dominantse isaslooma läheduses konfliktist pääsemiseks (Waal 1986: 226–240).

Mõne pettusliku kommunikatsioonitüübi toimumiseks piisab teate olemasolust, mida saatja otsustab mitte edastada, osad aga vajavad ka teise teate olemasolu, millega esimene asendatakse. Käesoleva uurimuse seisukohalt pakuvad erilist huvi just viimast tüüpi juhtumid, mille puhul vastuvõtjale õige informatsiooni saatmatajätmist varjatakse muu informatsiooni edastamisega, mis võib olla kas õige, tegeliku imitatsioon või teadlikult fabritseeritud. Säärased pettusliku kommunikatsiooni tüübid sarnanevad bioloogilisele mimikrile, samas kui väljajätmine ja varjamine vastavad pigem varjevärvustele ja varjestavatele mimeesidele (ptk. 5.1., 6.1.). Teate asendamine teise teatega võib olla väga

tulemuslik strateegia, kuna erinevalt informatsiooni varjamisest võimaldab see teate edastamist saatja ja vastuvõtja vahel. Mingisugust informatsiooni teatena edastatakse, ning kui vastuvõtja seda tõesena aktsepteerib, ei teki temas kahtlust saatja motiivide suhtes, nagu see võiks toimuda juhul, kui saatja informatsiooni varjates kommunikatsioonist keelduks. Lisaks sellele on valetamisel või info maskeerimisel teist tüüpi informatsiooniga kaks efekti. Ühelt poolt varjatakse algupärast ja ilmselt olulist informatsiooni, teisalt võimaldab pettuse käigus lisatud informatsioon aga vastuvõtja informeerituse, ja järelikult ka käitumise mõjutamist saatjale soovitavas suunas.

Pettusliku kommunikatsiooni käigus edastatava asendusinformatsiooni loomine nõuab mitmeid eeltingimusi, nagu näiteks diskreetsete tähenduslike üksuste esinemine kommunikatsioonis osalejate omailmades, saatja teadlikkus vastuvõtja tähenduslikest kategooriatest ning ootustest jms. Asenduse kaudu toimuv pettus saab olla usutav juhul, kui asendav teade langeb kokku mõne vastuvõtja jaoks tähendusliku üksusega, ehk teisisõnu, kui vastuvõtja saab teate asemel edastatud teist teadet interpreteerida kui tähenduslikku ja relevantset. See on ka põhjuseks, miks pettust pole võimalik analüüsida vaid kommunikatsiooni formaalset tasandit kirjeldades. Pettus hõlmab kommunikatsiooni semiootilisi aspekte, olles edukas juhul, kui vastuvõtja interpreteerib muudetud või asendatud teadet tähenduslikuna, nii nagu saatja seda taotleb. Just nimelt vastuvõtja interpretatsiooni oluline roll pettuses on põhjuseks, mis piirab pettusliku kommunikatsiooni esinemist erinevatesse liikidesse kuuluvate isendite vahel. Vastuvõtjat petva teate formuleerimine nõuab teate saatjalt vastuvõtja tajumisviisi head tundmist, mis on erinevaid omailmu ja kommunikatsioonisüsteeme kasutavate liikide vahel takistatud (ptk. 3.4.).

Teate asendamise puhul pettusliku kommunikatsiooni käigus tõstatub küsimus asendava teate päritolust. Saatja võib luua asendava teate n.-õ. tühjalt kohalt, arvestades vastuvõtja nõrkusi, eelistusi ja ootusi. Selline pettus võib arvesse võtta vastuvõtja kommunikatsiooniharjumusi, uudishimu tundmatu olukorra suhtes või kasutada vastuvõtja neuroloogilisi ja psühholoogilisi soodumusi, pakkuda tugevamat stiimulit kui seda suudaks ükski vastuvõtjale tuttav tähenduslik struktuur. Uue teate loomine tühjale kohale nõuab aga saatjalt nii vastuvõtja tähendusliku reaalsuse head tundmist kui ka kõrget kreatiivsust. Seda tüüpi pettuslik kommunikatsioon saab toimuda piiratud juhtudel, kui saatja semiootiline kompetents ületab tunduvalt vastuvõtja oma. Teise võimalusena võib saatja kasutada vastuvõtja tähelepanu kõrvalejuhtimiseks mõnda keskkonnas olemasolevat struktuuri. Kui saatja ja vastuvõtja jagavad sama füüsilist keskkonda ja nende omailmad on sarnased, omab pettuseks kasutatav struktuur tõenäolikkult tähendust ka vastuvõtja jaoks. Näiteks kirjeldab Frans de Waal pettuslikku kommunikatsiooni šimpansil, kes võimaluse saamiseks emasloomaga paarituda meelitas domineerivad isasloomad eemale, juhtides nende tähelepanu hoiatushäälsustega loomaia külustajatele (Waal 1986: 238). Sama pettuse tüüpi järgib näiteks inimene, kes meelitab kassi palderjanilõhnaga.

Palderjanis leiduvate eeterlike ainete keemiline sarnasus kasside poolt innaajal eritatava sekreediga on juhuslik, põhjusliku seoseta sarnasus, kuid seda on võimalik pettuseks efektiivselt ära kasutada.

Nagu eespool mainitud, seisneb peamine erinevus pettuse ja otsekommunikatsiooni vahel saatja intentsioonis, milleks pettuse puhul on vastuvõtjaga manipuleerimine kommunikatsiooniakti võimalusi kasutades. Samas pole vähemalt inimestevahelise kommunikatsiooni puhul ei saatja- ega vastuvõtjapoolsed intentsioonid kindlasti lihtsakoelised. Daniel C. Dennett eristab eri intentsionaalsuse tasandeid: esimese tasandi süsteem sisaldab uskumusi ja soove, teine uskumusi ja soove nii enda kui teiste uskumuste ja soovide kohta, kolmas tasand on aga võimeline kombinatsioonideks nagu „X soovib, et Y usuks, et X usub, et ta on üksinda” (Dennett 1989: 243; McCornak 1997: 97). Selle eristuse põhjal peaks pettuslikud kommunikatsiooniaktid eeldama kõrgemaid intentsionaalsuse tasandeid ning eri taotluste keerukat kombineerumist kommunikatsioonis. Näiteks eristab Luigi Anolli pettusliku kommunikatsiooni puhul teate saatja kahte intentsioonitasandit: 1) varjatud intentsioon petta vastuvõtjat teatega manipuleerides; 2) teeseldud intentsioon edastada teade vastuvõtjale; kusjuures neist teine jaguneb omakorda kaheks: a) intentsioon informeerida, edastades teadet justkui see oleks tõene; b) „siiruse” intentsioon panna vastuvõtja uskuma, et teade on tõene (Anolli 2001: 30–31).

Vastuvõtja intentsiooniks pettuslikus kommunikatsioonis on oletatav pettus läbi näha ja see välistada. Et vastuvõtja ei tea ette, milline kommunikatsiooniakt on pettuslik, peaks temas säilima teatud tähelepanu ja kahtlus iga kommunikatsiooniakti tõepärasuse suhtes. Vastuvõtja võib teates sisalduva info tõepärasuse selgitamiseks püüda määratleda saatja kavatsusi ja emotsionaalset seisundit kommunikatsiooniakti varjus (DePaulo jt. 1980: 132–132), kõrvutada erinevate kanalite kaudu vastuvõetud teadeid omavahel, nt. võrrelda verbaalses teates sisalduvat infot kõneleja žestide, kehaasendi, lõdvestusastme või häälekõrgusega (Goleman 1990). Seejuures sõltub nii saatja võime pettust varjata kui ka vastuvõtja strateegiad pettuse tuvastamiseks sellest, kui hästi kommunikatsioonipartnerid teineteist tunnevad (Buller, Aune 1990).

Ka vastuvõtja intentsiooni pettuslikus kommunikatsioonis saab kirjeldada mitmeosalisena. Vastuvõtja eesmärgiks võib olla teates edastatud informatsiooni tõeväärtuse selgitamine või teadet edastava indiviidi usaldusväarsuse kindlaks tegemine. Esimesel juhul on vastuvõtja tähelepanu all kommunikatsiooni semantiline, tähenduslik dimensioon, teisel juhul aga pragmaatilised ja käitumuslikud aspektid. Samas ei pruugi vastuvõtja intentsioonid kommunikatsiooniaktis olla tingimata saatjale vastutulevad ega tema eesmärgiks teates sisalduva info tõlgendamine või kommunikatsioonilise olukorra tõepärasuse selgitamine. Vastuvõtja võib olla huvitatud ka kommunikatsiooni toimumise takistamisest või kommunikatsioonilise olukorra interpreteerimisest ja kasutamisest oma isiklikest huvidest lähtudes. Esimesel juhul võib ta kommunikatsioonist keelduda, loobudes teadet dekodeerimast või interpreteerimast, aga ka blokeerides

teadete edastamiseks kasutatava kanali. Teisel juhul võib ta küll võtta edastatud informatsiooni vastu, kuid tõlgendab seda vastavalt iseenda varjatud intentsioonidele viisil, mis kahjustab saatja huve. Näiteks võib vastuvõtja pöörata tähelepanu mitte edastatud teate tähendusele, vaid interpreteerida seda metatasandil kui informatsiooni saatja seisundi, informeerituse või kavatsuste kohta.

Eraldi tähelepanu nõudev teema on pettusliku kommunikatsiooni põhjused. Pettus saab toimuda ainult otsekommunikatsiooni kontekstis ja sellest lähtuvalt, samas vähendab iga pettus saatja ja vastuvõtja vahelist usaldust, ühisosa või kommunikatsiooni ettearvatavust, vähendades nii edaspidiseid võimalusi otseks kommunikatsiooniks. Stabiilses kommunikatsioonisüsteemis võib pettust seega vaadelda kui teatud äärmuslikku abinõud, mis võetakse ette väljapääsmatu olukorra lahendamiseks. Inimestevahelise pettusliku kommunikatsiooni põhjustena on kirjeldatud ka soovi teha tasa vastuvõtjapoolset ebaõiglast või ebasoovitavat käitumist, saada kasu kommunikatsioonilisest olukorrast või kaitsta oma kommunikatsioonipartnerit (süütud valed), lahendada probleemset olukorda, samuti on kirjeldatud pettuslikkuses peituvat mängulist aspekti, mis eriti lapsi valetamisele tõukab (Werth, Flaherty 1986: 308–310; Vasek 1986: 287–290; McCornack 1997: 111–116).

Kommunikatsioonis osalejate taotlused biokommunikatsioonis on märgatavalt lihtsakoelisemad kui inimestevahelise pettusliku kommunikatsiooni puhul. Võttes pettuse määratlemise kriteeriumiks saatjapoolse intentsiooni petta, võib tekkida kahtlus, kas pettuslik kommunikatsioon saab väljaspool inimliiki üldse esineda. Samas on keerukama närvisüsteemiga elusolenditel kirjeldatud väga komplitseeritud käitumusliku pettuse juhtumeid, mis näivad hõlmavat ka taotluslikku toimimist. Näiteks kirjeldab Maxinne D. Morris toitumise ja pesemise ajal ilmnevat pettust ja käitumuslikke manipulatsioone loomaaia elevantide juures (Morris 1986). Frans de Waal analüüsib põhjalikult erinevaid pettusliku kommunikatsiooni avaldumisvorme šimpanside käitumises (Waal 1986). Intentsionaalsusest lähtuv määratlus välistab aga kindlasti hulga lihtsama struktuuriga kommunikatsioonijuhtumeid eluslooduses, mille puhul ühe kommunikatsioonis osaleja tegevus tekitab teises osalejas pettekujutelmata või vale arusaama.

Lähtudes teate saatja vabadusastmetest pakub Robert W. Mitchell välja pettuste neljaastmelise jaotuse, mis kirjeldab eri pettuse tasemeid eluslooduses ja näitab võimalusi nendevahelisteks seosteks (tabel 3). Esimest tüüpi pettuse puhul loom petab, kuna ta on „kujundatud” või „programmeeritud” nii tegema, ega saa teisiti (näiteks pettuslikud kehavormid mimikrinähtuste puhul). Teise tüüpi puhul näib pettus samuti olevat suures osas ette määratud, kuid selle avaldamiseks on oluline, et saatja ja vastuvõtja vahel leiaks aset vastastikkune kommunikatsioon, et saatja saaks vastuvõtjat tajuda. Pettus avaldub saatja tegevuse tagajärjel vastusena vastuvõtja juuresolekule (enamik käitumuslikku komponenti hõlmavaid mimikrinähtusi).

Kolmandat tüüpi pettuse puhul avaldub õppimisvõime ning petja on suuteline ettemääratud käitumismustreid kohandama ja kordama vastavalt omandatud kogemusele ning varasematele tulemuslikele pettustele (katse-eksituse meetodil või vaatluste teel kujunenud käitumuslikud kohandumised). Kui kolmanda tüübi puhul toimib petja, lähtudes kogemuslikust seosest enda teo ja selle eeldatava tagajärje vahel, siis neljandal tasemel suudab petja mõista, mida vastuvõtja pettuse käigus uskuma jääb. Neljanda taseme pettus arvestab petetava tegutsemist minevikus ning suudab kohanduda petetava käitumuslikele vastustele konkreetse kommunikatsiooniakti käigus (seda tüüpi pettus on omane inimestele, kuid seda on kirjeldatud ka inimahvide juures) (Mitchell 1986: 21–27).

**Tabel 3.** Pettuse erinevad tasemed vastavate näidetega (Mitchell 1986: 29 järgi, osaliselt).

<i>Tase</i>	<i>Pettus toimib tänu...</i>	<i>Programm</i>	<i>Näited petjast</i>
<i>I</i>	välimusele	Alati tee $x$	Batesi mimikri, valepeadega liblikad, taimne mimikri
<i>II</i>	taju ja tegevuse koordinatsioonile	Tee $x$ kui on $y$	Linnud, kes teesklevad pesa juures haavatut, saaki õngitsev merikurat
<i>III</i>	õppimisele	Tee mõnda $x$ eeldusel, et $x$ andis minevikus tulemuseks $y$	Laululinnud <i>Beau Geste</i> hüpoteesi järgi <sup>44</sup> , murtud jalga teesklev koer
<i>IV</i>	ettekavatsusele	Iseprogrammeeruv	Šimpans, kes petab toidu asukoha osas; valetav inimene

Mitchelli liigitus hõlmab ka mimikrinähtusi, varjevärvuseid jt. bioloogilisi kohastumusi, mille avaldumise üle ei oma elusolend kontrolli. Mitchell formaliseeribki pettust väga laialt, kui olukorda, milles 1) organism  $R$  registreerib (või usub) organismi  $S$  omadust  $Y$ ; 2a) kus on põhjust kirjeldada  $S$ -i kasu saavat juhul kui  $R$  reageerib  $Y$ -le kohaselt; 2b) kuna  $Y$  tähistab talle  $X$ -i; 3) ja kus  $X$  ei kehti (Mitchell 1986: 21). Mitchelli võrdleva käsitluse väärtus seisneb tähelepanu pööramises mimikrinähtuste ja pettuse sarnasustele, mille tõttu on nende diskreetne eristamine keeruline.

Käesoleva uurimuse autori arvates võib esile tuua kaks pettust iseloomustavat ja seda mimikrist eristavat kriteeriumit.

<sup>44</sup> Vastavalt sellele hüpoteesile on evolutsiooni käigus osal linnuliikidest arenenud võime meelde jätta ja esitada katkeid ümbruskonna lindude laulust, kuna säärane laul jätab hiljem pesitsuspaika jõudvatele lindudele mulje, et biotoop on juba üleasustatud, ning aitab seeläbi vähendada toidukonkurentsi (Mitchell 1986: 25).

1. Saatja teadlikuks intentsiooniks on vastuvõtjat petta. Suur hulk bioloogilisi mimikrinähtusi on määratletud elusolendite kehastruktuuride ja füsioloogiliste võimalustega ning esinevad lihtsa närvisüsteemiga elusolenditel, nagu putukad või kalad, kelle puhul on teadlike intentsioonide esinemine väga küsitav. Samas hõlmab paljude mimikrinähtuste avaldumine ka käitumuslikku komponenti, mis omakorda võib olla sõltuv kogemusest ja õppimisest.

2. On võimalik ka tõeste teadete edastamine sama saatja ja vastuvõtja vahel. Enamike evolutsioonis kinnistunud mimikrinähtuste puhul ei suuda saatja vastuvõtjale esitada mingit muud, sh. tõest teadet. Seega võib väita, et kui pettuse puhul toimub teate asendamine või informatsiooni varjamine kindla saatja poolt, siis mimikri puhul toimub pigem saatja asendumine teise saatjaga sarnase teate alusel.<sup>45</sup>

Sarnaselt otsekommunikatsioonile on ka pettuslikes kommunikatsiooniaktides oluline roll erinevatel tagasiside tüüpidel, mis võimaldavad kommunikatsiooni reguleerida pettust edendades või välistades. Erinevate tagasisidetüüpide abil toimub suhtluse reguleerimine nii konkreetse kommunikatsiooniakti piires kui ka kummagi osaleja individuaalse kogemuse kujunemine. Myrdene Anderson kirjutab:

*Avalik kahtlustamine või umbusk vastuvõtja poolt mõjutab saatjat petmist lõpetama või arendama pettust edasi katsena seeläbi taastada vastuvõtja usaldust, samas mõjutab nii pettuse avalik vastuvõtmine, varjatud umbusk või kahtlus saatjat pettust säilitama ja uuesti petma. Seega võib pettus positiivse ja negatiivse tagasiside kaudu saatja ja vastuvõtja vahel mitmeti areneda, säilida või kahaneda. (Anderson 1986: 328).<sup>46</sup>*

Meenutades eespool eristatud tagasisidetüüpe (ptk. 1.2.) võib märgata, et pettuse madalamate astmete puhul (vastavalt Mitchelli eristusele) omavad kesksel rolli indiviidiülesed tagasiside tüübid (ontogeneetiline ja fülogeneetiline tagasiside), seevastu kõrgema taseme pettuse puhul langeb rõhk pigem indiviidi puudutavatele tagasisidetüüpidele (propriotseptiivne, eksterotseptiivne ja kommunikatiivne tagasiside).

---

<sup>45</sup> Üheks alternatiivseks võimaluseks pettust määratleda on lähtuda teate, käitumisviisi või konteksti tavapärasusest saatjale ja vastuvõtjale. Robert W. Mitchell kirjeldab saatja tegevust pettuse puhul järgnevalt: „*the reproduction of their own actions or sounds outside their (presumed) “normal” context benefits the imitator when others respond to the actions as they would under “normal” circumstances*” (Mitchell 2002: 443).

<sup>46</sup> „*Overt suspicion or disbelief by the receiver will influence the sender to stop deceiving, or to escalate deception in an attempt to recover the receiver’s trust, whereas either overt acceptance of the deception or covert disbelief or suspicion will influence the sender to maintain the deception or to deceive more. Thus, through positive or negative feedback between sender and receiver, deception will be variously escalated, maintained, or diminished.*”

### 2.3. Jäljendamine

Nii pettus kui mimikri seonduvad otseselt küsimusega sarnasuse päritolust. Mimikri puhul sarnaneb jäljendav elusolend või tema poolt edastatav teade teise elusolendi või tema poolt edastatava teatega, ka pettuse puhul sarnaneb pettuslik teade tihti teatega, mida vastuvõtja ootab. Kommunikatsioonis kasutatav sarnane teade võib tekkida mitmel moel, olles näiteks saatja poolt konstrueeritud, põhinedes olemasoleval füüsilisel või põhjuslikul sarnasusel erinevate objektide vahel või kujunedes olemasoleva füüsilise maailma struktuuri, käitumusliku väljenduse või muu nähtuse jäljendamise tagajärjel saatja poolt.

Inimestevahelises pettuslikus kommunikatsioonis luuakse asendavad teated jäljendamise kaudu näiteks valeraha tegemisel või hinnaliste kunstiteoste võltsimisel. Lisaks füüsiliste objektide järeletegemisele võib saatja jäljendada ka mõnda abstraktsemat omadust, näiteks käitumistüüpi, mida vastuvõtja seostab teistsuguste tähendustega. Näiteks võib saatja jäljendada kellegi teise identiteediga seonduvaid tunnuseid, püüdes seeläbi pettusliku kommunikatsiooni abil esile kutsuda käitumuslikku vastust, mida vastuvõtja näitab tavaliselt üles jäljendatava isiku suhtes.<sup>47</sup>

Kõige üldisemalt võib jäljendamist (*imitation*) määratleda kui millegi järeletegemist viisil, et järeletehtu sarnaneks originaaliga. Jäljenduse originaaliks võib olla väga lai nähtuste hulk alates konkreetsetest objektidest või olukordadest kuni elusolendite käitumisviiside ja tunnusteni. Formaalseks piiranguks jäljenduse loomisel on eeldus, et jäljendatav nähtus esineks jäljendaja omailmas tajutavana.<sup>48</sup> Robert W. Mitchell määratleb jäljendamist nelja tunnuse alusel:

*mingi C (1) on produtseeritud (kopeeritud) organismi ja/või masina poolt ja (2) C on sarnane millegi muuga M (modell), (3) M-i registreerimine (või tajumine) on vajalik C loomiseks ja (4) C on loodud olema sarnane M-ga (Mitchell 2002: 441).*<sup>49</sup>

Mitchelli avar määratlus hõlmab nii inimeste, loomade kui masinate loodud jäljendusi. Susan Blackmore seevastu määratleb imitatsiooni kolme aspekti kaudu: 1) otsustused selle kohta, mida tuleb jäljendada või mida mõista „sama” või „sarnase” all; 2) transformatsioon ühest vaatepunktist teise; 3) võrdväärsete kehaliste toimingute sooritamine (Blackmore 2003: 79). Säärane memetikast lähtuv ja jäljenduse teadvustamist eeldav määratlus kitsendab imitatsiooni

---

<sup>47</sup> Jäljenduse ja ka mimikri sotsiaalseid rolle inimkultuuris on analüüsinud Diego Gambetta (2005).

<sup>48</sup> Jäljendamisest kui neurofüsioloogilistest fenomenist ja sellel alal tehtud uuringutest on andnud ülevaate Cecilia Heyes (2001).

<sup>49</sup> „(1) something C (*the copy*) is produced by an organism and/or machine, where (2) C is similar to something else M (*the model*), (3) registration (or perception) of M is necessary for production of C, and (4) C is designed to be similar to M.”

mõiste hõlmama peamiselt inimestevahelisi jäljendusi.<sup>50</sup> Imitatsiooni mõistet on piiritletud ka teistel alustel, kaasates näiteks tingimuse, et jäljenduse kaudu omandatav käitumis- või väljendusviis peab elusolendi jaoks olema mingil kombel uudne (Mitchell 2002: 442; Miklósi 1999: 350). Kommunikatsiooniteoreetik Marc D. Hauser määratleb jäljendamist kui olukorda, kus „*A* õpib *B* poolt esitatud käitumisviisi vormi mõne aspekti, mis on uudne *A* käitumisrepertuaaris ning ta on võimeline seda käitumist esitama ka siis, kui *B* puudub” (Hauser 1998: 271).<sup>51</sup>

Loomapsühholoogias on eristatud mitmeid käitumuslikke mehhanisme, mille abil organism saab omandada teise organismi käitumisrepertuaari kuuluvaid toimimisviise. Neist olulisematenä võib eristada: stiimuli tõhustamist (*stimulus enhancement*), vaatluslikku tingitust (*observational conditioning*), tegelikku jäljendamist (*true imitation*) ja järeleaimamist (*emulation*) (Call, Carpenter 2002: 212, 213). Stiimuli tõhustamine leiab aset juhul, kui elusolendi tähelepanu juhitakse situatsiooni teatud aspektile, näiteks olukorras, kus šimpans jälgib teist šimpansit, kes kasutab kivi viskerelvana. Selline olukord iseenesest ei too kaasa uue käitumisviisi omandamist, kuid ta asetab vaatleja positsiooni, kus viimasel on hõlpsam individuaalselt õppida. Vaatluslik tingitus tähistab olukorda, kus elusolendil on vaatluse teel võimalus õppida midagi kahe nähtuse vahelise suhte kohta. Näiteks võib elusolend õppida oma liigikaaslase käitumise põhjal vältima ohtlikku olukorda. Erinevalt kahest eelnevast tüübist õpib vaatleja tegeliku jäljendamise puhul järgima teise elusolendi toimingut vaatluse ja jäljendamise kaudu. Tegelikku jäljendamist kasutab näiteks laps, kes õpib vanema tegevust vaadates mõne eseme või tööriistaga opereerima. Järeleaimamise puhul on tegemist aga keerukaima käitumusliku mehhanismiga, mille puhul vaatleja tegutseb, lähtudes teise elusolendi käitumisakti tulemustest. Erinevalt jäljendamisest ei matki vaatleja sel juhul mitte teise elusolendi käitumist, vaid püüab samale tulemusele jõuda mõnel muul viisil, mis on talle käepärasem.<sup>52</sup>

Semiootilise analüüsi jaoks tõstatab eristus jäljendamise ja järeleaimamise vahel küsimuse tähendusprotsesside rollist jäljendamises. Näib, et lähtudes märgi vormi ja tähenduse eristusest, on võimalik esile tuua ka kahte tüüpi jäl-

---

<sup>50</sup> Imitatsioon on memeeetika üheks keskseks mõisteks, mida on laialdaselt kasutanud nii Richard Dawkins kui Susan Blackmore. Memeeetika asetab rõhu paljunevatele ja ennast säilitavatele kultuuriüksustele — meemidele — ning näeb imitatsioonis peaaesjalikult elusolendite passiivset võimet neid kultuuriühikuid edasi kanda.

<sup>51</sup> „*A learns some aspect of the form of a behavior performed by B that is novel to A's repertoire, and is capable of expressing the behavior in the absence of B.*” *A* ja *B* võivad Hauseri definitsioonis tähistada nii organisme kui populatsioone (Hauser 1998: 271).

<sup>52</sup> Jäljendustüüpe on püütud liigitada ka varasematel aegadel. Näiteks pakub Ellsworth Faris eristuse inimmassis avalduva pooleldi mitteteadliku jäljendamise, dialektide ja žestide aeglase ja alateadliku omandamise ning tahtest ja soovidest tuleneva teadliku jäljendamise vahel (Faris 1926).

jendusi, millest esimene piirdub vaid märgi vormiliste tunnuste jäljendamisega, teine aga kaasab tähenduse interpreteerimise ja taasloomise. Esimest tüüpi jäljenduse puhul reprodutseerib jäljendaja võimalikult täpselt jäljendatava objekti või nähtuse tajutavaid omadusi, selle sisuline või tähenduslik mõistmine on aga teisejärguline. Selle jäljendustüübi alla kuulub näiteks erinevate inimkeelsete sõnade kordamine papagoide, kuldnokkade jt. lindude poolt. Korratavate sõnade tähendusest pole lindudel enamikel juhtudel mingit aimu ja samuti pole nad võimelised neid sihipäraselt kasutama.<sup>53</sup> Teise jäljenduse tüübi puhul, mida võib teatud mõõndusega pidada taasesituse ehk representatsiooni alla kuuluvaks, langeb elusolendi tähelepanu eelkõige objekti või nähtuse tähenduslikele aspektidele ning ta püüab objekti taasluua, lähtudes selle tähendusest iseenda jaoks, algupärandi vormilised omadused on jäljenduse loomise seisukohalt aga teisejärgulised.

Teist tüüpi jäljendused, milles on oluline koht märkide interpretatsioonil ja representatsioonil, on iseloomulikud inimkultuurile ning seostuvad selles mimeesi (*mimesis*) mõistega (vt. Maran 2003). Esimest tüüpi jäljendused on aga laialdaselt levinud biokommunikatsioonis ja esinevad nii samasse liiki kuuluvate kui eri liikide isendite vahel. Samas ei saa välistada keeruliste tähendusloomeprotsesside olemasolu loomaliikidel, kellel on kõrgelt arenenud närvisüsteem ja sotsiaalsus (vt. Leavens jt. 2004; Griffin 1976: 45 jj.). Näiteks kirjeldab Konrad Lorenz oma kogemust rongaga Roa, kes oli oma nime saanud noorte ronkade tavalise meeleoluhäälitsuse järgi. Soovides täiskasvanud linnuna panna endale järgnema ükskõik millist teist ronka, pöördus Roa tema poole ronkadele omase kutsehüüuga *krakrakrak*, inimese kaasameelitamiseks kasutas lind aga eranditult hüüet *roa, roa*. Lorenz kirjutab: „Vana ronk pidi asjast aru saama nii, et *roa* on minu kutsehüüd” (Lorenz 1984: 66–67). Säärast tegevust on võimalik tõlgendada kui jäljendamist, mis lähtub algupärandi tähenduse mõistmisest, mitte aga ei kopeeri teate vormi.

Semiootilise analüüsi jaoks on otstarbekas kirjeldada jäljenduse looja tegevust kaheosalise protsessina. Jäljendamise esimeseks etapiks on objekti tajumine ning teiseks etapiks tajutud tunnuste väljendamine kas käitumusliku akti või sarnase objekti loomise kaudu (Baldwin 1894: 26–27). Need kaks etappi vastavad Jakob von Uexkülli funktsiooniringi kahele poolele — tajumisele ja toimimisele — mis avalduvad igas jäljenduses (Uexküll J. 1982: 26). Elusolendi taju ja toimeilma kaasamine kirjeldusse tähendab seda, et iga jäljendus on paratamatult konkreetse elusolendi omailmapärane ja tema omailmas esinevatest tähenduslikest eristustest mõjustatud. Loodav jäljendus kajastab ühelt poolt elusolendi tajuvõimalusi ja interpreteerimisoskust, teisalt aga konkreetse elusolendi väljendusorganite pakutud võimalusi. Näiteks sisaldub linnulaulus, kus linnud

---

<sup>53</sup> Samas on tehtud üksikuid uuringuid, mis demonstreerivad papagoide võimet kasutada õpitud inimkeelseid sõnu referentsiaalselt, lähtudes nende tähendusest, või eesmärgipäraselt teatud vajaduse väljendamiseks (Pepperberg 2002).

jäljendavad ümbrusest õpitud hääli, ka lindude endi tajumis- ja väljendusomapära, mis avaldub näiteks kasutatavates helikõrgustes, jäljenduse esitamise kiiruses jm.

Chrystopher L. Nehaniv ja Kerstin Dautenhahn märgivad jäljenduse sõltuvust jäljendaja kehalistest omadustest: „Kui vähem sarnase kehaga olendid, nagu delfiinid, papagoid, orangutanid, šimpansid ja bonobod esitavad vokaalseid, motoorseid või eesmärgile orienteeritud käitumisakte, mis vastavad inimesest ettenäitaja omadele, siis looma ja inimese kehade vaheline vastavus muutub abstraktsemaks, võrreldes olukorraga, kus imiteerija ja modell omavad sarnaseid kehasid” (Nehaniv, Dautenhahn 2002: 44).<sup>54</sup> Seega tuleks olukordades, kus jäljenduse loomine või esitamine on otseselt seotud jäljendaja morfoloogiliste ja füsioloogiliste iseärasustega, nagu näiteks käitumusliku või kehalise jäljenduse puhul, sääraste piirangutega arvestada. Inimese liigutusi, näogrimasse ja häälitusi imiteeriva šimpansi tegevus jääb paratamatult piiratuks tema kehaliste võimaluste poolt. Ka inimahvidele keele õpetamise katsed saavutasid edu alles siis, kui suuline keel asendati erinevatel žestidel ja visuaalsetel sümbolitel põhinevate märgisüsteemidega. Peamiseks takistuseks varastes projektides ei osutunud mitte inimahvide mentaalsed võimed, vaid kõri ja häälepaelte ehitus, mis ei võimalda inimeste suulist kõnet arusaadavalt artikuleerida. Ka mimikriuringute puhul on oluline kirjeldada jäljendava organismi kehalisi võimalusi jäljenduse loomiseks. Mimikrinähtustes võib jäljendamisel olla oluline roll eelkõige varjevärvuste ja varjestava mimeesi puhul, kus jäljendav organism puutub vahetult kokku jäljendatava keskkonnaga ning jäljendab teatud juhtudel aktiivselt selle keskkonna tajutavaid omadusi (ptk. 6.1.).

Ehkki jäljendamist on tihti seostatud pettuse, valelikkuse, võltsimise jt. teiste inimkultuuri sotsiaalseid norme ületavate tegevustega, võib jäljendus kultuuris osaleda ka mitmesugustest soovitud protsessides nagu õppimine, identiteedi-loome jms. Inimestevahelises kommunikatsioonis on jäljendamine oluline väikelastel keele ja erinevate käitumisviiside õppimise juures (nt. Meltzoff, Moore 1977; 2002). Põhjalikult on kirjeldatud ka kommunikatsioonikaaslase žestide ja näoilmete alateadlikku jäljendamist, mis aitab kaasa kommunikatsiooni edukusele (Mitchell 2002: 452–456). Paljud autorid on arutlenud jäljendamise ja mimeesi ajaloolise tähtsuse üle inimõtte, keele ja kultuuri evolutsioonilises kujunemises (Arbib 2002; Krakauer 2001; Nelson 1996: 60–88; Merlin 1998).

Eluslooduses on jäljendamisel oluline roll õppimisprotsessis, jäljendamise kaudu levivad rühmades ja populatsioonides erinevad toitumis- ja pesitsemisharjumused. Johannes Fritz ja Kurt Kotrschal kirjeldavad 19. sajandi keskpaiku

---

<sup>54</sup> „When creatures with less similar embodiments, such as dolphins, parrots, orangutans, chimpanzees, and bonobos, exhibit vocal or motor or goal-oriented behaviors matching those of human demonstrators, the correspondence between bodies of the animals and the humans become more abstract than those between similarly embodied model and imitator.”

Briti saartel sinitihaste *Parus caeruleus* seas levinud oskust nokkida uste taha jäetud piimapudelilt korgid ja süüa piima pinnale kogunenud koort. Hiljem on katseliselt jälgitud, kuidas säärane käitumine levib, kui parves on mõni pudeleid avada oskav isend (Fritz, Kotrschal 2002: 134–135). Ka keerukama närvisüsteemiga elusolendid annavad järglastele jäljendamise abil edasi individuaalseid teadmisi, nagu näiteks erinevad saagipüüdmisviisid ja teadmised ohtlikest olustest (nt. Plotkin 1988: 156–158). Ümbritsevate helide jäljendamine on oluliseks komponendiks paljude linnuliikide isendispetsiifilise laulurepertuaari kujunemisel (Janik, Slater 2000). Üldiselt võib öelda, et enamikel juhtudel täidab jäljendamine üht või teistsugust kommunikatiivset funktsiooni. Väikesed lapsed võivad jäljendada neid huvitavaid inimesi ja nähtusi ilma mingi otsese põhjuse, sama on kirjeldatud inimahvide puhul. Mõningatel juhtudel, nagu näiteks oma sookaaslaste partnerivaliku jäljendamisel, võib jäljendamisel olla aga oluline evolutsiooniline mõju, kuna see kindlustab tekkinud muutuse kiire leviku ja kinnistumise populatsioonis (nt. Dugatkin 2000).

#### **2.4. Sarnasuse roll nihkega kommunikatsiooninähtustes**

Kui analüüsida selles peatükis kirjeldatud nähtuste paiknemist transmissioonilise kommunikatsioonimudeli suhtes, siis jäljendamine või jäljenduse loomine seostub saatja tegevusega. Vastuvõtja positsioonilt vaadatuna tõstatavad jäljendus, pettus ja mimikri aga küsimuse sarnasusest originaali ja jäljenduse vahel. Sarnasuse tajumise eelduseks on vastuvõtja omaailma jagunemine diskreetseteks tähenduslikeks üksusteks, millega seonduvad erinevad kasutusvõimalused (ptk. 1.3.). Lähtuvalt omaailmas esinevatest tähenduslikest struktuuridest, meelelundite jt. füsioloogiliste iseärasuste kehtestatud piirangutest ning vastavalt oma kommunikatsioonilisele kompetentsile võib vastuvõtja tajuda originaali ja jäljenduse vahelist suhet kolmel eri viisil: 1) kui sama nähtuse kahte erinevat avaldumist või kahte samasse klassi kuuluvat objekti; 2) kui kahte omavahel sõltumatut nähtust või kahte erinevasse klassi kuuluvat nähtust, mille vahel puudub seos; 3) kui kahte omavahel märgisuhte abil seotud nähtust, millest üks viitab või tähistab teist. Isegi olukord, kus saatja taotleb luua jäljenduse ja originaali vahel kindlat suhetüüpi ning püüab seda tähendusliku teatena vastuvõtjale edastada, ei pruugi garanteerida, et vastuvõtja tajuks originaali ja jäljenduse suhet samal viisil. Jäljenduse ja originaali suhte teistsuguse interpreteerimise põhjused võivad peituda saatja ja vastuvõtja omailmade erinevas ehituses või erinevas kogemuses ja kommunikatsioonilises kompetentsis, aga ka vastuvõtja interpreteerimisvabaduses.

Juhul kui saatja poolt teatena edastatud jäljendus langeb vastuvõtja jaoks originaaliga samasse tähenduskategooriasse, pole vastuvõtja suuteline originaali ja edastatud jäljendust omavahel eristama või pole nendevaheline erinevus tema jaoks tähenduslik. Kui tegemist on jäljendusega, mis loodud osalema otseses kommunikatsioonis, siis sellisel juhul on tulemuseks mõõdakommunikatsioon,

kuna vastuvõtja pole suutnud originaali ja jäljendust eristades teadet adekvaatselt interpreteerida. Kui aga saatja intentsiooniks vaadeldavas kommunikatsiooniaktis oli vastuvõtjat petta, võib pettust pidada kordaläinuks. Nii pettuse kui mimikri puhul komplitseerib olukorda aga originaali ja jäljenduse erinev kasutatavus või funktsionaalsus vastuvõtja jaoks. Erinevad interpretatsioonivõimalused ei vii samaväärsete tulemusteni ning see annab aluse tõlgendada vastuvõtja interpretatsiooni kui õiget või ebaõiget.

Juhul kui vastuvõtja interpreteerib edastatud teadet originaaliga sama tähenduskategooria alla kuuluvana, võib püüda piiritleda kriteeriume, millest lähtudes langetab vastuvõtja otsuse objektide samasuse või erinevuse kohta. Tajude kategoriseeritust ning erinevaid viise sarnasuse määratlemiseks on uuritud filosoofia (Cassirer 1944; Wittgenstein 1976: 193–209) psühholoogia (Medin, Barsalou 1987), neuroloogia (nt. Solan, Ruppin 2001), antropoloogia (MacLaury 1991) ja kognitiivlingvistika (Lakoff, Johnson 1980) raames. Käesoleva uurimuse jaoks on oluline erinevate kategoriseerimisvõimaluste olemasolu, näiteks kirjeldatakse kategoriseerimise alusena lähtumist: 1) fenomenoloogiliselt tajutavast sarnasusest; 2) ühistest elementidest võrreldavate objektide vahel; 3) vaadeldavate omaduste tunnusruumist (suurus, värv jms.), millest lähtudes objekti hinnatakse; 4) teatud tunnuseid hõlmavast prototüübist, millega objekte võrreldakse; 5) tajutava objekti kontekstist (Blough 2001; Hampton 2001: 20–26). Seega põimuvad kategoriseerimisel keeruliselt eri tasandite protsessid — objektide tajutavad omadused ja nendevahelised sarnasused ning määratlused ja objektidele omistatud identiteedid. Inimsubjekti puhul võib objektide kategoriseerimise aluseks saada ka nendevaheline analoogia, mis erinevalt tajutavast sarnasusest hõlmab vaatlusaluste objektide ja olukordade kontseptualiseerimist ning nende abstraktsete ja protsessuaalsete omaduste mõistuslikku hindamist (Markman, Moreau 2001: 368–372).

Vastuvõtja poolt objektide liigitamiseks kasutatav strateegia pole muutumatu, vaid näib sõltuvat nii objektidega seonduvatest tähendustest kui teiste sarnaste tunnustega märgikogumike paiknemisest vastuvõtja maailmas. Semiootik Frederik Stjernfelt arutleb erinevate kategoriseerimisviiside üle eluslooduses ja leiab, et enam levinud peaks olema prototüübist lähtuv kategoriseerimine (vaenlasele, sugupartnerile, vanemloomale vastavad tunnused). Olukorras, kus sarnaste tunnustega objektitüübid seostuvad täiesti erineva kasutatavusega, peaks vastuvõtja tähelepanu pöörduma neid eristavatele piirtunnustele (Stjernfelt 2001: 93–95). Stjernfelt toob näiteks kaks sarnase välimusega taime-liiki, millest üks on söödav ja teine mürgine; sama mudel kehtib tõenäoliselt ka mimikrinähtuste kohta (ptk. 6.1.). Samuti omab kategoriseerimise puhul tihti olulist rolli ajaline mõõde ja protsesside dünaamika. Otsustus sõltub selle tegemiseks olevast ajast ja tingimustest (informatsiooni hulgast) nii inimeste kui

elusolendite puhul.<sup>55</sup> Juhul kui aeg ei ole limiteeritud, võib vastuvõtja koguda otsuse langetamiseks informatsiooni dünaamiliselt, kombineerides erinevate meelte pakutavat informatsiooni ja hõlmates ka elusolendi reaktsioone vastuvõtja toimimisele (Palmeri 2001: 194–195).

Vastuvõtja poolt samasse tajukategooriasse liigitatud originaal ja jäljendus kuuluvad semiootika vaatenurgast sama märgitüübi alla. Charles S. Peirce kirjeldab sellist kategooriat tüübiomadustest lähtuvalt kvaalimärgina (*qualisign* CP 8.334, ka *tone* CP 4.537). Charles Morris kasutab niisuguse olukorra kirjeldamiseks, kus erinevad märgid omavad vastuvõtja jaoks sama tähendust, märgiperekonna mõistet: „Sarnaste märgikandjate rühma, millel on antud interpreteerija jaoks sama tähendus, nimetatakse märgiperekonnaks” (Morris 1971b: 96).<sup>56</sup> Oma bihevioristliku märgiteooria raames seostab Morris samasse perekonda kuuluvad märgid ka sarnase käitumusliku väljendusega (*behavior-family*), millega interpreteerija neile vastab (samal, 97). Vastuvõtja käitumusliku vastuse vaatlemine on kommunikatsioonisüsteemide, sealhulgas mimikrinähtuste analüüsil kindlasti oluline, kuna see on kommunikatiivse vastuse kõrval alternatiivseks võimaluseks, kuidas vastuvõtja saab anda teate saatjale tagasisidet märgi interpreteerimise kohta. Seeläbi toimub kommunikatsiooniakti ja edastatavate teadete edasine kohandamine nii konventsionaalse kommunikatsiooni, möödakommunikatsiooni kui ka pettuse puhul. Teiseks võimaldab vastuvõtja erinev reaktsioon aga määratleda mimikrinähtuste märgistruktuuri. Olukord, kus vastuvõtja suudab sarnaseid elusolendeid mõnikord eristada ja mõnikord mitte, annab alust kõneleda mimikritunnustest kui **ambivalentsetest märkidest** (*ambivalent sign*), milles võib ühtaegu sisalduda nii üks kui kaks erinevat tüüpi märki (ptk. 6.1.).<sup>57</sup> Floyd Merrell kirjeldab semiootilistes süsteemides sagedasti esinevat piirsituatsiooni samasuse ja erinevuse vahel, väites, et selline piir on oma olemuselt määratlematu ja mitmetähenduslik (Merrell 1999: 460–461).

Teine võimalik vastuvõtjapoolne interpretatsioon — selline, mis jagab originaali ja jäljenduse erinevatesse märgirühmadesse, nägemata nende vahel mingit sidet või ühisosa — ei loo semioosilist olukorda ega paku seega ka käesoleva uurimuse seisukohalt huvi. Kui teatena edastatav jäljendus oli loodud osalema otseses kommunikatsioonis, siis leiab aset möödakommunikatsioon, kuna vastuvõtja pole suuteline originaali ja jäljendust seostama. Kui aga saatja intentsiooniks vaadeldavas kommunikatsiooniaktis oli vastuvõtjat petta, kukkus pet-

---

<sup>55</sup> Näiteks on otsustamise aeg piiravaks teguriks putuktoiduliste lindude jaoks, kes peavad tihti langetama otsuse lendavate saakloomade omaduste ja söödavuse kohta.

<sup>56</sup> „A set of similar sign-vehicles which for a given interpreter have the same significata will be called a sign-family.”

<sup>57</sup> Charles Morris pakub eristuse ühetähenduslike ja mitmetähenduslike märkide vahel: „A sign-vehicle is unambiguous when it has only one significatum (that is, belongs to only one sign-family); otherwise ambiguous” (Morris 1971b: 97).

tus läbi näiteks vastuvõtja kõrge kompetentsi tõttu originaali ja jäljenduse eristamisel.

Kolmandaks vastuvõtjapoolseks võimaluseks on interpreteerida originaali ja jäljenduse vahelist suhet kui märgisuhet. Eeldusel, et vastuvõtja jaoks on jäljendus märk originaalist tänu jäljenduse sarnasusele originaaliga, vastab selline suhtetüüp ikoonilisele märgile. Semiootikas küllaltki levinud seisukoha järgi on ikoonilisuse ja ikoonide puhul tegemist suhteliselt algelise märgilise nähtusega. Vastavalt Charles S. Peirce'i poolt pakutud määratlusele on ikoon selline märk, milles representamen (märk) seondub interpreteerija jaoks objektiga sarnasuse läbi: „märk, mis tähistab midagi ainult seetõttu, et ta sarnaneb sellele” (CP 3.362)<sup>58</sup> ja „märk võib olla ikooniline, see tähendab, et ta esindab oma objekti peamiselt oma sarnasuse kaudu” (CP 2.276).<sup>59</sup> Ikoonilise märgikasutuse näiteks pakub Peirce olukorda, kus inimene eeldab, et sebrad on kangekaelsed või jonnakad, kuna nad sarnanevad eesliteliga, eeslid aga on teadupoolest isemeelsed (CP 2.281). Et Peirce defineerib ikooni erinevates töödes erinevate tunnuste alusel, toob see kaasa teatud vastuolulisuse mõistekasutuses. Lisaks representameni ja objekti suhtele on Peirce defineerinud ikooni esmasuse (*firstness*) kaudu (CP 2.276), mille all ta mõistab „omadust, millest me oleme vahetult teadlikud” (CP 1.343)<sup>60</sup>. Säärane lähenemine lubab Peirce'il ikoonilisteks lugeda ka teatud omaduslikud märgid (*qualisign*), nagu „punase tunde” (CP 2.254), mille puhul märgi tähistav aspekt jääb tahaplaanile (ikooni mõistest Peirce'il vt. Ransdell 1986).<sup>61</sup>

Teine Ameerika semiootika suurkuju Charles Morris lähtub oma definitsioonis Peirce'i vaadetest, kuid annab ikoonilisuse mõistele märgatavalt ühesema sisu, määratledes seda sarnasuse kaudu tähistatava objektiga: „Ikooniline märk [...] on iga märk, mis on suhtes sarnane sellele, mida ta tähistab” (Morris 1971b: 273).<sup>62</sup> Morrise arusaama järgi on ikoonilisus astmeline nähtus, mis võib erinevate märkide puhul olla vägagi erinev. Kõrge ikoonilisusega on näiteks fotod, portreed, liiklusemärgid, samas kui näiteks unenägudes, rituaalides, riietuses ja arhitektuuris võib ikoonilisus suurel määral varieeruda (samas). Ikoonilisuse astmete eristamine lubab eeldada ka absoluutse ikooni olemasolu, mille puhul märk ja tema denotaat oleksid üks ja seesama, kuid säärane olukord ri-

---

<sup>58</sup> „[...] a sign which stands for something merely because it resembles it”

<sup>59</sup> „[...] sign may be iconic, that is, may represent its object mainly by its similarity”

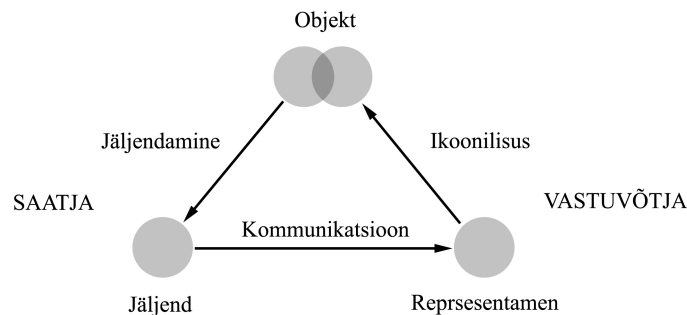
<sup>60</sup> „[...] quality of what we are immediately conscious”

<sup>61</sup> Sellest, millist Peirce'i määratlust ikoonist on aluseks võetud, sõltub olulisel määral mimikrinähtuste suhe ikoonilisse märki. Lähtudes esmasuse kriteeriumist on võimalik näidata, et mimeet ja modell võivad toimida ikooniliste märkidena üksteise suhtes. Vrd.: „An icon is a representamen which fulfills the function of a representamen by virtue of a character which it possesses in itself, and would possess just the same though its object did not exist” (CP 5.73).

<sup>62</sup> „An iconic sign [...] is any sign which is similar in some respects to what it denotes.”

kuks ilmselgelt märgi defnitsiooni, kuna seeläbi kaoks märgi võime midagi tähistada (vt. Nöth 1990: 124). Ikoonilisuse ühe äärmuse moodustab kahe tajutava nähtuse või objekti täielik sarnasus/samasus, teise äärmuse aga ühisosa puudumine. Tajutavad nähtused saavad märgi ja tema denotaadi rolli omandada nimetatud äärmuste vahepeal, olukorras, kui subjekt tajub nähtuste vahelist suhet sarnasusena.

Taotledes biheivioristliku märgiteaduse loomist, rõhutab Charles Morris ka ikoonidega seotud käitumuslikke aspekte, nimelt ikooniliste märkide võimet kutsuda interpreteerijas esile tegeliku objekti tajumisele sarnaseid tundmusi ja reaktsioone. Sarnasus denotaadiga võimaldab interpreteerijal tundma õppida denotaadi omadusi ja endas välja kujundada teatud meelestatust, kalduvusi või käitumisviise denotaadi suhtes. Samas võimaldab märk kui asendus interpreteerijal toimida viisil, nagu see ei saaks olla võimalik denotaadi enda suhtes (Morris 1971b: 273, 282). Morris näeb siin võimalust semiootiliste meetodite rakendamiseks psühhiaatrias teatud kinnismõtete või kalduvuste vähendamiseks, sama põhimõtte alusel kasutavad kiskjate noorloomad keskkonnaobjekte erinevate saagipüüdmisliigutuste ja -strateegiate harjutamiseks. Kodukassi mäng lõngakera või palliga on üks tuntumaid näiteid ikoonilisest asendustegevusest eluslooduses.



**Joonis 6.** Kolmest etapist koosnev kommunikatsioon, mis põhineb sarnasuse loomisel ja selle äratundmisel. Esimeses etapis (jäljendamine) loob saatja objektist sarnasusel põhineva jäljendi, teises etapis (kommunikatsioon) edastatakse jäljend teatena vastuvõtjale ja kolmandas etapis (ikoonilisus) interpreteerib vastuvõtja teadet kui sarnasusel põhinevat ikoonilist märki objekti kohta.

Kui ikoonilisuse puhul tähistab märk oma objekti nendevahelisest sarnasusest tulenevalt ja kui jäljendamise puhul luuakse jäljendus originaalist samuti sarnasuse põhjal, siis mõlema nähtuse esinemisel kommunikatsiooniaktis võib ikoonilisust määratleda kui jäljendamise vastandprotsessi. Jäljendamise käigus loob saatja originaalist jäljendi ning formuleerib selle teateks, teate vastuvõtjal inter-

preteerib aga vastuvõtja teadet kui ikoonilist märki originaalist (joonis 6). Säärasele jäljendamist ja ikoonilisust erinevate kommunikatsiooniakti etappidena kirjeldavale vaatele sekundeerib hästi teatrisemiootik Tadeusz Kowzan, kes kirjeldab jäljendust ja ikoonilisust kui kahte märgi erinevates etappides avalduvat omadust:

*Märgi ikooniline loomus ilmneb märgi vastuvõtul ja interpretatsioonil [...] Märgi mimeetiline olemus määratakse märgi loomise ja edastamise käigus, mistõttu ainult tahtlikult loodud ja edastatud märgid, millel on teadlik looja, ja seega ainult inimtekkelised märgid saavad olla mimeetilised. Sama märk, eeldusel, et ta on inimtekkeline, võib omada nii mimeetilist kui ikoonilist aspekti, mis sõltub tema positsioonist semioosis [...] ta võib omada kahte aspekti üheaegselt — mimeetilist loomisel ja ikoonilist märgi vastuvõtul. (Kowzan 1992: 71).<sup>63</sup>*

Kommunikatsiooniakt, millesse on kaasatud jäljendus ja ikooniline interpretatsioon, võib omandada tugeva referentsiaalse või osutava funktsiooni, kuna edastatav teade viitab sarnasuse läbi mõnele objektile või nähtusele, mis esineb ühtaegu nii saatja kui vastuvõtja poolt tähenduslikuna tajutavas maailmas. Teate sarnasusel osutatava objekti, nähtuse või tegevusega põhinevad paljud rituaalse käitumise kommunikatsioonilised avaldumisvormid (Lorenz 1967: 47–55). Sobivaks näiteks on hammaste paljastamine ähvarduspoosina paljudel loomadadel, mis vastuvõtja jaoks ikooniliselt seostub hammaste paljastumisega tegeliku rünnaku puhul. Ka inimestevahelises kommunikatsioonis on sarnasusel põhinevatel mitteverbaalsetel väljendusvahenditel oluline roll. Fernando Poyatos eristab näiteks eraldi žestideklassina ikoonilisi või sisemisi embleeme (*intrinsic emblems*), mis, põhinedes väljendatava tegevuse jäljendamisel, võimaldavad erinevalt arbitraarsetest žestidest ületada keele- ja kultuuribarjääre. Säärase žestideklassi näitena pakub Poyatos kirjelduse meditsiiniõdest, kes teeb kurdi patsiendi ees neelamisliigutusi (Poyatos 2002: 197).

---

<sup>63</sup> „Le caractère iconique d’un signe se manifeste à l’étape de la réception et de l’interprétation. [...] Le caractère mimétique d’un signe se détermine à l’étape de la création et de l’émission, seuls les signes créés et émis volontairement, ayant un sujet producteur conscient, donc seuls les signes artificiels sont susceptibles d’être mimétiques. Le même signe, à condition qu’il soit artificiel, peut donc avoir un aspect mimétique et un aspect iconique, et cela dépend de sa position dans le processus de sémiologie [...] il peut avoir ces deux aspects simultanément, les deux — aspect mimétique à la création, aspect iconique à la réception — sont parfaitement compatibles.”

### 3. BIOKOMMUNIKATSIOONI KIRJELDAMISE LÄHTEKOHAD

Biosemiotika üheks põhipostulaadiks on arusaam, et semiootilised protsessid toimuvad looduses kõikjal, kus on elu. Seda seisukohta on väljendanud mitmed autorid erineval viisil. Näiteks on Howard H. Pattee kirjeldanud semiootiliste kontrollmehhanismide tekkimist kui bioloogilise evolutsiooni eeldust (Pattee 1997: 9), Jesper Hoffmeyer on pidanud rakku väikseimaks üksuseks, mis omab täielikku semiootilist kompetentsi (Hoffmeyer 1995) ja Sebeok on avaldanud arvamust, et märgiteaduse objekt ja eluteaduse objekt võivad pikemas perspektiivis osutada kattuvateks (Sebeok 1989: 26). Seega annab biosemiotika paradigma aluse kirjeldada semiootilise kommunikatsioonina kokkupuuteid elusolendite vahel kuni üheraksete organismideni välja, nagu ka endo- ja autokommunikatsioonilisi protsesse (vt. tabel 4).

**Tabel 4.** Loomade kommunikatsioonilise käitumise liigendus teadete lähtekoha ja sihtpunkti alusel (Wenner 1969: 237 järgi).

<i>Signaali kategooria</i>	<i>Käitumuslikud näited</i>
I. Isendisisene	(füsioloogia valdkonda kuuluv) <sup>64</sup>
II. Isenditevaheline	
A. Liikidevahelised signaalid	Kisklus või kiskluse eest põgenemine (k.a. mimikri ja bluffimine) Sümbioos ja parasitism Territoriaalsus Segaparved
B. Liigisiseseid signaalid	
1. Seksuaalsed	Veetlemine ja paaritumine Rivaliteet, territoriaalsus ja hierarhia
2. Mitteseksuaalsed	
(a) Individuaalsed	Mäng, koondumine, parvlemine, rühmaseosed
(b) Kolooniaalsed	Kolooniaalne organiseeritus, tööjaotus
(c) Keskkonna kohta käivad	Informatsioon toidu ja kodupaiga kohta, hoiatus- ja ärevushäälitsused
III. Keskkonnaga seonduvad	
A. Sisemised	Rütmid ja bioloogilised kellad Termoregulatsioon
B. Välimised	Orienteerumine, navigeerumine ja rändamine (k.a. koju- ja toitumasuundumine) Kajalokatsioon ja elektriline lokatsioon

<sup>64</sup> Isendisiseseks kommunikatsiooniks võib pidada nt. erinevate organite, kudede ja rakkude vahelisi interaktsioone ning mitmesuguseid neuraalseid protsesse.

Säärasele eluslooduses eri viisil toimuvat kommunikatsiooni hõlmavale vaatele sekundeerib Winfried Nöth oma semiootikat määratlevas teoses „*Handbook of Semiotics*”, pidades semioosi ja kommunikatsiooni looduses paljudel erinevatel tasemetel esinevateks ning küsimust, milliseid nende avaldumisvormidest tuleks lugeda kommunikatsiooni mõiste alla kuuluvaks, pigem terminoloogiliseks (Nöth 1990: 157). Looduses esinevat kommunikatsiooni on eri autorid püüdnud defineerida erinevate kriteeriumite alusel, lähtudes näiteks kommunikatsiooni mutualistlikkusest, eesmärgipärasusest, ettekavatsetusest, saatja ja vastuvõtja kuulumisest samasse liiki, interaktsiooni kasust teate saatjale jms. (vt. ptk. 1.5.). Üks sagedasemaid eristusi on jaotus informatsiooniliste ja kommunikatiivsete protsesside vahel — neist esimene tähistab elusolendi semioosilisi suhteid oma (elutu) keskkonnaga, teine erinevate elusolendite vahel toimuvaid semioosilisi kokkupuuteid. Enamik biokommunikatsiooni definitsioonidest keskendub mõnele kitsamale kommunikatsioonitüübile ning välistab osa looduses toimuvatest kommunikatsioonilistest interaktsioonidest.

Teisalt toob ükskõik millise biokommunikatsioonile keskenduva määratluse rakendamine paratamatult kaasa vajaduse teadvustada inimestevahelise kommunikatsiooni eripärasid ning vältida keelelise kommunikatsiooni kirjeldamiseks välja töötatud teooriate ja mõisteparatuuri kriitikavaba kasutamist biokommunikatsiooni uurimisel.<sup>65</sup> Inimestevahelist kommunikatsiooni iseloomustab eelkõige keele, st. süntaktilisi struktuure sisaldava märgisüsteemi esinemine, mida ei ole usutavasti ühelgi teisel loomaliigil: „Selle põhjal, mis tänaseks on zoosemiootilistest protsessidest teada, pole süntaktiliste struktuuride esinemise kohta tõendeid leitud isegi mitte ühelgi inimahvlasel” (Sebeok 1995: 11).<sup>66</sup> Püüdes kirjeldada biokommunikatsioonile iseloomulikke jooni, vaadeldakse järgnevates alapeatükkides elusolendite ühiseid põhivajadusi, neil baseeruvaid peamisi tähenduskategooriad ning seejärel liigispetsiifiliste märgisüsteemide avaldumist ja kujunemist mõjutavaid tegureid. Peatüki lõpetab liigisisese ja liiki- vahelise kommunikatsiooni võrdlus.

---

<sup>65</sup> See ei tähenda kindlasti, nagu kuuluksid biokommunikatsioon ja inimeste vahel toimuv kommunikatsioon rangelt erinevatesse kategooriatesse. Inimese ja muu looduse vahelist eraldatust on aidanud ületada keele süntaktilise komponendi osavõtuta toimuva mitteverbaalse kommunikatsiooni uuringud inimesel (nt. Hinde 1975; Poyatos 2002), samuti mitmesugused uuringud, mis keskenduvad inimestevahelise kommunikatsiooni bioloogiliste ja neuroloogiliste aluste kirjeldamisele (nt. Hickson, Neiva 2002; Neiva, Hickson 2003), aga ka spekulatsioonid ja hüpoteesid verbaalse keele tekkimise ja arengu üle (nt. Bickerton 1990; Webb 1995; Nelson 1996; Ulbaek 1998).

<sup>66</sup> „As far as zoosemiotic processes are known to-date, no evidence of syntactic structures has been found, not even in any of the alloprimates.” Siiski on ka uurimusi, mis lubavad eeldada biokommunikatsioonis edastatavate teadete tähenduse osalist sõltumist elementide järjekorrast teates (nt. Zuberbühler 2002).

### 3.1. Funktsioonid ja tähendused biokommunikatsioonis

Süntaktiliste struktuuride esinemine inimkeeles võimaldab märkide ümberkombineerimise abil uute tähenduste loomist, süntaksi puudumine biokommunikatsioonisüsteemides seevastu ahendab sidusa märgisüsteemi üksikuid konkreetseid objekte, nähtusi või omadusi tähistavateks diskreetseteks märgikogumikeks. Sääraseid märgikogumeid on keeruline kirjeldada ühtse märgisüsteemina, küll aga on neid võimalik süsteemselt analüüsida ja liigitada, lähtudes näiteks elusorganismi peamistest vajadustest, mille alusel toimub objektide ja nähtuste liigispetsiifilise tähenduse ja tähtsuse määratlemine elusolendi jaoks.

Põhiliste printsiipidena, mis organiseerivad kogu elusolendi eksistentsi, on Günter Tembrock eristanud vormivahetust (*Formwechsel*), ainevahetust (*Stoffwechsel*) ja informatsioonivahetust (*Informationswechsel*). Vormivahetuses liitub Tembrocki järgi nii organismi ontogeneetiline areng, mis määratleb elusolendi ajalise ja ruumilise organiseerituse, kui ka liigi evolutsioonilised kohastumised fülogeneesis. Ainevahetus lubab elusolendil oma liigipärast vormi keskkonnaga seostada, välja arendada ja säilitada, jäädes samas ise selle vormi poolt määratletuks. Ka võimalused informatsioonivahetuseks on suures osas määratud elusolendi vormi poolt, kuid teisalt lubab informatsioonivahetus ruumilist ja ajalist sobitumist keskkonda, tagades seeläbi adekvaatset vormi- ja ainevahetust (Tembrock 1971: 13–15). Lisaks ümbritseva keskkonna tajumisele võib elusolendite vormile seada olulisi nõudeid ka vajadus informatsiooni edastada — olla äratuntav ja tähenduslik teiste elusolendite jaoks. Seda aspekti on oma töödes põhjalikumalt käsitlenud Adolf Portmann, kes rõhutab enese esitlemist (*self representation*) kui jõudu, mis elusolendite arengut ja vorme olulisel määral mõjutab (Portmann 1990: 38–39).

Nendest üldistest printsiipidest lähtudes on võimalik kirjeldada elusolendite käitumuslikke väljendusi. Tembrock eristab siin järgmiseid funktsionaalseid põhirühmi: 1) füsioloogiline käitumine (söömine, eritamine, magamine); 2) paljunemiskäitumine (gameetide tootmine ja kopulatsioon, ontogenees ja suhted eri põlvkondade vahel); 3) uurimiskäitumine (keskkonnaga seondumiseks vajaliku informatsiooni hankimine); 4) orienteerumine ajas ja ruumis; 5) kaitsekäitumine (ka komfortkäitumine) (Tembrock 1971: 17–18).<sup>67</sup> Konkreetsed

---

<sup>67</sup> Kaasaegse bioloogia neodarvinistlikes koolkondades on kommunikatsiooni tihti määratletud lähtuvalt saatja vajadusest tõsta oma kohasust (*fitness*) evolutsioonis (Dawkins, Krebs 1978; Hasson 1997: 139; ka ptk. 7.1.). Kohasuse mõõduks loetakse säärasel juhul tavaliselt organismi elujõuliste järglaste arvu ning teatud tunnuste esinemist või signaalide edastamist põhjendatakse organismi püüdega tõsta oma kohasust, st. edukust evolutsioonis. Ka kommunikatsiooninähtuste funktsionaalsust on eelkõige hinnatud elusolendite evolutsioonilisest edukusest lähtuvalt (nt. Hinde 1982: 99–121). Biosemiootikat huvitavate küsimuste (teadete vormilised tunnused ja tähendused) analüüsi jaoks jääb kohasuse mõiste aga liiga abstraktseks, mistõttu pööratakse sellele käesolevas uurimuses vähe tähelepanu (kriitikat vaata nt. Smith 1986).

viisid, kuidas need põhirühmad elusolendite puhul väljenduvad, võivad olla ääretult mitmekesised, sõltudes igal üksikul juhul vaatlusaluse liigi füsioloogiast ja elukäigust, ökoloogilistest seostest teiste liikidega, keskkonnatingimustest ja paljust muust.

Jakob von Uexküll rõhutab antud küsimuses enam protsessuaalsust ja tähenduseseid, eristades eluslooduse organiseerivate põhijõududena vormumisreegleid ja tähendusreegleid. Neist esimesed määravad elusolendi vormi arengu ja kujunemise vastavalt elusolendi liigispetsiifilisele ehitusplaanile (*Bau-Plan*), teised aga hingestavad kujunevaid vorme funktsioonide ja tähendustega vastavaks elusolendi seostele ümbritseva maailma ja teiste elusolenditega (Uexküll J. 1982: 37–40). Kahe jõu koosmõjul kujunevad elusolendi ehitusplaanile vastavad kehastruktuurid, millest lähtudes saab elusolendi omailmas funktsiooniringide kaudu hiljem toimuda konkreetsete tähenduste omistamine erinevatele objektidele: „Kõige olulisemad funktsiooniringid, mis on enamikust omailmatest leitud, seostuvad füüsilise keskkonna, toidu, vaenlaste ja seksiga” (samas, 33).<sup>68</sup> Uexkülli näites omistab koer elumajas erinevatele objektidele istumis-, söömis-, joomis-, ronimis-, või takistusfunktsioonid (*Ton*), lähtudes enda omailmas esinevatest tähenduskategooriatest (samas, 29–30). Elusolend saab objektidele omistada ainult teatud kindlaid tähendusi, mis võimaldavad tal loomumomast elurolli täita. Objekte, mis elusolendiga tähenduslikult ei haaku, pole tema jaoks olemas, seda nii tänu kehavormide ja meeleelundite spetsialiseeritusele kui ka psühholoogilisele motiveeritusele.

Ka biokommunikatsioonis edastatavad teated on seotud elusolendi funktsionaalsete põhivajadustega. Liigikaaslaste vahel edastatavad teated võivad elusolendele aidata efektiivsemalt paljuneda, toituda, ohu korral varjuda jne., kusjuures infot edastatakse kaaslastele juhul, kui see tuleb usutavasti kasuks ka saatjale endale lühemas (näiteks siis, kui üksik kiskja ei suuda saaklooma tabada, aga rühm suudaks) või pikemas perspektiivis (näiteks arvestades, et teised rühmakaaslased edastavad hiljem infot oma leitud saagist):

*Paljude loomade sotsiaalne keskkond on pidev ja loomade tegevustel on üksteise suhtes nii lühiajalised kui pikaajalised tagajärjed. [...] Prognooside tegemine [...] on vajalik enamiku organiseeritud sotsiaalse käitumise avalduste jaoks, ja see võib olla ka küllaltki tulus. (Smith 1986: 73, 75).<sup>69</sup>*

Põhiliste tähenduskategooriatena, mida liigisisises kommunikatsioonis kasutatakse, on Günter Tembrock esile toonud: 1) saatja identiteeti (liik, rühmakuulu-

<sup>68</sup> „The most important functional circles found in most *Umwelts* are the circles of physical medium, food, enemy, and sex.”

<sup>69</sup> „The social environment of many animals is continuous, and their actions with respect to one another have both short- and long-term consequences. [...] Fostering prediction [...] is necessary for most organized social behavior, and can be quite profitable.”

vus, sugu, vanus, individuaalsus); 2) motivatsiooni (füsioloogiline staatus, nt. nälg, käitumuslik staatus, nt. lendutõusmine); 3) keskkonnatingimusi (ohutud elusolendid, ohtlikud elusolendid tihti rühmadeks jaotatuna); 4) olusid (territoorium, toit, ilmastikutingimused) (Tembrock 1971: 56). Tim Halliday eristab edastatavate tähenduste alusel biokommunikatsioonis kasutatavaid signaale, mis väljendavad: 1) liigilist kuuluvust; 2) rühma identiteeti; 3) individuaalset identiteeti, 4) sugulust; 5) konkurentsivõimet; 6) motivatsiooni (eristades agressiivset, alluvat ja seksuaalset motivatsiooni); 7) keskkonnatingimusi ja ressursse (Halliday 1983: 48–74). Need tähenduskategooriad jagunevad eri liikide puhul kitsamateks ja märgatavalt spetsiifilisemateks tähendusteks, mis vastavad juba konkreetsete elusolendite eluviisile ja sellest sõltuvatele erivajadustele. Näiteks peavad ühiseluliste putukaliikide isendid koordineerima omavahel tegevust pesaehitusel, samas kasutavad rändlinnud kommunikatsiooni rändeparvede kooshoidmiseks halbades ilmastikutingimustes. Elusolendite vajadused, mis võivad oluliselt mõjutada liigisisest kommunikatsiooni edastatavaid tähendusi, ei ole ühesugused isegi sama liigi piires ning sõltuvad näiteks soost, vanusest, positsioonist rühmas, toitumusest jt. teguritest.

Käitumisökoloogia paradigma raames on põhjalikult uuritud sugudevahelises kommunikatsioonis edastatavaid teateid, mille peamiseks eesmärgiks on nende mitmekesistest vormidest hoolimata teate saatja atraktiivsuse väljendamine võimaliku sugupartnerina (Zahavi, Zahavi 1997: 25–42). Sedalaadi teated on oma tähendustelt sama loomaliigi erisooliste isendite jaoks väga erinevalt mõistetavad. Teated, mis mõjuvad vastassoo esindajatele atraktiivsetena, on sookaaslaste jaoks rivaliteeti tähistavateks märkideks.<sup>70</sup> Täiesti teistsuguseid tähendusi sisaldab aga poegade ja vanaloomade vaheline kommunikatsioon, kus järeltulijate edastatud signaalid väljendavad nende vajadusi või sõltuvust vanaloomadest, täiskasvanud isendid võivad aga järglastele edastada teateid ümbritsevas keskkonnas leiduvate ressursside ja ohtude kohta, mida järeltulijad pole kas oma piiratud füüsiliste võimete või vähese kogemuse tõttu suutelised ise märkama.

Samuti võib edastatavate teadete tähendus olulisel määral sõltuda kommunikatsioonis osalejate motiveeritusest ja füsioloogilisest seisundist kommunikatsiooni hetkel. Paljude ämblikuliikide emasloomad võivad sõltuvat oma toi-

---

<sup>70</sup> Käitumisökoloogia on kirjeldanud liigisisest kommunikatsiooni juhtumeid, milles osalejate vajadused erinevad üksteisest, kui huvide konflikti, nähes selles alust petlike signaalide tekkimiseks liigisisest kommunikatsioonis (nt. Ryan 1997). Biosemiootika jaoks on olulisem küsimus tähenduste erinevusest, mida üks ja seesama teade liigisisest kommunikatsiooni puhul saatja ja vastuvõtja jaoks omada võib. Lähtudes Uexkülli maailma mõistest, võiks kaaluda näiteks eraldi soo-omailmade eristamist. Seda eriti suure sugulise dimorfismiga liikide puhul, kellel nii meele- kui väljenduselundite ehitus on eri sugudel erinev, kes interpreteerivad saadetud ja vastuvõetud signaale erinevalt ja kelle poolt tajutav osa maailmast peab seega samuti sooti erineva.

tumusest, valmisolekust paaritumiseks ja isaste ämblike edastatud teadete ise-loomust tõlgendada viimaseid saakloomadena ja oma liigikaaslased lihtsalt ära süüa (Johns, Maxwell 1997).

Liikidevahelises kommunikatsioonis edastatavate teadete omadused on mitmes aspektis teistsugused liigisisese kommunikatsioonis kasutatavatest teadetest, mistõttu liikidevahelist kommunikatsiooni vaadeldakse hiljem võrdlevalt eraldi alapeatükis 3.4. Käsiloleva teemaga seoses võib öelda, et bioloogilised põhifunktsioonid, millest liikidevaheline kommunikatsioon lähtub, on küll needsamad, mis liigisisese kommunikatsiooni puhul, ent kommunikatsiooni aluseks olevad tähendused, mida teadetele omistatakse, on selgelt erinevad, sõltudes saatja ja vastuvõtja vahelistest suhetest. Liikidevahelises kommunikatsioonis tuleks edastatavate teadete tähenduste mõistmiseks vaadelda võimalikke ökoloogilisi suhteid erinevate liikide vahel ning rolle, mida elusolendid neis suhetes üksteise jaoks omandavad. Eugene P. Odum on oma klassikalises käsitluses eristanud kahe liigi võimalikke suhetüüpe, lähtudes suhte mõjust osalistele (tabel 5).

**Tabel 5.** Ökoloogiliste suhete tüübid kahe liigi vahel ja nende mõju (+ kasv, ellujäämine; – kahandav, kahjulik; 0 neutraalne) (Odum 1971: 211 järgi).

<i>Suhte tüüp</i>	<i>Mõju liigile</i>		<i>Suhte üldine iseloomustus</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	
Neutralism	0	0	Kumbki liik ei mõjuta teist.
Konkurents otsese sekkumise läbi	–	–	Mõlema liigi otsene pärssimine teise poolt.
Konkurents ühise ressursi tarbimise läbi	–	–	Kaudne pärssimine, mille puhul mõlema liigi poolt kasutatav ressurss on piiratud.
Amensalism	–	0	Liik 1 on pärssitud, liigile 2 ei avalda suhte mingit mõju.
Parasitism	+	–	Parasiit (1) on tavaliselt väiksem kui peremees (2).
Kisklus	+	–	Kiskja (1) on tavaliselt suurem saakloomast (2).
Kommensalism	+	0	Kommensaal (1) saab kasu, samas kui peremehele (2) ei avalda suhte mõju.
Koostegutsemine	+	+	Seos tuleb mõlemale osalisele kasuks, kuid pole esmatähtis.
Mutualism ehk sümbioos	+	+	Seos tuleb mõlemale osalisele kasuks ja on esmatähtis.

Üldjoontes kirjeldab Odumi skeem ka vastavas suhetüübis teisele osapoolle edastatavate signaalide iseloomu. Liikidevahelises kommunikatsioonis kasutatavaid signaale võib jagada teisele osapoolle atraktiivseteks või peletavateks. Kutsuvaid teateid esitatakse enamasti siis, kui vastav suhe tuleb liigile kasuks (+) ja eemale peletavaid juhul, kui vastav suhetüüp on liigile kahjulik (-). Vastavalt eristatud suhetüüpidele ja elusolendite põhivajadustele võib liikidevahelises kommunikatsioonis kasutatavate tähenduskategooriatena välja tuua: 1) toitu, paljunemisvõimalust, elupaika, varjet vm. ressursi tähistavad teated; 2) agressiooni, füsioloogilist võimekust, mitesöödavust, mürgisust vm. ohtu tähistavad teated; 3) teatud liiki, objektitüüpi või keskkonda kuuluvust väljendavad teated (vt. Halliday 1983: 74–77; Sebeok 2000: 41–45). Esimest tüüpi tähendusi esineb enam mutualismi, parasitismi, kiskluse ja kommensalismil puhul, teist tüüpi teateid aga konkurentsi, amensalismil, parasitismi ja kiskluse puhul, ehkki ka sümbioosi korral võidakse partnerit teavitada nt. oma mürginäärmete asukohast. Kolmas tüüp on neutraalne ja kasutusel nii „leebemates” antagonistlikes kui harmoonilistes suhetes; samuti väljendatakse kellegi teise identiteeti näiteks varjestavate kaitsekohastumuste puhul. Konkreetsetes liikidevahelise kommunikatsiooni olukordades edastatavad teated on aga märgatavalt mitmekesisema tähendusega kui säärane üldine liigitus neid kirjeldada suudab. Näiteks kiskluse puhul võib saakloom kiskjale teada anda oma mitesöödavusest, heast füüsilisest vormist ja seega raskesti tabatavusest, füüsilisest ohtlikkusest, sellest, et ta on kiskjat juba märganud jne.

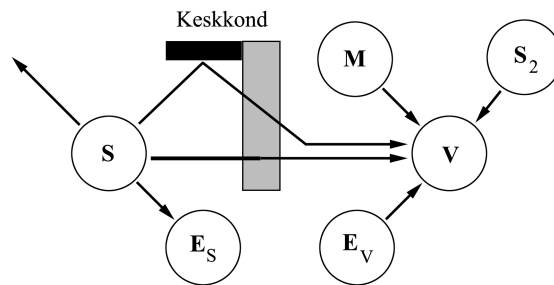
### 3.2. Biokommunikatsioonisüsteemide mitmekesisuse alused

Kui biokommunikatsiooni käigus edastatavate teadete tähenduste puhul on võimalik eristada teatud põhitüüpe ja nende variatsioone, siis teadete avaldumise konkreetsed vormid on oma liigispetsiifilisuses ääretult mitmekesised. Edastatavate teadete vorm sõltub elusolendite morfoloogiast ja füsioloogiast, eluviisist, keskkonnatingimustest, kasutatavatest kommunikatsioonikanalitest ja paljudest teistest teguritest (joonis 7).<sup>71</sup> Inimestevahelise kommunikatsiooni puhul on kehastruktuuride mõju edastatavate teadete vormile kõikjal ühesugune ja seetõttu jäetakse kehaehituse füsioloogia ja teiste liigispetsiifiliste omaduste mõju verbaalse kommunikatsiooni kirjeldamisel tihti vaatluse alt välja, v.a. juhul, kui tahetakse uurida just inimkeele teket ja selle seost anatoomiliste muutustega inimese kui liigi kujunemisel.

---

<sup>71</sup> Käitumisökoloogias on kommunikatsioonis edastatavate teadete ülesehituses eristatud kahte põhilist aspekti — sisu ja tõhusust: „*the content of the signal (what information is being transmitted) and its 'efficacy' (effectiveness with which it is transmitted and received)*” (Guilford, Dawkins 1993: 431).

Erinevate liikide võrdleval vaatlemisel, nagu ka liikidevahelise kommunikatsiooni kirjeldamisel, muutub aga teadete vormiliste omaduste liigispetsiifiline mitmekesisus oluliseks. Käesolevas uurimuses kirjeldatakse ainult üldiseid põhimõtteid, mis mõjutavad biokommunikatsioonis edastatavate teadete vormilisi omadusi, kuna konkreetsete kommunikatsioonisüsteemide mitmekesisus on liiga suur, et neis edastatavaid teateid siinkohal vaatluse alla võtta.



**Joonis 7.** Põhilised biokommunikatsioonisüsteemide evolutsiooni kujundavad komponendid. Saatja ( $S$ ) peaks püüdma edastada signaale õiges suunas minimaalse hajumise, moonutuste ja interferentsiga keskkonnatingimustes, minimeerides ekspluateerivate kiskjate ja parasiitide ( $E_S$ ) võimalusi signaale vastu võtta. Vastuvõtjad ( $V$ ) peaksid püüdma signaale vastu võtta selleks parimates keskkonnatingimustes, seejuures vältides või välja filtreerides müra ( $M$ ) ning konkureerivaid signaale teistelt saatjatelt ( $S_2$ ) ja signaalide vastuvõtul ekspluateerivatelt organismidelt ( $E_V$ ), nagu nt. mimeedid Batesi mimikri puhul (Endler 1993: 216 järgi).

Paljudest liigispetsiifilisi kommunikatsioonisüsteeme mõjutavatest tegurirühmadest on üks paremini kirjeldatavaid kommunikatsiooniaktis osalejate morfoloogia ja füsioloogia eripära, selle poolt pakutavad võimalused ja sellest tulenevad piirangud. Ehkki väljendus- ja tajuorganid on evolutsioonis kujunenud täitma oma funktsiooni, st. võimaldama elusolenditel kommunikeeruda neil elusette tulevates olukordades ja keskkondades, on nende areng siiski piiratud füüsikalise-keemiliste ja struktuuriliste võimaluste poolt. Samuti peavad nii väljendus- kui ka tajuorganid olema kooskõlas elusorganismide üldise organisatsiooni ja eluviisiga, näiteks ei saa nahkhiir omada kõrvu, mis tänu oma suu-ruusele takistaksid tal lendamist, ehkki need võiksid olla väga efektiivsed orien-

teerumisel, saagi püüdmisel ja liigisiseses kommunikatsioonis.<sup>72</sup> Kommunikatsioonisüsteemide analüüsi kõrval efektiivsuse seisukohalt tuleks arvestada ka nende evolutsioonilist kujunemislugu ja varasemaid kohastumusi, mis seavad kommunikatsioonisüsteemide arengule ühtaegu nii piiranguid kui loovad ka uusi võimalusi (nt. Härlin, Härlin 2003).

Siinkohal tuleks eraldi tähelepanu pöörata nii teate saatja kui ka vastuvõtja morfoloogiale ja füsioloogiale, st. vaadelda eraldi nii väljendusorganite kui ka tajuorganite mõju teate omadustele ja kommunikatsiooniaktile. Väljendamist võimaldavate organite ja organsüsteemide roll biokommunikatsioonis on esmatähtis, ometi on nendele tähelepanu pööratud harvemini kui tajuorganitele (viimaste kohta vaata nt. Brock 1956; Gibson 1983; Espmark jt. 2000). Väljendusorganiteks võib pidada erinevaid helitekitamisorganeid, näiteks imetajate häälepaelu, lindude laulukõri, erinevaid lõhnanäärmeid imetajatel ja putukatel, samuti ka elusolendite nähtavat kehapinda, eelkõige ilmeid ja grimasse võimaldavat nägu ning värvunud karvkatet või nahapinda. Väljendusorganeid on eraldi kategooriana oluline eristada ka seetõttu, et nende ontogeneetiline ja evolutsiooniline areng näib alluvat teist tüüpi reeglitele kui enamikul organsüsteemidel. Erinevalt teistest organitest on väljendusorganite funktsiooniks kommunikatsioonis osalemine, mis tähendab, et nende areng lähtub lisaks elusolendi enda vajadustest ka kommunikatsiooni teise osapoole poolt esitatud tingimustest (pikemalt Portmann 1990).

Enamikel liigisisese kommunikatsiooni juhtudel on väljendus- ja tajuorganid arenenud evolutsiooni käigus üksteisele vastavaks, kuid konkreetse teate vormi limiteerivad või määravad tegurid võivad avalduda ükskõik kumma organirühma piirangutena, st. kas teate saatmise või vastuvõtmise kaudu. Näiteks edastavad emasliblikad teavet oma paarumisvalmiduse kohta liigispetsiifiliste keemiliste ainete — feromoonide — abil, mida lendub õhus imeväikestes kogustes. Säärasel juhul võib teate vorm (märgikandja tajutavad omadused) ja kommunikatsiooniakti spetsiifika (kommunikatsiooniks vajalikud tingimused, nt. distants saatja ja vastuvõtja vahel ja keskkonnatingimused) olla määratletud nii emasliblika võimest teadet edastada (feromooni keemiline struktuur ja hulk) kui ka isasliblikate võimest tajuda konkreetse aine kontsentratsiooni õhus (nt. füüsilised piirangud retseptorite tundlikkusele, närvisüsteemi võimekus) (Shorey 1976: 7–17).

Sõltuvalt tajuorganite ja väljendusorganite spetsiifikast, neid mõjutavatest teguritest ning saatja ja vastuvõtja rollidest võib erineda ka saatja ja vastuvõtja aktiivsuste osakaal kommunikatsiooniaktis. Olukordades, kus saatja näitab teate edastamisel üles silmapaistvat aktiivsust, kirjeldatakse edastatavat teadet tihti kui signaali, seevastu juhtudel, kus saatja on vaid passiivne märgikandja, võib

---

<sup>72</sup> Ülevaate erinevate loomarühmade auditiivsest kommunikatsioonist ja selle sõltuvusest tajuorganite ehitusest on andnud Johann Schwartzkopff (1977).

kõnelda tunnustest.<sup>73</sup> Mõned autorid ei loe interaktsioone, mille puhul saatja ei näita üles aktiivsust signaali edastamisel, kommunikatsiooni mõiste alla kuuluvateks (Macay 1975). Selline lähenemine võimaldab aga liikidevaheliste suhete puhul kommunikatsioonina käsitleda ainult neid hoiatusvärvusi ja mimikrinähtuseid, milles saatja käitumuslikul aktiivsusel on oluline roll kommunikatsioonilise olukorra esilekutsumises. Käesoleva töö autor on seisukohal, et saatja ja vastuvõtja aktiivsuste vahekorraldus pole mitte kommunikatsiooniaktiivne ega eelne tegur, vaid üks selle omadusi, mis võib kommunikatsioonisüsteemi erineda, sõltudes kummagi osaleja intentsioonidest, kommunikatsiooniakti eeldatavast tulemusest nende jaoks, aga ka paljudest teistest teguritest.

Üldise tendentsina võib märgata, et juhtudel, mil kommunikatsiooniakti tulemus on olulisem saatjale, on ka signaali saatja kommunikatsiooniaktis aktiivsemaks pooleks. Sel juhul esitatakse kommunikatsiooniakti käigus selgesti väljendunud ja atraktiivseid signaale ning vastuvõtja võib signaale vastu võtta passiivse tajujana. Sellise kommunikatsioonitüübi näiteks sobib isaslindude pulmalaul paljude liikide juures, kus emaslind on kommunikatsiooniprotsessi käigus suhteliselt passiivne. Sootuks teistsugune on olukord aga kommunikatsioonisüsteemides, kus kommunikatsiooni tulemus on oluline vastuvõtjale, saatja aga on tulemuse suhtes ükskõikne või pole huvitatud, et vastuvõtja teda ära tunneks. Säärasel juhul on kommunikatsiooniakti aktiivsemaks pooleks vastuvõtja, kes võib saatjat aktiivselt otsida, lähtudes enda kogemuslikust arusaamisest saatjat iseloomustavate tunnuste kohta. Kogemusel baseeruvat kujutluspilti, millest lähtudes vastuvõtja saatjat otsib, on Niko Tinbergen (1960) ja Jakob von Uexküll (1957: 62–64) kirjeldanud kui otsingukujundit (*search image*). Tim Guilford eristab kiskjate otsingustrateegiaid vastavalt sellele, kas vastuvõtja lähtub otsitava elusolendi üldistest tunnustest või spetsialiseerub mõnele kergemini märgatavale ja meelde jäävale tunnustekompleksile (värvuskombinatsioon, kehakuju või sellest langev vari, iseloomulik liikumine, jms.) (Guilford 1992: 381–384).<sup>74</sup>

---

<sup>73</sup> Signaali (*signal*) ja tunnust (*cue*) mõistetakse käesolevas uurimuses teate kahe olekuna. Puhas tunnus ja puhas signaal on äärmusjuhtudeks, teate tegelik paiknemine tunnus-signaali-teljel võib olla väga erinev, sõltudes konkreetsest kommunikatsiooniaktist. Siin pakutud mõistekasutus on lähedane Thomas A. Sebeoki eristusele märgitüüpide signaal (*signal*) ja sümptom (*symptom*) vahel, mis omakorda põhineb suurel määral Karl Bühleri töödel (Sebeok 1994: 22–28). Samas nähakse siinses uurimuses signaali ja tunnust teate erinevate tüüpidega, mis haakuvad ka erinevate kommunikatsiooniakti olekutega, Sebeoki käsitluses seevastu on signaal ja sümptom eelkõige märgitüübid, viitamata kommunikatsioonilise olukorra iseärasustele.

<sup>74</sup> Etoloogias kirjeldati tunnusterühmi, millele vastuvõtjad teatud viisil reageerisid, stiimuli mõiste all. Tinbergen, Lorenz, Hertz jt. viisid 1940.–50. aastatel läbi hulga eksperimente määratlemaks tunnuseid, mis vallandavad elusolenditel ühe- või teistsuguse käitumusliku vastuse. Näiteks uuriti värvuskombinatsioone, mis kutsusid isastes ogalikes ja tapluskalades esile agressiivse käitumise; abstraktseid vorme, mida emased

Juhul kui vastuvõtja otsib saatjat aktiivselt, jääb saatja tihti passiivseks, omades teatud iseloomulikke tunnuseid, mille alusel vastuvõtja langetab otsuse saatja vastamisest otsingukujundile. Seda tüüpi kommunikatsiooniaakte esineb eelkõige liikidevahelise kommunikatsiooni puhul, üsna sage on see kiskja-saaklooma suhetes. Saatja ja vastuvõtja aktiivsuste suhet kommunikatsiooniaktis on võimalik kirjeldada ka erinevate tasakaaluolekutena Jakob von Uexküllil funktsiooniringi skeemil, nii et tunnuste puhul on olulisem tajuilma (*Merkwelt*) osatähtsus, signaalide puhul aga toimeilma (*Wirkwelt*) osatähtsus (vt. joonis 8). Samas tuleb kindlasti arvestada ka märgilise ja käitumusliku aktiivsuse vahelist tasakaalusuhet. Näiteks õistaimedele tuleb kontakt tolmeldavate putukatega kindlasti kasuks, kuid kuna neil puuduvad võimalused käitumuslikuks aktiivsuseks, kompenseerivad nad seda märgilise aktiivsusega, omades iseloomulike tunnustega atraktiivseid õisi ja püüdes pälvida aktiivselt liikuvate putukate tähelepanu.

**Tabel 6.** Erinevate kommunikatsioonikanalite mõju edastatavatele signaalidele (Salo, Soikkeli 1983: 202 järgi).

<i>Signaali tüüp Omadus</i>	<i>Keemiline</i>	<i>Akustiline</i>	<i>Visuaalne</i>	<i>Taktiline</i>
<i>Levimiskaugus</i>	Väga suur	Väga suur	Keskonnast sõltuv	Väga väike
<i>Levimiskiirus</i>	Väga väike	Väga suur	Väga suur	Väga suur
<i>Takistuste läbitavus</i>	Suur	Suur	Väike	Väike
<i>Tekkekoha määratavus</i>	Keskonnast sõltuv	Keskonnast sõltuv	Suur	Suur
<i>Tekitamiseks vajalik energia</i>	Väga väike	Väga suur	Väga väike	Väga väike
<i>Infolekkede oht</i>	Väga väike	Keskonnast sõltuv	Väga suur	Väga väike

Saatja ja vastuvõtja omaduste kõrval kujutab kommunikatsioonisüsteemide liigispetsiifilisi iseärasusi ka konkreetne kommunikatsiooniline olukord, mis moodustub omakorda paljudest teguritest. Esiteks võib biokommunikatsioon toimuda läbi mitmete kanalite, millest igaüks pakub erinevaid võimalusi ja omab teatud piiranguid (vt. tabel 6). Näiteks jõuavad visuaalse kommunikatsioonikanali kaudu edastatavad teated viivituseeta sihtmärgini ja on täpselt loka-

---

kajakad liigitasid munadeks; erinevaid siluette, mis vallandasid linnupoogades toidumangumis- või varjumisreaktsiooni jms. (Marler, Hamilton 1966: 237–249).

liseeritavad, samas on visuaalne kommunikatsioonikanal tundlik füüsiliste takistuste suhtes ning toob kaasa kõrge infolekke ohu. Olfaktoorne kommunikatsioonikanal seevastu levib õhus hästi üle füüsiliste takistuste, on liigispetsiifilisena küllalt kindel infolekke suhtes, kuid sõltub samas väga ilmastikutingimustest, nagu temperatuur, sademed jms. Mitmed ühiselulised putukad ja seltsingulised loomad kasutavad feromooni aga teatud objektide märgistamiseks, tähistades seeläbi kas territooriumit, liikumisteeda, toiduobjekti, vms. (Shorey 1976: 9–14). Liigispetsiifilisus ja vähene esinemine looduses on ka elektrilise kommunikatsiooni eelisteks, samas tuleb elektrostaatilisest välja abil orienteeruvatel ja kommuniqueeruvatel kaladel arvestada suure müraga, signaalide hajumisega ning kommunikatsiooni energiamahukusega (Hopkins 1999: 463–464).

**Tabel 7.** Signaalile kommunikatsiooni käigus mõjuvad tegurid, mis võivad mõjutada ka kommunikatsiooni evolutsiooni suunda (veergude vahel ei ole vastavust, Endler 1993: 217 järgi, osaliselt).

<i>Signaalide formeerimine ja väljutamine</i>	<i>Signaalide edasikanne läbi meediumi</i>	<i>Signaalide vastuvõtt ja töötlemine</i>
Biofüüsikalised piirangud vormile ja intensiivsusele	Tausta müra	Biofüüsilised ja biokeemilised piirangud vastuvõtuks
Energeetilised piirangud (loomiseks kuluv energia)	Teiste isendite segavad signaalid	Tajuorganite seisund ja vastuvõtlikkus
Biokeemilised piirangud	Hajumine	Tähelepanelikkus
Olemasolev energiavaru (selle jaotamine)	Blokeerumine	Vajadus alarmeerivate signaalide järele
Ajastus ja kohavalik (kiskjad, piiratud ajavahe- mik, sobivaim aeg ja koht)	Neeldumine	Piiratud vastuvõtuajast tulenevad moonutused
Keskkonna mõjud (nt. temperatuur)	Peegeldumine ja murdumine	Häirivad signaalid
Informatsiooni keerukus <i>versus</i> info selgus	Vahekaugus	Müra
Informatsiooni hulk ajaühikus	Spektraalsed omadused	Vastuvõtu tõkestamine konkurentide poolt
Evolutsiooni limiteerivad geneetilised võimalused	Temperatuur	Füsioloogilised piirangud signaali vastuvõtu kiirusele
	Iseeneslik interferents	Piirangud informatsiooni töötlemise kiirusele
	Informatsiooni edasikande kiirus	Teatud liigiomaste signaalivormide eelistamine
	Ajastus ja kohavalik	

Inimestevahelist suhtlust uurides on eristatud sünkroonseid (telefon, *chat* või videokonverents) ja mittedünkroonseid (kiri, e-post, faks) kommunikatsioonivahendeid, mis suures osas määratlevad edastatava info omadused (Carlson,

George 2004). Sarnaselt võib ka biokommunikatsioonis liigitada kommunikatsioonikanaleid selle põhjal, kas info edastus neis on silmapilkne (visuaalne, akustiline) või esineb info edastamise ja vastuvõtmise vahel ajalõtk (keemiline).

Lisaks kommunikatsiooniks kasutatavate kanalite üldistele omadustele mängivad kommunikatsioonisüsteemide kujunemisel olulist rolli ka konkreetsetele signaalidele, kommunikatsioonilisele keskkonnale või olukorrale iseloomulikud omadused. Valitud kanali ulatusest kasutatakse kommunikatsiooniks tavaliselt mõnda kitsamat diapasooni, kuivõrd erinevad lainepikkused, helikõrgused või erineva massiga lõhnaained ei käitu keskkonnas ühtemoodi, levides, peegeldudes, hajudes ja sumbudes erinevalt. Igas konkreetses kommunikatsioonilises olukorras on keskkonnal hulk takistavaid omadusi, millega kommunikatsioonisüsteem peab arvestama, nagu näiteks teadete edastamise piirid ajas ja ruumis, erinevad füüsilised takistused, teadete levikut piiravad liigikaaslaste ja teiste elusolendite poolne kommunikatsioon, konkreetselt keskkonnast sõltuv infolekke oht potentsiaalsetele kiskjatele jne. (vt. tabel 7).

Seetõttu võib teatud keskkondades ja kommunikatsiooniolukordades (suur saatjate hulk, kõrge müranivoo, pealtkuulamisohu) soodsaks osutada sekundaarsete kommunikatsioonistrateegiatega kasutamine, nagu seda on näiteks teadete rütmiline kordamine ja nende järjestuse ümberkombineerimine teatud ajavahe- mike tagant (Schleidt 1973). Marler ja Hamilton kirjeldavad eri liblikaliikide kommunikatsiooni paarilise leidmiseks, milles kombineeritakse keerukalt visuaalseid signaale, lõhnasignaale ja liikumist. Selle üheks põhjuseks näib olevat liblikate nägemismeel, mis sobib pigem erinevate liikumisrütmide kui värvuste äratundmiseks (Marler, Hamilton 1966: 254–258). Väga keerulisi ja eripäraseid kommunikatsioonisüsteeme esineb erinevate keskkondade piirialadel: näiteks kasutavad kommunikatsiooniks veepinna omadust võnkeid edasi kanda mitmed veepinnal või selle läheduses elavad putukad ja kalad (Lema, Kelly 2002), elevant on aga kirjeldatud kauge maa tagant kommuniqueeruvat rütmiliste seismit- liste lainete abil, mida nad tammudes tekitavad (Arnason jt. 2002).

### **3.3. Biokommunikatsioon evolutsiooni ja elutegevuse vahel**

Nagu eelmistes alapeatükkides näidatud, valitseb liigisiseste kommunikatsioonisüsteemide hulgas suur mitmekesisus. Võib väita, et biokommunikatsioonisüsteemid on vähemalt sama mitmekesised kui neid kasutavad elusolendid, ehk teisisõnu, semiootiline diversiteet ja bioloogiline diversiteet on üksteisega seotud. Ühelt poolt seonduvad biokommunikatsioonisüsteemide mitmekesisus erinevustega liikide eluviisis ja sellega seoses ka eluks vajalikes tähendustes, teisalt aga erinevustega eri liikide morfoloogias, füsioloogias, elukeskkonnas ja sellega seoses kommunikatsioonisüsteemide vormilises avaldumises.

Erinevate liikide kommunikatsioonisüsteemide iseärasused on suures osas indiviidiüleised või indiviidielsed, avaldades evolutsiooniliste protsesside kaudu kujunenud väljendus- ja tajuorganite ehituses, nagu näiteks kehakatete

struktuur, mis määrab nende värvuse, häälepaelte ehitus, mis seab piirangud helide esiletoomiseks jms. Evolutsioonis kinnistunud tunnuste ja omaduste indiviidiülesusest ei tohiks aga teha järeldust individuaalse perspektiivi puudumise või ebaolulisuse kohta, kuna igasugused evolutsioonilised mõjud saavad avalduda ainult konkreetsete indiviidide elutegevuse kaudu teatud keskkondades ja olukordades. Elutegevuses omandavad olulise rolli ka konkreetsete indiviidide isiklikud eripärad ja eelistused, varasemad kogemused sarnastes kommunikatsioonilistes olukordades, õppimis- ja kohanemisvõime. Neile aspektidele on tähelepanu pööratud eelkõige loomapsühholoogia ja kognitiivse etoloogia paradigmat raames (nt. Bekoff, Jamieson 1990; Allen, Bekoff 1997; Shettleworth 2001).

John A. Endler on kommunikatsioonisüsteemide evolutsiooni analüüsid soovitanud selle erinevaid komponente vaadelda mitte üksteise suhtes hierarhiliselt paiknevadena, vaid pigem kui koevolutsioneeruvaid tasakaaluolekuid ehk nn. tajutriivi (*sensory drive*), mis eeldab vastassuhete ja mõjutuste olemasolu kõigi kommunikatsioonitsükli komponentide vahel (vt. ka tabel 7).<sup>75</sup> Lähtudes käitumisökoloogia paradigmat, kirjutab Endler:

*Tajuelundite evolutsioon avaldab mõju sellele, milliseid signaale on kergeim vastu võtta, kergeim eristada ja millistest lähtudes on kergeim otsuseid langetada, ja sellel on oma mõju signaalide evolutsioonile ning signaalkäitumisele koos sellest tuleneva edasise evolutsioonilise mõjuga tajuelunditele. Muutus ükskõik kus selles interaktsioonide süsteemis mõjutab kogu süsteemi, seega võib öelda, et tajuelundid, signaalid ja signaalkäitumine evolutsioneeruvad üheskoos. (Endler 1993: 222).*<sup>76</sup>

---

<sup>75</sup> Signaalivorme kujundavate evolutsioonimehhanismide selgitamiseks on käitumisökoloogia paradigma raames pakutud hulgaliselt erinevaid aspekte rõhutavaid mudeleid, nagu tajulõksude (*sensory traps*), tajuekspluatatsiooni (*sensory exploitation*), vastuvõtja psühholoogia (*receiver psychology*) jt. mudelid. Mimikri kontekstis on neist olulisim ilmselt tajulõksude mudel, mis analüüsib vastuvõtja „nõrkusi” teatud signaalitüüpide suhtes ning neile vastavaid liigisisese kommunikatsioonis kasutatavaid stiimuleid (Christy 1995). Et John Endleri tajutriivi kontseptsioon liidab neid mudeleid olulisel määral (vt. Endler, Basolo 1998), ei laskuta käesolevas töös täpsemate eristusteni.

<sup>76</sup> „*The evolution of sensory systems will affect which signals are easiest to receive, easiest to distinguish, and easiest to base decisions on, and this will have effects on the evolution of the signals and the signal behaviour, with subsequent evolutionary effects on the sensory systems. A change anywhere in this cycle of interactions will affect the entire system, so we can say that sensory systems, signals and signaling behaviour evolve together.*” Sarnast mõtet on väljendanud klassikalisest informatsiooniteooriast lähtudes ka etoloog John W. Smith: „*On the one hand, signalers should make information available through signaling only if this availability elicits responses that are, on average, beneficial to them; on the other, recipients should evolve predispositions to respond to this information only insofar as these, on average, benefit them [...] the*

Loomapsühholoogid Aaron S. Rundus ja Lynette A. Hart on vaadelnud sama probleemi elusolendi kui indiviidi seisukohast, kirjeldades Jakob von Uexkülli vaimus füüsilistest piirangutest ja käitumuslikest kohastumustest moodustuvat reaalsust kui konkreetse loomaliigi kommunikatsioonilist ilma. „Erinevused [...] kommunikatsioonilistes ilmdes ei avaldu ainult piirangutena looma kommunikatiivsete signaalide struktuuris, vaid samahästi ka kommuniqueeruvate individide käitumisena ning loomade võimalustes otseselt kujundada füüsiline keskkonda vastavaks oma kommunikatsioonilistele vajadustele.” (Rundus, Hart 2002: 120).<sup>77</sup>

Säärane vaade võib tõstatada küsimuse, kas ka teised loomad peale inimese on võimelised toimima subjektina, omades tundlikkust ja teadlikkust enda ümber aset leidvatest sündmustest, otsustusvabadust jms. Käesoleva töö autori arvates on elusolendite vaimse aktiivsuse teemat erinevatel tasanditel küllaltki põhjalikult käsitletud (nt. Griffin 1976; Akins 1990; Dupré 1990; Jennings 1998), nii et täiesti eitav seisukoht selles küsimuses peegeldaks pigem uurija sisemisi veendumusi ja maailmavaadet kui et kuuluks teadusliku diskussiooni valda. Näiteks toob Roger Crisp psühholoogilise kontinuiteedi kinnituseks inimese ja teiste loomade vahel välja neli võimalikku tõestusviisi. 1. Negatiivne loogiline „teiste meelte” argument, mille alusel iga põhjus, millest lähtudes võib kahelda vaimu (*mind*) olemasolus loomadel, annab põhjuse kahelda ka vaimu olemasolus teistel inimestel. Seega jääb valida kas loomadele vaimsete seisundite omistamise või üldise solipsismi ja skeptitsismi vahel vaimsete nähtuste suhtes. 2. Käitumuslik argument, mille alusel keeruka närvisüsteemiga olendite tegevus on hõlpsamini seletatav neile vaimseid seisundeid (hirm, valu, ootus, erutus) omistades kui ilma selleta. 3. Neuroloogiline argument, mille järgi kõigi mitmerakuliste olendite, k.a. inimese aju on üles ehitatud samal viisil ja samast materjalist. Ehkki nende suurus, keerukus ja täpne struktuur võivad erineda, on neuronite ja sünapside ülesehitus ja seosed üldjoontes sarnased. 4. Evolutsiooniline argument, mille kohaselt evolutsiooniline hüpe vaimsete seisunditeta loomadelt vaimsete võimetega inimeseni poleks kooskõlas pideva evolutsioonilise arengu printsiibiga. Samuti on võimalik loogiliselt näidata, et teatud keskkonnatingimustes ja eluviisi puhul oleksid vaimseid seisundeid omavad loomad edukamad kui neid mitteomavad loomad<sup>78</sup>, mistõttu peaks evolutsiooniline valik vaimsete seisundite kujunemist soosima (Crisp 1990: 395–401).

---

*latter effect causes signaling and responding to signals to co-evolve, and signalers and responders are co-adapted”* (Smith 1986: 72).

<sup>77</sup> *Differences in [...] communicative worlds may manifest themselves not only in the form of constraints on the structure of an animal’s communicative signals but also in both the behavior of the communicating individuals and the animal’s ability to directly shape the characteristics of its physical world to meet its communicative needs.”*

<sup>78</sup> Teadlikkuse funktsionaalsusest looduse arenguloos on kirjutanud nt. Bjorn Merker (2005).

Seisukoht, et elusolendite käitumine ja subjektiivsed otsustused on kommunikatsioonis olulised ning mõjutavad kommunikatsiooni kaudu ka evolutsioonilisi protsesse, rõhutab evolutsiooni juhuslikku loomu. Kommunikatsiooni käigus võib avalduda harjumusel põhinev korrapära, kuid kindlasti pole kommunikatsiooni tulemus kausaalselt ette määratud (ptk. 7.2.). Kirjeldades biokommunikatsioonis kinnistunud signaalitüüpe, eristab John W. Smith nelja aspekti, mis suurendavad biokommunikatsiooni ettemääramatust: 1) kõik elusolendite poolt jagatud teated, mis võimaldavad prognoosi, on tingimuslikud, kommunikatsioonist lähtuv käitumine võib sõltuda keskkonnast, kommunikatsioonipartneri käitumuslikust vastusest ja paljust muust; 2) teadete põhjal tehtavad prognoosid on tõenäosuslikud ega vallanda kummaski kommunikatsioonis osalejas ettemääratud käitumuslike tagajärgi; 3) jagatud informatsioon võib olla mõeldud eksitamiseks; 4) jagatud informatsioon moodustab alati mingi osa informatsioonist, mida saatja omab, kusjuures see osa, nagu ka informatsiooni sisaldus eri signaalides varieerub (Smith 1986: 75–78).

Semiootika vaatenurgast saab semioos kui kommunikatsiooni käigus aset leidv märgiline äratundmisprotsess olla ainult konkreetne, teatud kindla elusolendi osalusel teatud kindlates tingimustes toimuv akt. Kogu evolutsiooniline eellugu ja kehastruktuuride ning keskkonnaomaduste füüsiko-keemia taandub elusolendi maailmas etteantuseks, mida arvestades on tema maailm üles ehitatud, kuid mis ise selles ei sisaldu. Äratundmist vajavad märgid ja liigikaaslaste käitumine seevastu eristuvad elusolendi jaoks tema maailmas selgeteks ja tähelepanu nõudvateks nähtusteks. Juhtudel, kus elusolend osaleb kommunikatsioonis aktiivselt, eristuvad ka saadetavad signaalid tema enda maailmas oluliste ja tähelepanu nõudvate elementidena. „Füüsilised omadused pole seega mitte ainult piirangud loomade kommunikatiivsetele signaalidele, vaid ka vahendid, mida loom on võimeline kasutama niihästi valikutena, mida ta teeb kommunikatiivses käitumises, kui ka aktiivselt kujundades oma kommunikatsioonilise ilma füüsilisi omadusi” (Rundus, Hart 2002: 121).<sup>79</sup>

Seega võib biosemiootika, lähtudes semioosist ja elusolendite subjektsusest selles, lisada kommunikatsioonisüsteeme eri evolutsiooniliste tegurite dünaamiliste tasakaaluseisunditena käsitlevale vaatele veel ühe olulise aspekti — nimelt elusolendi maailmast lähtuva perspektiivi kommunikatsioonilistele olukordadele. Omailma etteantuse piirides on elusolendil kui subjektile vabadus tõlgendada kommunikatsioonilist olukorda ja toimida sellest tõlgendusest lähtuvalt. Arusaam, et iga kommunikatsiooniakt lähtub ühtaegu nii individuaalsetest erisustest kui ka evolutsioonilisest etteantusest, mõjutades samas erinevate tagasisidetüüpide kaudu neid mõlemaid, st. nii evolutsioonilist kui individuaalset

---

<sup>79</sup> „Physical characteristics are therefore not merely constraints on the communicative signals of animals but also are tools an animal is able to use, both for the behavioral choices it makes in its communicative behavior and through active modification of the physical characteristics of the animal's own communicative world.”

reaalsust, avab uusi ja huvitavaid perspektiive evolutsiooniprotsesside mõtestamiseks. Semiootilise vaate jaoks võiks olla eriti oluline võimalus näidata, kuidas elusolendite subjektiivsed kommunikatiivsed otsustused saavad teatud olukordades mõjutada evolutsiooni kulgu, samuti väärib tähelepanu võimalus, et märgisüsteemide ja märkide endi formaalsed omadused, nagu näiteks sarnasus ja erinevus, võivad osutada eluslooduse evolutsiooni mõjutavateks teguriteks.

### 3.4. Liigisisene ja liikidevaheline kommunikatsioon

Evolutsiooni käigus kujunenud ning elusolendite morfoloogias ja elutegevuses avalduv mitmekesisus eri liikide kommunikatsioonisüsteemide vahel tõstatab paratamatult küsimuse liikidevahelise kommunikatsiooni võimalikkusest, piiridest ja mehhanismidest. Isegi juhtudel, kui eri liikide teadete tähendused kattuvad, võib nendevaheline kommunikatsioon olla takistatud, kuna nad ei suuda vormiliste tunnuste põhjal dekodeerida ja interpreteerida teineteise poolt edastatavaid teateid. Näiteks on paljud kullilised kiskjateks ühtaegu nii värvuliste kui ka mitmete pisiimetajatele jaoks, kuid kummagi saakloomarühma poolt kasutatavad kommunikatsioonisüsteemid on liiga erinevad, et nad suudaksid teineteise teateid võimaliku vaenlase kohta kasutada.

Liigisisese kommunikatsiooni puhul on signaali saatja ja vastuvõtja teineteisele sarnased ja omavad ka sarnast positsiooni ümbritseva keskkonna suhtes (siinkohal tuleb arvestada erinevusi sama liigi eri sugude ja vanuserühmade vahel, ptk. 3.2.). See sarnasus avaldub näiteks: 1) organismi närvisüsteemi, meeleeelundite ja eneseväljendamist võimaldavate elundite ehituses, mis loob aluse samade kommunikatsioonikanalite kasutamiseks ja signaalide ühesuguseks kodeerimiseks ja dekodeerimiseks; 2) ühiste positsioonide jagamises ökooloogilistes suhetes teiste liikidega, mis loob aluse suhtuda üht viisi võimalikesse vaenlastesse ning toiduobjektidesse ning seega võimaldab informatsiooni nende kohta jagada; 3) vastastikustes suhetes toimuva individuaalse arengu ja õppimise näol, mis keerukama närvitalitlusega loomadel võimaldab signaale ja nendelevastavaid tähendusi õppida vanematelt ja teistelt liigikaaslastelt. Jakob von Uexküll kirjeldab säärast sarnasust sama liigi isendite vahel maailma kontseptsiooni abil ja väidab, et samasse liiki kuuluvad isendid jagavad sama maailma (Uexküll 2001).<sup>80</sup>

Biokommunikatsioonis tähendab saatja ja vastuvõtja ühine maailm suurel määral ka märgisüsteemi jagamist, st. vastavust teadete formuleerimise ja interpreteerimise ning teisalt kodeerimise ning dekodeerimise vahel, mis avaldub

---

<sup>80</sup> Omailma (*Umwelt*) mõistetakse käesolevas uurimuses vastavalt Jakob von Uexkülli tähendusõpetusele järgnevalt: „*the part of the environment of a subject that it selects with its species-specific sense organs according to its organisation and its biological needs*” (Uexküll, T. 1982: 87). Definiitsioonist tulenevalt võivad üksteisele sarnaste bioloogiliste vajadustega lähedaste liikide omailmad suurel määral kattuda.

kommunikatsiooni süntaktilise, semantilise ja pragmaatilise tasandi kaudu. Näiteks kasutavad samasse liiki kuuluvad väikelinnud sama struktuuriga hoiatushäälitsusi (süntaktiline aspekt), et tähistada ohtliku elusolendi (semantiline aspekt) ilmumist lähikonda (pragmaatiline aspekt). Mitmed autorid on just signaali saatja ja vastuvõtja kuulumist samasse liiki pidanud eeltingimuseks, mis lubab interaktsiooni elusolendite vahel kirjeldada tõelise kommunikatsioonina (nt. Tembrock 1971: 25; Frings, Frings 1977: 4).

Kommunikatsiooni, mis vastab kirjeldatud tingimustele, võib esineda ka erinevatesse liikidesse kuuluvate isendite vahel, juhul kui nende kehaehitus, käitumine ja suhted kolmandate liikidega on omavahel sarnased. Sellised tingimused on eelkõige täidetud sugulasliikidel, kelle juures on sarnaste teadete kasutamine paljuski põhjendatav ühise päritoluga. Teiseks teadete vormiliste omaduste sarnanemise põhjuseks võib olla keskkonnatingimuste mõju edastatavate teadete omadustele. Näiteks on erinevate linnuliikide poolt röövlindude tähistamiseks kasutatavad hoiatushäälitsused selliselt sarnased, et nende põhjal on keeruline määratleda saatja asukohta. Samas võimaldab eri liikide poolt röövlindude ründamisel kasutatavate häälitsuste struktuur saatja asukohta täpselt määratleda (Marler, Hamilton 1966: 464–467).

Kalevi Kull ja Peeter Torop on selgitanud kommunikatsiooni mõiste biotõlge (*biotranslation*) abil, tähistades sellega tõlkimist erinevate elusolendite omailmade vahel. Nad laiendavad tõlkimise mõistet, tähistades sellega olukorda, kus „mõned märgid ühes omailmas pannakse vastavusse mõnede märkidega teises omailmas. [...] et tõlkimine saaks toimuda, peab erinevate omailmade vahel olema teatud seos või kattuvus” (Kull, Torop 2003: 318).<sup>81</sup> Kull ja Torop illustreerivad liikidevahelist tõlkimist näitega tutt-tihase *Parus cristatus* ja põhjatihase *Parus montanus* vahelisest kommunikatsioonist, kes tõlgivad teineteise hoiatushüüdeid oma liigispetsiifilistesse märgisüsteemidesse ja omailmadesse. Tõlkimise mõiste eeldab aga kahe märgisüsteemi esinemist, kuna „tõlkimine on tähenduse ülekandmine ühest märgisüsteemist teise”, ning märgisüsteemide kasutajate maailmade funktsionaalset sarnasust (samas, 318, 320).<sup>82</sup>

Vahetatavate teadete suhteliselt sarnane tähendus samasse liiki kuuluvate isendite jaoks loob hea võimaluse saada edastatud signaali kohta adekvaatset tagasisidet kas kommunikatsioonilise vastuse või muutuse näol käitumises. Kohene tagasiside loob soodsad võimalused nii kiireks informatsioonivahetu-

---

<sup>81</sup> „[...] some signs in one Umwelt are put into a correspondence with some signs in another Umwelt. [...] For it to be possible for translation to occur, there must be a certain connection, or overlapping, between the Umwelten.” Samas on teada ka sümbioose, mille puhul hoiatusteateid antakse edasi väga erineva põlvnemise ja omailma ehitusega elusolendile, näiteks teavitab Jaapani ranniku lähedal elutsev mudil oma sümbioosipartnerit — krevetti — röövloomade lähedusest teravate sabalöökidega (Yanagisawa 1990).

<sup>82</sup> „[...] translation is a transmission of meaning from one sign system to another.”

seks ja käitumise koordineerimiseks erinevate isendite vahel rühmas kui ka kasutatavate teadete täpsustamiseks ja arenguks. Erinevate liikide vahelise kommunikatsiooni puhul on aga võimalused saada signaalidele või tunnustele adekvaatset tagasisidet märgatavalt tagasihoidlikumad. Teate saatja saab küll lähtuda vastuvõtja käitumuslikust reaktsioonist, kuid ta interpreteerib seda enda maailmas leiduvatest seostest lähtudes. Vastuvõtja kavatsuslik ja tähendusomistav aspekt jääb teisest liigist isendile kättesaamatuks. Samuti võib paljudel liikidevahelise kommunikatsiooni juhtudel, eriti antagonistlike ökoloogiliste suhete puhul (nt. kisklus), olla vastuvõtja käitumuslik reaktsioon saatjale letaalne, mistõttu saatjal kui indiviidil puudub võimalus kommunikatsioonilisest tagasisidest kumuleeruvalt õppida.

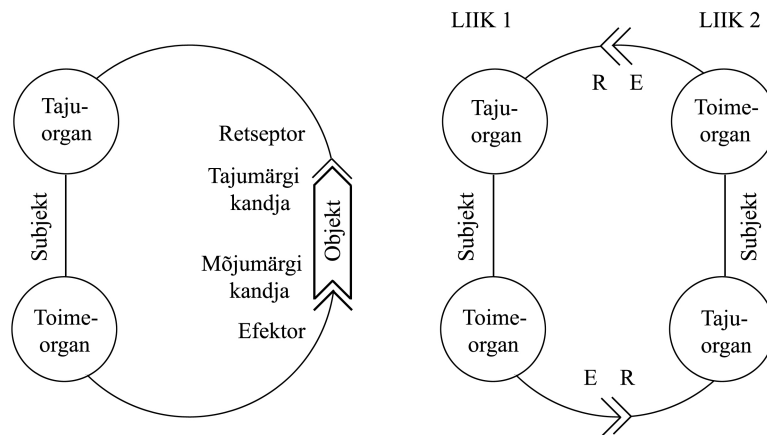
Liikidevaheline kommunikatsioon, juhul kui tegemist ei ole sugulasliikidega, kelle kommunikatsioonisüsteemid on sarnased ja vastastikku mõistetavad suguluse või konvergensti tõttu, sarnaneb pigem viisiga, kuidas elusolendid hangevad informatsiooni elutu maailma nähtuste kohta. Tajuvate, interpreteerivate ja mäletavate olenditena suudavad nad ära tunda teatud püsivaid keskkonnanähtusi ja keskkondi ning õppida neile adekvaatselt reageerima või neis otstarbekalt toimima. Sellise kohanemisega seotult ja paralleelselt toimub ka kohastumine evolutsioonilises ajas, mille käigus kujunevad ja kinnistuvad kehastruktuurid ja füsioloogilised iseärasused vastavaks konkreetse keskkonna poolt esitatud tingimustele. Säärast seotust keskkonnaga kirjeldab üsna hästi Jakob von Uexküllli funktsiooniringi mudel (joonis 8).<sup>83</sup>

Elusolendid seonduvad füüsilise maailma struktuuridega tähenduslikult nii tajumise kui toimimise läbi, olles interaktsioonis vaieldamatult aktiivsemaks pooleks.<sup>84</sup> Keskkond võib elusolendite tegevuse tagajärjel küll muutuda ja isegi anda nende tegevusele teatud kausaalset tagasisidet, kuid see tagasiside ei suuda kohaneda individuaalsete ja fülogeneetiliste arengutega elusolendi toimimises ja tajumises. Teisisõnu, füüsilises keskkonnas sisalduv teade, mida elusolend tajub, ei kujune ega kohandu teate interpretatsioonist lähtuvalt säärasel viisil, nagu suudavad seda teha elusolendist saatja formuleeritud teated (vrd. kommunikatsiooni definitsiooniga ptk.-s 1.5.).

---

<sup>83</sup> Tähelepanu väärrib Jakob von Uexküllli funktsiooniringi sarnasus Wilbur Schrammi tsüklilise kommunikatsioonimudeliga (joonis 3).

<sup>84</sup> Sellest vaatenurgast lähtudes oleks otstarbekas näha evolutsioonilisi valikuprotsesse eluslooduses kõige laiemalt kahesugustena: need, milles mängib rolli kommunikatsiooniline komponent, ja need, mis toimuvad vaid füüsilise maailma jõudude kaudu. Esimese alla kuuluvad nii koevolutsioonilised protsessid kui ka evolutsioon nende elutu maailma nähtuste suhtes, mida elusolend saab tajudes ja toimides muuta (elupaikade ja ökoloogiliste nišside kujunemisest elusolendi tegevuse tulemusena on nišilooime (*niche-construction*) mõiste all kirjutanud Odling-Smee 1988), teise alla aga paratamatud keskkonnamõjud, millele tuleb lihtsalt alluda, nagu näiteks ebasoodsad ilmastikutingimused, keskkonna aastaajalised muutused jne.



**Joonis 8.** Vasakul: Jakob von Uexküll'i funktsiooniring, mis kirjeldab elusolendi seondumist füüsilise maailma struktuuriga läbi toimimise ja tajumise (Uexküll J. 1982: 32 järgi). Paremal: funktsiooniring, kohandatud kirjeldama kahe liigi seondumist kommunikatsiooni vahendusel.

Kui vastastikku sattuvad aga kaks eri liikidesse kuuluvat elusolendit, haakub ühe elusolendi tajuilm teise elusolendi toimeilmaga, ja tihti ka vastupidi. Eeldusel, et selline kokkupuude ei ole juhuslik, suudavad elusolendid kogemusliku õppimise teel kohaneda teineteise tajutavatele tunnustele tähenduslikult vastama isegi siis, kui nende tajuorganid, kehastruktuurid ja eluviisid ning sellele vastavalt ka omailmad ja liigisisese kommunikatsioonisüsteemid erinevad üksteisest väga suurel määral. Et teadetele omistatakse tähendus elusolendi omailmas esinevatest tähendusstruktuuridest lähtuvalt, võib edastava teate kodeerimine ja dekodeerimine toimuda eri liikidesse kuuluvate elusolendite puhul küllaltki erinevate lähtekehtade alusel. Milline on konkreetsetes kommunikatsiooniaktis osalejate ühisosa ja ühishuvi, sõltub ka kommunikatsioonis osalejate ökoloogilise suhte tüübist. Vastastikku kasulikud suhted, konkurents ja kommensalism loovad head eeldused teadete samatähenduslikkuse tekkeks, seevastu antagonistlikud suhted, nagu parasitism ja kisklus eri liikide vahel, seonduvad eelkõige kommunikatsioonis edastatavate teadete eritähenduslikkusega saatja ja vastuvõtja jaoks.<sup>85</sup>

<sup>85</sup> Teadete tähendus võib saatja ja vastuvõtja jaoks erineda ka mutualistlike suhete korral, juhul kui sümbiontide omailmade ehitus ning positsioonid ökoloogilistes suhetes erinevad teineteisest märgatavalt. Näiteks tähistab niiluse krokodill krokodillivahi *Pluvianus aegyptius* jaoks toiduallikat, krokodillile tähistab avatud lõugade vahelt toi-

Loomapsühholoog Karen M. Kostan kirjeldab liikidevaheliste kommunikatsioonisüsteemide erinevaid vorme mõistete takseerimine (*assessment*) ja mõjustamine (*management*, mille alla kuulub ka signaalide edastamine) abil (Kostan 2002). Neist esimene näib suures osas vastavat tajumisele (*Merken*) ja teine toimimisele (*Wirken*) Jakob von Uexküllil tähenduses. Kostani arvates on liikidevahelise kommunikatsiooni eelduseks ja esimeseks staadiumiks takseerimine, mille abil saab üks liik „pealtkuulamise” kaudu osa teise liigi kasutatud kommunikatsioonisüsteemist (tabel 8). Sellele järgnevad kommunikatsiooni teised astmed, kas kahe-suunaline takseerimine, mille puhul kasutab kumbki liik teise käitumist ja teateid informatsiooniallikana, või ebasümmeetriline kommunikatsioon, mille puhul üks liik manipuleerib teisega tema tegevust ühtaegu nii takseerides kui mõjutades. Seega haakuvad erinevatesse liikidesse kuuluvad elusolendid omavahel taju- ja toimeilmade vastastikuse sobitumise kaudu, kusjuures säärast sobitumist võimaldavateks mehhanismideks on eri tasanditel toimivad tagasisidetüübid. Selline seisukoht avab ühelt poolt liikidevaheliseks kommunikatsiooniks väga avarad võimalused, teisalt aga lubab paljusid liikidevahelisi interaktsioone vaadelda kui kommunikatiivseid.

**Tabel 8.** Takseerimise ja mõjustamise astmed, mis võivad viia kahepoolse liikidevahelise kommunikatsiooni tekkele (Kostan 2002: 207 järgi).

<i>Interaktsiooni tüüp</i>	<i>Liik 1</i>		<i>Liik 2</i>	
	Takseerib	Mõjustab	Takseerib	Mõjustab
Ühesuunaline takseerimine	Jah	Ei	Ei	Ei
Kahe-suunaline takseerimine	Jah	Ei	Jah	Ei
Ebasümmeetriline kommunikatsioon	Jah	Jah	Jah	Ei
Sümmeetriline kommunikatsioon	Jah	Jah	Jah	Jah

Ka liikidevahelise kommunikatsiooniga seotult ja paralleelselt toimub evolutsiooniline kohastumine, mille käigus kommuniqueerivate elusolendite kehastruktuurid ja füsioloogilised iseärasused kujunevad ja kinnistuvad teineteisele vastavaks. Indiviidiülesel tasandil on säärast kahe liigi kooskõlalist ja vastastikust muutumist kirjeldatud koevolutsiooni mõiste abil (vt. ptk. 7.1.). Võttes kirjelduse lähtekohaks kommunikatsiooniakti, nähakse siinses käsitluses aga ka evolutsiooni jooksul tekkinud koevolutsioonilisi kohastumusi suures osas kui kommunikatsiooniakti ja sellega seotud sidestusprotsesside tagajärgi. Erinevalt

---

dujäänuseid ja parasiite otsima tulev lind aga võimalust komfortvajaduste rahuldamiseks.

mitteelusa looduse tajumisest avaldab koevolutsioonilise olukorra puhul teate interpretatsioon nii õppimise kui valikumehhanismide kaudu mõju sellele, milliseid teateid edaspidi edastatakse, ja seetõttu võib vastavalt käesolevas töös esitatud kommunikatsiooni definitsioonile lugeda sääraseid interaktsioone erinevate liikide vahel kommunikatiivseteks. Kokkuvõttes võib öelda, et liikidevahelise kommunikatsiooni puhul on saatja ja vastuvõtja vaheline ühisosa eelkõige pragmaatilist loomu (keskkond, kanal ja kommunikatsiooniolukord), süntaktiline (suhted ja reeglid märkide vahel) ja semantiline (märkide tähendused) dimensioon seevastu kujuneb mõlemal liigil teise kommunikatsioonis osalejaga sarnaseks või erinevaks suures osas sõltumatult.

## 4. MIMIKRI MÄÄRATLEMINE JA STRUKTUUR

Eelmistes peatükkides kirjeldati eeldusi, mis lubavad mimikrit vaadelda kommunikatsiooninähtusena, aga ka mitmeid omadusi, mille poolest mimikri tava-pärastest kommunikatsiooniaktidest eristub. Esiteks toimub enamiku mimikrinähtuste puhul liikidevaheline kommunikatsioon, millega kaasneb paljudel juhtudel teistsugune mehhanism tähenduse moodustamiseks. Teiseks kuulub mimikri nihkega kommunikatsiooninähtuste hulka. See tähendab, et sarnaselt pettusele leiab mimikri puhul aset vastuvõtja poolt oodatava teate asendumine sarnaste tunnustega teatega, millel aga on vastuvõtja jaoks teistsugune kasutatus ja tähendus.

Kui pettuse puhul asendas sama saatja tõese teate eksitava teatega, siis mimikri puhul tähendab teate asendumine kommunikatsioonis enamikel juhtudel ka saatja asendumist. Näiteks putuktoiduliste lindude, hoiatusvärvusega herilaste ja neid jäljendavate sirelaste vahelises mimikrisüsteemis kuulub teade putuka kehastruktuuri juurde ning koos teate asendumisega ilmub kommunikatsiooniakti ka teine kolla-musta värvuskombinatsiooni kandev putukas. Et sirelased ja herilased kannavad sarnast värvusmustrit, võib säärast olukorda tõlgendada kui saatja asendumist lähtuvalt teadete vormilisest sarnasusest. Eelkõige toob teate asendumine kaasa saatja asendumise neil juhtudel, kui teateks on saatjaga vahetult seotud tunnused, näiteks kehavormid, värvused, puutesignaalid jms. Laiemalt võib saatja asendumisest edastatava teate omaduste tõttu kõnelda aga ka heli- ja lõhnasignaalide puhul, st. kõigis pettuslikes kommunikatsioonilistes olukordades, kus toimub teate alusel selle saatja või saatjaga seotud omaduste identifitseerimine.

See mimikrinähtuste iseärasus annab põhjuse kirjeldada mimikris kui kommunikatsioonisüsteemis kolme osalist. Konkreetsetes kommunikatsiooniaktis puutuvad kokku küll kaks poolt — saatja ja vastuvõtja, kellest viimane võib interpreteerida vastu võetud teadet vääriti, liigitades selle tähenduskategooria alla, kuhu see oma funktsionaalsete omaduste poolest kuuluma ei peaks. Vaadeldes aga mimikrit kui kommunikatsiooninähtust, mis lisaks konkreetsele kommunikatsiooniaktile hõlmab ka ajalist dimensiooni nii kommunikatsiooniakti- kui indiviidiüleste tasandite näol, selgub, et tegemist on suhteliselt stabiilse struktuuriga, mis koosneb kolmest osalisest: kahest saatjast, vastuvõtjast ja nendevahelistest kommunikatsioonilistest seostest.

Käesolevas peatükis kirjeldataksegi mimikrit kolmest osalisest koosneva struktuurse nähtusena, pöörates tähelepanu mimikri erinevatele aspektidele ning nende kirjeldamise võimalustele. Esimeses alapeatükis analüüsitakse mimikri struktuuri, osaliste kuuluvust ning sellest lähtuvalt erinevaid võimalusi mimikri määratlemiseks, teises alapeatükis keskendutakse mimikrisüsteemi kirjeldamisele osalejatevaheliste suhete kaudu. Kolmas alapeatükk keskendub Wolfgang

Wickleri mimikrisüsteemi kontseptsioonile ja sellest tulenevatele võimalustele käesoleva uurimuse jaoks.

#### 4.1. Mimikri osalised, omadused ja definitsioonid

Erinevalt enamikest eluslooduses toimuvatest kommunikatsiooniaktidest, millest võtavad osa saatja ja vastuvõtja, koosneb mimikrisüsteem kolmest osalisest. Mimikri kohta avaldatud loodusteaduslikus kirjanduses on neid sageli nimetatud modelliks (*model*), mimeediks (*mimic*) ja vastuvõtjaks (*receiver, dupe, operator*) (Wickler 1968: 8–10; Vane-Wright 1976: 28; Pasteur 1982: 171–173). Modell on mimikrisüsteemi osaline, kes edastab vastuvõtjale tajutava teate, vastates otsese kommunikatsiooniakti saatjale. Vastuvõtja on elusolend, kes tajub oma meeltega modelli poolt saadetud teateid ning interpreteerib neid enda omailmas ja keda eksitavad mimeedi poolt edastatud sarnased teated. Mimeet aga on osapool, kelle edastatud teated on vastuvõtja jaoks sarnased või eristamatud modelli vastavatest teadetest ning kellele osutub selline olukord mingil põhjusel soodsaks (vt. ka Pasteur 1982: 169).

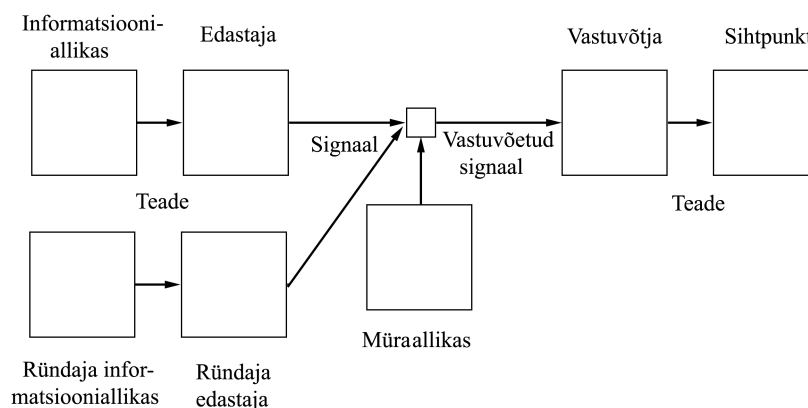
Võttes aluseks modelli ja vastuvõtja vahelise kommunikatsiooni, võib mimikrit kirjeldada kui kolmanda osapoole — mimeedi — agressiivset sekkumist kommunikatsiooniakti. Säärasest lähtekohast analüüsib bioloogilist mimikrit sõjandusteadlane Carlo Kopp, näidates skemaatiliselt, kuidas paikneb mimeet Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudeli suhtes (vrd. joonis 1 ja 9). Analüüsid erinevaid võimalusi informatsiooni edasikande tõkestamiseks saatjalt vastuvõtjale, kirjeldab ta koos Bruce Millsiga mimikrit kui üht võimalikku destruktiiivset strateegiat: „eksiteele viiva informatsiooni taotluslik sisestamine; [...] vastab teadaoleva signaali nii heale jäljendamisele, et vastuvõtja pole suuteline võltssignaali tõelisest eristama” (Kopp, Mills 2002: 3).<sup>86</sup> Mimikri kõrval näeb Kopp ka teisi võimalusi kommunikatsiooniprotsesside takistamiseks, nagu näiteks informatsiooni varjamine, vastuvõtu häirimine müra läbi, vastuvõtja kahjustamine destruktiiivse koodi abil jne.

Et ka mimeedi puhul on alust kõnelda teatest, kanalist, mürast jt. kommunikatsioonimudeli elementidest, võib bioloogilist mimikrit kommunikatsiooniteooria vaatenurgast kirjeldada kui kahest teineteisest sõltuvast kommunikatsiooniaktist koosnevat struktuuri, milles kaks saatjat edastavad oma teateid vastuvõtjale. Kumbki teade levib füüsiliseks signaaliks kodeerituna teatud konkreetsetes keskkonnatingimustes, olles samas mõjutatud keskkonnas leviva müra poolt. Vastuvõtja dekodeerib ja interpreteerib edastatud teateid vastavalt sellele, kuidas ta enda omailmas ümbritseva keskkonna objekte diskreetseteks tähendusüksusteks kategoriseerib ning milliseid funktsionaalseid seoseid ta ühe

---

<sup>86</sup> „[...] *the insertion of intentionally misleading information; [...] amounts to mimicking a known signal so well that a receiver cannot distinguish the phony signal from the real signal.*”

või teise objektitüübi või teatega omab. Lähtudes liigiomastest kohastumustest ja varasemast individuaalsest kogemusest annab ta vastu võetud ja interpreteeritud teadetele valikulist tagasisidet.



**Joonis 9.** Carlo Koppi skeem ühendab mimikrisüsteemi ja Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudeli, lisades viimasele mimeetilise informatsiooniallika ja edastaja (Kopp, Mills 2002: 3 järgi).

Et mimikrinähtuste puhul sarnanevad kahe saatja edastatud teated vastuvõtja jaoks üksteisele, võib vastuvõtja interpreteerida neid ekslikult sama tähendus-kategooria alla kuuluvatena ja reageerida neile kommunikatiivse või käitumusliku tagasiside kaudu sarnaselt. Säärane ekslik tagasiside võib osutada ühele saatjatest mingil viisil soodsaks. Juhul kui tema poolt edastavad teated esinevad ajas korduvatena, kuid teatud määral varieeruvatena, võivad tulevikus edastatavad teated kujuneda kas saatja tahte tulemusena, temast sõltuva või mittesõltuva valiku tõttu säärasteks, et vastuvõtja interpreteeriks neid ka edaspidi ekslikuna. Seega viib valikuline tagasiside mimikrinähtuste puhul teadete omaduste muutmiseni vastuvõtja interpretatsioonist lähtuvalt.

Interpretatsioon ja sellest lähtuv valikuline reaktsioon kujundavad väga erinevaid märgisüsteeme nii looduses kui inimkultuuris. Eelmistes peatükkides kirjeldati teate vastuvõtjapoolse tagasiside rolli otsekommunikatsiooni, mööda-kommunikatsiooni ja pettuse puhul. Enamikes märgisüsteemides ja kommunikatsioonilistes olukordades saab märkidele, mida vastuvõtja tõepäraselt ära tunneb, osaks positiivne tagasiside, neile aga, mida vastuvõtja väärsti mõistab, vastatakse eitavalt, negatiivselt. Otsese kommunikatsiooni puhul eelistab saatja vastuvõtja reaktsioonist lähtudes edaspidi enamasti teateid, mille kohta on vastuvõtja andnud vastuvõttu ja adekvaatse interpretatsiooni toimumist väljendava

kommunikatiivse või käitumusliku tagasiside. Teated, mille kohta vastuvõtja aga adekvaatset interpretatsiooni väljendavat tagasisidet ei edasta, jäävad edasistest kommunikatsiooniaktidest kõrvale. Seega avaldavad märgisüsteemide kujunemisele tagasisidemehhanismide vahendusel ühtaegu mõju nii vastuvõtjapoolsed adekvaatsed kui ka mitteadekvaatsed interpretatsioonid. Säärased mehhanismid osalevad loomulike keelte, paljude biokommunikatsiooni signaalide, näiteks liigisisese kommunikatsioonis kasutatavate alarmhüüdude, aga ka liikidevahelises kommunikatsioonis avalduvate hoiatusvärvuste arengus.

Mimikri, nagu ka pettuse puhul, kus saatja intentsiooniks ei ole vastuvõtjale tõepärase informatsiooni edastamine, toimub protsess aga vastupidiselt, mistõttu tuleks säärast olukorda nimetada **pööratud tagasisideks**.<sup>87</sup> Et mimikri puhul on mimeedist saatjale eelkõige kasu teadetest, mida vastuvõtja tõepäraselt interpreteerida ei suuda, eelistab ta edasises kommunikatsioonis just sääraseid teateid. Neid teateid aga, mille tunnuseid on vastuvõtja suuteline tõepäraselt identifitseerima, püüab mimeedist saatja tulevaste kommunikatsiooniaktide käigus vältida. Säärane pööratud arenguloogika on üks sügavamaid erinevusi mimikri ja teiste märgistruktuuride vahel loomulikes märgisüsteemides (Maran 2001: 333).

Püüdes eespool kirjeldatud mimikrisüsteemi omadusi formaalselt väljendada, võib öelda, et mimikrisüsteemist on alust kõnelda juhul, kui on täidetud järgnevad tingimused:

1. Kolm kommunikatsioonis osalejat jagunevad kaheks saatjaks, kes edastavad teateid või omavad vastuvõtjale tajutavaid tunnuseid, ja üheks vastuvõtjaks.
2. Saatjad erinevad üksteisest omaduste, rakendatavuse või kasutusvõimaluste poolest vastuvõtja jaoks, millest tulenevalt on saatjate poolt edastatud teated või tunnused vastuvõtja jaoks potentsiaalselt erineva tähendusega.
3. Saatjate edastatud teated on vastuvõtja jaoks vormiliselt sarnased, mistõttu vastuvõtja ei suuda nende vahel mõnikord vahet teha.
4. Saatjate edastatud teadetele vastavad tähendused langevad vastuvõtja jaoks oluliste tähenduskategooriate alla, mis tingib nende interpretatsioonist lähtuva valikulise käitumusliku või kommunikatiivse tagasiside.

---

<sup>87</sup> Alexei Sharov eristab tõeliste märkide (*proper sign*) kõrval pööratud märke (*inverse sign*), mille puhul omab märk positiivset väärtust saatjale ja negatiivset vastuvõtjale. Sharov toob pööratud märkide näiteks liigikaaslaste teadete jäljendamise mõnede jaanimardikate poolt ning mimikri, täpsustades, et: „*An inverse sign is always an imitation of some other sign with positive value for the receiver*” (Sharov 1991: 365). Mihhail Bahtin kasutab inversiooni mõistet ajalises tähenduses kui teatud (positiivsete) tähenduste olevikule vastanduvat projitseerimist minevikku (Bahtin 1987: 93–95). Et Sharov määratleb märgi väärtust kui tema vastuvõtu mõju süsteemi taastootmisele, näib selline lähenemine mimikrit üsna hästi piiritlevat (vrd. Vane-Wrighti mimikritüpoloogia ptk.-s 5.3.). Sharovi käsitus ei hõlma liigisisese mimikri juhtusid, mille puhul on märgi vastuvõtt ka vastuvõtjale kasulik, ega Mülleri mimikrit (ptk. 5.1.).

5. Olukord, kus vastuvõtja eksib teate interpreteerimisel, on soodus ühele teate saatjatest, keda nimetatakse mimeediks.

6. Mimeet on suuteline kordama sama teadet erinevates variatsioonides evolutsiooniprotsessis või kohandama teadet ontogeneesis lähtuvalt vastuvõtja-poolsest tagasisidest.

7. Vastuvõtjapoolse interpretatsiooni tulemusena kohandub teade tagasiside, valiku ja õppimisprotsesside koosmõjus sääraseks, et vastuvõtja ei suuda ka edaspidi saatjate teateid omavahel eristada.

Sel viisil mõistetuna moodustavad kommunikatsiooniaktid koos vastuvõtjapoolse interpretatsiooni ja valikulise tagasisidega mimikri dünaamilise struktuuri, samas kui organismidest ja nendevahelistest suhetest moodustub püsiv mimikrisüsteem. Kommunikatsiooniaktide toimumine ja suund määratleb mimikris osalejad ja seega defineerib ka mimikrisüsteemi (vt. Maran 2000).

Liigilise kuuluvuse poolest võib mimikrisüsteem ühendada väga erinevaid looma või taimerühmi ning ka eluta looduse objekte. Kõige suurem varieeruvus esineb modelli puhul — lisaks erinevatele looma- ja taimeliikidele ning nende osadele ja üksikutele tajutavatele tunnustele võivad modelli rolli täita ka eluta maailma objektid või nähtused, samuti abstraktsed tunnused ja sümbolid, mida pole võimalik taandada ühegi konkreetse elusolendi omadusteks. Nii näiteks võivad erinevates mimikrisüsteemides täita modelli rolli: 1) konkreetne hoiatusvärvusega ja füsioloogilisi kaitsevahendeid omav liik (nt. detailne sarnasus mürgist kehanõret eritava puukonna *Phyllobates femoralis* (modell) ja vilekärnkonna *Lithodytes lineatus* (mimeet) vahel, Pough 1988: 71); 2) teatud puuliigi koore muster (Eesti laiuskraadil on iseloomulikuks näiteks kask, märkimisväärselt sarnane tiivamuster on mitmetel ööliblikaliikidel, nt. kase-kirivaksikul *Rheumaptera hastata*, kase-kedrikvaksikul *Biston betularius* jt.); 3) maapinna tekstuur (nt. sarnanevad mulla ja kõdukihi tumedate toonidega paljude maas liikuvate jooksiklaste kehakatted); 4) abstraktne tunnus (nt. silmade kujutis mitmete putukate kehapinnal — silmiksuru *Smerinthus ocellatus*, suur-punasuru *Deilephila elpenor* vastne).

Mimeedi puhul, kes jäljendab modelli poolt edastatavat teadet, võib tegemist olla nii mitmesuguste loomarühmade esindajatega kui ka taimedega. Viimastest on hästi uuritud näiteks orhideed perekonnast kärbesõis *Ophrys*, mille õied jäljendavad teatud erakmesilaste kehakuju ja feromooni. See mimikrisüsteem võimaldab orhideedel paljuneda, kuna isased erakmesilased peavad õisi oma liigikaaslasteks ning püüavad nendega kopuleerida, tolmeldades seeläbi orhideesid. Molekulaarbioloogias on mimeetidena kirjeldatud üherakulisi viiruseid ja baktereid — modelliks on säärasel juhul hulkraksete peremeesorganismide rakustruktuurid (Karlsen, Dyrberg 1998). Molekulaarne mimikri on väga levinud nähtus, mis esineb paljudel mikroorganismidel, nt. spiroheedil *Borrelia burgdorferi*, kes põhjustab inimestel puukborellioosi (Trollmo jt. 2001), ja bakteritel, nt. inimese maohaavandeid põhjustaval bakteril *Helicobacter pylori* (D'Elios jt. 2004), kelle antigeenid sarnanevad inimese valgustruktuuridele.

Vastuvõtjaks on säärestel juhtudel peremeesorganismi immuunsüsteem, mistõttu molekulaarset mimikrit peetakse üheks oluliseks autoimmuunhaigusi vallandavaks teguriks. Et molekulaarne mimikri on küllaltki spetsiifiline, kuid samas mahukas teema, siis käesolevas uurimuses seda põhjalikumalt ei käsitleta (vt. Cunningham, Fujinami 2000; Oldstone 2005).

Kokkuvõtvalt võib eelnenud näidete põhjal öelda, et mimeet peab olema elus olevus, millega kaasneb võime osaleda kommunikatsioonis ja taastekitada edastatavaid teateid pisut varieeruvana. Teadete taastekitamine võib toimuda nii elusolendi ontogeneesi jooksul, nagu see leiab aset käitumusliku mimikri korral, kus kihvlimakala *Aspidontus taeniatus* jäljendab kalade ektoparasiitidest toituva huulkalakese *Labroides dimidiatus* puhastustantsu, või ka mimeedi põlvkondade vaheldumisena, nagu eespool kirjeldatud molekulaarse mimikri puhul.

Vastuvõtjale esitatavad tingimused mimikriolukorras näivad olevat veelgi piiravamad. Vastuvõtja peab olema võimeline mimeete ja modelle eristama või mitte eristama, mis tähendab, et tal peab olema piisavalt keerukas omailm, mis võimaldab küsimuse tekkimist samasuse/erinevuse esinemisest. Subjektiivsel tasandil tähendab see omailma jagunemist erinevateks diskreetseteks tähenduskategooriateks. Füüsilisel tasandil on tingimuseks meeleeelundite olemasolu, mis võimaldab mimeetidele ja modellidele iseloomulike tunnuste tajumist, samuti mälu (mis võib varieeruda oma tüübilt) esinemine, mis lubab tajutud tunnuseid varasema kogemuse põhjal teatud omaduste või funktsioonidega seostada ning lokomotoorne süsteem (närvisüsteem ja lihased), mis võimaldab tajutud tunnustele adekvaatselt reageerida. Neil põhjustel kuulub mimikrisüsteemides enamik vastuvõtjatest loomade hulka.

On küll kirjeldatud mimikrisüsteeme, milles on vastuvõtjateks meduusid, meriroosid jt. ainuõssed, kelle puhul saab arenenud närvisüsteemist ja meeleeelunditest kõnelda teatud mõõndusega. Samas on mimikri kontekstis oluline, et need ainuõssed on kohastunud saagipüügiks ning omavad kombitsate ja kõrveniitide näol võimsaid püügi- ja kaitsevahendeid. Paljud ainuõssed suudavad rütmiliste kokkutõmmete abil aktiivselt liikuda ja mitmed neist omavad ka valgustundlikke rakke. Kõik see annab aluse kõnelda omailmast, millega kaasneb ümbritseva keskkonna jaotamine diskreetseteks tähenduskategooriateks. See omakorda loob eeldused teatud tähendusüksuste (modellide) esinemiseks, mida mimeetideks olevad organismid jäljendada saavad. Näiteks elab meriroosi kõrverakkudega kombitsate vahel meriroosahven *Amphiprion clarkii*, kelle nahk on kaetud limaga, mille koostis meenutab meriroosi enda pealispinda. Selle sarnasuse tulemusena ei vallandu kalakese puutumisel meriroosi kombitsate vastu kõrvereaktsiooni (Elliott jt. 1994).

Lähtudes eespool kirjeldatud piirangutest modellile, mimeedile ja vastuvõtjale, võib neis märgata vastavust esmasuse, teisesuse ja kolmasuse kategooriatele Charles S. Peirce'i semiootilises eristuses. Modell näib vastavat esmasusele, kuna modellidele kehtib kõige vähem piiranguid ning nende esinemine eluslooduses teeb mimikrisüsteemide kujunemise ja olemasolu üldse võimalik-

kuks. Mimeedi suhtes kehtivate piirangute hulga alusel vastaks mimeet Peirce'i süsteemis teisesusele. Samuti tuleks tähele panna, et modelli ja mimeedi vaheline sarnasus võib evolutsiooni käigus kujuneda ka kahe osalise elutegevuse tulemusel enne mimikrisüsteemi toimima hakkamist, näiteks konvergentse evolutsiooni tulemusena (ptk. 7.1.). Dünaamiliste mimeesinähtuste puhul on aga võimalik ka sarnasuse kujunemine mimeedi ja modelli vahetu kommunikatiivse kontakti kaudu, nagu see toimub näiteks krabide puhul, kes ennast meretaimedega rüütavad või kameeleonidel, kes vastavalt keskkonna taustavärvile oma värvust muudavad (vt. mimeedi aktiivsus ptk.-s 6.1.). Vastuvõtja toimib mimikrisüsteemis interpreteerijana. Ühendades mimeeti ja modelli märgiliste protsesside kaudu, vastab ta Peirce'i liigituses kolmasusele.

Ka enamik tänapäevaseid mimikridefinitsioone nimetab kolme osapoole esinemist mimikri puhul ning ühendab need üht või teist aspekti rõhutades.<sup>88</sup> Näiteks viitab Wolfgang Wickler mimikri omadusi selgitades 1963. aastal Washingtoni rahvusvahelisel zooloogia kongressil jõutud määratluseni, mille järgi mimikri on „ühe organismi lähedane sarnasus teisele, keda mõned kiskjad selle mittesöödavuse ja silmatorkavuse tõttu aeg-ajalt ära tunnevad ja väldivad” (Wickler 1968: 46).<sup>89</sup> Selline sõnastus seab esiplaanile modelli omadused ning määratleb, et vastuvõtja peab olema kiskja, st. piirab mimikri vaid kaitsefunktsiooniliste kohastumustega. Samas piisab selle definitsiooni järgi mimikriks ligilähedasest sarnasusest — määratlus ei esita tingimust, et vastuvõtja peaks mimeeti ja modelli segi ajama ega nõua ka mimikri funktsionaalsust. Seevastu Malcolm Edmunds tõstab oma kaitsekohastumusi käsitlevas raamatus esile just vastuvõtja kimbatuse mimeedi ja modelli eristamisel, märkides, et mimikrit mõistetakse tavaliselt kui „ühe looma (mimeet) sarnasust teisega (modell), nii et kolmandat looma petetakse neid kahte sarnasuse tõttu ära vahetama” (Edmunds 1974: 81).<sup>90</sup>

Sarnasuse ja segiajamise kõrval on teiseks sagedasti rõhutatud aspektiks mimikri definitsioonides mimikrisüsteemi kasulikkus jäljendavale mimeedile. Näiteks määratlevad John A. Allen ja Jon M. Cooper kooliõpetajatele mõeldud artiklis mimikrit järgmiselt: „Organismi peetakse mimeetiliseks, kui ta sarnaneb teisele organismile (modell) ja saab sellest sarnasusest kasu kolmandat organismi pettes” (Allen, Cooper 1995: 23).<sup>91</sup> Richard I. Vane-Wrighti 1976. aasta

---

<sup>88</sup> Mimikrit kui kahe osapoole (mimeedi ja modelli) vahelist suhet kirjeldavaid määratlusi on toodud alapeatükis 4.2., neodarvinistlikke mimikridefinitsioone vt. lisaks ptk.-s 7.1.

<sup>89</sup> „[...] *the close resemblance of one organism to another which, because it is unpalatable and conspicuous, is recognised and avoided by some predators at some times.*”

<sup>90</sup> „[...] *the resemblance of one animal (the mimic) to another (the model) such that a third animal is deceived by the similarity into confusing the two.*”

<sup>91</sup> „*An organism is said to be mimetic when it resembles a second organism, 'the model' and benefits from this resemblance by deceiving a third organism.*”

definiitsioon püüab mõlemat eespool mainitud omadust sünteesida: „Mimikri toimub, kui organism või organismide rühm (mimeet) simuleerib teise elusorganismi (modell) signaali omadusi säärasel viisil, et mimeet saab vastuvõtja tavapärasest reaktsiooni modelli suhtes ära kasutada, kuna mimeeti peetakse ekslikult modelliks” (Vane-Wright 1976: 50).<sup>92</sup> Vane-Wrighti definiitsioon on küllaltki omapärane, kuna ta arvestab võimalusega, et lisaks üksikorganismile võib jäljendust luua ka organismide rühm. Säärases lähenemises peitub hea võimalus nn. kollektiivse mimikri juhtude kirjeldamiseks.

Sarnaselt Vane-Wrightile püüab eri lähtekohti mimikri määratlemisel ühendada ka Derbert Wiens, kes toob mimikrit taimeriiigis käsitledes definiitsiooni neodarvinistlikus evolutsioonibioloogias levinud kohasuse (*fitness*) mõiste: „ma määratlen mimikrit protsessina, milles ühe looma (operaatori) tajuelundid ei suuda järjepidevalt eristada teist organismi või selle osi (mimeet) kas kolmandast organismist või keskkonnast (modellid), seeläbi suurendades mimeedi kohasust” (Wiens 1978: 367).<sup>93</sup> Wiensi definiitsiooni puhul väärneb rõhutamis tingimus, et vastuvõtja võimetus mimeeti ja modelli eristada peab olema pidev. Sellega püüab Wiens eristada juhuslikke sarnasusi püsivatest evolutsioonilistest sarnasustest, mis on mimeedi jaoks adaptiivse väärtusega. Kohasuse mõiste kaasamine täidab samuti eesmärgi anda mimikri määratlemisele objektiivsemat alust ning välistada mimikrinähtuste kirjeldamine ainult inimvaatlejale tajutavate sarnasuste alusel. Samas on kohasuse mõiste omajagu problemaatiline, mistõttu oleks soovitamam lähtuda Wickleri nõudest käitumusliku eksperimendi kohta. Wickler on seisukohal, et igasuguste „kaitsemustrite” kirjeldamine peaks sisaldama ka etoloogilist katset, mis võimaldaks selgitada, kas vastuvõtja annab teatele sellise reaktsiooni, mis tuleb seda edastavale organismile kasuks (Wickler 1968: 50).

Kui loodusteaduslikus kirjanduses toodud mimikri definiitsioonid annavad ülevaate erinevatest võimalustest selle fenomeni tõlgendamiseks ning eri koolkondade seisukohtadest, siis konventsionaalsema määratluse saamiseks tuleb pöörduda entsüklopeediate poole. Näiteks algab Wolfgang Wickleri poolt koostatud „*Encyclopædia Britannica*” kirje mimikrist järgnevalt:

*Mimikri on bioloogiline fenomen, mida iseloomustab pealiskaudne sarnasus kahe või enama organismi vahel, kes ei ole omavahel taksonoomiliselt lähedalt seotud. See sarnasus annab eelise — nagu näiteks kaitse*

---

<sup>92</sup> „Mimicry occurs when an organism or group of organisms (the mimic) simulates signal properties of a second living organism (the model), such that the mimic is able to take some advantage of the regular response of a sensitive signal-receiver (the operator) towards the model, through mistaken identity of the mimic for the model.”

<sup>93</sup> „[...] I define mimicry as the process whereby the sensory systems of one animal (operator) are unable to discriminate consistently a second organism or parts thereof (mimic) from either another organism or the physical environment (the models), thereby increasing the fitness of the mimic.”

*kiskjate eest — ühele või mõlemale organismile mingit tüüpi informatsiooni voolu tõttu, mis kandub läbi organismide ja elusolendist valiku teostaja.* (Wickler 1998: 144).<sup>94</sup>

See määratlus sobib käesoleva uurimuse teemaasetusega hästi, isegi paremini kui mitmed teaduskirjandusest pärinevad definitsioonid. Esiteks seab Wickleri määratlus tingimuse, et mimeet ja modell ei tohi olla sugulasliigid. Ehkki mimikrit on kirjeldatud ka sama liigi isendite vahel esineva sarnasusena nn. liigisisese mimikri kontseptsiooni raames, vaatleb käesolev uurimus mimikrit eelkõige liikidevahelise kommunikatsiooninähtusena. Ka sugulasliikide vahel esinevat sarnasust on kirjeldatud mimikrina (nt. Randall 1976) ning sugulus on kindlasti arvestatavaks võimaluseks, mis võib viia mimikrisüsteemide tekkimiseni. Käesoleva töö autori arvates tuleks aga sugulasliikidevahelise sarnasuse suhtes olla küllalt kriitiline ja eeldada nullhüpoteesina, et see ei ole seotud mimikrinähtusega. Teiseks väärib „*Encyclopædia Britannica*” määratluse puhul esiletõstmist seik, et mimikrit nähakse protsessina, mis on seotud informatsioonivoogude liikumisega elusolendite vahel. Tänapäevases loodusteaduses nähakse mimeedile osaks saavat kasu sageli kui midagi iseeneslikku, arvestamata seejuures reaalseid protsesse, mis võimaldavad mimikrisüsteemis osalejate kokkupuutumist. Säärane määratlus võimaldab aga kaasata käesolevas töös kirjeldatud kommunikatsiooniakti iseärasusi, nagu kanali ja keskkonnamüra mõju ning kommunikatsiooni erinevaid etappe teate formuleerimisest interpretatsioonini.

Kokkuvõtteks võib öelda, et mimikri on kompleksne ja keerukas nähtus, mistõttu on selle kohta vähe kompaktsid ja tabavaid definitsioone. Pigem illustreerivad erinevad määratlused nende esitajate koolkondlikke vaateid eluslooduse toimimisele. Pakutud definitsioonid kipuvad sageli hõlmama vaid teatud mimikritüüpe, jättes teised tähelepanu alt välja. Levinuim kitsendus on mimikri piiramine vaid kaitsefunktsiooniliste kohastumustega ning nn. agressiivse mimikri mitteamistamine (vt. ka Pasteur 1982: 171–173). Paljud mimikrit uurinud autorid loobuvad aga nähtuse keerukusele viidates mõiste defineerimisest üldse ning püüavad seda eluslooduse fenomeni pigem näidetega illustreerides lahti seletada.

#### 4.2. Struktuursed vaatenurgad mimikrile

Eelmises alapeatükis toodud definitsiooninäidetest ilmneb, et mimikrit on võimalik määratleda eri vaatenurkadest ja eri aspekte rõhutades. Kui analüüsida täpsemalt, kuidas erinevad määratlused kolme mimikrisüsteemis osaleja vahelisi

---

<sup>94</sup> „*Mimicry is a biological phenomenon characterized by the superficial resemblance of two or more organisms that are not closely related taxonomically. This resemblance confers an advantage — such as protection from predation — upon one or both organisms through some form of “information flow” that passes between the organisms and the animate agent of selection.*”

suhteid kirjeldavad, selgub, et enamik neist asetavad esiplaanile kas ühe osalise või kahe osalise vahelise seose ning defineerivad mimikrit sellest vaatepunktist lähtudes. Loogiliselt saab mimikrisüsteemi osaliste vahel eristada kolme suhetüüpi:

1. Modelli ja vastuvõtja vaheline kommunikatiivne suhe.
2. Modelli ja mimeedi vaheline sarnasuslik suhe.
3. Mimeedi ja vastuvõtja vaheline pettuslik suhe.

Neid kolme vaadeldakse harva võrdselt tähtsatena, sagedasem on ühe suhetüübi pidamine kas mimikrisüsteemi päritolu seisukohalt esmaseks või funktsioneerimise seisukohalt juhtivaks. Vastavalt valitud lähtekohale eristuvad ka selgemalt ühed või teised mimikrinähtustele iseloomulikud omadused.

Modelli ja vastuvõtja vaheline kommunikatiivne suhe on sarnane enamikule liikidevahelise kommunikatsiooni olukordadele eluslooduses ja vastab seega seaduspärasustele, mida kirjeldati põhjalikumalt biokommunikatsioonile keskenduvast peatükis 3.4. Mimikri kontekstis langeb tähelepanu modelli ja vastuvõtja suhte rõhutamise puhul eelkõige modelli iseloomulikele tunnustele (hoiatusvärvused jm. liigispetsiifilised tunnused), mille alusel vastuvõtja omistab talle teatud tähenduse ning millega mimeetide vastavad tunnused sarnaneda saavad. Tihti seostatakse mimeedi olemasolu ja omadusi otseselt modellile kaitset pakkuvate omadustega. Hugh B. Cott kirjutab: „Teooria, et jäljendavad liigid saavad kasu pealiskaudsest petlikust sarnasusest modellidega, kes on kas ohtlikud või tülgestavad nende looduslikele vaenlastele või keda ei karda ega väldi nende saakloomad, rajaneb kokkuvõttes hoiatusvärvuste teooria paikapidavusel — kuna loomad, kellele sarnanetakse, on tavaliselt aposemaatilised” (Cott 1957: 396).<sup>95</sup> Mimeeti on modelli ja vastuvõtja vahelise kommunikatsiooniakti positsioonilt võimalik näha ka kui häirivat pealtkuulajat või kommunikatiivset parasiiti, kes takistab modelli ja vastuvõtja vahelist normaalset kommunikatsiooni ning kelle olemasoluga peab modell oma kommunikatiivses käitumises ja evolutsioonilises arengus tahes-tahtmata arvestama (vt. Endler 1993; Kopp, Mills 2002).

Lähtumine modelli ja mimeedi vahelisest suhtest pöörab tähelepanu nende iseloomulike tunnuste vahelisele sarnasusele või erinevusele. Säärane vaatenurk pärineb mimikriuringute algaegadest ning seostub inimvaatleja loomuliku tajuga sarnasuste märkamisel eluslooduses (Guthrie 1993). Ehkki sellist lähenemist võib pidada teaduslikust vaatenurgast mõnes mõttes algeliseks, lähtuvad mimeedi ja modelli vahelisest sarnasusest ka mitmed tänapäevased mimikri määratlused. Näiteks annab Websteri sõnaraamat mimikri mõiste vasteks: „pea-

---

<sup>95</sup> „The theory that the mimicking species are benefited by a superficially deceptive resemblance to a model which is either dangerous or distasteful to their natural enemies, or to one which is not feared or avoided by their prey, rests ultimately upon the validity of the theory of warning coloration — since the animals resembled are themselves typically aposematic.”

liskaudne sarnasus, mis elusolendil võib olla mõne elusa või elutu objektiga ning mille eesmärgiks on varjumine” (Webster 1995: 635).<sup>96</sup> Sarnase määratluse pakub ka „*The Oxford Companion to Animal Behaviour*”: „Mimikri on ühe looma (mimeedi) sarnasus teise loomaga (modell), nii et kaks looma aetakse segamini” (Edmunds 1987: 387).<sup>97</sup>

Praktilistest loodusteaduslikest uuringutest võib mimeedi ja modelli suhteid rõhutava vaatenurga alla liigitada mimeedi ja modelli arvukuse ja paiknemise dünaamika kirjeldamise. Selle vaatenurga alla võib lugeda mimeedi ja modelli suhete modelleerimise matemaatiliste meetodite abil (nt. Waldbauer 1988; Franks, Noble 2004) ning mitmesugused ökoloogilised uuringuid, mis keskenduvad mimeedi ja modelli arvukussuhetele. Näiteks on mimikringide mõiste all kirjeldatud erinevaid liike hõlmavate värvustüüpide esinemist looduses ning mimeetide ja modellide tunnuste kooskõlalist muutumist geograafilises ruumis (nt. Mallet, Gilbert 1995; Mallet, Joron 1999, vt. ptk. 5.1.). Troopilistes vihmametsades võivad säärased eri liikidest koosnevad värvustüübid asustada ka erinevaid võrahorisonte või mikroelupaiku biotoobis.

Kolmandaks võimaluseks mimikrinähtuste uurimisel on keskendumine mimeedi ja vastuvõtja vahelistele suhetele. Säärane lähenemisenurk toob sageli (eriti väljaspool loodusteadusi) kaasa kõnelemise pettusest või informatsiooniga manipuleerimisest. Näiteks on mimikri agressiivsele aspektile kommunikatsioonis tähelepanu juhtinud antropoloog Graham Huggan, kes kirjeldab postkolonialistliku diskursuse raames mimikrit kui agressiivset või lõhestavat jäljendust, mille eesmärgiks on imitatsiooni läbi häirida, naeruvääristada või allutada jäljendatavat subjekti (Huggan 1997: 94–95). Loodusteaduslikes uuringutes pöördub mimeedi ja vastuvõtja suhete analüüsil tähelepanu erinevatele kohastumustele ja strateegiatele, mille abil mimeetid vastuvõtjaid eksitavad. Säärane vaatenurk sobib hästi käitumisökoloogia paradigmat, mis rõhutab pettusliku komponendi esinemist paljudes signaalitüüpides ka väljaspool mimikrisüsteeme, näiteks liigisisestes pulmarituaalides või vanaloomade ja nende järeltulijate vahelises kommunikatsioonis jm. Mimikrisüsteemide uurimisel osutub mimeedi ja vastuvõtja suhete kirjeldamine sobivaks vaatenurgaks eeskätt juhtudel, kui mimeedi tunnused on liiga abstraktsed, et nende põhjal konstrueerida sarnasusseost konkreetse modelliga, aga ka petliku välimusega kaasneva käitumusliku komponendi uurimisel. Samuti keskendutakse vastuvõtja ja mimeedi suhetele kohastumuste uurimisel, mille abil vastuvõtjad eristavad mimeete ja modelle, nagu näiteks meeleeelundite ja eristusvõime kirjeldamine või etoloogias tehtud klassikalised uuringud erinevate loomade õppimisvõime ning kogemuste omandamise kohta mimikrisituatsioonis.

---

<sup>96</sup> „[...] *superficial resemblance that an organism may show to some animate or inanimate structure, and which serves as a means of concealment.*”

<sup>97</sup> „*Mimicry is the resemblance of one animal (the mimic) to another animal (the model) such that the two animals are confused.*”

Siin kirjeldatud kolm vaatenurka mimikrinähtustele pole üksteist välistavad. Teaduskirjandusest võib leida hulgaliselt ka mitmesuguseid vahepealseid variante, näiteks seisukohti, mis keskenduvad ühele konkreetsele osapoolele ning mimikrile kui dilemmale või olukorrale, mida sel lahendada tuleb. Enamik põhjalikke ülevaateid ja käsitlusi hõlmavad ja sünteesivad suuremal või vähemal määral kõiki kolme aspekti. Kolmest võimalikust seosest lähtuv mimikri-uuringute analüüs osutub ka heaks heuristiliseks vahendiks, mis võimaldab kirjeldada eri koolkondade ja uurimisgruppide suundumusi ning tendentse mimikri-uuringute ajaloolises kujunemises.

Vaadeldes mimikrikäsitluste arengut loodusteadustes, võib väita, et varajased mimikri-uuringud keskendusid eelkõige mimeedi ja modelli vahelisele sarnasusele, erinevate mimeedi-modelli paaride kirjeldamisele, ning sarnasuse põhjuste otsimisele. Selle vaatenurga illustreerimiseks sobib hästi Henry W. Batesi lähenemine, keda peetakse mimikri kontseptsiooni rajajaks. Oma 1862. aastal ilmunud Amazonase madaliku liblikaid käsitlevas uurimuses kirjeldab ta helikoniidide *Heliconidae* ja teiste sugukondade vahel esinevat mimikrit järgnevat:

*Mimeetilised analoogiad [...] on sarnasused välimuses, kujus ja värvustes väga erinevate sugukondade vahel [...] Sarnasus on nii täpne, et alles pika praktika järel on võimalik eristada tõelist jäljendusest, kui nad [liblikad] lendlevad oma kodumetsades.* (Bates 1862: 502, 504).<sup>98</sup>

Bates lähtus jäljendajate ja jäljendatavate suhete kirjeldamisel enda kui vaatleja kogemusest ning, nagu paljudel teistel toleaeagsetel autoritel, oli ka tema taotluseks saavutada eelkõige süstemaatilist selgust, eristades tunnuseid, mis on otsustavad erinevatesse sugukondadesse kuuluvate liikide määramisel, neist segavatest, mis erinevaid liigirühmi ühendades takistavad süstemaatiku tööd. Selle lähtekoha kõrval omandab ajastu loodusteaduslikule atmosfäärile iseloomulikult olulise koha püüd selgitada imepäraste sarnasuste evolutsioonilisi põhjuseid. Henry W. Batesi ning terve põlvkonna hilisemate uurijate arusaamad olid tugevalt mõjutatud Charles Darwini äsja ilmunud raamatu „*The Origin of Species*” (1872, esmatrükk 1859) poolt, mistõttu mimikrit selgitati peamiselt evolutsiooniõpetusest lähtudes ja mimikri tekkepõhjusena nähti looduslikku valikut. Bates kirjutab: „Ma usun, et see nähtus pakub kõige kaunima tõestuse loodusliku valiku teooria kehtivuse kohta” (Bates 1862: 513).<sup>99</sup> Tänu Darwini teooria üldi-

<sup>98</sup> „*Mimetic analogies [...] are resemblances in external appearance, shape, and colours, between members of widely distinct families [...] The resemblance is so close, that it is only after long practice that the true can be distinguished from the counterfeit, when on the wing in their native forests.*”

<sup>99</sup> „*I believe the case offers a most beautiful proof of the truth of the theory of natural selection.*” Ernst Mayr kirjutab, et Darwini „*The Origin of Species*” oli kergesti rünnatav, kuna põhines täielikult deduktiivsetel arutlustel ega suutnud pakkuda ühtki tõestust peale kaudse analoogia loodusliku valiku ja kunstliku valiku vahel. Batesi avastus, mis

sele paatosele nähti looduslikku valikut tolleaegsetes käsitlustes aga küllaltki abstraktse nähtusena ning mimeedi, modelli ja vastuvõtja kui konkreetsete liikide rollide ja suhete kirjeldamiseni jõuti harva.

19. sajandi lõpul ilmuvad ka esimesed uurimused, mis püüavad katseliselt kinnitada erinevate mimeetiliste tunnuste kasulikkust neid kandvatele elusolenditele. Näiteks teeb F. Finn Indias 1895. aastal seeria katseid mitmete linnuliikide, tiigerkonna *Rana tigrina* ja tupaiaga *Tupaia ferruginea*, pakkudes neile söögiks erinevaid mürgiseid hoiatusvärvusega liblikaliike, neid jäljendavaid liike ja võrdluseks varjevärvustega isendeid.<sup>100</sup> Finn järeldab, et katsealustel loomadel esineb osade eredalt värvunud liikide (sugukonnad *Danainae*, *Papilionidae*) suhtes tugev vastumeelsus (Finn 1897). Edward B. Poulton teeb katseid varjevärvusega liblikaröövikutega vaksikute sugukonnast, pakkudes neid toiduks rohesisalikule *Lacerta viridis*. Poulton järeldab, et ehkki sisalikud söövad röövikuid meeeldi, pole nad suutelised okstele kinnitunud röövikuid ise üles leidma (Poulton 1890: 40). Mimeedi ja vastuvõtja vaheliste suhete süstemaatilise kirjeldamiseni, mis kaasavad ka vastuvõtja meeleeelundite liigispetsiifilisi iseärasusi, jõutakse aga alles 1950. aastatel seoses etoloogia arenguga.

Modelli ja vastuvõtja vaheliste suhete uuringuid on mimikri teooria arengu seisukohalt küllaltki keeruline ajaliselt dateerida. Ühelt poolt on hoiatusvärvuste jt. kaitsekohastumuste kirjeldamine olnud alati mimikriuuringutega seotud ja nende uuringute eelduseks. Hoiatusvärvuste kontseptsiooni omistatakse tavaliselt evolutsiooniteooria kaasloojale Alfred Russell Wallace'ile, kes märkas, et tagasihoidlike roheka- ja pruunitooniliste putukate kõrval leidub ka eredalt värvunud, keda linnud toiduks tarvitada ei taha (Wallace 1871; 1879). Kui Charles Darwin püüdis igasuguseid eredaid värve eluslooduses põhjendada eelkõige sugulise valiku mõjudega, siis Wallace selgitab seda fenomeni raamatus „*Contributions to the Theory of Natural Selection*” järgmisel viisil:

*Ebameeldivast maitsest üksinda oleks liblikaröövikutel vähe kasu, kuna nende pehmed ja vesised kehad on nii õrnad, et haaramine ja hilisem kõrvale heitmine lindude poolt tapaks nad peaaegu kindlasti. Seetõttu oli vajalik mingi püsiva ja kergesti tajutava signaali olemasolu, mis toimiks lindudele kui hoiatus, et nad kunagi ei puudutaks neid mitesöödavaid olendeid. Väga kirju ja silmatorkav värvus koos harjumusega ennast eksponeerida on saanud sääraseks signaaliks, mis moodustab terava kont-*

---

võimaldas näidata loodusliku valiku toimemehhanisme eluslooduses, oli heaks argumentiks kriitika vastu (Mayr 1982: 522–523).

<sup>100</sup> Stanislav Komarék andmetel alustati praktilisi uuringuid hoiatusvärvuste ja kaitsekohastumuste kohta tegelikult juba 1867. aastal A. R. Wallace'i Londoni Entomoloogia Ühingu peetud ettekande ja sellele järgnenud üleskutse mõjul. Järgnevatel aastatel avaldasid uurimistulemusi hoiatusvärvuste mõju kohta erinevatele kiskjarühmadele nt. A. G. Butler ja Jenner Weir (Komarék 2003: 56).

*rasti toiduks kõlblike [röövikute] roheliste ja pruunide toonide ning varjuva eluviisiga.* (Wallace 1871: 118).<sup>101</sup>

Hoiatusvärvustele on sügavamalt tähelepanu pööranud ja neid mimikrinähtustega seostanud näiteks Edward B. Poulton (vt. Poultoni värvuskohastumuste klassifikatsiooni ptk.-s 5.3.) ja Hugh B. Cott (1957: 191–307). Uuematest käsitlustest tuleks mainida Malcolm Edmundsi põhjalikku ülevaadet hoiatusvärvustest (Edmunds 1974: 62–80) ja teistest kaitsekohastumustest ning Browerite uurinuid toidutaimede toksiinide ja liblikate kaitsekohastumuste seostest (Brower jt. 1964; Brower, Brower 1964). Võib öelda, et teatud määral on huvi kaitsekohastumuste ja mimikrinähtuste vastu käinud käsikäes, ehkki seos pole mitte alati olnud ühene (ajaloolise ülevaate hoiatusvärvuste uurimisest annab Komarék 2003: 55–58).

#### 4.3. Wolfgang Wickleri süsteemne mimikrikäsitlus

Süsteemsest käsitlusest mimikrinähtuste uurimisel saab kõnelda alates 1960. aastatest. Süsteemse käsitluse all peetakse siinkohal silmas lähenemist, mis arvestab mimikri kõigi kolme osapooliga ning pöörab mimeedile, modellile ja vastuvõtjale ligikaudu võrdset tähelepanu. Samuti näeb süsteemne lähenemine osalistevahelisi suhteid ja vastasseoseid kui olulisi tegureid mimikri arengus ja omaduste kujunemises. Ehkki selliseid vaateid ei saa nüüdisaegses loodusteaduses pidada valdavaks, käsitlevad paljud tänapäevased autorid oma uurimustes mimikrit süsteemse nähtusena.

Mimikri süsteemse käsitluse juuri võib näha populatsiooniökoloogias ja erinevate liikide vaheliste suhete modelleerimises, samuti ka pärast Teist maailmasõda kujunenud etoloogias. Kaudset mõju on kindlasti avaldanud ka kommunikatsiooniteooria areng. Üheks olulisemaks mimikrinähtuste süsteemsust rõhutavaks autoriks kujunes 1965. aastal (ajakirjas *Nature* avaldatud artikliga) Konrad Lorenzi õpilane ning vaadete edasiarendaja Wolfgang Wickler. Tema tõstatab probleemi, et varasemad, tihti konkreetsete mimikriolukordade vaatlemisest ja analüüsist tuletatud teoreetilised üldistused ning mõisted, nagu kaitsev või agressiivne mimikri ja keskendumine värvussarnasustele, ei hõlma tegelikku mimikrinähtuste mitmekesisust eluslooduses (Wickler 1965: 519).

Lahendusena pakub Wickler mimikri kirjeldamist formaalse struktuurina, milles kolme osalise — mimeedi, modelli ja vastuvõtja — suhteid on võimalik

---

<sup>101</sup> „Distastefulness alone would, however, be of little service to caterpillars, because their soft and juicy bodies so delicate that if seized and afterwards rejected by a bird, they would almost certainly be killed. Some constant and easily perceived signal was therefore necessary to serve as a warning to birds never to touch these uneatable kinds, and a very gaudy and conspicuous colouring with the habit of fully exposing themselves to view becomes such a signal, being in strong contrast with the green or brown tints and retiring habits of the eatable kinds.”

väljendada matemaatiliste sümbolitega lähtuvalt sellest, kas mimikriolukord tuleb selle osalisele evolutsioonilises arengus kasuks või kahjuks. Wickler kirjeldab mimikrit mimeedi, modelli ja vastuvõtja rollide kaudu järgnevalt:

*Signaal on saadetud kahe erineva signaali saatja ( $S_1$ ,  $S_2$ ) poolt, kellel on vähemalt üks ühine signaali vastuvõtja ( $R$ ), kes reageerib mõlemale sarnaselt. Ühte saatjat nimetatakse modelliks, teist mimeediks [...] juhul kui vastuvõtjale on kasulik (+) reageerida ühele saatjale, kuid kahjulik reageerida (–) teisele saatjale samal viisil. See tähendab, et juhul kui saatja suudab vahet teha eri signaalide vahel, soodustaksid isiklik kogemus ja valik erinevaid reaktsioone. (Wickler 1965: 519).<sup>102</sup>*

Säärast kommunikatsioonilist olukorda nimetab Wickler modell-mimeet-vastuvõtja-süsteemiks ning hiljem ka mimikrisüsteemiks (*mimicry system*). Olukord, kus vastuvõtjal ( $R$ ) on kasulik reageerida teatud viisil ühe saatja ( $S_1$ ) poolt saadetud signaalile (+), kuid kahjulik (–) vastata samamoodi teise saatja ( $S_2$ ) poolt edastatud sarnasele signaalile, on Wickleri käsitluses väljendatav võrrandina  $S_1 + R - S_2$ . Esimest saatjat tuleks säärasel juhul nimetada modelliks ja teist mimeediks. Mimikri on mimeedile evolutsioonilise valiku mõttes kasulik, mida väljendab + märk  $S_2$  ees. Modellile  $S_1$  võib vastuvõtja reaktsioon sõltuvalt konkreetset mimikritüübist osutada kas kasulikuks (juhul kui modell on hoiatusvärvusega elusolend ja vastuvõtja reaktsiooniks on teda vältida), kahjulikuks (agressiivse mimikri puhul, kus modell on vastuvõtja saakloom, keda mimeet jäljendab, püüdes selle abil ise vastuvõtjat tabada) või olla üldse mingi mõjuta (juhul kui modell on eluta maailma objekt).

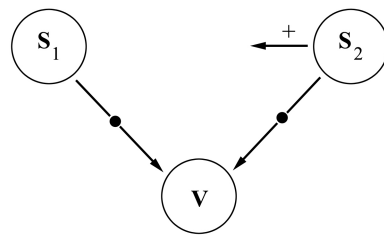
Wickleri arvates on selline mimikri formuleering küllaltki universaalne ning võimaldab kirjeldada ka teisi triaadilisi liikidevahelisi suhteid. Näiteks tutvustab ta De Ruiteri katset, milles putuktoidulised linnud lasti ruumi, kus okstele oli asetatud hulgaliselt kaitsev värvusega vaksikuröövikuid. Olles leidnud mõned röövikud, hakkasid linnud innukalt napsama kõike röövikusarnast (nii ehtsaid röövikuid kui ka oksid). Säärast mimeetilist olukorda väljendab Wickler valemi  $S_1 - R - S_2$  kaudu, milles  $S_1$  tähistab jäljendavaid röövikuid ja  $S_2$  modelliks olevaid puuoksi. Lindudele ( $R$ ) on kasulik tabada röövikuid ( $S_1$ ) aga mitte puuoksi ( $S_2$ ), samas kahjustavad lindude nokalöögid nii liblikaröövikuid kui puuoksi. Samasugust lähenemist kasutab ta ka eri liikide tunnuste sarnasuse kirjeldamiseks, mis on tekkinud ökoloogilistes seostes konvergentse evolutsiooni tagajärjel ehk nn. Mülleri konvergentsi või Mülleri mimikri ( $S_1 + R + S_2$ )

---

<sup>102</sup> „A signal is emitted by two different signal-senders ( $S_1$ ,  $S_2$ ) which have at least one signal receiver ( $R$ ) in common that reacts similarly to both of them. One of the senders is called a model, the other a mimic, [...] if it is profitable (+) for the receiver to give the reaction to one of the senders, but unprofitable (–) to react in the same way towards the other. That means, that if the signals from the two senders could be distinguished by the receiver, individual experience and/or selection would favour different reactions.”

puhul. Wickler järeldeb sellest valemist, et Mülleri konvergens on kasulik kõigile osapooltele ega kuulu seetõttu mimikrinähtuste hulka.

Wickleri poolt välja pakutud kolmele osalisele ja nende vastassuhetele keskenduv kirjeldusmall võimaldab vaadelda väga erinevaid liigirühmi ja kommunikatsioonikanaleid hõlmavaid mimikrinähtusi, juhtides samas tähelepanu mimikrisüsteemile kui teiste ökoloogiliste ja kommunikatiivsete seoste suhtes teataval määral autonoomsele struktuurile (vt. joonis 10). Wickleri käsitlus, mis kirjeldab mimikrit osalejatele osaks saava evolutsioonilise mõju kaudu, on ühelt poolt edendanud mimikri evolutsiooni uurimist ja mimikrisüsteemide modelleerimist. Teisalt võimaldab Wickleri lähenemine aga tuua neodarvinistlikes evolutsioonikäsitlustes levinud abstraktset evolutsioonilist edukust konkreetsemale alusele, näidates mimikrisüsteemis osalejate mõju üksteisele. Selline käsitlus loob soodsa aluse ka kommunikatsiooni ja selle tagajärgede arvestamiseks mimikrisüsteemide kirjeldamisel, nagu seda on tehtud käesolevas uurimuses.



**Joonis 10.** Mimikri kui kommunikatsioonisüsteem vastavalt Wolfgang Wickleri käsitlusele. Kaks saatjat  $S_1$  ja  $S_2$  tekitavad signaale, mis on eristamatud vastuvõtja  $V$  jaoks. Üks saatjatest  $S_2$  saab kasu  $S_1/V$  koostoimest tänu  $V$  võimetusele eristada  $S_1$  ja  $S_2$ . (Vane-Wright 1976: 29 järgi).

Samuti näitab Wickleri lähenemine, et erinevaid mimikritüüpe on võimalik efektiivselt tüpologiseerida, võttes vaatluse alla kolm osapoolt ning mimikrisüsteemi mõju neile. Pärast Wickleri uurimuste avaldamist hakatigi koostama tüpoloogiaid, mis lähtusid kolmest osalisest ja nendevahelistest suhetest mimikrisüsteemis (ptk. 5.3.). Käesolevas töös esitatud kommunikatsioonilise käsitluse jaoks on eriti olulised Wickleri märkused vastuvõtja rolli kohta mimikrisüsteemides. Wickleri arvates sõltub mimikrisüsteemi dünaamika suurel määral just vastuvõtja kehvast õppimisest (Wickler 1965: 519). Teatud puhkudel, näiteks Mertensi mimikri puhul, võib aga vastuvõtja õppimisvõime (olenevalt sellest, kas vastuvõtja reaktsioon modellile on kaasasündinud või elu jooksul omandatud) olla otsustav mimeedi ja modelli rollide määramisel (Wickler 1968: 241).

Aastal 1968 ilmus Wickleril raamat „*Mimicry in Plants and Animals*”. Teos andis populaarse ülevaate erinevatest mimikrinähtustest ja kohastumuste põhjustest darvinistlikus võtmes ning lõppes laiendatud ülevaatega Wickleri seisukohtadest mimikri kui mimeeti, modelli ja vastuvõtjat ühendava süsteemi kohta. Ladusa teadusliku stiili ja põhjalike mimikrinäidete kirjeldustega käsitus tegi laialdaselt tuntuks ka Wickleri mimikrisüsteemi mudeli.

Üheks olulisemaks Wickleri vaadete edasiarendajaks 70. aastatel kujunes Briti entomoloog Richard I. Vane-Wright, kes rõhutas oma poleemikat tekitanud kirjutistes (Vane-Wright 1976; 1980) mimikri osalistele osaks saava kasu-kahju kõrval ka informatsiooniliste protsesside tähtsust ning osalejate rolli nende vahendajatena: „vastuvõtja poolt vahendatud informatsioonivoog mimeedi ja modelli sarnasuse kohta [...] on teguriks, mis loob mimeetilise sarnasuse või vähemalt säilitab ja täiustab seda” (Vane-Wright 1976: 28–30).<sup>103</sup>

Samuti kirjeldas Vane-Wright põhjalikult vastuvõtja positsiooni, mõistes selle olulisust mimikri kui süsteemi omaduste määramisel. Vane-Wright eristas vastuvõtja puhul kahte aspekti: informatsiooni vastuvõtmist ja sellele reageerimist ehk sensorset ja mootorset funktsiooni. Ehkki ta ei viita oma kirjutistes Jakob von Uexkülli töödele, võib säärase eristuse kaudselt lähtekohtaks pidada Uexkülli funktsiooniringi mudelit. Organismi, kelle reaktsioon sõltub vastuvõetavast informatsioonist ja kes lähtub varem õpitud teadmistest või sünnipärastest instinktides, nimetab Vane-Wright tundlikuks vastuvõtjaks (*sensitive receiver*) (Vane-Wright 1976: 30). Teine süsteemset käsitlust arendav autor prantslane Georges Pasteur kasutab Wickleri lähenemist, et pöörata tähelepanu mimikrinähtustele, kus teadete edastamine mimikris osalejate vahel pole inimvaatlejale tajutav. Samuti lähtub Pasteur süsteemsest käsitlusest oma mimikritüpoloogia koostamisel (Pasteur 1982).

Wickleri käsitlus annab mimikrinähtusele teatava eneseküllasuse ja autooomsuse. Selliste mudelite kasutusvaldkond ei ole piiratud kitsalt bioloogiliste nähtustega, vaid võimaldab kirjeldada jäljenduste toimimist väga erinevates kommunikatsiooni- ja märgisüsteemides. Mimikrisüsteemide formaliseerimine on aidanud kaasa mimikri osaliste vaheliste suhete matemaatilisele modelleerimisele (Huheey 1964; 1976; Holmgren, Enquist 1999; Speed 1999) ning mänguteooria rakendamisele mimikrisüsteemide uurimiseks (Bacharach, Gambetta 2001; Augner, Bernays 1998). Kolme osapoole rolle täpsustab taimsele mimikrile keskenduvast tööst Derbert Wiens (1978), praktilistes uuringutes lähtuvad Wickleri süsteemsest mimikrimääratlusest näiteks Wong ja Schiestl (2002), Grim (2005) jt.

---

<sup>103</sup> „[...] *the information flow concerning the resemblance between the model and the mimic mediated via the signal-receiver [...] is the agent which brings about the mimetic resemblance, or at least maintains or improves it.*”

## 5. MIMIKRI TÜÜBID JA TÜPOLOOGIAD

Iga teaduslikku kirjeldust on võimalik vaadelda paiknevana mõttelises ruumis, mille ühe äärmuse moodustab teadmiste loomulik kujunemine inimtegevuse ja kogemuse tulemusena ning teise püüd teadmisi süstematiseerida ja korrastada. Ilmekaimaks näiteks sellisest kahetisusest on elusolendite kohta koostatud taksonoomiad loodusteadustes — ühele poole jäävad Linné klassifikatsiooni ranged alused ja teisele pidevalt uuenevad teadmised liikide ja rühmade ning nendevaheliste suhete kohta. Avastatud uued looma- ja taimeliigid sunnivad taksonoomiat ikka ja jälle ositi ümber tegema, kuid samas määratleb klassifikatsioon viisi, kuidas inimvaatleja looduses erinevate liikide vahelisi suhteid tajub.

Sarnane kahetisus on kirjeldatav ka mimikrinähtuste uurimise juures. Mimikri määratlused ja nendest tulenevad eelistused uurimisteedes koos katsetega mimikrit tüpologiseerida moodustavad valdkonna teoreetilise osa, samas kui mimikrinähtuste vaatlemine ja kirjeldamine eluslooduses pakub ikka ja jälle tüpoloogiatesse mittesobivaid mimikrijuhte ja mimikrinähtuste piire ületavaid leide, millest tuletatakse senist teooriat uuendavaid hüpoteese. Samas ühendavad mimikrinähtused kõige erinevamaid taime- ja loomaliike, esinevad pea kõigis teadaolevates biotoopides nii õhu-, maa- kui veekeskkonnas ja hõlmavad kõige erinevamaid kommunikatsioonivahendeid visuaalsetest signaalidest elektrimpulssideni. Selle mitmekesisuse teatud korrastamine on hädavajalik ka praktiliste uuringute eeldusena, küsimuseks jääb siin pigem meetodi leidmine, mis võimaldaks parimal viisil looduses realselt esinevaid nähtusi süsteemse kirjeldusega seostada.

Käesolevas peatükis kirjeldatakse esmalt teaduskirjanduses kinnistunud mimikritüüpe, millel puudub ühtne tüpologiseerimisalus. Seejärel analüüsitakse erinevate autorite katseid seostada mimikrinähtusi teiste kaitsekohastumuste ja värvusiseärasustega. Viimases alapeatükis antakse aga ülevaade erinevatest võimalustest mimikri tüpologiseerimiseks. Tüpologiseerimist käsitletakse ka peatükis 6.2., kus autor esitab semiootikast lähtuva tüpoloogia alused.

### 5.1. Mimikri tüübid

Mimikrinähtuste uurimisel on pikk ajalugu, mis on samas tihedalt seotud praktiliste vaatlustega entomoloogias, botaanikas, merebioloogias jt. teadusharudes. Seda võib pidada põhjuseks, miks mitmed mimikritüübid on nimetatud kas uuritava organismirühma järgi (nt. taimede mimikri, madude mimikri), kinnistunud tänu mõne konkreetse loodusteadlase töödele tema nimega seostudes (nt. Batesi, Mülleri, Mertensi, Poultoni ja Peckhami mimikri) või tulenevad mõnest mimikri toimimist ja omadusi selgitavast hüpoteesist (aritmeetiline mimikri, satüürne mimikri). Sellised mimikritüübid ei moodusta ühtsel klassifikatsioonialusel põhinevat süsteemi, neist igahel on oma spetsiifiline määratlus

ja uurimise ajalugu. Vanad ja nn. loomulikud mimikrikategooriad (nt. Batesi ja Peckhami mimikri) on küllalt hästi seotud looduses esinevate diskreetsete nähtustega, ajalisel nooremate mimikritüüpide puhul võivad empiirilised vaatlused ning teooria olla omavahel aga väga keerukalt põimunud. Järgnevalt esitatakse ülevaade olulisematest mimikritüüpidest.

**Batesi mimikri** on tuntuim, ajalooliselt esimesena kirjeldatud ja ilmselt ka kõige enam uuritud mimikri tüüp. Sageli peetakse mimikrist kirjutades silmas just nimelt Batesi mimikrit ning jäetakse teised tüübid tähelepanu alt välja. Nime on see mimikritüüp saanud briti entomoloogi Henry Walter Batesi (1862) mimikri esmakirjelduse järgi Amazonase madaliku liblikatel. Bates märkas oma välitöödel erinevatesse sugukondadesse (helikoniidid *Heliconidae*, põualiblikalised *Pieridae*) kuuluvate liikide silmatorkavat sarnasust ja pidas selle põhjuseks vajadust olla kaitstud looduslike vaenlaste eest. Hüpoteesi aluseks oli tähelepanek, et putuktoidulised linnud ei puutunud tavaliselt hulgakesi koos esinevaid, kirevalt värvunud ning aeglaseid helikoniide, millest Bates järeldas, et need on lindudele toiduks kõlbmatud. Välise sarnasuse tõttu jäid ka põualiblikalised puutumata lindudest, kes ilmselt ei suutnud erinevatel liikidel vahet teha.

Ehkki Batesi enda arusaam mimikrist oli avaram (ta kirjeldas teistele uurimustele viidates nii agressiivset mimikrit, silmalaike kui varjestavat mimeesi, Bates 1862: 508 jj.) mõistetakse tänapäeval Batesi mimikri all tavaliselt vastuvõtjale söögiks kõlbliku liigi (mimeet) sarnasust vastuvõtjale mittesöödava, ebameeldiva või ohtliku liigiga (modell), mille suhtes on vastuvõtjal kujunenud vältimisreaktsioon. Kuna vastuvõtja ei suuda mimeeti ja modelli omavahel eristada, laieneb modelli kaitstus ka mimeedile. Batesi mimikrit on enam uuritud liblikate puhul ning tihti seostataksegi seda olukorraga, kus üks liblikarühm jäljendab teist.<sup>104</sup> Põhjalikumalt on uuritud ka astlaga ühiseluliste kiletiivaliste ja sirelaste *Syrphidae* vahelist mimikrisüsteemi, mille puhul sirelased kannavad herilastele ja mesilastele iseloomulikke kollase-musta vöödilist hoiatusvärvust (nt. Howarth, Edmunds 2000; Plowright, Owen 1980). Samuti on Batesi mimikrit kirjeldatud näiteks madudel (Wüster jt. 2004). Samas ei piirdu Batesi mimikri ainult loomariigiga, näiteks on mitmed Austraalia parasiitsed dendrofüüdid märkimisväärselt sarnased oma peremeestaimedele. Sarnasus pakub parasiitidele kaitset herbivooride eest, kes näivad neid peremeestaimedele eelistavat (Wiens 1978: 383).

**Mülleri mimikri** ehk Mülleri konvergens sai nime Saksa zooloogi Fritz Mülleri järgi, kes 1878. aastal näitas matemaatiliselt, et erinevatel kaitsekohastumusi omavatel liikidel oleks kasulik olla ühesuguse hoiatusvärvusega, kuna säärasel juhul õpivad võimalikud kiskjad vastavat hoiatusvärvust kiiremini ebameeldiva kogemusega seostama (Müller 1878; 1879). Mülleri mimikriks nimetatakse seega olukorda, kus omavahel sarnanevad erinevatesse liikidesse ja

---

<sup>104</sup> Ülevaadet helikoniidide kohastumustest ja evolutsioonilisest kujunemisest, ökoloogilisest suhetest toidutaimede ja putuktoiduliste lindudega vt. Turner (1981).

rühmadesse kuuluvad ning kaitsekohastumusi omavad organismid. Müller tegi oma teoreetilised järeldused Lõuna-Ameerika liblikaperekondade *Thyridia* ja *Ituna* sarnasuse põhjal. Hiljem on Mülleri mimikrit kirjeldatud ka mitmete teiste loomarühmade puhul, nagu näiteks kahepaiksed (Symula jt. 2001), linnud (Dumbacher, Fleischer 2001) ja roomajad (Harvey, Muñoz 2004). Samuti on Mülleri mimikrile sarnast konvergentset arengut kirjeldatud putuktolmlejade taimede reproduktsioonisüsteemide kujunemisel. Sellega on põhjendatud perekondade tulikas *Ranunculus*, maran *Potentilla* ja kuld kann *Helianthemum* õite kuju ja värvuste sarnasust (Wiens 1978: 371).

Kui ajalooliselt on Mülleri mimikrit loetud mimikrinähtuste alla kuuluvaks, siis paljud nüüdisaegsed autorid tavatsevad seda vaadelda pigem konvergentsinähtusena või päris eraldi kategooriana. Wolfgang Wickleri arvates ei tuleks Mülleri konvergentsi mimikriks pidada, kuna kedagi ei peteta ning seetõttu pole võimalik eristada ka mimeeti ja modelli (Wickler 1965: 520). Sama meelt on Georges Pasteur, kes pakub nähtuse tähistamiseks mõiste mittepettuslik homotüüpia või Mülleri homotüüpia. Samas ei kutsu Pasteur üles Mülleri mimikri mõistest loobuma, viidates kujunenud traditsioonile ja seigale, et mimikri on looduses kompleksne nähtus, ning sarnasus, mis üht liiki vastuvõtjate jaoks on homotüüpia, võib teise liigi esindajate jaoks olla mimikri (Pasteur 1982: 193–194). Richard Vane-Wright on Wickleri positsiooni suhtes skeptilisem, märkides, et viisi poolest, kuidas vastuvõtja hoiatusvärvusega isendeid vältima õpib, ei eristu Batesi ja Mülleri mimikri tegelikult üksteisest. Mõlemal juhul üldistab vastuvõtja üksikute ebameeldivate kogemuste põhjal tähendusese kõigile sarnase välimusega elusolenditele (Vane-Wright 1976: 48).

Mitmed mimikrinähtuste kirjeldamiseks esitatud hüpoteesid tegelevad Batesi ja Mülleri mimikri suhete, vahevormide ja vahekordade selgitamisega looduses. Säärased käsitlused võivad tähelepanu pöörata mimeedi ja modelli vahelistele interaktsioonidele ja kummagi liigi arvukuse kõikumisele; mimikrisüsteemis osalevate kiskjate hulga, mitmekesisusele ning erinevatele püügistrateegiatele, meeelunditele ja eelistustele saakloomade suhtes; mimikrisüsteemis osalevate liikide erinevale söödavusele ja mõjule, mida see avaldab kiskjatele; eri liikide geograafilise varieeruvusele või paiknemisele biotoobiti jms. (nt. Waldbauer 1988; Malcolm 1990; Turner, Speed 1999).

Näiteks kirjeldatakse **mimikri ringidena** (*mimicry rings*) olukordi, kus mitmed liigid moodustavad sarnase välimusega rühma, kusjuures nende hulgas on nii keemiliste kaitsekohastumustega liike (modellid) kui ka täiesti kaitsetuid liike (mimeedid). Mimikriringe on eelkõige kirjeldatud troopiliste päevaliblikate seas. Erinevad välimustüübid võivad varieeruda kooskõlas geograafilise paiknemisega, nii et üksteisest kaugemal olevate isendite vahel on suurem erinevus, kuid on kirjeldatud ka mimikriringe, mis jagavad samu geograafilisi piirkondi (Mallet, Gilbert 1995: 160–161). **Aritmeetiliseks mimikriks** on nimetatud olukorda, kus samas regioonis arvukalt esinevad sarnase välimusega liigid jagavad omavahel kiskluse survet vastavalt nende suhtelisele arvukusele ja mitte-

söödavusele (Someren, Jackson 1959). Säärasel juhul osutub mimikrisüsteemis osalejatele soodsaks sarnase välimusega isendite suur hulk, kusjuures teatav välimus võib olla kombineeritud ka eriliste käitumisstrateegiatega, nt. liikumisega parves. Kiskluse mõju jaotamine võib aset leida ka sama liigi piires, näiteks juhul, kui sama liblikaliigi röövikud on kiskjate jaoks erineva söödavusega, kuna nad toituvad erineva mürgisisaldusega toidutaimedel (Brower, Brower 1964). Viimast nähtust on Ruxton jt. kirjeldanud **automimikri** mõiste all, seostades seda toidutaimede valikuga (Ruxton jt. 2004b: 176–182). **Satüürse mimikrina** (ka ebatäiusliku mimikrina *imperfect mimicry*) on kirjeldatud olukorda, kus mimeet on ligilähedaselt sarnane hoiatusvärvusega modellile või kombineerib vastandlikke tunnuseid, millest mõned on modellile iseloomulikud, teised aga ilmselgelt mitte. Sarnane välimus võib olla kombineeritud erinevate liigispetsiifiliste põgenemisstrateegiatega (vt. Humphries, Driver 1970). Säärase nähtuse esinemist looduses on põhjendatud mitmeti ja seda on peamiselt kirjeldatud sirelaste *Syrphidae* näitel, kelle kollaste ja mustade toonidega tagakehad meenutavad erineva täpsusega ühiseluliste kiletiivaliste (herilased, kimalased, vapsikud) värvumust. P. E. Howse ja J. A. Allen on seisukohal, et selline olukord on mimeedile tulus, kuna vastuolulised või ebaselged teated on vastuvõtjale raskesti interpreteeritavad, samuti raskendab see kiskjatel sobivate püügistrateegiatega selgeksõppimist (Howse, Allen 1994). Graham Holloway jt. soovivad põhjendavalt sirelaste ligilähedast sarnasust modelliks olevatele astlaga ühiselulistele kiletiivalistele viimaste kaitsevahendite efektiivsusega, mistõttu ligilähedasest sarnasusest kaitseks piisab (Holloway jt. 2002). Thomas N. Sherratt näeb aga lisaks evolutsioonilistele piirangutele mimeetide ja modellide sarnasuse ligiläheduse põhjusena erinevate modelliliikide esinemist looduses, mispuhul mimeet maksimiseerib oma kaitstust nimelt siis, kui ta sarnaneb ligilähedaselt neile kõigile (Sherratt 2002).

**Peckhami mimikriks** ehk agressiivseks mimikriks on nimetatud mimikrisüsteemi, milles mimeediks on kiskja või parasiit, kes jäljendab vastuvõtjaks olevale saakloomale või peremehele ohutut elusolendit või objekti. Sarnasus lubab mimeedil vastuvõtjale läheneda ja aitab kiskjal saavutada edu jahipidamises või lubab parasiidil peremehest kasu saada. See mimikritüüp sai nime Ameerika entomoloogi Elizabeth G. Peckhami järgi, kes kirjeldas hüpikämbliku *Peckhamia picata* sarnasust sipelgatele kui kohastumust saagipüüdmiseks (Peckham 1889). Samas mainis juhtumite olemasolu, kus kiskjad sarnanevad oma saakloomadele kujult ja värvilt, juba Henry W. Bates (1862: 509). Samuti kirjeldas aasta pärast Peckhami töö ilmumist agressiivset mimikrit eraldi kategooriana oma põhjalikus ülevaates Edward Poulton (1890: 266–268), viidates varasematele uurimustele, millest võib järeldada, et agressiivne mimikri oli tuntud juba enne Peckhami töid.

Agressiivse mimikri puhul võib mimeet näiteks jäljendada: 1) vastuvõtjaks oleva saakloomaga liigikaaslast nagu troopiline mageveekala punasalmler *Erythrinus erythrinus*, kes jäljendab oma saaki, hammaskarplaste seltsi kuuluvat

rivulust *Rivulus agilae* (Brosset 1997); 2) vastuvõtja toiduobjekti, nagu lest *Asterorhombus fijiensis*, kes liigutab oma suu läheduses kujult ja värvuselt ussi-kest meenutavat membraani, mis näib olevat atraktiivne väiksematele kaladele, kellest lest toitub (Amaoka jt. 1994); 3) sümbioosipartnerit, nagu kihvlimakala *Aspidontus taeniatus*, kes sarnaneb röövkalade ektoparasiitidest toituvale huulkalakesele *Labroides dimidiatus* (Wickler 1968: 157–176).

**Käitumusliku mimikrina** (*behavioral mimicry*) on kirjeldatud mimeedi ja modelli käitumise sarnasust, mis võib toetada nii kaitsefunktsioonilist kui agressiivset mimikrisüsteemi, kuid olla ka osa satüürsest mimikrist, juhul kui mimikrisüsteemis osalejate välimus ja käitumine annavad vastuvõtjatele vastandlikke signaale. Wolfgang Wickler on põhjalikult uurinud mimikri käitumuslikku aspekti eespool mainitud huulkalade ja kihvlimakala vahel (samas). Käitumusliku mimikri alajaotusteks võib lugeda **liikumismimikrit** (*locomotor mimicry*) ja **põgenemismimikrit** (*escape mimicry*) (Srygley 2001). Esimesel juhul on mimeedi ja modelli põhiliseks sarnasuseks liikumisviis (lendamine, ujumine jms.), kusjuures mimeedi kehakuju ja värvus võivad seda sarnasust toetada. Näiteks kirjeldab Srygley helikoniidide värvusmustrite ja kehamassi ning tiibade lõõgisageduse vahel esinevat mimeetilist seost (Srygley 1994; 1999; kriitikat vt. Brower 1995). Põgenemismimikri puhul iseloomustab modelli väga hea liikumisvõime, mis teeb ta potentsiaalsele kiskjale raskesti tabatavaks saagiks. Säärasel juhul tuleb mimeedile kasuks olla modelliga väliselt sarnane, kuna vastuvõtjad ei puutu modelli, sest nad on õppinud seostama modelli välimust raskesti tabatavusega. Kui liikumismimikrit on enam kirjeldatud seoses Mülleri mimikriga, siis põgenemismimikrit võib pigem lugeda Batesi mimikri alltüübiks (kasutatud on ka mõistet *evasive Batesian mimicry*, Ruxton jt. 2004a).

**Mertensi** mimikriks (tuntud ka Emsley mimikrina, vt. Emsley 1966; Pasteur 1982: 186) on nimetatud mimikrisüsteemi, mille puhul röövloomadele surmavalt mürgine organism sarnaneb mõõdukamaid kaitsevahendeid omava organismiga (Mertens 1966). Säärast pööratud mimikrisüsteemi põhjendatakse asjaoluga, et kokkupuudetest surmavalt mürgiste organismidega on vastuvõtjaks oleval indiviidil võimatu õppida. Mõõdukate kaitsekohastumustega elusolendite tunnuseid saab vastuvõtja aga õppida seostama mitesöödavuse või ohtlikkusega oma eluea jooksul ontogeneetiliste tagasisidetsüklite ja individuaalse mälu vahendusel. Surmavalt mürgiste elusolendite puhul elimineeritakse seevastu saatjaga kokku puutuvad vastuvõtjad, st. toimivad vaid fülogeneetilised tagasisidetsüklid, mistõttu vältimiskäitumise kujunemine vastuvõtjal nõuab palju indiviide ja aega.

Mertensi mimikri abil on püütud selgitada troopilises Ameerikas elavate surmavalt mürgiste korallmadude *Micrurus* ning mõõdukalt mürgiste või mürgita madude sarnasust perekondadest *Rhinobothryum*, *Erythrolamprus* ja *Pseudoboa* (Wickler 1968: 116). Samas ei valitse Mertensi mimikri tegelike toimismehhanismide osas erinevate autorite vahel üksmeel. Gabriel Beckers jt. seavad küsimärgi alla korallmadude hoiatusvärvuse tegeliku tõhususe

(Beckers jt. 1996), Edmund D. Brodie näitab katseliselt, et röövlinnud väldivad osade korallmadude mustreid (Brodie 1993), Stanislav Komárek peab aga Mertensi järeldusi lihtsalt kergekäelisteks, näidates, et Kesk-Ameerikas elavate madude värvusmuustrite puhul on tegemist kompleksse ja väga mitmesuguseid interpretatsioone võimaldava nähtusega (Komárek 2003: 114–115).

Teaduskirjanduses eristatakse üldkategoriana tihti ka **taimset mimikrit** (*floral mimicry*, *plant mimicry*). Säärase mitteformaalse kategooria põhjuseks võib pidada taimede kui organismide iseärasusi liikumisvõimeliste loomadega võrreldes, oma mõju avaldab kindlasti ka valdavalt botaanikutest uurijaskond, kes kasutab eraldi teadusväljaandeid, institutsioone jms. Ehkki mõned markantsed jäljendusjuhud taimedel olid teada juba 20. sajandi algul, saab taimse mimikri aktiivsest uurimisest kõnelda alates 1960.–70. aastatest. Sellest ajast on huvi taimse mimikri vastu püsinud kõrge, koostatud on nii teoreetilisi ülevaated (Dafni 1984; Wiens 1978; Roy, Widmer 1999) kui tehtud ka empiirilisi uurinuid (nt. Dafni, Ivri 1981; Augner, Bernays 1998; Wong, Schiestl 2002).

Mimikrisüsteeme esineb taimeriigis üllatavalt palju, neist enamik pakub kaitset herbivooria vastu, hõlbustab taimede paljunemist tolmlamise teel või seemnete levikut. Derbert Wiens annab põhjaliku ülevaate erinevatest rollidest, mida jäljendused taime elutsükli täita saavad ning esitab ka funktsioonidest lähtuva taimse mimikri tüpologia (Wiens 1978). Wiens rõhutab, et kuna taimede positsioon mimikrit võimaldavates ökoloogilistes suhetes on paljuski erinev loomade omast (palju mutualistlikke interaktsioone, võrreldes loomadega levinud antagonistlike kiskja-saakloom-suhetega), jääb enamik mimikrinähtusi taimedel väljaspoole traditsioonilisi Batesi ja Mülleri mimikrikompleksse.

Taimede eluvajaduste põhjal eristab Wiens **paljunemismimikrit** (*reproductive mimicry*), mille funktsiooniks on gameetide ülekandmise tõhustamine. Paljud selle mimikritüübi näited on orhideedelt, kelle õied võivad jäljendada kas mõne teise taimeliigi õisi, eksitades seeläbi tolmeldajaid, või sarnaneda tolmeldajatele endile (nt. Ayasse jt. 2003). Samuti on kirjeldatud taimeliike, kelle õied meenutavad välimuse ja lõhna poolest roiskuvat liha. Tolmeldajateks on säärasel juhul putukaliigid, kes munevad oma munad lagunevale loomsele ainele. Paljunemist hõlbustavat mimikrit on kirjeldatud ka mitmetel kalaliikidel, teatud mõõndusega võib selle tüübi alla lugeda ka mimikrisüsteemid, mis võimaldavad parasiitidel leida uusi peremehi (trematoodide ja karpide kohta vt. Wickler 1968: 134–137).

Teise taimedele iseloomuliku mimikritüübina eristab Wiens **levikumimikrit** (*dispersal mimicry*), mille puhul taimede seemneid ümbritsevad taimekoed sarnanevad vastuvõtjale meelepärase toiduobjektiga. Enamiku levikumimikri juhtumite puhul sarnanevad vähese toiteväärtusega seemned lindudele maitstvate viljadega. Wiens kirjeldab ka **umbrohumimikrit** (*weed mimicry*), mille puhul on modelliks inimese põlluviljad, mimeediks umbrohud või väheväärtuslikumad põllukultuurid ning vastuvõtjaks kas põldu hariv inimene või, uuemal ajal, põllutöomasinad. Wiens ei pea umbrohumimikrit mimikrinähtuste hulka kuulu-

vaks, kuna tema hinnangul on tegemist valdavalt masinate poolt sooritatud kunstliku valikuga (Wiens 1978: 371, vastuargumente vt. Pasteur 1982: 187). Umbrohumimikri usutakse olevat oluliseks teguriks mitmete sekundaarsete põlluviljade (rukis, suvivikk *Vicia sativa*) ja umbrohtude (nt. põldtuder *Camelina sativa*, tuulekaer *Avena fatua*) kujunemisel (nt. Wickler 1968: 40–45).

**Liigisisest mimikrit** (*intraspecific mimicry*) kasutatakse mimikrinähtuste kirjeldamiseks, milles nii mimeet, modell kui ka vastuvõtja kuuluvad samasse liiki. Nimetus lähtub eeldusest, et enamik mimikrinähtusi leiab aset eri liikide vahel. Liigisisese mimikri puhul sarnaneb kommunikatsiooniks kasutatav teade mõnele teisele sama liigi isendi poolt kasutatavale teatele või olulisele märgikategooriale tema omailmas, kusjuures vastuvõtja eksimus võimaldab uut tüüpi liigisisese kommunikatsioonivormi kujunemist. Liigisisene mimikri on mimikrinähtustest kõige lähedasem pettuse mõistele (ptk. 2.2.).

Wolfgang Wickler kirjeldab ebatavalist paljunemiskäitumist mitmetel troopilistel ahvenalistel, kellel on hästiarenenud lõimetishoole. Liigi *Haplochromis burtoni* emane haarab pärast kudemist pudenevad marjaterad suhu ning kannab ja kaitseb neid, kuni maimud iseseisvalt liikuma hakkavad. Säärane käitumiskohastumus raskendab aga tunduvalt marja viljastamist. Lahendusena tekib isaskala pärakuuimele pulmaajal rida eredaid värvuslaike. Marja kokku kogudes haarab emaskala ka nende järele ja ahmib nii suhu marja viljastamiseks vajaliku hulga niiska (Wickler 1968: 221–228). Paljunemist hõlbustavaid petlikke sarnasusi sama liigi eri sugude vahel on kirjeldatud ka **seksuaalse mimikri** (*sexual mimicry*) mõiste all. Näiteks sarnaneb osa päikeseahvena *Lepomis macrochirus* isaskalu välimuselt emastele kaladele, mis võimaldab neil häirimatult läheneda pulmitavatele paaridele ja osaleda marja viljastamises (Ruxton jt. 2004b: 175).

Lähtudes Wickleri mimikrisüsteemi kontseptsioonist, loovad Richard Vane-Wright (1976) ja Georges Pasteur (1982) mimikritüpoloogiad, milles üheks liigituse aluseks on võetud mimeedi, modelli ja vastuvõtja liigiline kuuluvus. Säärane lähenemine vaatleb liigisisest mimikrit mimikrinähtuste ühe erijuhuna. Lisaks olukorrale, kus nii mimeet, modell kui vastuvõtja kuuluvad samasse liiki, esineb looduses ka hulgaliselt mimikrisüsteeme, mille puhul kaks osalist kolmest kuuluvad samasse liiki, kolmas osaline on aga pärit teisest liigist (vt. ka Mertensi mimikri).

**Mimeesiks** nimetatakse tavaliselt varjekohastumusi, mille puhul mimeet sarnaneb kas selgelt eristatava elutu või elusa, kuid liikumatu objektiga (nt. erinevad taimeosad). Sarnaselt mimikrile võib ka mimees seonduda erinevate organismidevaheliste ökoloogiliste suhetega ning olla osa nii saaklooma kaitsekohastumustest kui ka röövlooma kohastumustest, mis hõlbustavad sel jahti pidada. Mimeesi mõiste alla on paigutatud erineva detailsusega sarnasusi väga erinevat tüüpi objektidega: aimatavast puukooremustrist liblikatiibadel kuni raagritsikate filigraansete puuokstejäljendusteni. Mitmed autorid vaatlevad mimeesi koos mimikrinähtustega, kuid samas leidub ka hulgaliselt käsitlusi, mis

vastandavad mimikrit ja mimeesi, lugedes viimast pigem varjevärvustega kokku kuuluvaks. Vastuoluliste käsitluste üheks põhjuseks võib pidada seika, et mimeesi eristamine mimikrist ja varjevärvustest sõltub suuresti vastuvõtja positsioonist, st. tema kui konkreetse liigi esindaja meeleelundite ehitusest ja intentsioonist, aga ka konkreetse kommunikatsioonilise olukorra iseärasustest. Näiteks viitab Cloudsley-Thompson, kes eelistab mimeesi asemel kõnelda **varjumusest** (*disguise*), võimalusele, et sama elusolend võib eemalt vaadates tunduda lihtsalt varjevärvust omav, kuid osutada lähemal silmitsemisel modelliga detailselt sarnaseks (Cloudsley-Thompson 1981: 11, vt. diskussiooni ka Robinson 1981; Endler 1981).

Edward B. Poulton eristab üldist sarnasust (*general resemblance*) ja erilist sarnasust (*special resemblance*), lugedes esimese alla varjevärvused, mustrid jm. värvuskohastumised, mis võimaldavad organismil ümbritsevasse tausta sulanduda. Teise kategooriasse kuuluvad Poultoni liigituses üksikasjalikud sarnasused liikumatute keskkonnaelementidega, nt. vaksikuröövikute sarnasus puuvõrsetega, aga ka värvused, mida kasutatakse saaklooma meelitamiseks (*alluring colours*), ning mimikri (Poulton 1890: 19–20). Georges Pasteur lähtub mimeesi kirjeldamisel varjevärvusest, nimetades seda **eukrüpsiseks** (*eucrypsis*) ja eristab lisaks **krüptilist** (*cryptic*) ning **faneerset** (*phaneric*) mimeesi. Esimese puhul on modelliks mimeedi elukeskkonna tavaline element (lehed, okkad, rohukõrred, lilleõied jms.), teisel juhul sarnaneb mimeet eraldiseisvale ja silmatorkavale keskkonnaelemendile, mis on vastuvõtjale mingil põhjusel eba-meeldiv (loomade väljaheited, seemed ja putukakorjused) (Pasteur 1982: 183). Michael H. Robinson soovib varjevärvust ja mimeesi (tema sõnastuses täpsustatud kui *plant-part mimicry*) eristades lähtuda küsimusest, kas mimeedi kohastumus on edukas ainult teatud kindla taustaga keskkonnas või võib see mimeedile kasuks tulla ka keskkondades, kus mimeet on vastuvõtja jaoks kergesti märgatav (Robinson 1981: 16). Esimesel juhul oleks tegemist varjevärvustega, teisel juhul mimeesiga.

Varjevärvuste ja mimeeside kõrval esineb looduses ka mitmeid teisi kohastumusi, mis aitavad elusolenditel keskkonnatausta varjuda. Erinevad kehajätked ja **liigendavad värvumused** (*disruptive coloration*) hajutavad muljet elusolendi kehast kui tervikust, **vastuvarjutus** (*countershading*), mille puhul keha ülakülg on tumedam kui alakülg, vähendab reetlikku varju. Varjust lähtuvad aga toiduotsingutel erinevad röövloomad, näiteks putuktoidulised väikelinnud. Paljud värvumusmustrid jätavad mulje, nagu oleks elusolendi keha kahemõõtmeline, raskendavad looma liikumissuuna määramist või hajutavad potentsiaalse kiskja tähelepanu endale juhtides rünnaku elutähtsatelt kehaosadelt kõrvale (Ruxton jt. 2004b: 26–37; Komarék 2003: 20–21).

Ülalkirjeldatud mimikritüübid ja mõisted on erialases teaduskirjanduses küllaltki levinud. Nagu loomulikult kujunenud kategooriate puhul ikka, võib neist ühe või teise põhjendatuse üle diskuteerida, kuid sellest hoolimata kohtab neid sageli mimikrist kirjutatud ülevaadetes või mimikrinähtusi selgitavates

entsüklopeediakirjetes. Paratamatult on ajalooliste kategooriate olemasolu ja püsivust sunnitud arvestama ka erinevad tüpologiseerimiskatsed, mis püüavad mimikrinähtusi suhestada rangematest loogilistest kriteeriumitest lähtudes.

## 5.2. Mimikri tüpoloogilistes seostes teiste kohastumustega

Eelmisest alapeatükist selgus, et looduses esineb vormiliselt väga mitmesuguseid mimikrinähtusi, mida on loodusteaduses kirjeldatud paljude ajalooliselt kujunenud jaotuste ja teoreetiliste eristuste abil. Mimikrinähtuste mitmekesisus, erinevate vormide vaheastmed ja mimikriuringute suur hulk on tinginud mitmete autorite püüdlusi luua tüpoloogiaid, mis võimaldaksid korrastada mimikrinähtuste kirjeldamist. Käesolevas alapeatükis analüüsitakse tüpoloogilisi käsitlusi mimikri ja teiste analoogiliste kohastumuste suhetest. Peamiselt keskenduvad need põhimõtetele, mille alusel on võimalik eristada mimikrist varjevärvusi ja mimeese, ning küsimustele mimikrinähtuste suhetest hoiatusvärvuste ja teiste sarnaste kohastumustega. Tihti eristatakse ka Batesi ja Mülleri mimikrit kui tuntumaid mimikri tüüpe. Seetõttu võib käesolevas alapeatükis käsitletavaid tüpoloogiaid nimetada makrotüpoloogiateks, vastandatuna järgmises alapeatükis vaadeldavatele mikrotüpoloogiatele, mis keskenduvad täpsemalt erinevate mimikritüüpide jaotusele ja suhetele nende vahel.

Mimikri suhete selgitamine teiste analoogiliste kohastumusklassidega on iseloomulik eelkõige varasematele uurijatele (nt. Edward B. Poultoni tööd), kuid levinud ka hilisemate käsitluste puhul, eriti seoses mimikri süsteemse käsitluse kujunemisega 1960. aastatel ning intensiivse diskussiooniga mimikri ja varjevärvuste suhete üle 1980. aastatel. Eri autorite käsitlused erinevad üksteisest süstemaatilisuse poolest, leidub nii looduses kirjeldatud mimikrinähtuste grupeeritud loendeid kui ka kindlatel loogilistel alustel põhinevaid rangeid tüpoloogiaid.

Üks esimesi mimikrinähtusi ja kaitsekohastumusi komplekselt käsitlevaid autoreid on Darwini evolutsiooniõpetuse järgija ja edendaja Edward B. Poulton, kes kirjeldab oma 1890. aastal ilmunud raamatus „*The Colours of Animals*” värvuste funktsioone loomariigis. Poulton pakub välja värvuskohastumuste klassifikatsiooni, mille põhijaotus lähtub küsimusest, kas värvumus muudab elusolendi sarnaseks mõne teise elusolendi või objektiga (*apatetic colours*) või on selle eemärgiks tähistada mõnd elusolendi enda omadust (*sematic colours*, vt. tabel 9). Esimese rühma jaotab Poulton varjevärvusteks (*cryptic colours*), mille all eristab kaitsefunktsioonilist (*procryptic colours*) ja agressiivset (*anticryptic colours*) sarnanemist keskkonna värvidele. Varjevärvuste kõrvale paigutab Poulton petlikud sarnasused, mille puhul leiavad jäljendamist hoiatusvärvused ja muud elusolendite iseloomulikud tunnused. Selle rühma nimetab Poulton pseudosemaatilisteks värvumiseks (*pseudosematic colours*), eristades kaitsefunktsioonilist mimikrivärvumist (*pseudaposematic colours*) ja agressiivset mimikrivärvumist (*pseudepisematic colours*). Esimese klassi nimetus viitab

petlikule sarnasusele hoiatusvärvustega, teise klassi nimetus aga petlikule sarnasusele elusolendite liigiomaste iseloomulike tunnustega. Teises esimese tasandi põhijaotuses — semaatiliste värvuste all eristab Poulton hoiatusvärvusi (*aposematic colours*) ja valdavalt liigisiseseks kommunikatsiooniks kasutatavaid iseloomulikke tunnuseid (*recognition marks*).

**Tabel 9.** Loomade värvuskohastumuste klassifikatsioon (Poulton 1890: 338 järgi).

I. Apateetilisus ( <i>apatetic colours</i> )		II. Semaatilisus ( <i>sematic c.</i> )	III. Epigaamsed värvumused ( <i>epigamic c.</i> )
A. Krüptilisus ( <i>cryptic c.</i> )	B. Pseudosemaatilisuus ( <i>pseudosemantic c.</i> )		
1. Prokrüptilisus ( <i>procryptic c.</i> )	1. Pseudaposemaatilisuus ( <i>pseudaposemantic c.</i> )	1. Aposemaatilisuus ( <i>aposematic c.</i> )	
2. Antikrüptilisus ( <i>anticryptic c.</i> )	2. Pseudepisemaatilisuus ( <i>pseudepisemantic c.</i> )	2. Episemaatilisuus ( <i>episemantic c.</i> )	

Lisaks neile kategooriatele teeb Poulton mitmeid muid eristusi: kirjeldab värvumusi, mida kasutatakse liigisiseseks suhtluseks pulmarituaalides (*epigamic colours*) ning mis seega alluvad teist tüüpi valikumehhanismile — Darwini kirjeldatud sugulisele valikule. Samuti lisab Poulton oma klassifikatsiooni eraldi liite *allo-*, tähistamaks organismiväliste keskkonnamelementide kasutamise abil tekitatud värvuskohastumusi (*allosemantic, allocryptic colours* — viimase näiteks sobivad meriroosidega *Actinaria* kaetud erakkrabid) (Poulton 1890: 336–339).

Poultoni klassifikatsioon on eeskätt tähelepanuväärne oma süstemaatilise ja korrektse kreekakeelsetest sõnatüvedest tuletatud nomenklatuuri rakendamise poolest, samuti on ta hilisemate tüpologiseerimiskatsetega võrreldes silmatorkavalt elusolendite värvuste- ja välimustekeskne. Teravmeelne on ka Poultoni tähelepanek kaitsefunktsioonilise mimikri ja hoiatusvärvuste ning agressiivse mimikri ja liigiomaste tunnuste seondumise kohta. Ehkki tänapäeval on teada ka palju mimikrijuhte, mille puhul jäljendatakse liigiomaseid tunnuseid, on selle seose üle hilisemas kirjanduses küllaltki vähe diskuteeritud. Poultoni pakutud mõistetest on tänaseni laialdaselt tarvitusel vaid krüptiline ja aposemaatiline värvumus, vastavalt varjevärvuste ja eredate hoiatusvärvuste tähistamiseks.

Lähtudes Poultoni klassifikatsioonist ja keskendudes silmatorkavate tunnuste kirjeldamisele ning kombineerides kolme omadust (silmatorkavus, söödavus ja sarnasus teiste liikidega), pakub üks mimikriuringute ajaloo parimaid tundjaid Stanislav Komarék välja neli tähenduslike värvuste kategooriat: 1) aposemaatiline värvus (*aposematic* — tähenduslik, mittesöödav, teistest liikidest erinev); 2) Mülleri mimikri (ka *synaposematism* — tähenduslik, mittesöödav, sarnane teistele liikidele); 3) Batesi mimikri (tähenduslik, söödav, sarnane

teistele liikidele); 4) pseudoposemaatiline värvus (*pseudoposematic* — tähenduslik, söödav, erinev teistest liikidest). Erinevalt Poultonist, kes kirjeldas pseudoposemaatilise värvusena peamiselt Batesi mimikrit, paigutab Komarék selle kategooria alla erinevad ebaharilikud tunnused ja ebamäärased sarnasused, nagu näiteks eredad liigispetsiifilised värvilaigud liblikatiibadel, mis ajavad potentsiaalse kiskja segadusse (Komarék 2003: 71). Sääraselt mõistetuna seondub pseudoaposematism eelmises alapeatükis kirjeldatud satüürse mimikriga.

Briti zooloog Malcolm Edmunds teeb oma ülevaates loomade kaitsekohastumustest olulise eristuse kaht tüüpi kohastumuste — primaarsete ja sekundaarsete vahel (Edmunds 1974: 1 jj.). Esimeste alla paigutab Edmunds elusolendite sünnipäraseid kohastumused, nagu näiteks anakoreesi (*anachoresis* — füüsiline varjumine nt. kaevumise teel), erinevad varjestavad kohastumused (varjevärvus, vastuvarjutus, liigendavad mustrid ja varjestav mimees), aposemaatilised kohastumused (sellesse kategooriasse paigutab Edmunds ka Mülleri mimikri) ja Batesi mimikri. Sekundaarsete kaitsekohastumustena kirjeldab Edmunds oma dusi, mille organism kutsub ellu oma käitumuslike otsuste ja tegevuste kaudu. Edmunds jaotab sekundaarsed kaitsekohastumused taandumiseks (*withdrawal* — varjumine urgu, koja või kilbi varju), põgenemiseks (põiklev liikumine, värvilaikude sähvatused), ähvarduskäitumiseks (ähvarduspoosid, silmalaigud ja valepead, mida organism aktiivselt demonstreerib), rünnaku kõrvalejuhtimiseks (vigastuse teesklemine, liblikate silmalaigud ja eralduvad kehaosad), vasturünnakuks ja rühmakäitumiseks (kaitsefunktsiooni täitvad liidud sama ja eri liiki isendite vahel).

Edmundsi liigitus ei aita kuigivõrd kaasa mimikri ja teiste kaitsekohastumuste suhete selgitamisele. Pakutud esimese astme jaotus on oluline, kuna see juhib tähelepanu kaitsekohastumuste käitumuslikule aspektile. Mitmed Edmundsi poolt sekundaarsete kaitsekohastumustena kirjeldatud nähtused vastavad eelmises alapeatükis eristatud käitumuslikule mimikrile. Samas toetavad paljude kaitsekohastumuste puhul organismi kehavormides kinnistunud tunnused (nt. varjevärvus) ja organismi käitumuslikud eelistused (nt. koha valik keskkonnas) üksteist sedavõrd, et kohastumuste jaotust primaarseteks ja sekundaarseteks võib pidada küllaltki meelevaldseks. Edmundsi teise taseme jaotusel näib puuduvat ühtne tüpoloogiline alus — pigem on see tuletatud looduses esinevatest näidetest ja illustreeritud teaduskirjanduses avaldatud praktiliste uurin-gutega (Edmunds 1974: 136–201).

1980. aastate esimesel poolel puhkes ajakirjas *Biological Journal of the Linnean Society* äge mõttevahetus kriteeriumite üle, mille alusel on võimalik eristada mimikrit ja varjestavaid kohastumusi (varjestavad mimeesid, varjevärvused). Diskussiooni ajendiks sai Richard Vane-Wrighti artikkel, milles mimikri kriteeriumitena pakuti vastuvõtjat huvitava signaali jäljendamist mimeedi poolt ja vastuvõtja eksimust mimeedi identiteedi määratlemisel (Vane-Wright 1980). Mõttevahetus, milles teiste seas osalesid J. L. Cloudsley-Thompson (1981) ja Michael H. Robinson (1981) tipnes John A. Endleri artikliga, kus ta

formuleeris küsimused, mis võimaldavad loogiliselt eristada mimikrinähtuste põhikategooriaid ja nendega seonduvaid fenomene, nagu varjevärvid, mimees, Batesi ja Mülleri mimikri, konvergentne evolutsioon jm. (Endler 1981). Endler võttis oma tüpologia aluseks kolm kriteeriumi: 1) kas modelliks on taust või elusolend (eristus lähtub Hugh B. Cotti (1957) ja Richard Vane-Wrighti (1980) kirjutistest); 2) kas vastuvõtja eristab mitmeid eri liike (lähtudes Derbert Wiensi 1978 ja Wolfgang Wickleri 1968 töödest); 3) kas vastuvõtja eristus sõltub taustavärvusest (järgides Robinsoni 1981 artiklit, vt. joonis 11).

	Eksitus ei mõjuta $P$ liigi evolutsiooni või populatsioonidünaamikat	Eksitus mõjutab ühe $P$ liigi evolutsiooni või populatsioonidünaamikat	Eksitus mõjutab mitme $P$ liigi evolutsiooni või populatsioonidünaamikat
Eksitus sõltub $S$ -i ja keskkonna tausta vahelisest suhtest	1. KRÜPSIS	5. POLÜMORFISM	6. KONVERGENTS
Eksitus sõltub sarnasusest kindla objekti või liigiga ja mitte keskkonnaga	2. MASKERAAD	3. BATESIANISM	4. MÜLLERITSISM
		<i>Cotti ja Vane-Wrighti kriteerium</i>	<i>Wickleri ja Wiensi kriteerium</i>

*Robinsoni kriteerium*

**Joonis 11.** Esmase ( $P$ ) ja teisese ( $S$ ) signaali tekitaja vahelise eristusvea tagajärjed (Endler 1981: 27 järgi).

Nendest küsimustest lähtudes eristab Endler kuut kaitsekohastumuste kategooriat:

1. Krüptiline värvumine (*crypsis*), mida Endler defineerib järgnevalt: „Liigi  $S$  värvusmuster on *krüptiline* juhul, kui ta sarnaneb tausta ( $P$ ) juhusliku prooviga, nagu see on tajutud  $R$ -i [vastuvõtja] poolt ajal, vanuses ja mikroelupaigas, kus  $R$   $S$ -i kõige sagedamini otsib” (Endler 1981: 28).<sup>105</sup> Endleri pakutud krüptilise värvumise mõiste katab eelmises alapeatükis esitatud eukrüpsise ja varjumuse kontseptsioone, aga ka varjevärvusi (*camouflage*).

<sup>105</sup> „A colour pattern of  $S$  is cryptic if it resembles a random sample of the background ( $P$ ) perceived by  $R$  at the time and age and in the microhabitat where  $S$  is most often sought after by  $R$ .”

2. Maskeraad (*masquerade*) on detailne sarnasus taimeosadele, kividele, okastele jms. Mõiste sobib Endleri arvates asendama Robinsoni pakutud taimeosa mimikrit (*plant-part mimicry*) (Robinson 1981: 16) ning peaks katma ka eelmises alapeatükis mainitud faneerilist mimeesi (*phaneric mimesis*), mida eraldi kategooriana eristab Georges Pasteur (1982: 183).

3. Batesianism (*batesianism*) hõlmab lisaks Batesi mimikrile ka reproduktiivset ja levikumimikrit ning osa agressiivse mimikri juhtudest. Olulisteks tingimusteks batesianismi eristamiseks on modellile iseloomulikud eemaletõukavad või atraktiivsed omadused, modelli ja mimeedi eristamatuse mittesõltuvus keskkonna taustast ja mimeedi mõju modelli populatsioonidünaamikale või evolutsioonilisele arengule.

4. Müllerism on tavaliselt aposemaatiline sarnasus mitmete eri liikide vahel, mis ei sõltu keskkonna taustast ning mis mõjutab nende liikide populatsioonidünaamikat ja evolutsiooni. Endler liigitab müllerismi alla lisaks Mülleri mimikrile ka Mertensi mimikri.

5. Polümorfismi all mõistetakse sama liigi erinevaid välimusvorme (*morphs*), millest igaüks sarnaneb omal kombel keskkonnataustale. Erinevad välimuse vormid muudavad kiskjatele ühele saagiobjektile kinnistumise (otsingukujundi formeerumise) raskeks ning kiskluse surve jaguneb erinevate morfide vahel vastavalt nende silmatorkavusele ja suhtelisele arvukusele (vt. ka aritmeetiline mimikri ptk.-s 5.1.).

6. Konvergenti all mõistab Endler olukorda, kus sama keskkonna taustal elavate erinevate liikide välimus sarnaneb üksteisele, kuna nad jagavad ühist vastuvõtjat, nt. kiskjat, kes nendega kommunikeerudes ja valikut teostades, mõjutab nende arengut sarnanemise suunas.

Endleri tüpoloogia aluseks on selged loogilised kriteeriumid ning kõiki jaotusi on võimalik täita loodusest pärinevate näidetega. Käesoleva uurimuse autori teada on see üks väheseid õnnestunud katseid kirjeldada suurte kohastumusrühmade, nagu krüptiline värvumine, polümorfism, Batesi mimikri jt., omavahelisi suhteid. Küsitavusi tekitab küll mõnede mõistete, näiteks konvergenti, ebatraditsiooniline määratlemine, mis toob kaasa tavaliselt koos käsitletud Mülleri mimikri ja konvergenti eristamise. Samuti ei suuda Endleri tüpoloogia, sarnaselt paljudele teistele rangetest kriteeriumitest lähtuvatele tüpologiseerimiskatsetele, vältida eluslooduse mitmekesisuse kunstlikku sobitamist tüpoloogia raamidesse. Näiteks jaotab ta agressiivse mimikri kolme erinevasse rühma, eristades krüptilist agressiivset mimikrit, detailset agressiivset mimikrit ja batesiaanlikku agressiivset mimikrit (Endler 1981: 28–29).<sup>106</sup>

---

<sup>106</sup> Võrdluseks olgu siinkohal märgitud, et Poultoni tüpoloogia jaotab kinnistunud ja muutlikud värvuskohastumused tüpoloogia erinevate teise tasandi jaotuste vahel (Poulton 1890: 380) ning järgmises alapeatükis kirjeldatav Zabka ja Tembrocki tüpoloogia ei suuda vältida liigisisese ja liikidevahelise mimikri sarnast jaotamist (Zabka, Tembrocki 1986: 167).

Kõik käesolevas alapeatükis kirjeldatud makrotüpoloogiad lähtuvad eri liigitusalustelt ja on seetõttu omavahel ühildamatud.<sup>107</sup> Erinevate kohastumuste puhul näib seega olevat tegemist komplekssete nähtustega, mille suhteid on võimalik kirjeldada väga mitmesugusel viisil. Aktsepteerides erinevate liigitusaluste (sarnanemine ja tähistamine, primaarsed ja sekundaarsed kohastumused, elusolendi või tausta jäljendamine jms.) võimalikkust, tuleks makrotüpoloogiatelt kohastumustüüpide vastuoludeta liigitamise asemel loota pigem mimikrinähtuste struktuursete omaduste ja seoste väljatoomist. Nii ilmestavad Poultoni ja Endleri tüpoloogiad mimikrinähtuste sõltuvussuhet aposemaatilistest värvustest ning agressiivse ja kaitsefunktsioonilise mimikri erinevust, juhtides seeläbi tähelepanu mimikritunnuste seoste neid kandvate elusolendite ökoloogiliste suhetega. Edmundsi tüpoloogia seevastu rõhutab sünnipäraste ja käitumuslike kaitsekohastumuste erinevust ning pöörab laiemalt tähelepanu fülogeneetiliste ja ontogeneetiliste protsesside suhetele kohastumuste avaldumisel. Eri tüpoloogiad läbib eristus pilkupüüdvate ja raskesti märgatavate signaalide vahel, mis avaldub paljudes biokommunikatsiooninähtustes ja haakub nii saatja ja vastuvõtja vaheliste suhetüüpide kui edastatavate teadete tähendustega.

### 5.3. Mimikri tüpoloogiad

Makrotüpoloogiate kõrval esineb tüpologiseerimiskatseid, mis keskenduvad kitsalt mimikrinähtuste liigitamisele, kusjuures jaotuse aluseks võib olla mõni üksik mimikrit iseloomustav omadus või mitme erineva tunnuse kombinatsioon. Liigitamiseks kasutatud kriteeriumite alusel võib mimikri tüpoloogiad jagada kahte suurde rühma. Klassikalist etoloogilis-ökoloogilist vaadet järgivad tüpoloogiad lähtuvad jäljenduse funktsioonist mimeedile, elusorganismidevahelistest ökoloogilistest suhetest ning jäljendatavate signaalide omadustest. Teine ja nüüdisaegses loodusteaduses sagedasem võimalus on lähtuda mimikrisüsteemi evolutsioonilisest mõjust erinevatele osalejatele ja elusolenditevahelistest “kasukahju” mustritest. Mitmed käsitlused liidavad sellele tüpoloogia teise alusena mimikris osalejate liigilise kuuluvuse.

Funktsionaalse tüpoloogia näiteks võib tuua Derbert Wiensi katse kirjeldada süstemaatiliselt taimede mimikrit. Wiens lähtub küsimusest, milline on mimikri roll mimeedi jaoks, ehk täpsemalt, milliste bioloogiliste funktsioonide täitmisel mimikri taimede kasuks tuleb. Analüüsi lähtekohaks võtab Wiens erinevad taimede ja loomade vaheliste ökoloogiliste suhete tüübid — antagonistlikud suhted, milles nii loomad kui taimed võivad olla sööja või söödava positsioonis,

---

<sup>107</sup> Võrdlevale ülevaatele erinevatest kohastumustest pretendeerivad veel Oren Hassoni signaalide ühendatud tüpoloogia (Hasson 1997) ja Andrew Starretti adaptiivsete sarnasuste liigitus (Starrett 1993). Mõlemad käsitlused lähtuvad ökoloogiliste ja kommunikatiivsete suhete mõjust elusolendite evolutsioonilisele edukusele, mis jääb väljapoole käesoleva uurimuse teemaderingi.

ning mutualistlikud, vastastikku kasulikud suhted (nt. tolmeldamine). Pöörates oma käsitluses tähelepanu ka traditsioonilistele mimikritüüpidele (varjestav mimees, Batesi mimikri) eristab Wiens nelja olulist funktsiooni taimede elus, mida mimikri täita aitab: toitumine, kaitse kiskjate eest, paljunemine õietolmu ülekande näol ja seemnete levitamine (Wiens 1978: 373).

Ka H. Zabka ja Günter Tembrock võtavad mimikri funktsiooni elusolendi jaoks oma tüpologia üheks aluseks, eristades: 1) organismi kaitsefunktsiooni täitvat signaalide jäljendamist (Batesi ja Mülleri mimikri ning varjestav mimees); 2) jäljendamist, mis võimaldab loomadel toituda (agressiivne mimikri ja mimees); 3) paljunemist optimeerivat jäljendamist. Zabka ja Tembrock rõhutavad, et just viimases kategoorias ilmnevad loomade ja taimede vahel kõige suuremad erinevused, kuna probleemid, mida tuleb paljunemisel lahendada liikuvatel ja liikumatutel organismidel, on kardinaalselt erinevad (Zabka, Tembrock 1986: 159). Jäljenduse funktsiooni kõrval kasutavad autorid tüpologia teise alusena jäljendatavate signaalide tüüpi vastuvõtja kognitiivse kategoriseeringu põhjal, eristades relevantset ja mitterelevantset keskkonda jäljendavaid signaale. Neist esimese puhul jäljendab mimeet vastuvõtjale olulisi keskkonnaelemente, nagu saaklooma tunnused, kiskja silmad jms., teisel juhul aga objekte, mis aktiivselt vastuvõtja tähelepanu ei pälvi, nagu keskkonna taust, liikumatus jms.

Paljunemiskaitsefunktsiooni täitva mimikri puhul eristavad Zabka ja Tembrock teise astme tüpologiseerimisalusena kommunikatiivsete ja mittekommunikatiivsete ehk informatiivsete vallandajate (*releasers*) jäljendamist. Kommunikatiivsete vallandajate all mõeldakse signaale, mis on evolutsiooni käigus tekkinud eesmärgiga, et neid kommunikatsioonis kasutatakse, mittekommunikatiivsete vallandajate alla kuuluvad aga passiivsed tunnused, mida vastuvõtja tajub ja mis võimaldavad tal käitumusliku otsuse tegemist (Zabka, Tembrock 1986: 167).<sup>108</sup> Zabka ja Tembrocki artikkel lähtub Günter Tembrocki biokommunikatsioonialastest töödest ja on sellisena originaalne ning biosemiootilise uurimistöö jaoks oluline käsitlus. Tähelepanu pööratakse eesmärkidele (*aims*), mis mimeedil jäljendades on, aga ka jäljendatava signaali paiknemisele vastuvõtja tajuilmas. Samas ei saa Zabka ja Tembrocki käsitlust pidada süsteemseks mimikritüpoloogiaks, kuna see haarab endasse mitmeid põhialustega seostamata lisajaotusi (nt. eristatakse reproduktiivse mimikri puhul Vane-Wrighti tüpoloogiast lähtuvalt liigisisest ja liikidevahelist mimikrit).

Osalejate kuuluvust ja kasu-kahju mustreid arvestavatest lähenemistest on üks tuntumaid ja põhjalikumaid Richard I. Vane-Wrighti 1976. aasta artiklis „*A unified classification of mimetic resemblances*” sisalduv mimikritüpologia (Vane-Wright 1976). Vane-Wright lähtub Wickleri kolmeosalisest mimikrimu-

---

<sup>108</sup> Kommunikatiivsete ja mittekommunikatiivsete vallandajate eristus vastab põhimõtteliselt käesolevas uurimuses kasutatud kommunikatiivsete ja informatsiooniliste protsesside või signaalide ja tunnuste vahelisele eristusele (ptk. 3.2., 3.4.).

delist ning võtab oma tüpologia esmaseks aluseks selles osalevate liikide mõju üksteisele. Mimeet, modell ja vastuvõtja moodustavad tema käsitluses mimikri-struktuuri staatilise aluse. Muutuvateks suurusteks on mimikrisüsteemi puhul: 1) modelli mõju vastuvõtjale (positiivne või negatiivne); 2) mimeedi mõju vastuvõtjale (positiivne või negatiivne); 3) mimeedi vastuvõtja kaudu avalduv mõju modellile (positiivne või negatiivne). Need kolm muutujat võimaldavad Vane-Wrightil eristada kaheksat erinevat mimikrikategooriat, mille nimetamiseks kasutab ta järgnevat nomenklatuuri: 1) sünergiline (mimeedi ja modelli suhe on positiivne); 2) anteriline (mimeedi ja modelli suhe on negatiivne); 3) hoiatav (nii modelli kui mimeedi mõju vastuvõtjale on negatiivne); 4) agressiivne (mimeedi mõju vastuvõtjale on negatiivne); 5) kaitsev (modelli mõju vastuvõtjale on positiivne). Selle jaotuse põhjal kõneleb Vane-Wright näiteks anterilisest kaitsvast mimikrist, liigitades selle alla tavaliselt Batesi mimikrina kirjeldatud sarnasused, ja sünergilisest agressiivsest mimikrist, liigitades selle alla merikuradi *Lophius piscatorius* jt. „õngitsejad”, kes kasutavad saagiks olevate kalade peibutamiseks ussilaadset uimejätket. Viimane näide kuulub sünergilise mimikri hulka seetõttu, et mimeedi saagipüüdmisskohastumus osutub kasulikuks ka modellile, vähendades jäljendatavate ussikeste looduslikke vaenlasi.

Mimeedi, modelli ja vastuvõtja suhetest moodustunud kompleksse jaotuse kõrval kasutab Vane-Wright tüpologia teise alusena mimikris osalejate liigilist kompositsiooni. Selle alusel on võimalik eristada eriliigilist (*disjunct*) mimikrit (kõik kolm osalist kuuluvad erinevatesse liikidesse), samaliigilist (*conjunct*) mimikrit ehk liigisisest mimikrit ja kolme kaheliigilist (*bipolar*) mimikritüüpi. Kaheliigiliste mimikritüüpide puhul võivad samast liigist pärineda modell ja mimeet  $S_1+S_2$ , mimeet ja vastuvõtja  $S_2+R$  või modell ja vastuvõtja  $S_1+R$ . Vane-Wright kombineerib tüpologia kaks alust omavahel ja esitab tulemusena ülevaatliku tabeli, milles on numbriga ja tähekombinatsioonidena esitatud 40 võimalikku mimikrikategooriat. Näiteks kuulub olukord, kus kägude poolt väikelindude pessa munetud munad sarnanevad peremeesliigi kurnaga, Vane-Wrighti nomenklatuuri järgi kategooriasse *VII B*, mis tähistab anterilist agressiivset  $S_1+R$ -tüüpi kaheliigilist mimikrit.

Ehkki Vane-Wrighti tüpologia on väga põhjalik ja ülevaatlik ning ka üsna tuntud, pole seda siiski eriti palju kasutatud. Ilmselt on praktilistes mimikri-uuringutes keerulise mõistesüsteemi rakendamise asemel lihtsam kasutada traditsioonilisi ja tuttavamaid kategooriaid, nagu nt. Mertensi või Peckhami mimikri. Samuti on Vane-Wrighti tüpologia saanud oma detailsuse tõttu kolleegide kriitika osaliseks, kui loodusele loogilisi jaotusi liigselt pealesuruv. Tüpoloogiat analüüsides võib leida ka sisulisi küsitavusi, mis raskendavad selle kasutamist. Zabka ja Tembrock heidavad Vane-Wrightile ette lähtumist liigi mõistest, väites, et see piirab tüpologia kasutamist üksikisenditega ega võimalda kirjeldada sääraseid mimikrisüsteeme, kus mõni mimikri osalistest pole teraviklik elusolend. Zabka ja Tembrock toovad näiteks mimikrisüsteemi, kus rai-

pelill jälgendab lagunevat loomset kudet, meelitades nii ligi kahetiivalisi, kes lilleõiele munedes taime paljundavad (Zabka, Tembrock 1986: 172). Käesoleva uurimuse seisukohalt võib lisada, et mimikritüpoloogiad, mis näevad mimeete ja modelle konkreetsete liikidena, ei võimalda kirjeldada ka abstraktset mimikrit, kus mimeet kannab kas mõnele laiemale loomarühmale üldist tunnust, nagu liblikate silmalaigud, või sootuks abstraktseid värvilaike, mida pole võimalik seostada ühegi konkreetse elusolendi kui modelli tunnustega.

Wickleri süsteemset mimikrikäsitlust ja Vane-Wrighti tüpoloogiad püüab omal viisil edasi arendada ja enam praktiliste uuringutega seostada prantsuse zooloog Georges Pasteur. Tüpoloogia esimeseks aluseks võtab ta küsimuse, kas modell läheb vastuvõtjale (Pasteuri kasutab mõistet petetu *dupe*) korda või mitte, mis põhimõtteliselt vastab Zabka ja Tembrocki eristusele relevantse ja mitte-relevantse keskkonna jälgendamise vahel (Pasteur 1982: 182–184). Varjevärvuse ja mimeesi puhul ei pea vastuvõtja modelli oluliseks ja seetõttu vaatleb Pasteur neid kohastumusi teistest mimikrinähtustest eraldi. Juhul kui modell läheb vastuvõtjale korda, võib ta olla vastuvõtjale kas meelepärane või eemaletõukav. See eristus vastandab väikeste eranditega kaitsefunktsioonilist mimikrit (modell on vastuvõtjale eemaletõukav) agressiivsele ning reproduktiivsele mimikrile (modell on vastuvõtjale meelepärane).

Tüpoloogia teiseks aluseks võtab Pasteur Vane-Wrighti mimikriosaliste liigilisest kompositsioonist lähtuva eristuse samaliigiliste, eriliigiliste ja kaheliigiliste mimikrisüsteemide vahel. Kirjelduse kolmanda alusena kasutab ta jäljenduse funktsiooni vastavalt mimeedi ja modelli vahelistele ökoloogilistele suhetele ja eristab seitse kategooriat (agressiivne, agressiivne/reproduktiivne, reproduktiivne, reproduktiivne/mutualistlik, mutualistlik, kommensalistlik ja kaitsefunktsiooniline). Erinevate liigitusaluste kombineerimine lubab Pasteuril moodustada küllaltki keerulise tüpoloogia. Samas ei püüa Pasteur sarnaselt Vane-Wrightile kaardistada kõiki tekkivaid variatsioone, vaid lähtub osalt klassikalistest, osalt enda konstrueeritud mimikritüüpidest, mida nimetab esmakirjeldaja või viidatud kirjandusallika järgi (nt. Batesi, Broweri, Dodsoni, Vavilovi mimikri), ning kasutab eespool loetletud kriteeriume nende tüüpide kirjeldamiseks ja rühmitamiseks. Lisaks varjevärvustele ja mimeesidele eristab Pasteur 18 mimikritüüpi ning illustreerib neid kõiki teaduskirjandusest pärinevate näidetega.

Vaadeldes võrdlevalt erinevaid tüpologiseerimiskatseid, võib välja tuua neli põhikriteeriumit või küsimust, mida mimikritüpoloogiates kombineeritakse: 1) millist tüüpi on jälgendatav signaal või tunnus (kas vastuvõtjale oluline või ebaoluline, kas kommunikatiivne või informatsiooniline, kas taust, hoiatusmärk või liigile iseloomulik tunnus); 2) milline on mimikri funktsioon mimeedi jaoks (kas mimikri aitab mimeedil end kaitsta, saaki püüda või paljuneda, kuid siia kuulub ka kommensalistliku, mutualistliku jm. ökoloogiliste suhtetüüpide eristamine); 3) milline on mimikri mõju osalistele (mimikrisuhte kasu-kahju osalistele, mida väljendatakse tihti Wickleri töödest tuletatud valemitega); 4) kes

osalevad mimikrisüsteemis (liigisisene ja liikidevaheline mimikri ning mitmed võimalused eri liikide esindajate kombineerumiseks mimikrisüsteemis).

Ehkki erinevad klassifitseerimiskatsed annavad hea ülevaate mimikritüüpidest ning võimaldavad hinnata nende omadusi ja omavahelisi suhteid, ilmnevad enamiku vaadeldud tüpoloogiate rakendamisel probleemid. Need võivad avalduda näiteks tüpoloogiasisese korratusena, mis sunnivad sama mimikrinähtust jagama mitme tüübi vahel või rakendama sama alajaotust mitme põhikategooria raames, aga ka konkreetsete mimikrijuhtude näol, mis ei allu tüpologiseerimisele. Samuti esinevad paljude liikide juures erinevad mimikrinähtused ja kaitsekohastumused kombineeritult. Juba 1890. aastal kirjeldas Edward Poulton põhjalikult suur-harksaba *Cerura vinula* röövikut, kes kasutab kombineeritult varjevärvust ja hoiatusmärke koos ähvarduspoosiga (Poulton 1890: 269–278). Ka on teada palju mimikrikomplekse, milles osaleb rohkem kui kolm osalist, kelle rollid ja funktsioonid võivad väga mitmeti kombineeruda.

Sobivaks näiteks on siin parasiitsed kägusirelased *Volucella* ja kägukimalased *Psithyrus*, kes sarnanevad välimuse poolest kimalastele (Plowright, Owen 1980). Mõlemat parasiitliiki võib kohata kimalasepesade läheduses, kus kasvavad üles nende vastsed. Vane-Wrighti ja Pasteuri tüpoloogia järgi kuuluks näiteks kägukimalane mimikri erinevatesse kategooriatesse sõltuvalt sellest, kas teda jälgib parasjagu kimalane (Vane-Wrighti klassifikatsioonis *VII B*, Pasteuri järgi Kirby mimikri) või putuktoiduline väikelind (Vane-Wrighti klassifikatsioonis *VI A*, Pasteuri järgi Batesi mimikri). Samuti kuulub kulli meenutav kägu väikelinnu jaoks teise mimikrikategooriasse kui sellesama käo poolt hetk hiljem väikelinnu pessa munetud munad.

Need näited pole mõeldud kriitikana tüpoloogiate autorite aadressil, vaid pigem tõdemusena, et mimikri puhul on looduses tegemist väga kompleksse ja variatsioonirikka nähtusega, mida ehk ei olegi võimalik rangetel alustel täielikult liigitada. Mimikrit on võimalik kirjeldada ja tüpologiseerida erinevate lähtekohtade alusel, mida tuleks pidada omavahel täiendussuhtes olevateks. Eri tüpoloogiad jaotavad mimikrinähtusi erinevalt, tuues esile teatud iseloomulikke aspekte, ning võimaldavad igaüks omal kombel mimikri fenomeni paremini mõista. Seega ei ole käesoleva uurimuse ülesandeks mitte korrektseima tüpoloogia väljaselgitamine, eriti seetõttu, et ajalooliselt kujunenud mimikritüübid on kasutusel niikuinii, vaid pigem vaatenurga ja liigituse leidmine, mis võimaldaks kirjeldada mimikrinähtuste huvitavaid aspekte semiootika vaatenurgast.

Mimikri puhul on tegemist nähtusega, mis omandab konkreetseid jooned kommunikatsioonilise olukorra käigus ja selle jaoks. Seetõttu ei tuleks elusolendeid liitvat mimikrisüsteemi vaadelda niivõrd füüsilistest vormidest, ökoloogilistest suhetest ja evolutsioonilisest kujunemisloost lähtuvalt, vaid vastupidi, võtta mimikri kirjeldamise aluseks semioosilis-kommunikatsiooniline olukord ja vaadelda suhte muid aspekte sellest lähtuvalt. Kommunikatsioonilise vaate olulisusele on viidanud oma mimikrikäsitluses nii Vane-Wright, kes kirjeldab vastuvõtja erinevat kognitiivset aktiivsust mimikri ja mimeesi puhul

(Vane-Wright 1980: 2), kui ka Zabka ja Tembrock, kes rõhutavad vajadust arvestada jäljendatavate signaalide omadusi (Zabka, Tembrock 1986: 162–163). Säärase vaatenurga edasiarendamine ei lahenda küll kõiki probleeme mimikri tüpologiseerimisel, kuid pakub olemasolevate katsetega võrreldes värskema ja teistsuguseid aspekte esiletõstva lähenemise.

## 6. MIMIKRI SEMIOOTILISED ASPEKTID

Semiootika kui märgisüsteeme ja -protsesse kirjeldava teaduse rakendusväli on väga avar ja selle uurimisobjektide hulka kuuluvad mitmesugused nähtused nii inimkultuuris kui looduses. Mis tahes vaatlusaluse objekti semiootiline analüüs peaks seisnema tähelepanu pööramises selle märgilistele ja kommunikatiivsetele omadustele ning sellega seonduvale märgikäitumisele ehk semioosile. Sügavamal tasandil võimaldab semiootiline lähenemine aga kirjeldatava objekti defineerimist ja liigendamist tema iseloomulikest märgilistest omadustest lähtuvalt.

Mimikri vaatlemine semiootilise nähtusena võiks seega üldisel tasandil kaasa tuua tähelepanu keskendumise mimikri märgilistele ja kommunikatiivsetele aspektidele, st. neile eeldustele ja omadustele, mis muudavad mimikri sarnaseks teiste kommunikatsiooninähtustega või eristavad seda neist. Nendele küsimustele on tähelepanu pööratud sinse uurimuse erinevates peatükkides, näiteks analüüsides liikidevahelise kommunikatsiooni omadusi või keskendudes pettusliku kommunikatsiooni eripäradele. Käesolevas peatükis käsitletakse mimikri semiootilisi aspekte kitsamas tähenduses. Esimeses alapeatükis kirjeldatakse mimikris osalejate, eelkõige vastuvõtja märgikäitumist ja eristatakse ning sõnastatakse selle iseärasuste põhjal kolme mimikrinähtuste tüübi semiootilised määratlused. Selgub, et loodusteaduslikus kirjanduses palju arutletud erinevus varjestava mimeesi ja mimikri vahel on eelkõige semiootiline erinevus, mis tuleneb eri tüüpi märgiprotsesside osalusest mimikrinähtustes. Lisaks varjestavale mimeesile ja mimikrile kirjeldatakse käesolevas uurimuses märgiprotsesside iseärasuste põhjal mimikri originaalse põhitüübina abstraktset mimikrit. Teises alapeatükis koostatakse mimikrinähtuste semiootilistest aspektidest lähtuv mimikrinähtuste tüpologia ning vaadeldakse selle toimimist konkreetsete eluslooduses esinevate mimikrisüsteemide juures. Kolmas alapeatükk keskendub uurija positsiooni analüüsimisele mimikrinähtuste kirjeldamisel. Loodusteaduslikes mimikrikäsitlustes pööratakse uurijale küllaltki harva tähelepanu, semiootilise analüüsi jaoks on uurija positsiooni kaasamine mimeedist, modellist ja vastuvõtjast koosneva mimikrisüsteemi kirjeldusse aga oluline ja enesestmõistetav.

### 6.1. Mimikri semiootiline kirjeldamine

Traditsioonilised loodusteaduslikud käsitlused tavatsevad mimikri kirjeldamisel lähtuda evolutsioonilisest valikust, ökoloogilistest suhetest, liigi mõistest või mõnest muust bioloogiateaduse suurest narratiivist, nähes mimikris nende nähtuste või protsesside üht tagajärge. Mimikri käsitlemine semiootika ja kommunikatsiooniteooria vaatenurgast võiks aga kaasa tuua lähenemise, mis arvestaks eelkõige mimikri kui kommunikatsiooniprotsessi semiootilisi iseärasusi. Lisaks

võivad sellega seonduda, seda mõjutada või sellest tuleneda mitmesugused füsioloogilised, ökoloogilised ja evolutsioonilised iseärasused ja kohastumused. Eeldusel, et mimikri puhul on implitsiitselt tegemist märgilise nähtusega, peaks semiootiline lähenemine suutma vähemalt osaliselt lahendada välistest vaatepunktidest tulenevaid probleeme või vähemasti pakkuma elujõulise alternatiivi, mis võimaldaks nende probleemide täpsemat sõnastamist.

Eelmises peatükis ilmnud probleemid liigi mõistest lähtuvate mimikri tüpoloogiate juures olukordades, kus mimeet osales ühtaegu mitmes mimikrisüsteemis või kombineeris erinevaid mimikritüüpe sama kommunikatsioonipartneriga lävides. Heaks näiteks sellisest erinevate mimikritüüpide läbipõimumisest on euroopa merikurat *Lophius piscatorius*, kes kombineerib saagi püüdmisel varjestavat mimeesi (värvusmuster ja mitmesugused nahajätked) agressiivse mimikriga (merikurat viibutab esimest uimekiirt usjate liigutustega enda ees, peibutades nii väiksemaid kalu endale lähenema). Kirjeldades mimikrit konkreetsetest liikidest või isenditest koosneva süsteemina, nõuaks see näide kahe modelli ja neile vastavate eritüübiliste jäljendusüsteemide kaasamist mimikrimudelisse. Juhul kui pidada mimikrit aga nähtuseks, mille piiritlevad kommunikatsioonilise olukorra omadused, pole samade organismide osalemine erinevates mimikrinähtustes kas samaaegselt või järjestikku takistatud.

Selline lähenemine võimaldab hõlpsamini arvestada ka tõsiasja, et mimeedi jäljendavad tunnused pole väga paljudel liikidel avaldunud kogu elu vältel, vaid ainult teatud eluetapil, mil kommunikatsioon vastuvõtjaga võimalikuks või vajalikuks osutub. Näiteks toimib kärbesõie *Ophrys insectifera*, nagu ka teiste orhideede mimikri vaid taime õitsemisperioodil, kui reaalne kokkupuude vastuvõtjateks olevate putukatega võimalikuks osutub. Orhideede puhul on tegemist väga ilmeka mimikrinäitega, kuid kõnelda kärbesõiest kui mimeedist, mainimata tema õitsemise aega ning jäljenduse lokaliseerumist üksikute õite nähtavasse pealispinda ja lõhnaainetesse, oleks sobimatult üldistav ja ebatäpne. Mimikrisarnasuste kujunemisele ja muutumisele elusolendi ontogeneesis pööratakse tänapäevases teaduskirjanduses ebaproportsionaalselt vähe tähelepanu ning semiootiline lähenemine võiks pakkuda selles küsimuses avarama perspektiivi.

Samuti võimaldab mimikri mõistmine kommunikatsioonilise olukorrana vältida nähtuse määratlemist ajalistest ja ruumilistest kriteeriumitest lähtuvalt, mis on mimikri kirjeldamisel saanud üheks probleemide allikaks. Näiteks pidas Hugh B. Cott mimikri määratlemise üheks kriteeriumiks mimeedi ja modelli paiknemist samal territooriumil (Cott 1957: 399). Kuid hiljem on leitud ka mimikrisüsteeme, mille puhul see nõue ei ole täidetud. Semiootilise vaate jaoks on liikide areaalide kattumisest olulisem seik, et vastuvõtja puutuks kokku nii modelli kui mimeediga ning et kommunikatsioon modelli ja vastuvõtja ning mimeedi ja vastuvõtja vahel toimuks ajalistes ja ruumilistes piirides, mis võimaldavad vastuvõtjal eksida. Nagu kirjutab Wolfgang Wickler, võiks mimikri hüpoteetiliselt aset leida ka olukorras, kus modell elab Aafrikas ja mimeet

Euroopas, tingimusel, et vastuvõtjaks on rändlind, kes puutub kokku mõlema liigiga (Wickler 1968: 46).

Vastuvõtja käsitlemine mimeeti ja modelli ühendava osalisena lubab mimikrinähtustena vaatluse alla võtta ka mitmeid pentsikuid sarnasusi looduses, mis on loodusteadlastes läbi mimikriuringute ajaloo vastakaid arvamusi tekitanud. Üheks selliseks näiteks on Aasias elav laterntirt *Fulgora*, kelle keha esiosa meenutab välimuselt noort kaimanit (Cloudsley-Thompson 1981: 12). Erineva suuruse tõttu on putuka ja krokodillilise vahelist sarnasust raske mimikriks pidada, kui lähtuda üksnes teaduslikult kirjeldatavatest füüsilistest omadustest ja nende vahelisest vastavusest. Arvestades aga, et mimeeti ja modelli ühendav seos paikneb vastuvõtja meeltes ja mälus, on lihtne näha, et pisikiskjate ja väikelindude jaoks tugevat põgenemisreaktsiooni esile kutsuva tunnustekompleksi ootamatu ilmumine võib pakkuda putukale kaitset tema väiksusest hoolimata. Samuti hõlbustab semiootiline lähenemine sääraсте nähtuste käsitlemist mimikrina, mis ei tundu olevat petlikud sarnasused inimvaatlejale, kuid mis võivad seda ometigi olla teiste elusolendite jaoks. Inimvaatleja ja mimikrisüsteemi vastuvõtja positsioonide sarnasusi ja erinevusi käsitletakse pikemalt peatükis 6.3.

Teoreetilisel tasandil aga võiks mimikri semiootilis-kommunikatsiooniline kirjeldus seostada mimikrinähtusi semiootika teooria põhimõistetega, pakkuda mimikri semiootilise definitsiooni ning tüpologiseerimise lähtekohad. Käesoleva uurimuse autor on seisukohal, et mimikri semiootilisel defineerimisel oleks kõige otstarbekam lähtuda vastuvõtja positsioonist. Vastuvõtja või adressaadi positsiooni rõhutamine kommunikatsiooni- ja märgiprotsessides on tänapäevases semiootikas küllaltki levinud tendents. Ehkki vastavalt eespool kirjeldatud süsteemsele käsitlusele on mimikri mimeedist, modellist ja vastuvõtjast ning nendevahelistest suhetest moodustuv tervik, on ainult vastuvõtja käsitletav interpreteerijana, kelle eristusvõimest sõltub petliku jäljenduse toimimine või ebaõnnestumine. Mimeedi käitumuslik ja semiootiline aktiivsus on paljudes mimikriolukordades märkimisväärselt kõrge, kuid võib samas teistel mimikrijuhtudel täielikult puududa. Nagu näidati mimikri omadusi ja definitsioone kirjeldavas peatükis 4.1., ei pruugi aktiivsus olla mimeeti määratlevaks tunnuseks. Ka modellil on paljudes biokommunikatsiooni olukordades aktiivne roll, kuid samas võib modelliks olla ka elutu maailma objekt või abstraktne tunnus. Seetõttu on võimalik klassikalise märgikontseptsiooniga seonduvat mimikri definitsiooni konstrueerida ainult vastuvõtja positsioonist lähtuvalt.

Mimikrit defineerides oleks otstarbekas aluseks võtta Charles S. Peirce'i märgikontseptsioon, kuna erinevalt näiteks Ferdinand de Saussure'i märgikäsitlusest keskendub see üksikute märgitriaadide kirjeldamisele ning võimaldab seostada mimeetilisi tunnuseid kandvaid elusolendeid nende märgilise tähendusega. Wolfgang Wickleri mimikrisüsteemi ja Peirce'i märgitriaadi vahel esineb ka märgatav vormiline sarnasus, mis hõlbustab nende vahel ühisosa leidmist. Charles S. Peirce defineerib märki kui „kolmiksuhet märgi, tähistatava asja ja

meeles tekkiva tunnetuse vahel” (CP 1.372).<sup>109</sup> Märgi osapoolte vahelisi suhteid määratleb Peirce järgnevalt: „Märk või *representamen* on esimene, mis paikneb unikaalses kolmikusuhtes teisega, mida nimetatakse tema *objektiks*, selliselt, et ta on võimeline määratlema kolmandat, mida nimetatakse tema *interpretandiks*” (CP 2.274).<sup>110</sup> Märgi objektiks võib Peirce’i arusaamist mööda olla idee või muu kujutluslik suurus, aga ka füüsilise maailma objekt, interpretandiks on aga märgi objektile vastav tunnetus või teadmine: „Märk on representamen selle kohta, millest interpretant on tunnetus meeles” (CP 2.242).<sup>111</sup>

Thomas A. Sebeok on Peirce’ile viidates kirjeldanud mimeedi ja modelli suhet bioloogilise mimikri puhul kui näidet ikoonilisuse esinemisest looduses (Sebeok 1989: 115–117).<sup>112</sup> Et Peirce pakub mitmeid eri lähtekohtadel põhinevaid võimalusi ikoonilisuse ja ikooniliste märkide määratlemiseks, võib tõepoolest leida ka sääraseid definitsioone, mis lubavad mimikri kirjeldamist mimeedi ja modelli vahelise ikoonilise märgisuhtena. Paradoksaasel kombel ei pea Peirce ikooniliste märkide puhul märgi suhet tema objektiga esmatahtsaks: „Ikoon on märk, mis täidab representameni funktsiooni temas sisalduvate omaduste loomu tõttu, mida ta kannaks ka siis, kui ta objekti poleks olemas” (CP 5.73).<sup>113</sup> Sellest võib teha järelduse, et mimeet ja modell võivad viidata üksteisele märkidena ainult nende omaduste tõttu. Säärane lähenemine saab tuge ka Peirce’i panemiootilisest vaatest, mis ei eelda tingimata elusolendist interpreteerija osalust märgiprotsessi defineerimise alusena.

Võttes kirjelduse aluseks seisukoha, et mimikrisüsteem on määratletav semiootilise süsteemina eelkõige vastuvõtja kui interpreteerija positsioonilt, osutub mimikri kirjeldatavaks kahe potentsiaalse märgitriaadi — modelli ja vastuvõtja ning mimeedi ja vastuvõtja vahelise suhte — kombineerumisena, millest kumbki sisaldab eraldi märki objekti, representamenit ja interpretanti. Kirjeldades koos Wickleri mimikrisüsteemi ja Peirce’i märgikontseptsiooni, saaksime järgneva vastavuse: 1) märgiks ehk representameniks on see, millisenä tundub interpreteerijale elusolendi saadetud teade või keskkonnatunnetus; 2) märki objektiks on elusolend, keskkonnaelement või neile vastav tähenduslik suurus (nii

---

<sup>109</sup> „[...] *triple connection of sign, thing signified, cognition produced in the mind.*”

<sup>110</sup> „*A Sign, or Representamen, is a First which stands in such a genuine triadic relation to a Second, called its Object, as to be capable of determining a Third, called its Interpretant*”

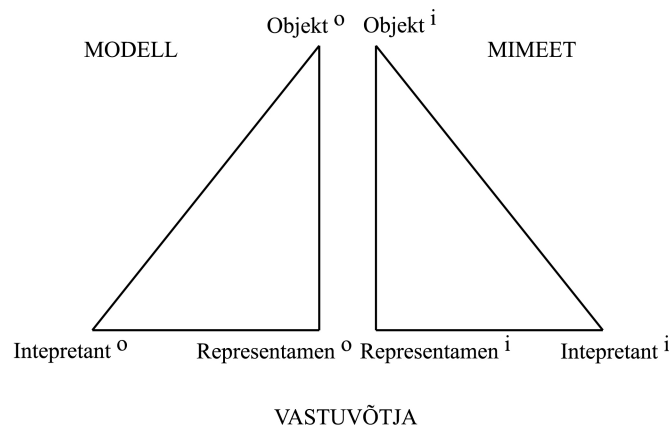
<sup>111</sup> „*A Sign is a representamen of which some interpretant is a cognition of a mind*”

<sup>112</sup> Sebeok ei täpsusta, kelle jaoks on seda tüüpi sarnasus ikooniliseks märgiks. Ta viitab tsitaadile, kus Peirce kirjeldab ikoonilisuse mõiste seost keskaegses filosoofias levinud mõistusest sõltuvate suhete *relatio rationis* kontseptsiooniga, kuid ta ei selgita oma viidet põhjalikumalt. Ka Peirce’i originaaltekstist ei selgu täpselt, kuidas mimikri selles kontekstis ikoonilisusega seonduma peaks.

<sup>113</sup> „*An icon is a representamen which fulfills the function of a representamen by virtue of a character which it possesses in itself, and would possess just the same though its object did not exist.*”

mimeedi kui modelli puhul); 3) interpretandiks võib pidada märgi objektiks oleva elusolendi või keskkonnaelemendi kasutatavust, funktsionaalsust või olulisust vastuvõtja (interpreteerija) jaoks („*in some respect or capacity*” CP 2.228, „*Interpretant of the sign [is] its „significance”*” CP 8.179).<sup>114</sup>

Seega on mimikri puhul tegemist märgistruktuuriga, milles kahe elusolendi poolt saadetud teated (või elusolendi teated ja keskkonna tunnused) on interpreteerija jaoks raskesti eristatavad.<sup>115</sup> Ettearvamatu interpretatsiooniolukord ei võimalda üheselt määratleda, kas konkreetses mimikriolukorras osaleb üks või enam märgistruktuure. Mimikrit oleks õigem kirjeldada hajusa liitmärgina, mida vastavalt ptk.-s 2.4. toodud selgitustele võiks nimetada ambivalentseks märgiks (vt. joonis 12).



**Joonis 12.** Mimikri kui märgistruktuur. Mimeedi (i), modelli (o) ja vastuvõtja seosed on väljendatavad kahe objektist, representamenist ja interpretandist koosneva märgitriaadina.

<sup>114</sup> Edaspidi seostatakse käesolevas uurimuses interpretandiga kasutatavuse mõistet. Selle all peetakse silmas võimalikku kasutusviisi, nagu näiteks söömine, levimine või paljunemine (millegi abil) vastavalt Charles Morrise käsitlusele, milles on interpretandina kirjeldatud interpreteerija kalduvust toimida (objekti suhtes) teatud viisil („*disposition to react in a certain kind of way*” Morris 1985: 179). Teatud kasutusviis on ilmselt täpsem vaste interpretandi mõistele, mida elusloodusest leida võib.

<sup>115</sup> Kalevi Kull kirjeldab mimikrit kui liikide vahel tekkivat viga äratundmisprotsessides. Esitades näitena sirelaste ja herilaste vahelise mimikrisüsteemi, loeb Kull mimeeti ja modelli sama märgi alla kuuluvaks. „*The organism for whom a certain wasp functions as a sign cannot differentiate between the wasp and its mimic fly. The fly presents the same sign as the wasp, because their patterns are indistinguishable to the interpreter*” (Kull 1991: 228).

Sarnaseid teateid saatvate elusolenditega (või elusolendi ja sarnaste tunnustega keskkonnaga) seonduvad potentsiaalsed interpretandid (millisel viisil saab teate saatjat või tunnuse kandjat kasutada) on interpreteerija jaoks aga kardinaalselt erinevad. Juhul kui kommunikatsiooniakti käigus osutub tajutud teatele (representamen) vastav elusolend või keskkonnaelement (objekt) kasutatavaks eeldatud viisil (interpretant), on vastuvõtja petlikult sarnast teadet õigesti interpreteerinud. Kui aga osutub, et objekt pole eeldatud viisil kasutatav, on vastuvõtja eksinud. Et mimikrinähtused avalduvad elu jooksul omandatud kogemuste või instinktiivse sünnipärase käitumise pinnalt, tuleks kahest märgistruktuurist moodustavat ambivalentset märki pidada vastuvõtja jaoks potentsiaalselt olemasolevaks. Saatja ja vastuvõtja kokkupuutel aktualiseerub üks kahest märgiseost.

Semiootikast lähtudes on seega klassikalise Batesi tüüpi mimikri tuumaks **kahe elusolendi olemasolu (objekt), kes on vastuvõtja (interpreteerija) jaoks erinevalt kasutatavad (interpretant), kuid kes teadete või tunnuste (representamen) sarnasuse tõttu on vastuvõtjale vähemalt osaliselt eristamatud.** Ühele märgirühmale vastavaid organisme või keskkonnaelemente nimetakse modellideks ja teisele vastavaid mimeetideks, kusjuures vastuvõtja võimetus märgirühmi eristada mõjutab kommunikatiivse või füüsilise tagasiside kaudu ühele või mõlemale märgirühmale vastavate elusolendite või keskkonnaelementide omadusi.

Mimikri määratlemine mimeedi, modelli ja vastuvõtja mõistete kaudu on ühildatav loodusteaduslike mimikridefinitsioonidega ning Peirce'i terminoloogia abil märgi definitsiooni kui ühe semiootika põhikontseptsiooniga. Loodusteadusliku lähenemise jaoks oluline evolutsiooni temaatika seonduv vastuvõtja interpretatsioonivõimega — vastuvõtja interpretatsioon mõjutab erinevat tüüpi tagasisidemehhanismide kaudu mimeetide ja modellide omadusi. Erinevusena tuleb aga märkida, et kui loodusteadustes peetakse mimeetide ja modellide all tavaliselt silmas konkreetseid bioloogilisi isendeid või liike, millesse need kuuluvad, siis märgi objekt tähendab semiootika vaatepunktist vastuvõtja jaoks antud märgi suhtes relevantset ühikut.

Charles S. Peirce teeb oma hilisemas märgiteoorias olulise eristuse vahetu (*immediate*) ja vahendatud või dünaamilise (*mediated, dynamical*) objekti vahel. Neist esimene tähistab objekti märgistruktuuri raames, nii nagu märk seda määratleb. Vahendatud või dünaamiline objekt on aga füüsilise maailma entiteet, väljaspool märki asuv objekt, mis „*mingil viisil on suuteline määratlema oma representatsiooni märgis*” (CP 2.536).<sup>116</sup> Lähtudes Peirce'i semiootikast võib bioloogilise mimikri puhul teha eristuse, et elusolend või keskkonnaelement, mille suhtes vastuvõtja toimib, on dünaamiline objekt. Elusolend või keskkonnaelement, nii nagu see avaldub vastuvõtja omailmas, moodustab aga vahetu

---

<sup>116</sup> „[...] by some means contrives to determine the Sign to its Representation.”

objekti. Vahetuks objektiks võib sõltuvalt konkreetsest märgisuhtest olla ka elusolendiga seonduv abstraktne või tähenduslik suurus. Et vahetu objekt märke- ja dünaamiline objekt kui füüsiline entiteet on mimikri puhul omavahel keerulises täiendsuhtes, pole nende terminoloogiline eristamine mitte alati võimalik.

Ülalesitatud mimikri semiootiline määratlus vastab teatavale ideaaljuhule, mille puhul mimeedi ja modelli vahel pole kvalitatiivset erinevust. See tähendab, et mimeet ja modell ei eristu vastuvõtja jaoks viisil, mis võimaldaks määrata nendevahelise suhte suunda. Säärane olukord kehtib näiteks troopiliste liblikaliikide vahel aset leidva Batesi mimikri puhul, kui mimeediks ja modeliks on ühesuurused ja teineteisele sarnanevad putukad. Vastuvõtjale esitatakse vaheldumisi sarnaseid teateid, millest mõnede saatjaid saab ta kasutada ja teisi mitte, kusjuures vastuvõtja peab neid vaagima ja eristama, lähtudes oma varasemast kogemusest. Vastuvõtjaks olev väikelind on kindlasti tervem ja elurõõmsam, kui identifitseerib õigesti putukaid, kes talle süüa kõlbavad, kuid see ei anna veel alust mimeedi ja modelli vahelise suhte suuna määramiseks. Kasutatavus, ebageeldivus, söödavus ja ohtlikkus on kõik ühtviisi objektidega seonduvad, kuigi erimärgilised kasutuskategooriad (interpretandid). Nii apetiitsetele kui ohtlikele organismidele vastavad tunnustekogumid on vastuvõtja omailmas olulisel kohal ning pole alust eeldada, et varasem meeldiv kogemus iseenesest muudaks sellega seonduva tunnustekogumi vastuvõtja jaoks olulisemaks kui ebageeldiv kogemus tollega seonduva tunnustekogumi.

Sootuks teistsugune on olukord aga juhul, kui modelli ja mimeedi vahel esineb kvalitatiivne erinevus, nii nagu see on varjestava mimeesi (ja varjevärvuste) puhul, kui modeliks on puu või põõsa oksastik, mimeediks aga vaksikuröövik või raagriskas. Taolise näitena kirjeldab Derbert Wiens kivimimikrit, mille puhul mitmetesse erinevatesse perekondadesse kuuluvad sugulendid Lõuna-Aafrika kõrbes ja poolkõrbes (eelkõige sugukond *Mesembryanthemaceae*) jäljendavad ümbruskonnas leiduvaid kivitüüpe, kaitstes end nii herbivooride eest (Wiens 1978: 385). Sama tähtis, kui erinevus modelli ja mimeedi suuruse või esinemissageduse vahel, on siin mimeedi ja modelliga seonduvate kasutuskategooriate (interpretandi) olulisuse erinevus vastuvõtja jaoks. Kui Batesi tüüpi mimikri puhul väldib vastuvõtja modeli kui ebageeldivat või ohtlikku, samas kui mimeet kõlbab toiduks, siis mimeesi puhul on modelli ja mimeedi tähenduste olulisus vastuvõtja jaoks võrreldamatult erinevam. Vaksikuröövik või taim kõlbab vastuvõtjale süüa, kuid modeliks olevatele puuokstele või kividele pole mingit rakendust. Neid ei otsita, nendega ei seostu selgelt eristuvat tunnustekompleksi ja seega võib ütelda, et need pole vastuvõtja omailmas olulisel kohal.

Mimikrist kirjutatud loodusteaduslikes töodes on tihti aimata mõistmist, et mimikrit ja varjestavat mimeesi (sh. ka varjevärvusi) eristab sarnasuse aluseks oleva modelli erinev tähendus vastuvõtja jaoks. Otsesõnu väljendatakse seda seisukohta siiski üsna harva. Näiteks peab Edward B. Poulton erilist sarnasust

(*special resemblance*) iseloomustavaks tunnuseks looma sarnasust mõnele objektile, mis ei paku tema vaenlastele või saakloomadele huvi, üldise sarnasuse puhul seevastu harmoneerub loom oma ümbritseva keskkonnaga (Poulton 1890: 19–20). Malcolm Edmundsi arvates on kaitsekohastumus krüptiline, kui kiskja ei suuda elusolendit eristada tema taustast, ning tegemist on mimikriga, kui kiskja küll märkab saaklooma, kuid peab seda toiduks kõlbmatuks objektiks (Edmunds 1974: 2). Selgesõnalisemalt rõhutab vastuvõtja ja kommunikatsiooniprotsesside rolle mimikri ja varjestava mimeesi eristuse puhul Richard I. Vane-Wright, kirjeldades neid kui erinevat tüüpi signaalkäitumisi. Mimikri puhul edastab mimeet Vane-Wrighti arvates signaale, varjestava mimeesi puhul aga mittesignaale (*non-signals*):

*Krüptilise värvumisega kaasneb tausta sobitumine, samas kui mittekrüptilised või aposemaatilised mustrid peavad olema [taustale] mittevastavad. [...] Krüptiline organism spetsialiseerub informatsiooni väljasaatmisele, mida asjakohane operaator peab tavaliselt ebahuvitavaks. Ta väldib enda avastamist, tekitades informatsiooni (mitte-signaale), mis filtreeritakse välja või mida ei panda tähele potentsiaalse vastuvõtja kognitiiv-tajumusliku süsteemi poolt. [...] Mimeetilised liigid seevastu tekitavad informatsiooni (signaale), mis on kas atraktiivne, ebameeldiv vms. ning huvitab operaatorit. (Vane-Wright 1980: 2–3).<sup>117</sup>*

Eristus signaalide, mille omadused hõlbustavad nende äratundmist, ja mittesignaalide vahel, mille omadused soosivad nende sumbumist vastuvõtjat mittehuvitavasse mürrasse, on ilmselgelt semiootilise loomuga. Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudelist lähtudes on võimalik saatja tegevust mimeesi puhul tõlgendada kui signaali intensiivsuse vähendamist müra suhtes. Võttes aluseks aga Jakob von Uexküllil omailma mudeli, väljendub varjestava mimeesi ja mimikri erinevus modellile vastavate tunnuste erineva paiknemisena vastuvõtja omailmas.<sup>118</sup> Mimikri puhul on modellile vastavad tunnused vastuvõtja omailmas olulisel kohal ning nendega seonduvad intensiivsed tajumisest ja toimimisest moodustunud funktsiooniringid. Varjestava mimeesi puhul pole aga modellile vastavad tunnused vastuvõtja omailmas olulisel kohal, neile ei pöörata

---

<sup>117</sup> „[...] *crypsis involves background matching, whereas non-cryptic or aposematic patterns must be non-matching [...] A cryptic organism specializes in sending out information normally considered uninteresting by the appropriate operator. By producing information of the type filtered out or not attended to ('non-signals') by the cognitive-perceptual system of the potential signal-receivers, it avoids detection. [...] A mimetic species, on the other hand, produces information of the type that interests the operator ('signals') — either attractive or repellent, etc.*”

<sup>118</sup> Lähtudes näiteks Jakobsoni kommunikatsioonifunktsioonide mudelist võib mimikri ja mimeesi erinevust kirjeldada kui faatilise ja referentsiaalse funktsiooni erinevust. Erinevad lähenemisenurgad ja kirjelduskeeled täiendavad üksteist ning nende võrdlev kasutamine sama probleemi analüüsil osutub tihti viljakaks meetodiks.

intentsionaalselt tähelepanu ja nendega ei seostu vastuvõtja jaoks olulisi funktsioonitsükleid.

Varjestava mimeesi puhul kuulub jäljendatav modell sfääri, mida Zabka ja Tembrock kirjeldavad bihevioristlikust vaatenurgast kui ebaolulist keskkonda: „Kõiki tegureid või stiimuleid, mille pole tähendust organismi hetkel kehtiva motivatsiooniseisundi suhtes, võib vaadelda *ebaolulise keskkonnana*” (Zabka, Tembrock 1986: 162).<sup>119</sup> Pöördudes tagasi eespool toodud mimikri semiootilise definitsiooni juurde, on varjestavat mimeesi seega võimalik määratleda kui **vastuvõtja (interpreteerija) jaoks potentsiaalselt kasutatava (interpretant) organismi (objekt) tähenduslike tunnuste (representamen) sarnanemist vastuvõtja jaoks kasutule ja tähenduseta keskkonnale, mistõttu vastuvõtja pole suuteline organismi vähemalt teatud juhtudel märkama**. Vastuvõtja jaoks potentsiaalselt kasutatavat märgirühma nimetatakse mimeediks, vastuvõtjale ebaolulist keskkonda aga modelliks.

Mimikri ja varjestava mimeesi eristuse juures väärib tähelepanu mimeetide ja modellide (objekt) kui märgirühmade vormiliste tunnuste ja nendega seonduvate rakendusvõimaluste (interpretant) vaheline vastavus. Mimikri puhul on nii mimeet kui ka modell vastuvõtja jaoks ühtaegu nii hästi eristuvate tunnustega kui ka olulise tähendusega. Varjestava mimeesi puhul on aga modell, millesse mimeet varjub, vastuvõtja jaoks „mitte-olev” niihästi tajutavate tunnuste kui ka kasutatavuse poolest. Selline kahe aspekti kooskõla võimaldab varjestava mimeesi ja mimikri erinevust defineerida niihästi vastuvõtja tajuseärasuste seisukohalt (nagu teevad seda Vane-Wright, Zabka ja Tembrock) kui ka lähtuvalt modelli funktsionaalsest tähendusest vastuvõtja jaoks (nagu seda teeb Pasteur). Sügavamal tasandil võiks see aga viidata kooskõlale vastuvõtja tajueristuste ning funktsionaalse toimimise (eluviisi) vahel. Kuna varjestavad või silmatorkavad tunnused ei avaldu üksnes vastuvõtja tajuilmas, vaid ka mimeetide kehastruktuurides (ja on tajutavad inimvaatlejale), siis näitab see kooskõla kõrgeltarenenud koevolutsoonilist vastavust mimikrisüsteemis osalejate vahel.

Käesoleva uurimuse autor on seisukohal, et lisaks varjestavale mimeesile, mille puhul mimeet sulandab oma märgilised tunnused vastuvõtjale mitteolulise keskkonna hulka, ning mimikrile, mille puhul mimeedi teated sarnanevad vastuvõtja jaoks olulise, kuid teistsuguse tähenduse ja kasutatavusega märgirühmale, toimivad mimikrinähtustes ka kolmandat tüüpi märgiprotsessid. Nende olemasolule viitavad mimikritüpoloogiatesse mittemahtuvad näited ebatavalistest mimikrijuhtudest või ligikaudsest sarnasusest mimeetide ja modellide vahel. Näiteks eristab Georges Pasteur eraldi kategooriana mimikrisüsteeme, mille puhul jäljendatakse konkreetse liigi asemel teatud abstraktseid tunnuseid. Ta kirjutab, et säärasel juhul on modell virtuaalne (*virtual model*). Pasteur jagab

---

<sup>119</sup> „All factors or stimuli which have no significance for an organism with respect to its current motivational state, can be comprised in the irrelevant environment.”

virtuaalse modelliga mimikrisüsteemid kahte rühma, liigitades esimese tüübi alla mimikrid, kus modelliks pole küll konkreetne liik, kuid on võimalik tuvastada organismirühma või elementi, millega sarnanetakse (*semi-abstract homotypy*). Eesti keeles võiks seda nimetada **poolabstraktseks mimikriks**. Pasteur toob poolabstraktse mimikri näiteks silmade jäljendused paljude liblikaliikide tiibadel ja röövikute kehadel, aga ka mao kehakuju jäljendamise jalgadeta sisalike poolt (vt. joonis 13).



**Joonis 13.** Silmalaike päeva-paabusilma *Inachis io* tiibadel võib pidada poolabstraktseks mimikriks. Silmalaigud mõjuvad putuktoiduliste lindudele eemalepeletavalt, samas pole modelliks ükski konkreetne loomaliik (autori foto, 2003).

Käesoleva uurimuse autori arvates tuleks poolabstraktse mimikri alla lugeda ka kollase ja musta värvikombinatsioon, mida ühtviisi kannavad nii paljud astlaga kui ka ohutud putukaliigid kiletiivaliste, kahetiivaliste, liblikate, mardikate, kiilide jt. hulgast. Esiteks varieerub nende putukate vaheline sarnasus märgatavalt suuremal määral, kui seda teeb troopiliste liblikaliikide detailideni ulatuv vastavus Batesi mimikri puhul. Teiseks näib, et olukorras, kus väga suur hulk erineva päritoluga liike jagavad sama värvuskombinatsiooni, pole konkreetse elusolendi pidamine modelliks põhjendatud. Pigem jäljendatakse värvuskombinatsiooni, mis on omandanud kandjast sõltumatu tähenduse ning on seega võrreldav tõelisteks märkideks peetud sümbolitega inimestevahelises kommunikatsioonis.

sioonis. Samal põhjusel võiks poolabstraktseks mimikriks pidada lisaks Pasteuri pakutud mao kehakujule ka sisinat ja maosarnast liikumist, mis tugevate bioloogiliste signaalidena on oma kandjatest lahknunud. Mao väänlevat liikumist kasutavad kaitsefunktsioonilise mimikrina näiteks väänkaelte, rähnide ja toonekurgede pojad. Madudega seonduvaid tunnuseid välditavad paljud loomad instinktiivselt.



**Joonis 14.** Parasiitse imiussi *Leucochloridium paradoxum* sporotsüstid maismaateo merevaiklase *Succinea* kombitsates. Parasiidid tungivad teo tundlatesse ja panevad need intensiivselt pulseerima, muutes samas teo liikumisvõimetuks. Eredalt värvunud sporotsüstid (punased, valged, rohelised vöödid) paeluvad toitu otsivate lindude tähelepanu, ehkki pole võimalik ligilähedaseltki määratleda, kellele need sarnanevad (autori foto, 2002).

Teise virtuaalset modelli sisaldava mimikrikategoriana kirjeldab Pasteur olukordi, kus mingit hirmutavat või atraktiivset nähtust ilmselgelt jäljendatakse, kuid pole võimalik ligikaudseltki täpsustada, mis see nimelt on (*model not definable*). Seda rühma võiks nimetada **abstraktseks mimikriks** (vt. joonis 14). Pasteur toob näiteks mitmete korallmadude tava tõsta potentsiaalse ohu korral oma saba maapinnalt üles ning viibutada seda ägedalt küljelt küljele (Pasteur 1982: 191–192). Samuti viitab ta Malcolm Edmundsi raamatule „*Defence in Animals*”, kus kirjeldatakse mitmeid iseäralikke ähvarduspoose ja demonstratiivset käitumist (*deimatic behaviour*), mille abil muidu üsna kaitsetud elus-

olendid suudavad võimalikku rünnakut vältida. Heaks näiteks on siin silmator-kamatu varjevärvusega raagritsikad, kelle sihvakas kehakuju sulandub hästi põõsaste ja puude okste vahele. Häirimise korral avavad aga mitmed raagritsi-kaliigid perekondadest *Pterinoxylus*, *Metriotes*, *Tropidoterus*, *Eurycnema* kiire sähvatusena eredate värvilaikudega tiivad (vt. Edmunds 1974: 153–155). Ehkki need haprad putukad ei erita mürgiseid kehasekreete ega oma ka teisi kaitseko-hastumusi, suudab selline ootamatu ähvarduskäitumine võimaliku vaenlase ometigi hetkeks eemale peletada.

Ähvarduskäitumist esineb putukatel, kaladel, kahepaiksetel, imetajatel jt. loomarühmadel, nagu oma põhjalikus ülevaates kirjeldab Hugh B. Cott. Mõni-kord tähistavad need organismi tegelikku kaitsevõimet, kuid üsna sageli on tegemist lihtsalt bluffimisega (Cott 1957: 207–233). Eredaid, silmatorkavaid märke, mis esinevad „söödavatel” loomadel ja mille tõttu elusolend ei sarnane teistele liikidele, on eraldi kategooriana kirjeldanud Stanislav Komarék, nimeta-des seda pseudaposemaatiliseks (*pseudaposematic*) värvumuseks. Enamik sel-lesse rühma kuuluvatest värvuskohastumustest on seotud liikumisega ja neid etendatakse vastusena potentsiaalse kiskja ilmumisele elusolendi tajuvälja. Nende eesmärgiks on ajada võimalikku kiskjat segadusse ning anda saakloo-male võimalus põgeneda. Samuti võib abstraktne mimikri olla agressiivne, mis-puhul mimeedi tunnused mõjuvad vastuvõtjale atraktiivsetena, ehkki pole või-malik üheselt määratleda, millele need sarnanevad. Sageli võib vastuvõtjaks oleva saaklooma tähelepanu pälvivaks tunnuseks olla lihtsalt liikumine.

Eespool kirjeldatud klassikalise Batesi tüüpi mimikriga ja varjestava mimeesiga võrreldes on vastuvõtja positsioon abstraktse ja poolabstraktse mi-mikri puhul suhteliselt sarnane. Kui klassikalise mimikri korral on vastuvõtja omaailmas kaks sarnaste tunnustega märgirühma, mis seonduvad erineva kasu-tatavusega objektidega ja mille suhtes peab ta ettesattunud elusolendeid õigesti määratlema, siis virtuaalse modelli puhul kõrvutab vastuvõtja ettesattunud elus-olendeid märgirühmaga, millel on küll olemas tähendus, kuid puudub ühene vaste ümbritsevas keskkonnas bioloogilise liigi näol. Peirce'i märgikontsept-sioonist lähtudes võib öelda, et sellise märgi objekt on nihkunud suurel määral elusolendi siseilma. Teatav vastavus teate märgiliste tunnuste ning võimaliku reaktsiooni või tagajärje vahel on küll olemas, nii nagu on näiteks võimalik seostada ereda värvilaigu äkilist ilmumist mingi sündmuse kiire toimumisega. Ent see seos on loomult abstraktne, kujunedes kokkupuudete summeerumise tulemusena paljude eredaid värvilaike kandvate elusolenditega, mis võivad kuuluda väga erinevatesse organismirühmadesse. Samuti omavad siin olulist rolli põlvkondade vältel kujunenud ja selginenud instinktiivsed käitumisvastu-sed erinevatele tunnuskompleksidele, aga ka elusolendite meeleeelundite omadu-sed jm. füsioloogilised iseärasused.

Semiootilise käsitluse seisukohalt seisneb poolabstraktsete ja abstraktsete jäljenduste peamine erinevus jäljendatava tunnustekompleksi intensiivsuses vastuvõtja jaoks. Poolabstraktse mimikri puhul on jäljendatavad tunnused seda-

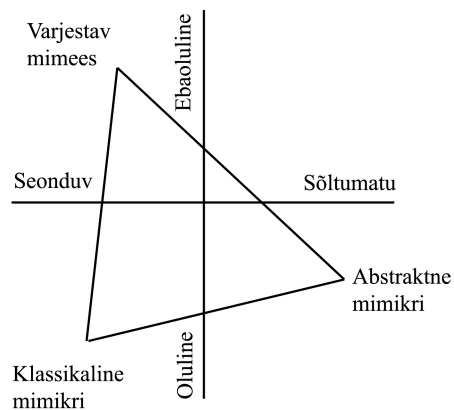
võrd intensiivsed ja vastuvõtja meeles kinnistunud, et neid saab vaadelda sõltumatutena neid kandvatest organismidest. Abstraktse jäljenduse puhul esitatakse aga üldiseid tunnuseid, nagu seda on eredad värvilaigud, intensiivsed helid ja kiired liigutused, mis looduses tihti seostuvad muutusega elusolendite tegevuses (nt. rünnak või põgenemine), üllatades vastuvõtjat ja sundides teda peatuma, et hankida toimuva kohta lisainformatsiooni. Võib arvata, et suuruseks, mis on poolabstraktse mimikri puhul konkreetne ja abstraktse mimikri puhul ebamäärane, on tähendus.

Sellisel mõistetuna näib abstraktne mimikri sarnanevat hoiatusvärvuste ja Mülleri mimikriaga, mille puhul on samuti sageli tegemist suure abstraktsiooniastmega värvusmustritega, mis ühendavad paljusid erinevaid liike. Karel Kleisner ja Anton Markoš pakuvad mimikri kirjeldamiseks mõiste seem (*seme*), tähistades sellega tunnustekompleksi, mida teatud elusolendid kasutavad üksteise identifitseerimiseks ja mida on mimikri käigus võimalik jäljendada (Kleisner, Markoš 2005: 218). Nende tõlgenduses võtab mimeet mimikri puhul kasutusele teise elusolendi välimuse ehk seemi, mis aitab mimeedil edukamalt elada ja paljuneda. Samas „levitab” ja edendab mimeet modelli välimustüüpi. Kleisneri ja Markoš'i käsitlus viitab antud kontekstis võimalusele, et eluslooduses esineb välimustüüpe ja arhetüüpeid tunnuseid, mille tähendus on kujunenud sedavõrd üldlevinuks, et need suudavad toimida iseseisvate, konkreetsetest kehavormidest ja füüsilistest märgikandjatest sõltumatute märkidena, kujutades omaette evolutsioonilist tegurit. Tunnuste alla, mida on põhjust pidada sellisteks sümboliteks eluslooduses, võib lugeda abstraktse mimikri käigus jäljendatavaid värvilaike, silmalaike, mao välimust, levinumaid hoiatusmustreid ja -värvusi. Kui maod, herilased, pisikiskjad, lepatriinud jt. omavad ka füüsilisi kohastumusi mürginäärmete, astelde, kihvade või kibeda kehasekreeidi näol, mistõttu vastuvõtjale on kasulik nendega kokkupuudet vältida, siis samu tunnuseid jäljendav mimeet sääraseid kohastumusi ei oma. Seetõttu võib abstraktset mimikrit pidada tõeliseks mimikriks.

Püüdes defineerida abstraktset mimikrit sarnaselt eespool pakutud klassikalise mimikri ja varjestava mimeesi semiootiliste määratlustega, võib välja pakkuda järgmise sõnastuse. Abstraktse mimikri puhul **sarnanevad organismi tajutavad tunnused (representamen) vastuvõtja (interpreteerija) jaoks teatud tähendusega abstraktsele märgirühmale (objekt), millega seonduv kasutatavus (interpretant) on aga teistsugune kui tajutavaid tunnuseid kandva organismi oma.** Sarnanevaid tunnuseid kandvat organismi tuleks nimetada mimeediks, abstraktset märgirühma vastuvõtja omailmas aga modelliks.

Klassikalise mimikri, varjestava mimeesi ja abstraktse mimikri semiootiline määratlemine näitab, et nende puhul pole tegemist diskreetsete ja rangelt eristatavate kategooriatega. Kõiki kolme kategooriat eristab märgirühmade paiknemine vastuvõtja omailmas, mis on inimvaatleja jaoks vaid kaudselt tajutavaks tunnuseks (joonis 15). Klassikalist mimikrit ja mimeesi eristab küsimus modellik oleva märgirühma olulisusest vastuvõtja jaoks ja selle tunnuste paiknemis-

sest vastuvõtja omailmas (otsingukujundist ebaolulise taustani). Abstraktne mimikri tõstatab aga küsimuse vastuvõtja jaoks olulise märgirühma sõltumatuses või seondumisest konkreetsete elusolenditega. Mõlemad eristused pakuvad hulgaliselt vahevorme. Vaatlusaluse mimikrijuhu paiknemine kirjeldatud telgedel on konkreetse mimikrisüsteemi pärane, kuid see võib sõltuda ka vastuvõtja individuaalsest õppimisest, elu jooksul omandatud kogemustest ning ontogeneesi käigus toimuvatest muutustest.



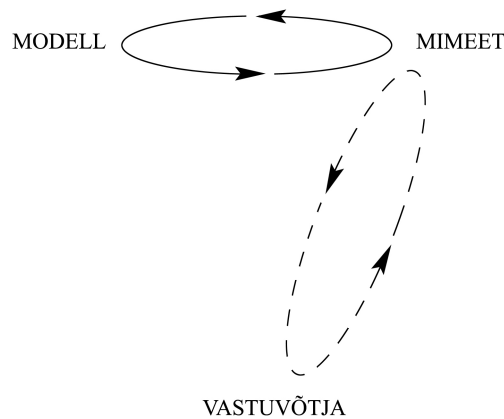
**Joonis 15.** Varjestava mimeesi, klassikalise e. Batesi mimikri ja abstraktse mimikri suhted tulenevalt modellile vastavate tunnuste paiknemisest vastuvõtja omailmas ning nende seondumisest konkreetse organismirühma või objektitüübiga.

Kirjeldades varjestavat mimeesi, klassikalist mimikrit ja abstraktset mimikrit kui teatud ideaaljuhte, saab neid iseloomustada, lähtudes vastuvõtja kognitiivse aktiivsuse tüübist mimeedi ja modelli eristamisel. Kokkuvõtlikult võib öelda, et varjestava mimeesi puhul on vastuvõtja püüuks mimeeti tähele panna. Juhul kui see õnnestub, on jäljendus läbi kukkunud, ja juhul kui ei õnnestu, korda läinud. Klassikalise mimikri puhul on mimeet kergesti märgatav, vastuvõtja jaoks on küsimuseks tema õige identifitseerimine ja äratundmine, lähtudes kahest omailmas olevast sarnasest märgirühmast ja varasemast kogemusest. Abstraktse mimikri puhul on vastuvõtja jaoks aga küsimuseks, mida kergestimärgatav mimeet endast kujutab; see tähendab, et kas tema silmatorkav märgikäitumine, mis langeb kokku vastuvõtja omailmas oleva märgirühma tunnustega, on õigustatud või mitte.

Analüüsides erinevaid mimikrisüsteeme mimeedi seisukohast, võib mimeedi tegevust varjestava mimeesi puhul kirjeldada **sulandumisena** vastuvõtja jaoks

mitteolulisse tunnustelaama, klassikalise mimikri puhul vastuvõtja jaoks teistsuguse objektirühma tunnuste **jäljendamisenä** ja abstraktse mimikri puhul vastuvõtja jaoks tähendusliku märgirühma **kujutamisenä**. Need jaotused määratakse suures osas kindlaks indiviidiüleste protsesside kaudu evolutsioonilises ajaskaalas, kuid konkreetse sulandumise, jäljendamise või kujutamise avaldumises võib ka mimeedil kui üksikindiviidil olla oluline roll. Klassikalise ja abstraktse mimikri puhul ühendavad mimeeti ja modelli ainult vastuvõtja omaailma märgistruktuurid ning seetõttu avaldub mimeedi aktiivsus suhetes vastuvõtjaga. Sobivaks näiteks käitumusliku komponendi säärasest avaldumisest on puhkeasendis silmiksuru *Smerinthus ocellatus* hoiatuskäitumine, mille puhul liblikas tõstab vastuseks häirimisele esitiivad ja paljastab võimaliku vaenlase suunas tagatiibadel olevad silmalaigud. Mimeediks olev liblikas edastab teate vastusena vastuvõtja toimimisele ning mimeedi tegevus vastab kahe elusolendi vahelisele kommunikatiivsele suhtele (ptk. 3.4.).

Varjestava mimeesi puhul puutub mimeet aga vahetult kokku modelliga, milleks on teda ümbritsev keskkond. Selline olukord loob mimeedil head eeldused erinevate dünaamiliste, muutuvate ja tagasipöörduvate värvuskohastumuste kujunemiseks. Dünaamiliste mimeeside puhul vastab mimeedi seos modelliga elusolendi ja keskkonna vahelisele suhtele, mille käigus elusolend kohaneb keskkonnaga taju- ja toimeilma kaudu, saades keskkonnalt informatsiooni ja muutes oma elutegevust sellest lähtuvalt (joonis 16).



**Joonis 16.** Funktsiooniringide lokaliseeritus dünaamilistes mimikrisüsteemides varjestava mimeesi, nt. astelkrabi eneserüütamise (pidev joon), ja mimikri, nt. silmiksuru silmalaikude paljastamise (katkendlik joon), puhul.

Dünaamiliste varjestavate mimeeside puhul võib mimeet kasutada sarnasuse loomiseks ümbritseva keskkonnaga esiteks aktiivset varjumist või sobitumist keskkonda. Kehavärvusele vastavat sobitumist keskkonda on kirjeldatud mõnedel krabidel ja vähkidel (Pasteur 1982: 181; Brown 1939: 507). Frank A. Brown näitab katseliselt, et Põhja-Ameerikas elav vähjaline *Cambarus immunis* valib intentsionaalselt oma taustakeskkonda ning et see valik pole seletatav lihtsa fototropismiga, kuna ei sõltu vähi silmadele langeva valguse eredusest. Vähi meeleelundid ja närvisüsteem on kohastunud eristama keskkonna taustaomadusi ning võimalusel eelistab vähk tumedama taustaga keskkondi (Brown 1939: 515).

Teiseks võimaluseks aktiivselt keskkonda varjuda on enese katmine mitmesuguste keskkonnaelementidega. Liivaga jm. lahtise merepõhja pinnasega katavad ennast mitmed merepõhjas elavad kalad. Puruvana *Phryganea* vastne ehitab kivikestest, teokarpidest, taime- ja puidutükkidest jms. materjalist koja, mis pakub õrnale putukale niihästi füüsilist kaitset kui ka varjumisvõimalust keskkonna tausta. Mitmete krabi- ja krevetiliikide kehapind on soodsaks kasvukohaks vetikatele ja nuivähkidele, kehapinnal kasvavate organismide tõttu muutuvad lüljalgsed välimuselt sarnasteks ümbritseva merepõhjaga (Giri, Wicksten 2001). Mõned krabiliigid aga korjavad aktiivselt ümbritseva põhjataimestiku küljest tükikesi ja istutavad neid enda kehale kasvama. John J. Stachowicz ja Mark E. Hay kirjeldavad säärast kohastumust astelkrabil *Libinia dubia*, mis on liigisiselt varieeruv sõltuvalt krabi elukohast. Areaali lõunapiirkondades, kus looduslike vaenlaste arvukus on kõrgem, kasutavad krabid kehakatteks vetikat *Dictyota menstrualis*, mis sisaldab toksilisi aineid. Talvel ja kevadel, mil seda vetikaliiki ei leidu, otsivad krabid kehakatteks käsna *Hymeniacidon heliophila*, mis sisaldab samuti toksilisi aineid. Põhjapool elavad isendid seevastu korjavad meretaimi ilma kindlate eelistusteta. Selline käitumuslik kohastumine ei paku neile küll keemilist kaitset, kuid võimaldab see-eest paremini ümbritsevasse keskkonda varjuda (Stachowicz, Hay 2000).

Kolmandaks võib mimeet muuta aktiivselt oma kehavärvust ümbritseva keskkonna värvusest lähtuvalt. Sääraseid kohastumusi on teada mitmetel kala-liikidel, sh. merepõhjas elavatel lestadel ja raidel, aga ka mitmetel molluskitel ja ämblikel (krabiämblike kohta vt. Schmalhofer 2000). Selgroogsetest on tuntumaks värvust muutvaks loomaks tõenäoliselt kameeleon, kes suudab oma kehavärvi muuta paari sekundiga. Värvuse muutus võib vastata keskkonna üldisele värvustaustale, samas kasutab kameeleon värvusmuutusi ka liigisiseses kommunikatsioonis, väljendades üksteisele kiiresti järgnevate välgatustega oma erutatust pulmarituaalides. Värvuse muutust võimaldavaks mehhanismiks on spetsiaalsete rakkude (kromatofooride) kuju muutumine, mis võimaldab reguleerida pigmentide hulka naha pealiskihis (Cuadrado jt. 2001).

Neljandaks võib elusolend luua jäljenduse aktiivse tegevuse käigus nõnda, et jäljendus on temast füüsiliselt eraldi asuv objekt. Säärane keeruline mimikri-loome, mis sarnaneb pigem mimikrinähtustele inimkultuuris, on eluslooduses

üsna haruldane. Wolfgang Wickler kirjeldab Malaisias ja Tais elavat ämbliku-liiki *Cyclosa mulmeinensis*, kes koob võrgu sisse iseenda imitatsioone. Põimides surnud putukakestade ümber võrguniiti ja kududes moodustunud tompude ümber kontsentrilisi võrguringe, loob ämblik pettekujusid, mis eemalt vaadates meenutavad võrgu südamikus istuvat ämblikku (Wickler 1968: 58). Petteämblikud juhivad putuktoiduliste lindude tähelepanu ämblikult eneselt kõrvale.

Vastuvõtja positsioonilt kirjeldatavad suhtetüübid, nagu käesolevas alapeatükis esitatud kolme mimikritüübi määratlused ja mimeedi aktiivsuse analüüs, sobivad eelkõige väljaspool inimkultuuri toimuvate mimikrinähtuste kirjeldamiseks. Inimkultuuris esinevate jäljenduste ja pettuste puhul võib jäljendaja roll ja semiootiline aktiivsus olla märgatavalt kõrgem. Jäljenduse looja lähtub säärasel juhul nii modelli tajutavatest omadustest kui ka oma arusaamisest vastuvõtja tajuilma ja reageeringute kohta ning loob selle alusel petliku mimeedi. Seega tuleb inimkultuuris aset leidvaid jäljendusi ja pettusi semiootiliselt määratledes pöörata märksa suuremat tähelepanu mimeedi kui jäljenduse looja rollile (Maran 2003; 2004; ka ptk. 2.2., 2.3.).

## 6.2. Mimikrinähtuste semiootiline tüpoloogia

Ameerika semiootik Charles Morris arendab edasi Charles S. Peirce'i märgikontseptsiooni ning toob esile märgiprotsessi ehk semioosi kolm dimensiooni ja sellele vastavalt semiootika kolm alajaotust: süntaktika, semantika ja pragmaatika. Süntaktika dimensioon seostub Morrise käsitluse kohaselt representameni mõistega Peirce'i märgimudelil ning hõlmab märgikandjate omadusi, suhteid, kombinatsioone ja nende kirjeldamist (Morris 1971a: 22). Semantika dimensioon vastab Peirce'i objekti mõistele (Morris kasutab selle asemel mõistet *designatum*) ning hõlmab märkide suhteid tähendustega ja nende kirjeldamist. Pragmatika dimensioon seostub aga Peirce'i interpretandi või interpreteerija mõistetega ja hõlmab „märkide päritolu, kasutust ning mõju käitumise raames, milles nad ilmnevad” ning selle uurimist (Morris 1971b: 302).<sup>120</sup>

Peirce'i märgikontseptsiooni, Morrise semioosi dimensioonide ja kolmest osapooldest — modellist, mimeedist ja vastuvõtjast — koosneva Wickleri mimikrisüsteemi mudeli vahel esineb struktuurne sarnasus, mis hõlbustab mimikrisüsteemi semiootilist analüüsi. Lisaks modelli, mimeedi ja vastuvõtja järjestamisele esmasuse, teisesuse ja kolmasuse alusel ning mimikri kirjeldamisele kahe ambivalentse märgitriaadina vastuvõtja positsioonilt, on mimikrit võimalik analüüsida kolme suhtetüübi kaudu modelli, mimeedi ja vastuvõtja vahel. Mimikri struktuursetele kirjeldusvõimalustele keskendunud peatükis 4.2. eristati neid kui: 1) modelli ja vastuvõtja vahelist kommunikatiivset suhet; 2) mimeedi ja modelli vahelist sarnasuslikku suhet; 3) mimeedi ja vastuvõtja vahelist pettuslikku suhet. Ehkki igat suhtetüüpi on võimalik kirjeldada väga detailselt,

<sup>120</sup> „[...] origin, uses, and effects of signs within the behavior in which they occur”

analüüsid selles osalejate liigilist kuuluvust ja vastastikust aktiivsust, suhte konteksti ja selle käigus edastatud teateid, saab semiootilisest vaatenurgast välja tuua ka teatud dominandid. Järgnevalt püütakse sarnasust, kommunikatsioonilisust ja pettuslikkust seostada Morrise semioosikäsitluse süntaktika, semantika ja pragmaatika dimensioonidega ning demonstreerida üht võimalust kasutada neid seoseid mimikrisüsteemide kirjeldamise tüpoloogilise alusena.

Mimeedi ja modelli vaheline suhe põhineb sarnasusel või erinevusel kahe võrreldava märgikandja vahel. Suhte analüüsimisel muutuvad olulisteks erinevad võimalused sarnanemiseks ning küsimus, kuidas avaldub sarnasus mimeedi ja modelli edastatud teadete vahel konkreetsetes mimikrisüsteemis. Sarnasus võib olla täpsem või ligikaudsem, mimeedi ja modelli teated võivad sarnasuse seisukohalt kuuluda erinevatesse tüüpidesse. Sarnasus saab avalduda kas kahe võrreldava ja hästi piiritletud märgikogumi (elusolendi) vahel või üksiku ja üldise vahel, olgu viimaseks kas märkide diskreetne paljusus või kontinuaalne taust, ning ka konkreetsele elusolendile vastava märgikogumi ja abstraktse tunnustekogumi vahel.

Mimikrinähtuste semiootilisel tüpologiseerimisel on otstarbekas lähtuda eelmises alapeatükis esitatud vastuvõtja semiootilist positsiooni arvestavast eristusest. Mimeedi ja modelli vahelisteks seosetüüpideks võib seega pidada: 1) mimeedi edastatud teadete sulandumist sarnaste modellide sekka (konkreetne sarnasus paljude märgikandjate või hajusa tunnustelaamaga, mille eelduseks on modelli olemasolu samas keskkonnas); 2) sarnanemist samasuguste tunnustega võrreldavale elusolendile (sarnasus konkreetse märgikandjaga, ühendavaks seoseks on vastuvõtja kogemus); 3) sarnanemist hajusale märgikogumile, mida ühendab abstraktne tähendusos (abstraktne sarnasus paljudega, lähtudes ühistest tunnustest). Et mimeedi ja modelli vaheline sarnasuslik suhe on kahe märgikandja omavaheline suhe, võib lähtuvalt Morrise semioosikontseptsioonist pidada seda vastavaks süntaktilisele dimensioonile.

Modelli ja vastuvõtja vaheline suhe mimikrisüsteemis on kirjeldatav saatja ja vastuvõtja vahelise otsekommunikatsioonina ning säärasena vastab see enamikele eluslooduses toimivatele kommunikatsiooninähtustele. Otsekommunikatsiooni juures on võimalik eristada mitmeid aspekte ja tasandeid (ptk. 1), kuid kommunikatsiooni toimumise seisukohalt on neist olulisim teadete edastamine ja tähendus vastuvõtja jaoks. Mida kommunikatsiooni käigus edastatakse ja millisena vastuvõtja edastatut interpreteerib, on küsimused, millest otseselt sõltub kommunikatsiooniakti toimumine ja õnnestumine, aga ka vastuvõtjapoolne võimalik tagasiside ja seeläbi kommunikatsiooniakti mõju ja tagajärjed. Need küsimused puudutavad tähendust ja seega võib modelli ja vastuvõtja vahelise suhte dominandiks pidada Morrise semioosi kontseptsiooni semantilist dimensiooni.

Analüüsid selles osalejate liigilist kuuluvust ja vastastikust aktiivsust, suhte konteksti ja selle käigus edastatud teateid, saab semiootilisest vaatenurgast välja tuua ka teatud dominandid. Järgnevalt püütakse sarnasust, kommunikatsioonilisust ja pettuslikkust seostada Morrise semioosikäsitluse süntaktika, semantika ja pragmaatika dimensioonidega ning demonstreerida üht võimalust kasutada neid seoseid mimikrisüsteemide kirjeldamise tüpoloogilise alusena.

titeeti, motivatsiooni, keskkonnatingimusi, ohtlike elusolendeid ja olusid väljendavad tähendused (Tembrock 1971: 56). Kuna motivatsiooni ja keskkonnatingimuste kohta edastatakse liikidevahelises kommunikatsioonis informatsiooni küllaltki harva, sobib selline jaotus eelkõige liigisisese kommunikatsiooni kirjeldamiseks. Mimikrinähtuste raames modellilt vastuvõtjale edastatavate tähenduste kirjeldamiseks piisab kolme põhilise tähenduskategooria eristamisest: 1) ressursi väljendavad tähendused (söödavus, ka varje, elupaik); 2) ohtu väljendavad tähendused (otsene oht, vaenulikkus, toiduks kõlbmatus); 3) identiteeti väljendavad tähendused (oma, paariline liigilise ja soolise kuuluvusena või kuuluvus neutraalsesse objektitüüpi). Lisaks neile kolmele tähendusklassile peaks analüüsi kaasama ka olukorrad, mille puhul saadakse tähendus ümbritsevalt keskkonnalt või kontekstilt sellega sarnanemise kaudu. Selline olukord avaldub identiteedi väljendamisena ja aktiveerub juhtudel, mil tähendusega seonduvad modelli märgitunnused pole vastuvõtja omailmas olulisel kohal. Tähenduse „laenamine” leiab aset eelkõige varjevärvuste ja füüsilise varjumise puhul, mille käigus elusolend (mimeet) omandab sama tähenduse kui on teda ümbritseval või varjaval keskkonnal (leht, oks, pinnas jms.).

Kolmandaks suhtetüübiks mimikrisüsteemis on mimeedi ja vastuvõtja vaheline pettuslikkusel või manipuleerimisel põhinev suhe. Pettuslik kommunikatsioon on kommunikatsiooni teatud erijuhuks, nagu seda analüüsiti nihkega kommunikatsiooninähtustega seoses (ptk. 2.2.). Ka pettusliku kommunikatsiooni juures on võimalik kirjeldada väga erinevaid nüansse, kuid olulisim neist tundub olevat küsimus pettuslikkuse põhjuste kohta. Pettus on kommunikatsiooniline „otsetee”, mis, rikkudes otsekommunikatsiooni konventsionaalsust, vähendab kommunikatsioonipartnerite usaldust ja muudab nad tulevikus edastatavate teadete suhtes umbusklikumaks. Samuti käib pettusliku kommunikatsiooniga alati kaasas võimalus, et vastuvõtja näeb pettuse läbi ühes sellest tulenevate tagajärgedega saatja jaoks. Mingite vajaduste rahuldamine peab teate saatjale pettuslikus kommunikatsioonis sedavõrd möödapääsmatu olema, et see ületab riski saada vastuvõtja poolt adekvaatselt ära tuntud. Seega võib mimikrisüsteemis mimeedi ja vastuvõtja vahelise suhte dominandiks pidada küsimust, millist bioloogilist funktsiooni aitab pettuslik kommunikatsioon mimeedi elutsüklis täita, mis põhjusel jäljendus talle kasuks tuleb (vt. ptk. 3.1.). Peamisteks bioloogilisteks funktsioonideks, mida mimikrikohastumus mimeedi elutsüklis täita võimaldab, on: 1) kaitsefunktsioon (kaitse kiskjate, konkurentide ja parasiitide eest); 2) paljunemiskaitsefunktsioon (gameetide ülekande, seemnete ja järglaste levitamine, järglastele sobiva keskkonna ja toiduresursi kindlustamine); 3) metabolismi hõlbustamine (saagipüüdmine, erinevad toitumisviisid).

Kui kommunikatiivsed või semantilised funktsioonid seostuvad enam tähenduste ja semantikaga, siis küsimus bioloogilistest funktsioonidest on pragmaatika probleem. Bioloogilised funktsioonid ja vajadused tulenevad elusorganismide ülesehitusest ja talitlusest. Vastavalt Morrise semioosi kontseptsioonile tegeleb pragmaatika „semioosi biotiliste aspektidega, st. kõigi psühholoogilis-

te, bioloogiliste ja sotsioloogiliste nähtustega, mis ilmnevad märkide toimimisel” (Morris 1971a: 43).<sup>121</sup>

Lähtudes kolmest semioosi dimensioonist ja neile vastavatest mimikri aspektidest — sarnasusest, kommunikatiivsusest ja pettuslikkusest — on võimalik konstrueerida mimikri semiootilise tüpologiseerimise alused (tabel 10). Süntaktiline dimensioon võimaldab kirjeldada mimikrit küsimuse põhjal, millist tüüpi on mimeedi ja modelli vaheline sarnasus. Semantiline dimensioon lisab teise kirjeldusaluse: millised on modelli ja vastuvõtja vahel edastatavate teadete tähendused. Pragmaatiline dimensioon esitab küsimuse: millist bioloogilist funktsiooni hõlbustab mimikri mimeedil täita. Lähtumine kolmele semioosi dimensioonile vastavatest küsimustest on mimikri semiootilisel kirjeldamisel olulisemgi, kui konkreetsete väärtuste selgitamine iga suhetüübi jaoks. Konkreetsete mimikrinähtuste uurimisel võib soovitavaks pidada detailsema kirjelduse struktureerimist sarnasusliku, kommunikatsioonilise ja pettusliku suhetüübi ning süntaktilise, semantilise ja pragmaatilise semioosi dimensiooni alusel. Käesolevas uurimuses eristatakse igas dimensioonis kolm väärtust ning püütakse konkreetseid mimikrijuhte tüpologiseerida neist kirjeldusalustest lähtuvalt.

**Tabel 10.** Mimikrinähtuste semiootilise tüpologia alused. Näidatud on klassikalisele Batesi mimikrile vastava tüübi B–B–A tuletamiskäik (hall taust).

	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
1. Süntaktiline dimensioon	Sulandumine	Sarnanemine	Kujutamine
2. Semantiline dimensioon	Ressurss	Oht	Identiteet
3. Pragmaatiline dimensioon	Kaitsefunktsioon	Paljunemine	Metabolism

Kolm liigitusalust, millest igaühes eristatakse kolme väärtust, võimaldavad loogiliselt eristada  $3^3 = 27$  jaotust, neist reaalsete elusloodusest pärinevate mimikrinäidetega osutus käesolevas uurimuses võimalikuks täita 17 jaotust. Mõnede kombinatsioonide mitteesinemine looduses tuleneb arvatavasti teatud väärtuste vahelistest eeliseosest, näiteks jäljendatakse ohtu väljendavaid tähendusi sageli kaitse eemärgil ning ressursi väljendavaid tegevusi toitmiseks või paljunemiskäitumiseks. Mõnede teiste väärtuste vahel võib aga tekkida loogiline vastuolu, näiteks ei sobi sulandumine süntaktilise dimensiooni

<sup>121</sup> „[...] *biotic aspects of semiosis, that is, with all the psychological, biological and sociological phenomena which occur in the functioning of signs.*” Mimeedi ja vastuvõtja suhte võtmist klassifikatsiooni aluseks toetab ka pragmaatika avaram määratlus: „[...] *the study of the relation of signs to their users*” (Morris 1971b: 46) ja „[...] *pragmatics is concerned with the origin, uses and effects of sign*” (Morris 1985: 187). Mimeedi ja vastuvõtja suhte kaasamine on vajalik, kuna see võimaldab märgatavalt suurendada tüpologia efektiivsust.

väärtusena kokku ohu väljendamisega semantilisel tasandil, kuna viimane eeldab kommunikatsiooniliste signaalide aktiivset edastamist. Samuti ei jäljendata kaitsefunktsioonilise mimikri puhul kuigi sageli teateid, mis kuuluvad tähenduse poolest vastuvõtja jaoks ressursi kategooriasse, kuna viimased pälvivad niikuinii vastuvõtja tähelepanu. Sääraste seoste esinemist ei tohiks aga pidada tüpologia nõrkuseks. Pigem annavad need tunnistust märgiprotsessi terviklikkusest ning semioosi kolme dimensiooni — süntaktika, semantika ja pragmaatika — omavahelisest seotusest konkreetses kommunikatsiooniaktis.

Kolmedimensioonilise liigitusaluse kõrval tuleks mimikritüüpide kirjeldamisel tähelepanu pöörata ka osalejate kommunikatiivsele aktiivsusele ja sellega seonduvalt erinevate tagasisidetüüpide esinemisele konkreetses mimikrinäidetes (ptk. 6.1.). Modelli ja vastuvõtja vahelise kommunikatsioonilise suhte puhul võib modelli poolt edastatav teade olla elusolendi kehavormidesse või füüsilise objekti pealispinda kinnistunud tunnus või siis aktiivselt kommunikatsiooni käigus edastatav signaal. Mimeedi ja modelli vahelise sarnasusliku suhte puhul võib mimeedi sarnasus olla kaasasündinud ja mimeedi kehavormidesse kinnistunud, kuid mimeet võib sarnasust luua ja seda kujundada ka aktiivselt modelliga kommuniqueerudes. Mimeedi ja vastuvõtja vahelise pettusliku suhte juures võib mimeedi poolt modellile edastatav teade olla staatiline ja kehavormidesse kinnistunud, kuid mimeet kui indiviid võib vastusena vastuvõtja toimimisele teate edastamises ka aktiivselt osaleda.

Järgnevalt illustreeritakse tüpoloogiat, pakkudes võimalike tüüpide kohta konkreetseid mimikrinäiteid elusloodusest ja viidatakse vastavateemalistele uurimustele, kui see võimalikuks osutub. Autori eesmärgiks pole siin kõikide alajaotuste täitmine ega ka kõigi hästi uuritud mimikrijuhtumite kirjeldamine, vaid pigem semiootilise lähenemise iseloomustamine tegelike mimikrijuhtumite kaudu. Erinevatele mimikritüüpidele viidatakse kolmetäheliste kombinatsioonide abil. Näiteks kirjeldab B–B–A mimikrisüsteemi, mille puhul mimeet **jäljendab** modelli teateid, mis tähistavad vastuvõtjale **ohu** või **mittesöödavust**, et olla **kaitstud** vastuvõtja eest (vt. tabel 10). See mimikritüüp vastab klassikalisele Batesi mimikrile. Osalejate kommunikatiivset aktiivsust tähistatakse \*-märgiga. Tähistus B\*–B–A kirjeldab mimikrisüsteemi, milles mimeet näitab sarnasuse loomisel üles aktiivsust modelli suhtes. Tähistus B–B\*–A kirjeldab mimikrisüsteemi, mille puhul modell edastab vastuvõtjale aktiivselt signaale enda mittedöödavuse või ohtlikkuse kohta ning tähistus B–B–A\* kirjeldab mimikrisüsteemi, milles mimeet vastab vastuvõtjapoolsele huvile aktiivselt signaale edastades.

**A–A–A.** Mimeet sulandub modelli teadetes, mis tähistavad vastuvõtjale toitu või muud ressursi, et olla kaitstud vastuvõtja eest. Selles mimikritüübis sisaldub konflikt semantilise ja pragmaatilise dimensiooni vahel, kuna ressursi väljendavad tähendused pälvivad vastuvõtja tähelepanu, mida mimeet üritab antud juhul vältida. Siiski võib säärane mimikritüüp looduses esineda olukorda-

des, kus vastuvõtja omailmas esineb erinevaid ressursi tähistavaid märgikogumeid ning vastuvõtjale apetiitsem mimeet sarnaneb modellile, keda vastuvõtja küll toiduks tarvitab, kuid mitte nii meeleldi kui modelli. Derbert Wiens kirjeldab Austraalias kasvavaid parasiitseid puuvõõrikuid, kellest Wiensi hinnangul ligi 78% jäljendavad teatud määral oma peremeestaimi. Mõnede puuvõõrikute *Dendrophthoe* mimikri on väga täpne, hõlmates lehtede asendit, varrelüli pikkust, koort ja taimede üldist haabitust. Wiens põhjendab säärase mimikrisarnasuse olemasolu taimtoiduliste kukrulistega, kes lähtuvad toiduvalikul visuaalsetest signaalidest ja näivad eelistavat puuvõõrikut peremeestaimedele (Wiens 1978: 383).

**A–A–B.** Mimeet sulandub modelli teadetes, mis tähistavad vastuvõtjale toitu või muud ressursi, et saavutada edu paljunemisel või levimisel. Seda mimikritüüpi kasutab levimiseks näiteks parasiitne tarumardikas *Trichodes*, kelle valmikud munevad taimeõitele. Koorunud vastsed jäävad õitele putukaid ootama ning, klammerdudes õit külastavate mesilaste või herilaste külge, sattuvad koos nendega pesadesse. Seal veedavad tarumardikad kogu oma vastsepeelive, toitudes ise ühiseluliste putukate vastsetest.

**A–A–C.** Mimeet sulandub modelli teadetes, mis tähistavad vastuvõtjale toitu või muud ressursi, et saavutada edu toitumisel või muu ressursi tarbimisel. See mimikritüüp vastab klassikalises mimikritüüpide jaotuses agressiivsele mimeesile. Sobivaks näiteks on krabiämblik *Misumena vatia*, kes peitub lilleõitesse ja varitseb seal õisi külastavaid ja nektarist ning õietolmust toituvaid putukaid. Krabiämblikud ei koo võrku ning õitelt putukate püüdmine on nende peamiseks toitumisstrateegiaks. Krabiämblik valib sobiva õie taime kõrguse, värvuse, õie korrapärasuse jt. parameetrite alusel ning peitub tavaliselt õie kroonlehtede varju (Chien, Morse 1998). Lisaks sellele muutub krabiämbliku kehavärvus paari päeva jooksul vastavaks õie värvile (A\*–A–C). Noortel ämblikel on värvuse muutus täielikult pöörduv, kuid vanematel isenditel sõltub see püütud saakloomades sisaldunud pigmentidest (Schmalhofer 2000: 56–57). Nektarist ja õietolmust toituvad ning seda varuks korjavad mesilased jt. putukad külastavad vastavalt oma eelistusele (otsingukujundile) paljusid õisi. Kuna neist vaid mõnes võib olla krabiämblik, ning ka krabiämbliku ja taimeõie füüsilise kontakti tõttu tuleks modelli ja mimeedi suhet selle mimikrisüsteemi puhul pidada sulandumiseks samasuguste tunnustega teadete hulka.

**A–B–A.** Mimeet sulandub modelli teadetes, mis tähistavad vastuvõtjale ohtu või mittesöödavust, et olla kaitstud vastuvõtja eest. Selle mimikritüübi näiteks sobivad varjestavad mimeesid, mille puhul mimeet varjub modelli jaoks ohtu tähistavasse organismi. Näiteks harmoneerub meriroomsahvena *Amphiprion* oranži-valge laiguline värvumus hästi meriroomi punakates toonides kombitsatega. Kõrverakkudega varustatud kombitsate vahel veedab meriroomsahven enamiku oma elust. Puutudes aeg-ajalt kõrverakkudega kokku, muutub meriroomsahvena nahk kala kasvades mürgi suhtes tundetuks (Elliott jt. 1994). Teised kalad ja mereloomad väldivad meriroomide lähedust kõrverakkude tõttu, paljud meriroom-

siliigid püüavad võimalusel kalu ka toiduks. Meriroosahvenal on kõrgelt arenenud territoriaalsus ning on kirjeldatud isegi juhtumeid, kus meriroosahven püüab toitu ja toob selle oma sümbioosipartnerile (Ehrlich 1976: 226). Meriroosi ja meriroosahvena vaheline sümbioos pole kindlasti võrreldav ämblikkrabi varjumisega taimeõide, kuna ahven jääb võimalikule röövkalale küllaltki hästi nähtavaks. Samas võib meriroosahvena kohastumust siiski pidada süntaktilise dimensiooni poolest teadetes sulandumise alla kuuluvaks, kuna meriroosahven sarnaneb vastuvõtjatele ohtliku substantsiga, millega ta vahetult kokku puutub.

**A–C–A.** Mimeet sulandub modelli teadetes, mis tähistavad vastuvõtjale kuuluvust liiki või objektirühma, et olla kaitstud vastuvõtja eest. Sellele mimikritüübile vastavad mitmesugused kaitsefunktsioonilised mimeesid, mille puhul mimeet teavitab vastuvõtjat oma kuuluvusest viimast mittehuvitavate objektide hulka. Juhul kui modellile vastav tähendus pole vastuvõtja omailmas olulisel kohal, võib aset leida mitteolulise tähenduse ülekandumine modellilt mimeedile. Näiteks kirjeldab Derbert Wiens kive ja pinnast jäljendavaid kõrbe-taimi. Jäljendus võib avalduda liiva jm. pinnaseosakeste kogunemisel taime okaste või harjaste vahele, nagu see toimub Mehhikos kasvava kaktuse *Ariocarpus kotschoubeyanus* või Lõuna-Aafrikast pärit turdlehe *Crassula alpestris* puhul, aga ka kühmude, lõhede, värvilaikude jms. tekkimisega taime enda välispinnale (Wiens 1978: 385–387).

Selle mimikritüübi alla võib lugeda ka mimeesinähtused, mille korral mimeet saavutab kaitstuse, edastades vastuvõtjale teateid, mida viimane tõlgendab omaenda identiteeti väljendavatena. Näiteks sulanduvad mitmed mürmekomorfsed putukaliigid spetsiaalseid lõhnateateid eritades sipelgate pesa lõhnakeskkonda ja omandavad nii kaitse vastuvõtjateks olevate sipelgate endi eest, aga ka võimalike kiskjate vastu (Dettner, Liepert 1994). Paljudel juhtudel kaasneb lõhnasarnasusega ka kehavormide, värvuste ja taktilist kommunikatsiooni võimaldavate tundlate ja kobijate sarnasus (McIver, Stonedahl 1999).

**A–C–C.** Mimeet sulandub modelli teadetes, mis tähistavad vastuvõtjale kuuluvust liiki või objektirühma, et saavutada edu toitumisel või muu ressursi tarbimisel. Lisaks eespool kirjeldatud sipelgate sümbiontidele, kes saavutavad sarnasuse tõttu kaitstuse, parasiteerib suur hulk erinevaid putukaliike sipelgapesades, kas aktiivselt sipelgavastsetest ja valmikutest toitudes või lastes sipelgatel end vastseteks pidada ja toita. Mitmed sääraseid liigid eritavad sipelgaferomoonidele sarnanevaid lõhnaaineid, mis vallandavad sipelgatel hoolitsus- ja toitumiskäitumise (A–C\*–C\*). Liblikatest kasutavad keemilist mimikrit näiteks sinitiiblaste *Aloeides dentatis*, *Maculinea rebeli* vastsed. Liblikarööviku leidnud sipelgad adopteerivad ta hõlpsasti ning kohtlevad nagu oma vastset (Dettner, Liepert 1994: 132–133).

**B–A–B.** Mimeet jäljendab modelli teateid, mis tähistavad vastuvõtjale toitu või muud ressursi, et saavutada seeläbi edu paljunemisel või levimisel. Seda mimikritüüpi kasutavad mitmed orhideed, kelle nektarit mittesisaldavad õied

jäljendavad putukate tüüpilisi toidutaimi. Putukad külastavad oma otsingukundile vastavaid õisi, korjates neilt nektarit ja õietolmu ning eksides aeg-ajalt orhideede õitele, paljundavad viimaseid. Säärast mimikrisüsteemi on kirjeldatud näiteks Eestis haruldase punase tolmpea *Cephalanthera rubra* ja perekonna kellukad *Campanula* liikide vahel, vastuvõtjateks on eelkõige erakmesilased perekonnast *Chelostoma*, kelle elutegevus on nii toitumises kui ka paarilise otsimises suurel määral kellukatega seotud (Nilsson 1983: 799). Derbert Wiens kirjeldab säärase mimikrisüsteemi esinemist paljudel orhideedel, kuid viitab ka teistele taimerühmadele, näiteks saleda silmarohu *Euphrasia micrantha* õite sarnasusele hariliku kanarbiku *Calluna vulgaris* õitega (Wiens 1978: 393). Mimeedi ja modelli sarnasusest vastuvõtja jaoks annab tunnistust paljude taimeliikide juures kirjeldatud mimeedi arvukuse või viljumisedukuse sõltuvus modelli esinemisest ja arvukusest (nt. Dafni, Ivry 1981).

**B–A–C.** Mimeet jäljendab modelli teateid, mis tähistavad vastuvõtjale toitu või muud ressursi, et saavutada edu toitumisel või muu ressursi tarbimisel. See mimikritüüp kirjeldab agressiivseid ja antagonistlikke mimikrijuhte, mille puhul on mimeedi ja modelli poolt edastatavad teated omavahel võrreldavad. Sobivaks näiteks on India palvetajaritsikas *Hymenopus bicornis*, kes tavatseb varitseda saaki seelses regioonis tavalise pojengiliigi *Melastoma polyanthum* lehestikus lillade õite vahel. Palvetajaritsika keha on õiekarva lilla, lamendunud jalad meenutavad aga pojengi kroonlehti, mistõttu õietolmust ja nektarist toituvad putukad peavad teda õieks (Poulton 1890: 74). Samuti sobib selle mimikritüübi alla peatükis 5.1. kirjeldatud levikumimikri, mille puhul umbrohud ja sekundaarsed põlluviljad jäljendavad üldise välimuse poolest kultuurtaimi, saades seeläbi paremaid kasvutingimusi inimeste haritud kultuurmaastikul.

**B–B–A.** Mimeet jäljendab modelli teateid, mis tähistavad vastuvõtjale ohtu või mittesöödavust, et olla kaitstud vastuvõtja eest. Selle mimikritüübi alla kuulub kõige enam kirjeldatud mimikrikohastumusi, kuna see vastab enamikule klassikalise Batesi mimikri juhtudest (ptk. 5.1.). Siinkohal tuleb aga tähele panna, et käesolev tüpologia eristab konkreetset ja abstraktset jäljendust, mistõttu mimikriolukorrad, kus jäljendatakse üldist, paljudele liikidele omast tunnustekompleksi, kuuluvad kategooria C–B–A alla. Lisaks välisele sarnasusele tuleks sellele mimikritüübile vastavaks lugeda ka mitmesuguste ohtu tähistavate teadete jäljendamine mimeedi analoogsete teadete poolt. Näiteks kirjeldavad Dettner ja Liepert (1994: 138) mitmeid sipelgate läheduses elavaid lühitiiblase liike perekondadest *Zyras*, *Lomechusa*, *Pella*, kes muljumise korral eritavad spetsiaalsetest näärmetest lõhnaainet, mis sarnaneb sipelgatel alarmkäitumist vallandavale keemilisele substantsile (B–B\*–A\*). Sekreedi mõjul jätavad sipelgad lühitiiblased tavaliselt rahule.

**B–B–B.** Mimeet jäljendab vastuvõtja teateid, mis tähistavad vastuvõtjale ohtu või mittesöödavust, et saavutada seeläbi edu paljunemisel või levimisel. Kägude kehakuju lennus ja ka lennuviis meenutab kulliliste lennusiluetti. Usutavasti aitab see kägudel kui pesaparasitidel muneda märkamatu oma pere-

meesliikide pesadesse, kellel vallandab kullilise ilmumine lähikonda põgenemisreaktsiooni. On kirjeldatud kägude välimuse geograafilist varieerumist vastavalt kulliliste välimusele (Payne 1977: 7–8).

**B–B–C.** Mimeet jäljendab teateid, mis tähistavad vastuvõtjale ohtu või mittesöödavust, et saavutada seeläbi edu toitumisel või muu ressursi tarbimisel. Siia kuuluvad nii sama liigi piires kui eri liikidest koosnevates rühmades aset leidvad käitumuslikud kohastumused, mille käigus elusolend kasutab hoiatushäälsusi ilma põhjusega, et saavutada seeläbi paremat juurdepääsu toiduressursile (B–B\*–C\*). Charles A. Munn kirjeldab Peruu vihmametsades elava tangari *Lanio versicolor* ja sipelglase *Thamnomanes schistogynus* käitumiskohastumust. Mõlemad linnuliigid tavatsevad liikuda neljast kuni kümnest liigist koosnevates segaparvedes, hoides seal tihti liidripositsiooni. Tangar ja sipelglane on parvedes ainsad, kes peavad valvet võimalike röövlindude järele ning lasevad vajadusel kuuldavale alarmhüüu, mispeale teised parve liikmed taimestikku põgenevad. Samas sõltuvad tangar ja sipelglane toiduks olevate lüljalgsete leidmisel suurel määral teistest parveliikmetest. Charles A. Munn uurinute põhjal annavad mõlema liigi esindajad põhjendamatuid hoiatushüüde, mis vallandavad teistel parveliikmetel põgenemisreaktsiooni ja suurendavad seeläbi tangari ja sipelglase šansse toit endale saada. Sarnaseid käitumiskohastumusi on kirjeldatud ka tihaste puhul, kes alarmhüüu abil vallandavad põgenemisreaktsiooni lindude toidulaual, et seeläbi ise toiduni pääseda (Munn 1986).

**B–C–A.** Mimeet jäljendab modelli teateid, mis tähistavad vastuvõtjale kuuluvust teatud liiki või objektirühma, et olla kaitstud vastuvõtja eest. Selle kategoria alla võib lugeda faneerilise mimeesi, mille puhul mimeet jäljendab vastuvõtja jaoks selgelt eristuvaid, kuid ebahuvitavaid keskkonnamelemente, nagu näiteks väljaheidet (Pasteur 1982: 183). Liike, kes sarnanevad oma välimusest lindude väljaheidetele on kirjeldatud ämblike, liblikate ja konnade seas. Samuti võib selle mimikritüübi alla lugeda Derbert Wiensi kirjeldatud mimikrisüsteemi, milles kannatuslille *Passiflora* abilehed on arenenud sarnanema helikoniidide munakogumitele. Et helikoniidide röövikud kalduvad kannibalismile, on oluline, et liblikas leiaks munemiseks taime, millele veel ei ole munetud. Katseliselt on näidatud, et liblikad ei ole suutelised kannatuslille abilehti munakogumikest eristama, mille tulemusel kannatavad taimed vähem liblikaröövikute rüüste all (Wiens 1978: 337).

**B–C–B.** Mimeet jäljendab modelli teateid, mis tähistavad vastuvõtjale kuuluvust teatud liiki või objektirühma, et saavutada seeläbi edu paljunemisel või levimisel. Seda mimikritüüpi kasutavad käod, kelle munad sarnanevad oma välimusest peremeesliikideks olevate värvuliste munadele. Värvulised pole suutelised oma kurna käomunast eristama ning hauvad välja ja kasvatavad üles ka käo poja. Samuti sobib selle mimikritüübi näiteks mitmetel orhideeliikidel esinev mimikri, mille puhul taime õied meenutavad kuju ja värvuse poolest teatud putukaliike (nt. Ayasse jt. 2003). Lisaks vormilisele sarnasusele sisaldab taime poolt eritatav lõhn tihti ka putukate suguferomoonidele sarnanevaid

aineid (Borg-Karlson 1990). Orhideesid tolmeldavadki putukad, kes peavad õisi oma liigikaaslasteks ja üritavad nendega kopuleeruda. Heaks näiteks on ka Eestis esinev harilik kärbesõis *Ophrys insectifera*, keda tolmeldavad peamiselt kaevurherilased perekonnast *Gorytes*.

**B–C–C.** Mimeet jäljendab modelli teateid, mis tähistavad vastuvõtjale kuuluvust teatud liiki või objektirühma, et saavutada seeläbi edu toitumisel või muu ressursi tarbimisel. Selle mimikrirühma alla kuulub Wolfgang Wickleri põhjalikult kirjeldatud mimikrisüsteem, mille puhul kihvlimakala *Aspidontus taeniatus* jäljendab röövkalade ektoparasiitidest toituvate huulkalakeste *Labroides* käitumist (B–C\*–C\*). Viimased lähenevad oma hooldatavatele erilisel viisil diagonaalis ujudes, mida suuremad kalad peavad sümbioosipartnerit tähistavaks märguandeks.<sup>122</sup> Kihvlimakala läheneb suurematele kaladele sarnasel viisil, mistõttu need peavad teda huulkalaks, kuid erinevalt huulkalakesest toitub ta elusate kalade kudedest, mida näksib nende uimede ja naha küljest (Wickler 1963). Sama mimikritüübi alla võib lugeda mitmesuguseid agressiivseid mimikrijuhte, mille puhul mimeet jäljendab vastuvõtja liigikaaslast. Hästi on uuritud võrkurlase *Mastophora hutchinsoni* toitumiskäitumist (B–C\*–C\*). Ämblik eritab lõhnaainet, mis sarnaneb öölase *Lacinipolia renigera* suguferomoonile. Paaritumiseks kaaslast otsivad isased öölased lendavad feromooni kontsentratsiooni järgi orienteerudes ämbliku juurde. Nimetatud öölase liik on ka ämbliku peamiseks toiduobjektiks (moodustab keskmiselt ligi 3/4 toiduvalikust), kusjuures ämblik toitub ainult isasloomadest (Gemeno jt. 2000).

**C–A–B.** Mimeet kujutab teateid, mis tähistavad vastuvõtjale toitu või muud ressursi, et saavutada seeläbi edu paljunemisel või levikul. Kujutamise all mõistetakse käesolevas tüpoloogias mimeedi edastatud teate sarnasust mõnele üldisele tähenduslikule tunnustekogumile vastuvõtja omailmas, mis ei seostu konkreetse liigiga. Mimikritüübi C–A–B näiteks sobib taimeõite üldine tähendus putukate jaoks, mistõttu pole nektarit mittepakkuval taimel tolmlemiseks vältimatult tarvis ühest sarnasust kindla taimeliigiga, mille õied ohtralt nektarit ja õietolmu sisaldavad. Mõnel juhul piisab ka efektsetest õitest ning kasvukohast nektarit sisaldavate taimede läheduses. Amots Dafni kirjeldab Vahemereäärse orhideeliigi *Orchis caspia* tolmeldamisstrateegiat, mille õied omavad sarnaseid tunnuseid mitmete nektarit sisaldavate liikide *Asphodelus microcarpus*, *Bellevalia flexuosa* ja *Salvia fruticosa* õitele, neist otseselt ühelegi sarnanemata. Nimetatud liikide kasvukohad kattuvad *Orchis caspia* kasvukohadega ja nende arvukus on orhidee arvukusest kümneid kordi kõrgem. Seetõttu külastavad tolmeldajad aeg-ajalt prooviks orhidee õisi, millest näib piisavat käpalise tolmeldamiseks (Dafni 1983). Sarnase näitena kirjeldavad Johnson jt.

---

<sup>122</sup> Wickleri andmetel kasutab puhastajakalade teenuseid enamik ümbruskonnas elavatest kalaliikidest. Sagedasemate hooldatavatena mainib ta suuri ahvenalisi, mureene, kefaallaseid, raisid. Sümbioosi intensiivsusest annab aimu kuuettunnine vaatlus, mille käigus kirjeldati ühe puhastajakala juures 300 külalist (Wickler 1968: 158).

(2003) püramiid-koerakäpa arvukuse sõltuvust välimuselt küllaltki erinevate ojamõõla *Geum rivale* ja murulaugu *Allium schoenoprasum* kasvukohtade lähedusest.

**C–A–C.** Mimeet kujutab teateid, mis tähistavad vastuvõtjale toitu või muud ressursi, et saavutada seeläbi edu toitumisel või muu ressursi tarbimisel. Selle mimikritüübi alla kuuluvad mimikrijuhud, milles mimeediks olev röövloom jäljendab saaklooma abstraktset toiduobjekti. Näiteks püüavad euroopa merikurat *Lophius piscatorius*, lest *Asterorhombus fijiensis* (Amaoka jt. 1994) ja mitmed teised liigid saaki suu ees liigutatava uimejätke või nahakurru abil, mis meenutab väiksemate kalade toiduobjekte (B–C–C\*). Samas on selline sarnasus üsna ligikaudne, oluliseks teguriks kalu mimeedi lähedale meelitamisel on rütmiline liikumine, mis vastandina liikumatule merepõhjale annab märku elusolendist. Samuti annab jäljenduse abstraktsusest aimu vastuvõtjaks olevate liikide väga suur hulk mimikrisüsteemis. Vastuvõtjale ressursi tähistavaid teateid kujutavad metabolismi hõlbustamiseks ka mitmed putuktoidulised taimed (Wickler 1968: 151–153). Näiteks on kanntaimede *Nepenthes* püügikannudel kirjeldatud mustreid nii nähtavas kui UV-lainealas, mis sarnanevad taimeõite mustritele, mille ülesandeks on suunata putukaid nektari asukohani. Lisaks sellele eritab kanntaim *Nepenthes rafflesiana* tolmeldajaid meelitavaid lõhnaaineid ning tal esineb ka õite polümorfism, mis sõltub sellest, kui kõrgel maapinnast asub õis, millest võib järeldada kohastumist eri tunnuste alusel taimi valivate tolmeldajarühmade püüdmisele (Moran 1999).

**C–B–A.** Mimeet kujutab teateid, mis tähistavad vastuvõtjale ohtu või mittesöödavust, et olla kaitstud vastuvõtja eest. See mimikritüüp esineb väga erinevatest rühmadest pärit elusolenditel, kes kannavad mõnda eluslooduses levinud hoiatussignaali, mis on sedavõrd levinud, et seostub pigem tähenduse kui konkreetse loomaliigiga. Sobivateks näideteks on mao kehakuju ja sisin, teatud juhtudel ka iseloomulik värvumus. Samuti võib selle mimikritüübi alla lugeda musta ja kollase mustrikombinatsioonid, mis iseloomustavad eelkõige astlalisi kiletiivalisi, aga mida jagavad ka mitmed kahetiivalised, liblikad, mardikad, kiilid jt. putkarühmade esindajad. Samuti kuuluvad selle mimikritüübi alla silmlaikude esinemine paljude liblikaliikide röövikutel ja valmikutel, aga ka ptk.-s 6.1. toodud abstraktse mimikri näited, mille puhul eredavärviliste laikude ootamatu paljastamine ajab kiskja segadusse ja annab põgenemiseks lisaaga (C–B–A\*).

Eluslooduses esinevaid mitmekesiseid mimikrinähtusi on võimalik liigitada väga erineval viisil ja eri alustest lähtudes, kusjuures objektiivseid kriteeriume, mille põhjal mõnd tüpoloogiat teistele eelistada, on raske leida. Iga tüpologia rõhutab mimikrinähtuste teatud aspekte ning varjutab teisi, mistõttu semiootikat huvitavateks küsimusteks võiksid olla tüpoloogia sobivus konkreetse uurimisuuna vajadustega ning uute kirjeldusvõimaluste pakkumine traditsiooniliste lähenemistega võrreldes.

Käesolevas uurimuses esitatud tüpologiseerimiskatse võtab aluseks võimalikud kommunikatsiooniliste, sarnasuslike ja pettuslike suhete kombinatsioonid mimikrisüsteemis ning kirjeldab reaalseid mimikrijuhte neist lähtuvalt. Sellise lähenemise puhul on märgata konkreetsete mimikrijuhtude teistsugust jaotumist, võrreldes ajalooliselt kujunenud mimikritüüpide ja ka mitmete ptk.-s 5.3. kirjeldatud tüpologiseerimiskatsetega. Tüpoloogia pöörab tähelepanu mitmetele ebatavalistele ja teaduskirjanduses tagaplaanil olevatele mimikrijuhtudele ning ühendab samas ühe tüübi alla mitmed paremini uuritud mimikrinähud. Samuti on tüpoloogias hästi esindatud erinevad signaalitüübid. Kui ajalooliselt kujunenud mimikritüübid keskenduvad peamiselt kehavormidesse kinnitunud nähtavate sarnasuste kirjeldamisele, siis kommunikatsioonilisusest, sarnasuslikkusest ja pettuslikkusest lähtuv liigitus võimaldab kirjeldada ka keemilist mimikrit ning helisignaalide ja käitumisaktide jadadena väljenduvalid sarnasusi.

Tüpoloogiast tulenev võimalus eristada mimikriklasse, mida senises mimikrialases kirjanduses vaadeldakse tavaliselt koos, torkab eriti silma taimedel esineva mimikri kirjeldamise juures. Erinevates ülevaateartiklites on tehtud taimse mimikri põhieristusi Batesi mimikri, krüptilise mimeesi, paljunemis- ja levikumimikri (Wiens 1978) või Mülleri mimikri, toitumuslikku ja reproduktiivse pettuse (Dafni 1984) vahel. Käesolev tüpoloogia võimaldab taimset mimikrit kirjeldada samas süsteemis loomadel esineva mimikriga ja eristada kaheksat mimikritüüpi, kusjuures jaotuses osalevad kõik tüpoloogia alused.<sup>123</sup> Taimedel esineva mimikri puhul eristuvad jäljenduse tüübina sulanduv, sarnanev ja kujutav jäljendamine, mimikri bioloogilise funktsioonina metabolism, reproduktsioon ja kaitsefunktsioon ning modelli edastatud tähendustüübi alusel ressursi ja identiteeti väljendavad tähendused. Taimse mimikri eripärana võib esile tuua reproduktiivse funktsiooni tugeva esindatuse pragmaatilises dimensioonis.

Teisalt jaotab esitatud tüpoloogia tavaliselt ühe tüübina käsitletud mimikrinähtusi eri tüüpidesse, eristades näiteks sarnaneva ja kujutava jäljenduse Batesi mimikri (B–B–A/C–B–A) puhul eri mimikritüüpidesse. Selline ebatraditsiooniline vaatenurk pakub mimikrinähtuste kirjeldamisel värske perspektiivi ja juhtib tähelepanu teadetele, mis on muutunud evolutsioonis sedavõrd üldlevinuks, et neid võib vaadelda iseseisva tähendusega sümboliliste märkidena. Samas ilmneb just siin süntaktilise, semantilise ja pragmaatilise aspekti tihe seondumine — võimaluse abstraktsete märkide tekkeks pakuvad eelkõige ohtu ja vähe-mal määral ka ressursi väljendavad tähendused, samas kui tähendused, mis väljendavad kuuluvust liiki või objektirühma, seonduvad peamiselt üks-üheste sarnasustega.

Kui analüüsida tüpoloogiast lähtudes modelli aktiivsust teadete saatmisel ning mimeedipoolset modellile ja vastuvõtjale suunatud aktiivsust, selgub ootus-

---

<sup>123</sup> Taimset mimikrit kirjeldati tüüpides A–A–A, A–C–A, B–A–B, B–A–C, B–C–A, B–C–B, C–A–B ja C–A–C.

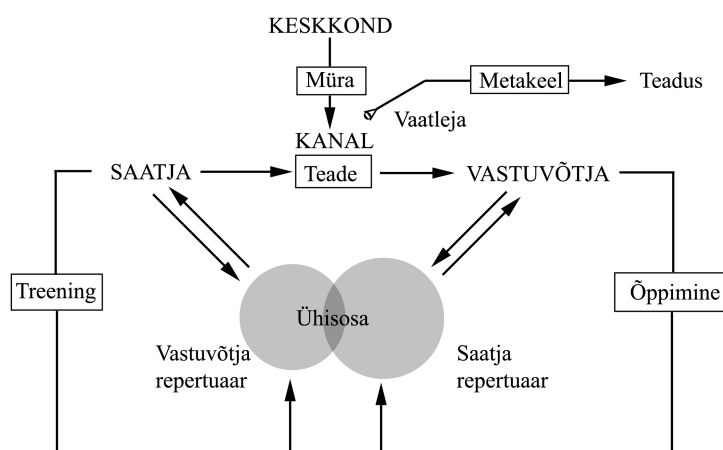
päraselt, et mimeedi aktiivsus on suunatud modellile tunnuste sulandumise puhul modelli iseloomustavatesse tunnustesse, ning vastuvõtjale konkreetse või abstraktse sarnasuse puhul. Erinevate võimaluste vahel modelli ja mimeedi aktiivsuseks ei esine ühest seost, mistõttu osalejate aktiivusi mimikris tuleks pidada konkreetset mimikrinähtust iseloomustavateks omadusteks. Samas võib märgata tendentsi, et modelli aktiivsus signaali saatmisel ja mimeedi vastuvõtjale suunatud aktiivsus esinevad koos. Sellest võib järeldada, et teateid, mida edastatakse vastuvõtjaga aktiivselt kokku puutudes, tavatsetakse ka aktiivselt jäljendada. Mimikriolukordades, kus see nii ei ole, pole osaliste aktiivsused ka üheselt määratavad — passiivse tunnuse aktiivseks jäljendamiseks võib põhimõtteliselt pidada merikuradi jt. merepõhjas elavate õngitsejate püügikohastumusi.

Mõningaid küsitavusi põhjustab esitatud tüpoloogias süntaktilise dimensioonina eristatud liigitusaluste vaheline seotus. Eristus selle kohta, kas mimeet sulandub modelli sarnaste tunnuste sekka, sarnaneb konkreetsele modellile või kannab abstraktset märgitunnust, tehakse vastuvõtja omailmas ning teatud juhtudel on seda vaatleja positsioonilt üsna keeruline kindlaks teha. Sobivateks kaudseteks kriteeriumiteks võib pidada küsimust mimeedi ja modelli vahetust kontaktist sulandumise juures ning teisalt modellide hulgast konkreetsetes mimikrisüsteemis kujutamise juures. Kui jäljendatavat tunnust jagavate modelliliikide arv on suur, võib mimikrit pidada abstraktseks. Sarnaselt ptk.-s 5.3. esiletoodud puudustele esineb ka käesolevas tüpoloogias mimikrijuhte, mis ühendavad mitut erinevat mimikritüüpi. Näiteks sipelgate jäljendamine mürmekomorfsete putukaliikide poolt võib täita samaaegselt nii toitumis- kui paljunemise funktsiooni ning olla ühtaegu nii konkreetne sarnasus kui ka sulandumine keskkonda. Mürmekomorfsete putukate sõltuvussuhe sipelgatest on kõrgelt arenenud ning hõlmab väga erinevaid aspekte (organismi ehitus, füsioloogia, elukäik, funktsionaalsed suhted jms.).

### 6.3. Vaatleja positsioon mimikrinähtuste kirjeldamisel

Käesoleva uurimuse erinevates peatükkides on käsitletud süsteemset lähenemist mimikrinähtusele, mis võimaldab kirjeldada mimikrit, lähtudes mimeedi, modelli ja vastuvõtja vahelistest suhetest. Ehkki see lähenemine vaatleb mimikrinähtusi terviklikult ja loob head eeldused erinevate osaliste vahelise kommunikatsiooni eripärade arvestamiseks, on Wolfgang Wickleri ja tema vaate edasiarendajate süsteemse käsitluse puhul siiski tegemist klassikalise loodusteadusliku lähenemisega. Sellega kaasneb inimvaatleja positsiooni ignoreerimine mimikrinähtuste kirjeldamisel ning erinevate mimikrisüsteemide käsitlemine vaatleja kommunikatsiooniliste võimaluste suhtes võrdsetena. Biokommunikatsiooni uuringutes on vaatleja positsiooni küll kuigivõrd arvestatud tänu kommunikatsiooniteooria ja hilisema küberneetika mõjutustele. Näiteks esitab Abraham A. Moles Thomas A. Sebeoki koostatud kogumikus „*Animal*

„Communication” skeemi, mis Meyer-Eppleri käsitlusel põhineb liidab endas Shannon-Weaveri kommunikatsioonimudeli, saatja ja vastuvõtja vahelise ühisosa ja autokommunikatiivsed tagasiside tsüklid. Moles lisab kommunikatsiooniteoreetilisele lähenemisele vaatleja ja tema metakeele mõjud, väites, et need elemendid on kesksed semiootilise vaate jaoks (Moles 1968: 628–629; joonis 17).



**Joonis 17.** Kommunikatsiooniskeem, mis ühendab Shannon-Weaveri klassikalist kommunikatsioonimudelit, kattuvat märgirepertuaari ja seda reguleerivaid autokommunikatiivseid tsükleid ning vaatleja positsiooni (Moles 1968: 629).

Esmapilgul tundub mimikri käsitlemine inimvaatlejast sõltumatu autonoomse süsteemina olevat soovitatavgi. 19. sajandi lõpu mimikrivaatlustes piirduti tihti ainult mimeedi ja modelli kirjeldamisega vaatleja positsioonilt. Kui erineva põlvnemisega elusolendid tundusid vaatlejale ekslikult sarnased, peeti sarnasust mimikriks, kui elusolend peitus inimsilma jaoks keskkonnatausta, loeti kohastumus varjevärvuste hulka kuuluvaks. Vastuvõtja positsiooni ning mimeedi ja modelli sarnasust tema jaoks ei osatud tollal veel tähele panna ega ka kuigivõrd uurida. Teatud reservatsiooniga võib öelda, et varastes mimikriuuringutes omandas vastuvõtja rolli mimikri määratlemisel inimesest looduseuurija. Teoreetilisesemates tõlgendustes omistati vastuvõtja kui autoriteetse subjekti roll mimikri määratlemisel aga abstraktsel looduslikule valikule.

Mimikrinähtuste süsteemne kirjeldamine võib aga kalduda teise äärmusesse ning tuua uurijale kaasa ohu eksida enda positsiooni hindamisel. Tajuva elusolendina on ka inimvaatleja piiratud oma meelelunditest ja omailmast, mistõttu tema positsioon vaatlejana ei saa erinevate biokommunikatsiooni nähtuste suh-

tes kuidagi neutraalne olla. Teatud sarnasused looduses on inimvaatlejale tänu tema meeleeelunditele ja omailma ehitusele kergemini märgatavad kui teised ning vaatleja iseärasuste mitteamistamine mimikri kirjeldamisel võib seetõttu kaasa tuua ebaõige hinnangu mimikrinähtuste esinemissagedusele ja paiknemisele eluslooduses. Semiootilise lähenemise jaoks peaks küsimus uurija positsioonist vaadeldava objekti suhtes olema aga esmatähtis ning seda nii vaatlusaluste elusolendite ja uurija vahelise semioosi iseärasuste arvestamisena kui ka metatasandil uuringu positsiooni ja seoste kirjeldamisena teiste teaduslike suundade ja inimkultuuri protsesside suhtes. Kultuurisemiootikas on semiootilise ja mittesemiootilise ruumi piiri sõltuvust vaatleja positsioonist ja valitud meta-keelest rõhutanud Juri Lotman (1999b: 18–19). Sarnasel viisil mõjutab inimvaatleja positsioon eluslooduse kirjeldamisel tähelepanu jagunemist erinevate nähtuste vahel ja nende pidamist kas oluliseks või ebaoluliseks.

Esimesel tasandil, uurija ja vaatlusaluse kommunikatsiooniprotsessi seondumise seisukohalt tuleks vaadelda kommunikatsiooniprotsessi, st. saatja ja vastuvõtja omailmade paiknemist uurija omailma suhtes. Mimikrisüsteemi uurija kuulub inimesena imetajate, täpsemalt esikloomade hulka, mistõttu on tal teiste loomadega võrreldes küllaltki hästi arenenud binokulaarne värvinägemine diapasoonis umbes 400–700 nm, keskpärane kuulmine sageduste vahemikus 20–20000 Hz ning suhteliselt nõrgalt arenenud puute-, maitsmis- ja haistmismeeled. See tähendab, et oma loomlike meeleeelundite kaudu on inimvaatlejal hea ligipääs visuaalsetele ja helisignaalidele, mida eelistavad orienteerumiseks ja suhtlemiseks linnud, aga ka paljud imetajad ja putukad, kuid talle on praktiliselt kättesaamatud lõhnateated, mille abil suhtlevad enamik imetajaid ja väga suur hulk putukaid. Samuti on inimvaatlejale meeleeelundite vahendusel kättesaamatu näiteks veekogudes lahustunud keemiliste ainete (maitsmismeel) ning vees levivate võngete (küljejooneelundiga tajutavad puutesignaalid) kaudu toimuv suhtlemine kaladel.

Lisaks vajab spetsiaalseid tehnilisi vahendeid väljaspoole inimese kuulmisulatust jäävate helisignaalide kirjeldamine: nahkhiirte ultrahelitatead vahemikus 20–200 kHz ning vaalade ja teiste mereimetajate madalsageduslikud teated alla 20 Hz. Inimese nägemismeelele pole ka tajutavad taimeõitel UV-lainealas (<380 nm) olevad orienteerumismärgised putukatele ning samadel lainepikkustel toimuv putukate ja lindude vaheline kommunikatsioon, samuti on inimestele raskesti mõistetav roomajate tundlikkus infrapunases lainealas (>680 nm) leviva informatsiooni suhtes.

Mitmed neist tajupiirangutest on otseselt mõjutanud ka mimikrinähtuste kirjeldamist. Näiteks on taimede UV-lainealas esinevate värvusmuustrite nähtamatus inimvaatleja jaoks otseselt mõjutanud samas diapasoonis esinevate petlike sarnasuste uurimist. Ehkki inimsilmale nähtamatutest taimede värvusmuustritest oldi teadlikud juba 19. sajandi lõpul, algasid intensiivsemad uuringud taimeõite UV-märgiste ja putukate ning teiste loomarühmade nägemisvõime kohta alles 1950. aastatel seoses etoloogia arenguga ja fotograafia võimaluste laienemisega

(vt. Kevan jt. 2001). See lõi võimalused ka ainult putukatele nähtavate jäljenduste kirjeldamiseks, nagu seda on näiteks putuktoiduliste kannlillede *Nepenthes* pettuslikud signaalid putukatele (Moran 1996).

Samuti on inimese loomulikele meelelunditele tajumatu nahkhiirte kajalokatsioon, mille uurimiseks kasutatakse tänapäeval kõrgeid helisagedusi registreerivad ja inimele kuuldavateks helideks muundavaid aparate. Lisaks nahkhiirte orienteerumisteadetele on inimvaatlejale raskesti tajutavad ka mitmete ööliblikate spetsiaalsed kohastumused, kes võivad end vastusena nahkhiirte kajalokatsioonile lennust maapinnale kukutada (nt. Rydell jt. 1997) või kes on suutelised ise tekitama segavaid ultrahelitateid, häirides nii nahkhiirte orienteerumist. Paljudel ööliblikaliikidel on tundlikkus ultrahelide suhtes ja võime ka ise vastavaid signaale tekitada leidnud hiljem rakendust liigisisese kommunikatsioonis paarilise otsimisel (Conner 1999: 1719).

Ülaltoodud näidete puhul paiknevad modelli poolt vastuvõtjale edastatavad teated ja mimeedi jäljendavad teated samas lainealas või diapsoonis. Modelli ja mimeedi poolt tekitatud teadete esinemist samas kanalis ja diapsoonis võib pidada mimikrinähtustele iseloomulikuks seaduspärasuseks, mis võimaldab mimikri kui pettuse toimimist. See toob aga sageli kaasa olukorra, kus inimvaatlejale jääb varjatuks terve kommunikatsioonisüsteem, nii modelli poolt vastuvõtjale edastatavad teated kui ka neid jäljendavad mimeedi poolt saadetud teated. Modelli ja mimeedi teated võivad aga paikneda inimvaatleja omailma suhtes ka sääraselt, et nad on küll mõlemad tajutavad, kuid tulenevalt inimvaatleja ja vastuvõtja meelelundite ja omailmade ehituse erinevusest ei tundu inimesele sarnastena. Näiteks kirjeldab Anders L. Nilsson mimikrisüsteemi punase tolmpa *Cephalanthera rubra* ja kellukate *Campanula* vahel, mille puhul on vastuvõtjateks erakmesilased perekonnast *Chelostoma* (Nilsson 1983). Inimvaatleja jaoks on punane tolmpa ja kellukad selgelt eristatavad — orhidee tundub oma värvuselt tumepunane, kergelt violetja tooniga, kellukate puhul on aga põhivärviks tumesinine, millele lisandub sõltuvalt liigist vähem märgatavam või intensiivsem lilla varjund. Kellukaid tolmeldavad mesilased ei taju aga kuigi hästi punaseid toone, mistõttu erinevus spektri selles osas jääb nende eest varjatuks. Seega näivad punane tolmpa ja kellukad mesilaste jaoks äravahetamiseni sarnased ning nähtust saab kirjeldada mimikrisüsteemina. Inimvaatleja jaoks on säärase mimikrisüsteemide märkamise raskendatud ning võib arvata, et suur osa neist on jäänud teaduse poolt kirjeldamata.

Lisaks vastuvõtja ja inimvaatleja tajudiapsoonidest tulenevale erinevusele võib inimvaatleja mimikrit sarnasusena mitte tajuda ka tänu vastuvõtja ja inimvaatleja omailmade erinevale ehitusele ning märgikategooriate erinevale liigitumisele nendes. Näiteks ei meenuta heledad värvilaigud pulmarüüs isase ahvenalise *Haplochromis burtoni* uimedel inimvaatlejale kuigivõrd marjateri, emaskala jaoks aga, kelle omailmas on pudenevad marjaterad paarumisajal üheks olulisemaks ärritajaks, on sarnasus ilmselt üheselt mõistetav (Wickler 1968: 221–227). Lisaks võimetusele tajuda mimeedi ja modelli suhet sarnasu-

sena (süntaktiline dimensioon) võib mimikri kirjeldamine olla inimvaatlejale keeruline ka tänu biokommunikatsiooni käigus edastatud tähenduste hoomamatusele (semantiline dimensioon) või takistustele pettuse funktsionaalsuse või põhjuse (pragmaatiline dimensioon) määramisel.

Lisaks mimikrisarnasuste mittemärkamisele inimvaatleja poolt võib mimikrisüsteemi vastuvõtja ja inimvaatleja positsioonide vaheline erinevus anda ka vastupidise väljundi — inimvaatleja võib mimikriks pidada selliseid sarnasusi, mis seda vastuvõtja jaoks ei ole. Käesolevas töös esitatud mimikri ja kommunikatsiooni määratlustest lähtuvalt tähendaks see olukorda, kus mimeet ja modell pole vastuvõtja jaoks segadust tekitavalt sarnased ja mille puhul vastuvõtja reaktsioon mimeedile ja modellile ei mõjuta nende tajutavate tunnuste edasist avaldumist. Inimvaatlejale tajutavad sarnasused eluslooduses võivad olla juhuslikud või tuleneda ka mitmetest teistest põhjustest, kui seda on elusolenditevahelised ökoloogilised suhted. Sääraseid sarnasusi mimikrina kirjeldades kipub inimvaatleja lähtuvalt oma tajueristustest (ja teoreetilistest tõekspidamistest) omistama vastuvõtjale tajuomadusi ja kommunikatiivseid seoseid, mida viimasel olla ei pruugi. Sellist elulooduse mimikriseerimist võib pidada looduse antropomorfiseerimise üheks vormiks. Teise äärmusena võib uurija aga oma teoreetilistest tõekspidamistest lähtudes eitada mimikrinähtuste kui mimeedi ja modelli petliku sarnasuse esinemist vastuvõtja jaoks. Sellistel juhtudel jäetakse vastuvõtja positsioon tihti vaatluse alt välja ja kirjeldatakse mimikrit kui sarnasust kahe elusolendi vahel.

Kokkuvõtteks võib väita, et mimikrinähtused on inimvaatlejale hästi kirjeldatavad juhul, kui tema ja vastuvõtja meeleelundid ning omailmades esinevad tähenduskategooriad on sarnased. Mida erinevamad on vastuvõtja ja inimvaatleja omailmad ning positsioonid vaadeldava kommunikatiivse olukorra suhtes, seda keerulisem on tal mimikrinähtust kirjeldada. See on ka põhjuseks, miks enamiku hästi uuritud mimikrinähtuste puhul on tegemist inimvaatleja meeleelundite poolt tajutava visuaalse või kuuldava sarnasusega.

Mimikrinähtuste ja inimvaatleja suhete teema alla kuuluvad laiemalt ka looduses esinevate eksitavate sarnasuste ja inimkultuuri suhted. Võib oletada, et nähtuste esinemine eluslooduses, mis liidavad endas mitmeid vastuolulisi tunnuseid, on lisaks vastuvõtjale mimikrisüsteemis olnud tähelepanu kõitev ka inimvaatlejale juba alates kultuuri arengu väga varajastest etappidest. Stewart E. Guthrie näeb raskesti klassifitseeritavate nähtuste esinemises eluslooduses ühte animistlike usundite tekkepõhjust (Guthrie 1993); jäljenduse kontseptsioon oli mõiste mimees (*mimesis*) all keskne antiikfilosoofias ja -esteetikas ning, ulatudes sealt läbi Euroopa mõtteloo, jagunes eri mõistete ja käsitluste rikkalikuks kogumiks (vt. Halliwell 2002; Gebauer, Wulf 1995; Melberg 1995; Maran 2003; 2004). See rikkalik ja huvitav teemadering ei mahu paraku käesoleva uurimuse piiridesse.

## 7. MIMIKRI, SEMIOOS JA EVOLUTSIOON

Mimikri fenomeni mõtestamine on olnud seotud küsimustega eluslooduse arengust ja evolutsioonist alates mimikri kontseptsiooni kujunemisest 19. sajandi teisel poolel. Akadeemiline huvi Darwini teooria kuldajal sündinud mimikri kontseptsiooni vastu on vähemate hälbimistega kaasa teinud evolutsiooniteooria tõusud ja mõõnad: klassikalise darvinismi languse Mendeli geneetika ees ning uue tõusu evolutsiooniteooria sünteesi aegadel 1930. aastatel (Bowler 1992: 30; Komarék 2003: 69). Mitmed käesolevas uurimuses kasutatud lähenemised, nagu Wolfgang Wickleri süsteemne mimikrikäsitlus või Richard Vane-Wrighti põhjalik mimikrinähtuste klassifikatsioon, näivad implitsiitselt eeldavat evolutsiooniliste jõudude ja protsesside osalust. Ka enamik tänapäeval tehtud praktilisi uuringuid mimikrinähtuste kohta lähtub nüüdisaegses loodusteaduses valdavast evolutsioonilis-ökonomilistest vaadetekompleksist. Neodarvinistlikud koolkonnad (nt. käitumisökoloogia) laiendavad „kasu” maksimiseerimisel põhinevat evolutsioonikäsitlust veelgi, rõhutades pettuslikkuse ja jäljenduse osatähtsust ka sama liigi isendite, nt. sugupartnerite või järeltulija ja vanalooma vahelises kommunikatsioonis (nt. Ryan 1997). Samadest vaadetest tuge leidev memeeetika püüab jäljenduse, konkurentsi ja abstraktse kasu kontseptsioone rakendada alusprintsipiidena inimkultuuri mõtestamisel (Blackmore 2003).

Nende tendentsidega tänapäevases bioloogias võib kas nõustuda või olla nende suhtes kriitiline, ent nii või teisiti moodustavad nad teadusliku konteksti, millesse iga nüüdisaegne mimikrinähtuste käsitlus asetub ja millest lähtudes teda tõenäoliselt ka loetakse. Seega on üsna paratamatu, et käesolev uurimusti peab püüdma end mingil viisil lokaliseerida enam levinud mimikri evolutsiooniliste vaadete suhtes. Eelnevates peatükkides on evolutsiooniteooria ja mimikrinähtuste arenguga seotud küsimusi käsitletud üsna põgusalt ja ebatraditsiooniliselt, tuues kommunikatsioonimudelisse indiviidiüleseid tagasisidemehhanisme, kirjeldades biokommunikatsioonisüsteemide tasakaalulist dünaamikat, selgitades võimalusi liikidevaheliseks kommunikatsiooniks ja analüüsides erinevaid mimikri tüpologiseerimisvõimalusi.

Mis tahes teemat käsitledes on käesoleva uurimuse autori esmaseks taotluseks aga olnud kirjeldusvõimaluse või vaatenurga leidmine, mis lubaks semiootilise lähenemise kaasamist mimikrinähtuste ja laiemalt biokommunikatsiooni uurimisse. Käesolevas peatükis võetakse semioos ja kommunikatsiooni semantiline mõõde lähtekohaks märgisüsteemide arengu ja eluslooduse evolutsiooniga seotud küsimuste analüüsil. Peatükk jaguneb kolmeks alapeatükiks. Neist esimeses vaadeldakse põgusalt neodarvinistlikke käsitlusi, mis näevad kommunikatsiooni ja mimikrinähtuste taga teatud eluslooduse arengut suunavaid üldiseid mõjujõude; samuti arutletakse selles alapeatükis mimeedi, modelli ja vastuvõtja vaheliste suhetega mitteseotud tegurite üle, millega on põhjendatud värvussarnasuste teket looduses. Teine alapeatükk tutvustab kommunikatsioonilis-

semiootilisest lähenemisest tulenevaid järeldusi mimikrisüsteemide evolutsioonile ning kolmas esitab üldisemaid järeldusi, mida selline vaatenurk lubab eluslooduse kujunemisloo suhtes teha.

### 7.1. Mimikri evolutsioonilised käsitlused ja alternatiivsed põhjendused

Nüüdisaegses bioloogias domineerivad vaated, mis näevad mimikrinähtuste ja teiste kommunikatsiooniliste kohastumuste põhjustena selliste jõudude tegevust, mida võib pidada kommunikatsioonisüsteemi välisteks. Teatud looduse mõjujõud või nende koostoimed abstraheritakse teoreetilisteks konstruktsioonideks, nagu näiteks kohasus (*fitness*) või isekad geenid (*selfish genes*), ning seejärel omistatakse neile kontseptsioonidele eluslooduse arengut suunav roll.<sup>124</sup> Sellise arusaamaga kooskõlas mõistetakse mimikrinähtusi ja teisi kommunikatsioonilisi kohastumusi tihti kui vahendeid, mille abil kirjeldatav bioloogiline liik või tema taga seisvad jõud saavutavad evolutsioonis teatud eesmärgi. Üldlevinud on ka hinna ja kasu (*cost, benefit*) omavahelisest suhtest lähtuv bioloogiliste kohastumuste analüüs (kommunikatsioonisüsteemide puhul nt. Hasson 1997).

Heaks näiteks lähenemisest, mis taandab kommunikatsiooni eluslooduse arengut suunavate tegurite üheks väljundiks, on Marc D. Hauseri mahukas uurimus „*The Evolution of Communication*”. Raamatu eessõnas märgib autor: „looduses esineb kommunikatsioonisüsteemide mitmekesisus, ja ma loodan heita valgust kausaalsetele faktoritele, mis on vastutavad sellise mitmekesisuse kujunemise eest” (Hauser 1998: 1–2).<sup>125</sup> Seatud ülesande täitmiseks toob Hauser Niko Tinbergeni töödele tuginedes välja neli perspektiivi: 1) mehhanistlik (omaduse avaldumise taga seisvate mehhanismide mõistmine); 2) ontogeneetiline (geneetiliste ja keskkondlike jõudude määratlemine, mis viivad omaduse arenemisele); 3) funktsionaalne (omaduste vaatlemine paljundamise ja ellujäämise seisukohalt, st. omaduste tagajärjed kohasusele); 4) fülogeneetiline (liigi evolutsioonilise ajaloo lahtiharutamine, nii et omaduse struktuuri oleks võimalik hinnata eellaste vastavatest omadustest lähtuvalt) (samas, 2). Hauseri raamatut näib iseloomustavat põhjus-tagajärg-seose või vähemalt kindla suunaga suhte omistamine vaatlusalusele nähtustele, kusjuures

<sup>124</sup> George Kampis heidab kohasuse kontseptsioonile ette ringargumentatsiooni. Neodarvinistliku käsitluse kohaselt sõltuvat ellujäämine sellest, kui kohane on organism, samal ajal kui ainsaks kohasuse mõõduks näib olevat ellujäämine. Kampis nimetab seda tautoloogiat ellujääja ellujäämiseks „*the survivor survives*” (Kampis 1998: 256). „Isekate geenide” kontseptsiooni kohta on põhjalikku kriitikat teinud Stephen J. Gould. Ta toob välja seitse argumenti, miks geenid ei saa iseseisvalt olla loodusliku valiku põhiühikuteks ega evolutsiooni suunda määravateks jõududeks, ehkki nad on peamisteks kopeerivateks üksusteks eluslooduses (Gould 2002: 614–638).

<sup>125</sup> „[...] *there are a diversity of communication systems in the natural world, and I hope to shed light on the causal factors that have been responsible for the evolution of such diversity.*”

kommunikatsiooni kirjeldatakse mitmesuguste tegurite tagajärjel kujunenuna, uskudes samas, et nende tegurite analüüs avab võimalusi biokommunikatsiooni süsteemide mõistmiseks.

Neodarvinistlikes käsitlustes põhjendatakse sageli kommunikatsioonisüsteemide iseärasusi, nagu ka teisi elusolendite omadusi, vajadusega maksimiseerida oma evolutsioonilist edukust ehk kohasust (*fitness*) liigikaaslaste ja teiste liikide esindajate suhtes. Ka elusolendi erinevaid omadusi ja tunnuseid on võimalik hinnata nende kohasuse või adaptiivväärtuse alusel — kas üks või teine omadus tuleb elusolendile elukonkurentsiasuks või mitte. Hea tekstinäite kohasusest kui kommunikatsioonisüsteemide omadusi määravast tegurist pakub Haven R. Wiley:

*Kommunikatsiooni evolutsioon sõltub muutustest signaali saatja ja vastuvõtja kohasuses. Kohasuse muutuse all mõistame me kiiruse muutust, millega elusolendite toimimist mõjutavad geenid levivad populatsioonis. [...] Loodusliku valiku tulemusena varasemates generatsioonides peaks indiviid tekitama ainult selliseid signaale, mis suurendavad tema kohasust. Samuti peaks indiviid vastama signaalidele ainult sellisel viisil, mis suurendab tema kohasust. (Wiley 1983: 156).<sup>126</sup>*

Neodarvinistlikud kommunikatsioonikäsitlused määravad suuresti ka referentsiraami, millest lähtudes toimub mimikri kirjeldamine. Näiteks defineerib Marc D. Hauseri mimikrit nähtusena, milles: „Looduslik valik on välja valinud sarnasuse ühe populatsiooni *A* liikmete ja teise populatsiooni *B* liikmete vahel, lubades seeläbi ühel populatsioonil teist ekspluateerida” (Hauser 1998: 271).<sup>127</sup> Andrew Starrett soovib mimikri mõiste asendada adaptiivse sarnasusega (*adaptive resemblance*), mida ta mõistab kui sarnasust, mis on kujunenud suunava valiku tulemusena või mis säilib selle mõjul (Starrett 1993: 301).

Elusolendite kui terviklike organismide ja nendevaheliste suhete rolli kommunikatsioonisüsteemide kujunemisel on mõnevõrra rohkem arvestatud koevolutsiooniliste lähenemiste raames. Näiteks analüüsib John N. Thompson elusolendi ontogeneesis avalduvaid võimalusi kohaneda kooseluks erinevate peremeesliikide või sümbiontidega. Millised tunnused ja seosed tegelikult avalduvad, sõltub nii organismi elukäigust (*life history*) kui ka interaktsioonidest konkreetse keskkonnaga (toiduvalikust, veekeskkonna soolsusest jms.)

---

<sup>126</sup> „The evolution of communication thus depends on the changes in fitness of the sender and the receiver of a signal. By change in fitness, we mean a change in rate at which genes influencing an individual's actions spread in the populations. [...] As a result of natural selection in past generations, an individual should only produce signals that increase its fitness. Likewise, an individual should only respond to signals in ways that increase fitness.”

<sup>127</sup> „Natural selection has selected for a resemblance between members of one population *A* and a second population *B*, thereby allowing one population to exploit the other.”

(Thompson 1994: 102–117). Leigh M. Van Valen kirjeldab koevolutsioonilistes protsessides osalevaid evolutsioonilisi tsükleid sümbiootilistes suhetes toimivatena, konkurentsist tulenevatena, eri organisatsioonitasandite koosmõjus avalduvatena või populatsioonide ruumilisel paiknemisel põhinevatena (Van Valen 1983: 6–13). Tema määratluse kohaselt on koevolutsioonist põhjust kõnelda juhul, kui muutused ühe osapoole (populatsiooni, liigi) arvukuses, omadustes või toimimises tingivad ka teise osapoole või osapoolte muutumist. Samas lähtub Van Valen neodarvinistlikkust vaatepunktist ning kirjeldab koevolutsiooni antagonistliku võidujooksuna (*arms race*), milles kumbki osapool püüab uute kohastumuste abil oma evolutsioonilist edukust maksimiseerida. Lähenedmist, mis väidab, et tasakaalu säilitamiseks peavad kaks koevolutsioneeruvat liiki pidevalt võidu arenema, on Lewis Carrolli tuntud lasteraamatule „Alice Imedemaal” viitavalt nimetatud punase kuninganna hüpoteesiks (*Red Queen hypothesis*, samas, 4).

Koevolutsiooni mudelit on kasutatud ka mimikrinähtuste uurimisel. Lawrence E. Gilbert kirjeldab Batesi ja Mülleri mimikrit kui ökoloogiliste suhete (vastavalt parasitism ja mutualism) erivorme, keskendudes sarnaste värvusmustrite kujunemisele eri liblikaliikide koevolutsioonilise arengu käigus. Gilbert analüüsib mimikrisüsteemis osalevate liikide arvukussuhteid, ruumilist paiknemist jt. aspekte, mida koevolutsiooni teooriates on tavaliselt oluliseks peetud ning lisab neile ka liblikate suhtelise söödavuse kiskjate jaoks (Gilbert 1983). John N. Thompson kirjeldab Batesi-Mülleri mimikrikompleksi taga paiknevat geneetilist regulatsiooni, mis vähemalt helikoniididel on kaheastmeline. Põhigeenid määravad ligilähedase sarnasuse, teise astme regulaatorgeenid võimaldavad aga kombineerumise tulemusena liigisisest variatiivsust ja seega ka eri värvusrühmade teket (Thompson 1994: 211–217, vt. ka Turner 1988). Selline geneetiline mehhanism selgitab paralleelsete värvusmorfide arengut eri liikidel ehk nn. mimikriringide esinemist. Ehkki mõlemad käsitlused on nime poolest koevolutsioonilised, pööratakse neis vähe tähelepanu mehhanismidele, mille kaudu mimeet, modell ja vastuvõtja omavahel kokku puutuda saavad ning kuidas mimikrisüsteemi osaliste vahelised vastassuhted reaalselt avalduvad.

Neodarvinistlike käsitluste kõrval, mis taandavad kommunikatsioonisüsteemide ja mimikrinähtuste põhjused teatud abstraktsetele kontseptsioonidele, võib leida ka lähenedisi, mis põhjendavad looduses esinevaid sarnasusi teiste teguritega kui liikidevahelised suhted. Mõjukaks alternatiiviks evolutsioonilisele kohastumisele oli eriti 19. sajandi käsitlustes keskkonna vahetu mõju selles elavatele olenditele, mis mõnelgi juhul võimaldas selgitada elusolendite värvuste vastavust nende elukeskkonnale. Edward Poulton arutleb võimaluste üle, kuidas temperatuur saab vahetult mõju avaldada karvadele, sulgedele jt. kehakatetele, kutsudes neis esile värvimuutuse (Poulton 1890: 92–101). E. M. Stephenson kirjeldab mitmeid füsioloogilisi protsesse, milles organismi ja keskkonna vahetud suhted võivad kaasa tuua muudatusi elusolendi välimuses. Näiteks kirjeldab ta melaniini moodustumise sõltuvust valguse hulgast, samuti

erinevate pigmentide sünteesi sõltuvust temperatuurist ja õhuniiskusest, millega vähemalt osaliselt saab ilmselt põhjendada kõrbealade elanike heledamaid kehakatteid (Stephenson 1946: 104–106). Ka Hugh B. Cott esitab kriitilise ülevaate värvuskohastumustest, mis võivad olla põhjustatud vahetust keemilisest ja füüsilisest mõjust (Cott 1957: 149–153).

Sarnasused erinevate elusolendite vahel võivad tuleneda ka elusolendite evolutsioonilisest kohastumisest teatud füüsilise keskkonna omadustega. Näiteks võib elusolendite kehakatete värvus olla seotud päikesevalguse mõjuga — tumedavärvilised elusolendid soojenevad päikese käes kiiremini ja see võib putukate ja kõigussoojaste loomade jaoks olla sõltuvalt temperatuurist ja päikesekiirguse intensiivsusest evolutsiooniliseks eeliseks. Juhul kui erinevat päritolu elusolendid sattuvad elama sarnastes keskkonnatingimustesse (ja ökoloogilistesse niššidesse), võib nende evolutsiooniline areng viia eluviisi ja välimuse sarnanemiseni. Säärase konvergentse evolutsiooni hästi tuntud näiteks on Austraalia kukrulistele ja Aasias elavatele pärisimetajatele paralleelne evolutsioon (nt. Forget, Vander Wall 2001). Samuti saab eluga sarnastes keskkonnatingimustes põhjendada näiteks angerjaliste ja meremadude sarnasust. Ehkki ühel juhul on tegemist roomajate ja teisel kaladega, omavad mõlemad elusolendirühmad sarnast kehakuju rõhtsalt lamendunud sabaosaga ning ka liiguvad vees sarnaste ujumislüügituste abil. Füüsilise keskkonna mõju elusolenditele nii ontogeneesis kui fülogeneesis ei tähenda aga, nagu ei võiks samadel nähtustel olla ka funktsionaalset tähendust ökoloogilistes ja kommunikatiivsetes seostes teiste elusolenditega. Sarnasusest meremadude ja angerjaliste vahel võiks kujuneda mimikrisüsteem, juhul kui esineks ka kolmas osapool, kes toituks kaladest, kuid jätkaks angerjad sarnasuse tõttu ülilmürgiste meremadudega puutumata.

Teiseks põhjenduste rühmaks, mille abil on püütud mimeetide ja modellide vahelisi sarnasusi selgitada, võib pidada organismide struktuurist, ehitusest ja looduses esinevatest vormidest tulenevaid põhjusi. 19. sajandi lõpul ja 20. sajandi algul olid säärased lähenemised levinud eelkõige Mandri-Euroopa saksa-keeles teadusruumis, kus pöörati võrreldes angloameerika loodusteadusega rohkem tähelepanu organismide ontogeneesile ja embrüoloogiale. Ka elusolendite värvusmuutrite ja vormiisearasuste kujunemist vaadeldi eelkõige seoses nende individuaalse arenguga. Näiteks seletas G. H. Theodor Eimer oma 1897. ilmunud raamatus „*Orthogenesis der Schmetterlinge*” värvusmuutriteid teatud algelementide kombineerumise või transformeerumise tagajärjel tekkinutena ning rõhutas homoloogilisi sarnasusi erinevate elusolendite värvusmuutrite vahel. Säärane vaatenurk võimaldas elusolendite välimust selgitada teatud üldiste seaduspärasuste abil — nii olid selle teooria järgi erineva muustriga liblikatiivad täppide, triipude ja laikude tekkimise või liitumise erinevates staadiumites. Ka sarnasuse põhjuseks eri liikide vahel oli teatud üldkehtivate vormireeglite ehk nn. ortogeneetiliste reeglite järgimine (Bowler 1992: 150–153; Gould 2002: 355–365). Eimeri seisukohad avaldasid olulist mõju mitmete hilisemate

Mandri-Euroopa autorite töödele, nagu Fritz Süffert, Karl Henke, Adolf Portmann jt., sellest on põhjalikult kirjutanud Stanislav Komarék (2003: 90–99).

Teatud mõttes võib selliste käsitluste hulka, mis näevad värvuskohastumuste põhjustena organismide struktuuri ja ehituse iseärasusi, arvata ka tänapäevased uuringud mimikrinähtuste geneetiliste mehhanismide kohta. Siinkohal on oluline märkida, et lisaks DNA-s sisalduvale otseselt pärilikule informatsioonile võivad elusolendite värvusiseärasused tuleneda ka geenide avaldumise protsessist, olles sõltuvad näiteks makromolekulide struktuursetest omadustest, mitmel tasandil avalduvatest koosmõjudest, valgusünteesi iseärasustest jms. Russell E. Naisbit jt. on uurinud helikoniide *Heliconius cydno* ja *Heliconius melpomene*, kes on evolutsioonis suhteliselt hiljuti divergeerunud jäljendama teisi liblikaliike. Nad leiavad, et liblikate värvusvariatsioonid on suuresti põhjustatud epistaasist (ühe geeni tõkestav, pärssiv või varjutav toime teise lookuse geeni avaldumisele), aheldunud geenikompleksidest või arengu suunatusest polügeensete modifikaatorite tõttu (Naisbit jt. 2003). Vernon Frenchi ülevaade liblikate silmalaikude geneetilisest mehhanismidest näitab, et tiivamuustrite kujunemine on mitmeastmeline protsess (silmalaikude lokaliseerumine ja värvuse, suuruse kinnistumine), milles võivad tekkida muutused liblika erinevatel arengustadiumitel ja mis võib olla mõjutatud ka keskkonnatingimuste poolt (French 1997).<sup>128</sup>

Mimikrinähtuste suhtes välisteks teguriteks jäävad ka erinevad elusolendite värvuste kujunemist mõjutavad liigisisemed interaktsioonid, milles kommunikatsiooniprotsessid täidavad küll olulist osa. Liigisiseses kommunikatsioonis kasutatavad tunnused ja teated on ääretult mitmekesised, hõlmates liigikaaslaste identifitseerimist võimaldavaid tunnuseid, elusolendite motivatsiooni ja sotsiaalseid rolle tähistavaid teateid, vanaloomade ja järeltulijate vahelises kommunikatsioonis kasutatavaid märguandeid jpm. (ptk. 3.). Mimikrinähtuste uurimise seisukohalt on oluline märkida, et paljudel juhtudel võivad samad kohastumused omada funktsiooni nii liigisiseses kommunikatsioonis kui ka mimikrinähtustena. Liblikatel on kirjeldatud mimikrinähtusi, mis avalduvad ainult ühel sugupoolel, tavaliselt aeglasemalt lendavatel ja kogukamatel emastel. Säärasel juhul on oletatud, et lisaks liikidevahelistele suhetele võib mimikri avaldumist mõjutada ka liigisisene suguline valik (Mallet, Joron 1999: 213–214).<sup>129</sup>

---

<sup>128</sup> Liblikate tiivamuustreid määravate geneetiliste mehhanismide ja nende avaldumise uurimine ontogeneesis on viimastel aastatel kiiresti arenenud, ehkki selles on veel palju ebaselget. Ülevaate suuna erinevatest aspektidest pakuvad Nijhout jt. (2003).

<sup>129</sup> Sugulise valiku puhul toimib üks sugupool valikuagendina teise suhtes. Nähtust kirjeldas esimesena Charles Darwin (1871) ja see on evolutsiooniteooria järgi loodusliku valiku (liigisisest konkurentsist tulenev valik) kõrval teine peamine eluslooduse arengut suunav mehhanism.

John R. True arutleb tumedavärvuseliseuse põhjuste ja avaldumismehhanismide üle liblikatel jt. putukatel ning leiab, et melanismi klassikaline tõlgendamine varjevärvusena on vaid üks võimalus. Mõnedel pääsusaba *Papilio* ja kapsaliblika *Pieris* liikidel tuleneb melanism tõenäoliselt sugulisest valikust, kakstäpp-lepatriinu *Adalia bipunctata* värvusmuster näib uuringute põhjal olevat mõjutatud nii termoregulatsiooni vajadusest kui vastassugupoole eelistusest. Lisaks sellele ei oma kakstäpp-lepatriinu ühena vähestest lepatriinudest keemilisi kaitsevahendeid, mistõttu on tema puhul eeldatud ka Batesi mimikri esinemist (True 2003).

Mitmed autorid on olnud mimikri esinemise suhtes kriitilisel seisukohal, arvates, et mimikri puhul on kas teatud juhtudel või alati tegemist looduse antropomorfiseerimisega ja inimkesksete kontseptsioonide omistamisega loodusele. Selline seisukoht moodustab osa darvinismi kriitikast, mille aluseks on evolutsiooniteooria seosed Thomas R. Malthuse rahvastikuteooria jt. sotsiaalmajanduslike käsitlustega. Stanislav Komaréki analüüsid mimikri ja teiste värvuskohastumuste teooriate kujunemislöö kohta on küllaltki teaduskriitilised. Komarék kirjeldab mimikri teoreetiliste käsitluste kujunemist seoses ajastuspetsiifilise kultuurikeskkonna ja teadusliku atmosfääriga (Komarék 2003: 37–44). Üks radikaalsemaid mimikri adaptatiivse käsitluse vastaseid oli Saksa harrastusentomoloog Franz Heikertinger. Ta püüdis näidata, et mimikrit kui sellist looduses ei eksisteeri ning et selleletemalised uurimused on ebakorrektsed, uurija eelarvamusi loodusele projitseerivad või on tegemist juhuslike kokkulangevustega (Heikertinger 1933; 1954; ka Komarék 2003: 110–111). Mimikrinähtuste suhtes kriitilised vaated ammutasid jõudu looduses esinevate sarnasuste ilmselgest üleinterpreteerimisest. Üks silmapaistvamaid autoreid selles vallas oli Gerald H. Thayer, kes omistas kaitsefunktsiooni näiteks flamingode roosale värvusele loojangutaeva taustal või paabulinnule, kelle hele kael Thayeri raamatu „*Concealing-Coloration in the Animal Kingdom*” illustratsioonil sobitub täpselt läbi lehestiku paistva taevalaiguga (Cott 1957: 172–173).<sup>130</sup>

## 7.2. Mimikrinähtuste evolutsioon ja semiootiline mõõde

Käesoleva uurimuse ankrupunktideks on saatjat ja vastuvõtjat ühendav kommunikatsiooniakt ning kolmest osalisest koosnev mimikrisüsteemi mudel. Ka mimikrisüsteemide evolutsiooniga seotud küsimuste vaatlemisel lähtutakse sellest

---

<sup>130</sup> Samas võib väita, et Gerald H. Thayeri interpretatsioon oligi rohkem ajendatud elusolendite esteetilistest omadustest kui püüust määratleda kohastumuste adaptatiivset väärtust. Oma mõju avaldas Geraldil vaadetele ka ta kunstnikust ja harrastusbioloogist isa Abbott Thayer, kes muuseas pakkus esimesena välja vastuvarjutuse kontseptsiooni, mille järgi liblikaröövikute heledam alakülg teeb nad võimalikele kiskjatele lehestikus raskesti märgatavaks (ülevaadet Thayerite töödest ja teaduslikust diskussioonist vt. Boynton 1952; Gould 1992: 209–228).

kirjeldusraamist ning keskendutakse mimeedi, modelli ja vastuvõtja vahelistele kommunikatsioonilistele kokkupuudetele. Vaatenurk, mis taotleb põhjendada nii mimikri kui kommunikatsioonisüsteemide omadusi vähemalt osaliselt kommunikatsiooni enda seaduspärasustega, näib olevat tänapäevases loodusteaduses levinud seisukohtadega võrreldes üsna ebaharilik.

Siinse uurimuse kontekstis asendub abstraktne loodusliku valiku mõiste vähemalt osaliselt modelli, mimeedi ja vastuvõtja kui konkreetsete elusolendite kokkupuudetega kommunikatsioonis ja selle tagajärgedega. Vaatlusaluseks küsimuseks saab kommunikatsiooniakti mõju kommunikatsioonis osalejatele ning kommunikatsiooni käigus edastatavatele teadetele. See mõju leiab väljenduse vastuvõtjapoolse kommunikatiivse või käitumusliku tagasisidena saatjale, mis võib avalduda eri tasanditel. Peatükis 1.2. eristati lisaks saatja ja vastuvõtja vahelisele kommunikatiivsele tagasisidele isendi kogemust summeerivat ontogeneetilist tagasisidet ja liigi kohastumusi kujundavat evolutsioonilist ehk fülogeneetilist tagasisidet. Lähtudes kommunikatsiooni mõjust edastatavatele teadetele on võimalik eristada positiivset, negatiivset või pööratud tagasisidet (ptk. 4.1.). Vastuvõtjapoolne tagasiside tuleneb viisist, kuidas vastuvõtja teateid interpreteerib, kusjuures erinevad interpretatsioonid annavad tulemuseks erinevat tüüpi tagasiside ning igal võimalikul tagasisidel on mõju teadete edasisele avaldumisele ning kommunikatsiooniolukordade ja märgisüsteemide arengule.

Vastuvõtjapoolse interpretatsiooni ning mitmete transformatsioonietappide avaldumise tõttu pole kommunikatsiooni tulemus deterministlikult ette määratud. Otseste kommunikatsiooniaktide puhul saab erinevatel viisidel avalduda möödakommunikatsioon, pettusliku kommunikatsiooni puhul võib vastuvõtja langeda pettuse ohvrile või pettust läbi näha ja sellele eri viisidel reageerida. Mimikrinähtuste puhul interpreteerib vastuvõtja ambivalentset mimikrimärki erinevalt, kas mimeedile või modellile vastavana, ja annab oma interpretatsioonist lähtudes teate saatjale kommunikatiivset või käitumuslikku tagasisidet. Näiteks võib mimikrinähtuse puhul hoiatusvärvusega astlalisi jäljendavat sirelast märganud putuktoiduline lind sellest kas üldse mitte välja teha, putuka teda jälitades väsitada ja seejärel loobuda, teda nokaga haarates vigastada ning seejärel välja sülitada või kõhkluseta alla neelata. Kommunikatsiooniakt, mis lubab vastuvõtjal otsustada, kõhelda ja ümber otsustada ning vastavalt oma interpretatsioonile mitmel viisil tegutseda, loob mittekauasaalse olukorra, mida Juri Lotman on Ilya Prigogine töödele viidates kirjeldanud kui bifurkatsioonipunkti (Lotman 2001b: 231, vt. ka Lotman 2001a: 22–29). Sama vaadet toetavad psühholoogid Allen E. Ivey ja James C. Hurst:

*Kommunikatsioon areneb läbi kestva adaptatsiooniprotsessi. Iga kommunikatsiooniakt sõltub minevikus toimunud kommunikatsiooniaktidest, millest kommunikatsioonis osalejad on osa võtnud. Ehkki kommunikatsiooni kohta on võimalik anda täpseid ja selgeid definitsioone, ei suuda*

*keegi täie kindlusega ennustada uue kommunikatsiooniakti tulevasi tagajärgi.* (Ivey, Hurst 1971: 207).<sup>131</sup>

Seega, kuigi bioloogiliste populatsioonide tasandil ja evolutsioonilises ajaskaalas saab vastuvõtjate interpretatsioone ja tegevust kirjeldada teatud tendentse järgivatena, on vastuvõtja kui üksikindiviid oma tegevuses iseseisev. Indiviidi interpretatsioonivabadus või ka vabadus valikuliselt eksida annab koos interpretatsiooni mõju füüsilisele reaalsusele rakendavate tagasisideprotsesside ja stabiliseerivate funktsionaalsete seostega kommunikatsioonisüsteemile piisava loovuse, et avaldada otsest mõju kommunikatsioonisüsteemile endale ja selle kaudu ka eluslooduse arengule.

Toodud näite puhul sirelase ja putuktoidulise linnu vahelisest kommunikatsioonist avaldab kokkupuude mõju nii teate saatjast sirelasele (süüakse ära, vigastatakse või jäetakse puutumata), edastatud teatele (hoiatusvärvuse jäljendamine järgmistes generatsioonides ja putuka käitumine järgmistel kokkupuudetel) kui ka vastuvõtjale muutuse näol putuktoidulise linnu kogemuses hoiatusvärvuse ja mittesöödavuse seose kohta. Kommunikatsioonisüsteemi arenguks on oluline, et kommunikatsiooniakt, mille käigus sama teadet edastatakse, leiaks eri variatsioonides aset mitmeid kordi, nii et eelnevad kommunikatsiooniaktid saaksid tagasisidemehhanismide kaudu teadete järgmisi avaldumisi mõjutada. Mimeedi tähtsus on evolutsioonilises ajaskaalas stabiliseeriv — tema evolutsioonilised, füsioloogilised jm. võimalused seavad piirid jäljenduse kujunemisele. Modelli mõju on kaudne ja avaldub vastuvõtja tagasiside ja interpretatsiooni kaudu modelli teadete sarnasusest mimeedi analoogsetele teadetele.

Näiteks kärbesõie *Ophrys insectifera* ja kaevurherilaste perekonna *Gorytes* vahelises reproduktsioonimimikris (Kull 1994: 23) määratleb õie kuju, lõhna ja värvuse isaste herilaste tajusüsteem ja ettekujutus vastassugupoole levitatavatest teadetest. Taim muutub vastavalt herilaste arusaamale liigikaaslastest oma fülogeneetiliste võimaluste piirides. Heaks illustratsiooniks mimikri evolutsioonilisele arengule on kujund savikuju modelleerivast kunstnikust. Vastuvõtjat võiks võrrelda kujuriga, mimeeti saviga, modell täidaks aga originaali osa, mille järgi vastuvõtja oma kunstiteost vormib. Erinevatel tagasisideprotsessidel oleks täita voolimisnoa osa. Sarnaselt savi modelleerivale kujurile võrdleb ka vastuvõtja iga oma kommunikatsioonilise kogemuse läbi modelli ja mimeeti ning vastavalt oma interpretatsioonile kujundab viimast.

Säärast seisukohta toetab osaliselt briti loodusteadlane Tim Guilford, kes tõstab esile vastuvõtjaks oleva kiskja psühholoogilisi iseärasusi kui tegurit, mis võib mõjutada saakloomade värvuste, sh. hoiatusvärvuste ja mimikri omadusi. Näiteks peab Guilford oluliseks küsimust kiskja poolt kasutatavatest otsingu-

---

<sup>131</sup> „Communication develops through constant process adaptation. Each communication depends on past communications in which the participants have been involved. While strict and precise definitions may be made of communications, no one can predict the future consequences of new communicative acts with absolute certainty.”

meetoditest. Arenenud otsingustrateegiad, nagu keskendumine saakloomade tunnustele (suurusele, kehakujule), toovad kaasa saakloomapoolsed vastukohastumused (vastuvarjutus, kehajätked). Otsingukujundid, mille käigus keskendutakse sagedamini esinevate saakloomade iseloomulikele tunnustele, võivad aga kaasa aidata polümorfsete liikide tekkele. Erinevate värvustüüpide esinemine sama liigi piires raskendab kiskjal otsingukujundi väljakujunemist, kuna talle sattub ette erineva välimusega saakloomi. Samas püütakse haruldasemaid ja otsingukujundile mittevastavaid värvustüüpe väiksema tõenäosusega, mis tagab nende säilimise (Guilford 1992: 378–384).

Samuti põhjendab Tim Guilford kiskja tajupsühholoogiliste iseärasustega mustrite rütmilist kordumist hoiatusvärvuste puhul. Kollane mustaga, punane mustaga ja teised sarnased värvuskombinatsioonid on kiskjale kergesti märgatavad ja äratuntavad väga erineva vaatenurga alt, aga ka siis, kui nähtavus on halb, näiteks juhul kui hoiatusvärvust kandev putukas paistab läbi lehestiku vaid osaliselt (Guilford, Dawkins 1993: 432). Ka petlike mimikritunnuste omadused on põhjendatavad kiskja psühholoogiliste iseärasustega kui vastavused üldistusele, mida kiskja teeb mustrite kohta, mida ta on õppinud vältima (Guilford 1992: 387). Kiskja tajupsühholoogia võimaldab kirjeldada mitmeid mimikri kui kommunikatsiooniakti käigus edastatavate signaalide iseärasusi, nagu näiteks sarnasuse tüüpi ja täpsust mimeedi ja modelli poolt edastatavate teadete vahel. Samuti aitab see teatud määral põhjendada kommunikatsiooniks kasutatavate kanalite valikut ja edastavate teadete vormilisi omadusi (ptk. 3.2.). Teisalt jagab tajupsühholoogiline vaade suuresti tänapäevase loodusteaduse dogmaatilisi seisukohti, pidades keskse tähtsusega küsimuseks teadete efektiivsuse (*efficiency*) probleemi. Viimane võimaldab põhjendusi, nagu: „Kui mürgistel saakloomadel tekkivad värvid, mis teevad nad äratuntavaks suuremalt distantilt, siis pakuvad nad kiskjatele sisuliselt rohkem aega, et neid näha ja ära tunda mittetasuvate asjadena, mis nad ka tegelikult on” (Guilford, Dawkins 1993: 432).<sup>132</sup>

Käesoleva töö autori arvates takistab aga kommunikatsiooni efektiivsuse, kohasuse jt. säärase kommunikatsiooniakti väliste mõõtude rõhutamine otseselt vastuvõtja iseärasuste ja mõju mõistmist kommunikatsiooniaktide kujunemisele. Efektiivsuse maksimiseerimist taotlev lähenemisviis ei suuda kuigi hästi põhjendada biokommunikatsioonis kasutatavate teadete vormilist mitmekesisust, mille puhul alternatiivsed tunnused või signaalid näivad täitvat oma rolli ühtviisi hästi. Näiteks võib siinkohal tuua küsimuse, miks kiletivalised kasutavad hoiatusvärvusena kollase ja musta vööditust, Kesk-Ameerika troopilised maod aga valdavalt punase ja musta värvuse kombinatsioone, samas kui kahepaiksetel ja kaladel kohtab hoiatusvärvustena ka erksaid siniseid toone. Või miks esineb

---

<sup>132</sup> „If noxious prey evolve colours that make them detectable from a greater distance, they will effectively provide predators with more time to see them and to recognize them for the unprofitable items they are.”

looduses suures hulgas erisuguseid silmade imitatsioone, mis erinevad üksteisest nii konkreetsuselt, suuruselt, kujult kui ka värvuselt?

Püüdes seda probleemi sõnastada ja sellesse selgust tuua semiootilisest vaatenurgast, võib öelda, et mimikritunnuste tajutavad omadused on osa märgist kui semioosis osalevast ja seeläbi defineeruvast suuruselt. Kohasuse või efektiivsuse puhul on aga tegemist semioosivälise mõõduga, mis näitab semioosi tagajärge või tulemust. Teadete märgilise vormi ja nende efektiivsuse vahel esineb küll seos, kuid see seos ei saa olla üks-üheselt põhjuslik. Teate tajutavad omadused (värvus, muster, kuuldav heli) avalduvad märgiprotsessis ja on kirjeldatavad interpreteerija maailma läbi, efektiivsus seevastu on kõrvalseisja neutraalsest vaatepunktist antud hinnang või interpreteerija enda konstrueeritud mõtteline abstraktsioon. Lihtsustav paralleel inimestevahelisest mitteverbaalsest kommunikatsioonist oleks riietusesemed, mida inimesed kannavad. Rõivad erinevad üksteisest paljude tunnuste poolest, kusjuures mõned võimaldavad oma kandjatel sotsiaalsetes suhetes paremini toime tulla, kuna nad on atraktiivsemad, väljendavad paremini kandja stiilitunnetust, seksapiili jms. Selle tulemuslikkuse ning riietusesemete konkreetsete tunnuste vahel (värv, muster, lõige) pole aga võimalik konstrueerida üks-ühest ega püsivat seost. Kombinatsioon lihtsa tegumoea pükstest, mis on khakivärvi, kaherealisest pintsakust, mis on sinine, ja heledast kaelasidemest, nagu selle tõi rõivamoodi inglise seltskonnategelane George Bryan, on just säärasena eriline interpreteerija tajust lähtuvalt, aga mitte efektiivsuse alusel kirjeldatuna.

Biokommunikatsiooni ja mimikrinähtusi analüüsides võib seega väita, et ehkki vastuvõtja erinevad interpretatsioonid toovad kaasa tagasiside, mis omab saatja ja vastuvõtja jaoks erinevaid tagajärgi, pole kommunikatsiooni efektiivsus või evolutsiooniline kasu need suurused, millest vastuvõtja oma interpretatsioonis lähtuks. Vastuvõtja interpreteerib tunnuseid ja signaale nii, nagu ta neid enda maailmas ja kommunikatsioonilises olukorras näeb, kuuleb, haistab, maitseb ja tunneb; see tähendab lähtumist konkreetsetest värvustest, mustritest, helidest, rütmidest, maitsetest ja lõhnadest, nende dünaamikast ja muutumisest ning sarnasustest ja erinevustest nende vahel. Ning kui vastuvõtjapoolne interpretatsioon mõjutab tagasisideprotsesside läbi saatjat, edastatud teateid ja vastuvõtjat ning nende evolutsioonilist arengut, siis avaldub selles mõjus otseselt viis, kuidas ja mida tajub vastuvõtja diskreetsete märgikogumitena maailmas enda ümber. Võib väita, et semioosilise kommunikatsiooni kaudu muudab subjektiivne maailmataju füüsilisesse mateeriasse kinnistunud omadusi. Sama mõtet veelgi otsesemalt väljendades — subjektiivne taju ja tunnetus saavad kommunikatsiooni kaudu füüsilise ja objektiivse kehastuse.

Mimikri on säärasest perspektiivist vaadatuna vastuvõtjapoolse interpretatsiooni iseärasus — pidev võimetus eristada sarnaseid märgirühmi, mis tänu vastuvõtjapoolsetele tagasisidemehhanismidele kujundab ja muudab füüsilises maailmas avalduvaid tunnuseid. Tulenevalt mimeedi, modelli ja vastuvõtja vaheliste suhete iseloomust toob vastuvõtjapoolne interpretatsioon kaasa ükstei-

sele sarnaste vormiliste tunnustega (representamen), kuid erineva kasutatavusega (interpretant) märgi suhtest moodustunud ambivalentse märgi püsimise ja arengu vastuvõtja maailmas ja sellele vastavalt elusolendite tunnuste kujunemise ja arengu füüsilises maailmas. Mimikrisüsteem on stabiilne ja ennast säilitav niikaua, kuni eksisteerivad kolm osapoolt — mimeet, modell ja vastuvõtja — ning funktsionaalsed (ökoloogilised) seosed nende vahel. Samas saavad kommunikatsioon ja tagasiside reguleerida mimikrinähtustes vaid juba tekkinud sarnasuse edasist avaldumist, kuid mitte tekitada sarnasust ennast. Seetõttu on mimikrinähtuste eelduseks vastuvõtja maailmas diskreetseteks üksusteks jagunenud märgikogumite olemasolu, nagu ka eritähenduslike märgikogumike vaheline sarnasus. Säärane sarnasus võib olla kujunenud juhuslike evolutsiooniliste muutuste tulemusena või mõne teise kohastumuse kõrvalsaadusena.

Näiteks on paljud sukulendid ja kaktused kohastumusena aurumise ja väliste vigastuste vastu osaliselt kaetud surnud rakkudest kaitsekihiga, mis muudab taime värvilt sarnaseks ümbritseva keskkonna mitteelusatele elementidele. Mõnedel juhtudel aga on säärane välimus edasi arenenud mimeesiks, kus taimed jäljendavadki surnud taimeosi, oksi ja kive, olles nii kaitstud herbivooria eest (Wiens 1978: 385). Samuti võib selline sarnasus olla paratamatu evolutsiooniliselt lähedaste liikide hulgas, aga tekkida ka sarnastes keskkonnatingimustes elavatel erineva põlvnemisega liikidel konvergensinähtuse tulemusena (ptk. 7.1.). Teatud hetkel, kui kaks elusolendit osutuvad kolmanda maailmas samu märgilisi tunnuseid omavateks ning kommunikatsioonilised tagasisidemehhanismid käivituvad, kujuneb senisest latentsest sarnasusest toimiv mimikrisüsteem, mis saab edaspidi mimeedi ja modelli sarnasust suunavaks teguriks.

### **7.3. Semioosiline kommunikatsioon ja evolutsioon**

Eelmisest alapeatükist järeldub, et mimikri semiootiline analüüs võib kaasa tuua avarama arusaama viisidest, kuidas elusloodus evolutsiooni käigus muutuda saab. Mimikri on üks silmatorkavamaid näiteid semioosilise kommunikatsiooni toimemehhanismidest looduse arengus, kuid kindlasti mitte ainus omasugune. Mimikri efektsus tuleneb eelkõige sellest, et inimvaatleja poolt kirjeldatav vastuvõtja kimbatus mimeetide ja modellide eristamisel on vastavuses mimeetide ja modellide vahelise sarnasusega. Võimalus suheldes eksida on inimesele isiklikust kogemusest tuttav ja seetõttu hõlpsasti mõistetav kommunikatsiooniline nähtus; looduses esinevad sarnasused mimeetide ja modellide vahel on aga ühtaegu nii subjektiivselt tajutavad kui objektiivselt kirjeldatavad.

Ent mimikri pole mitte abstraktne või universaalne sarnasus, vaid eksitav sarnasus konkreetse vastuvõtja maailma jaoks. Mimeedi ja modelli vahelise sarnasuse spetsiifiline vastavus vastuvõtja tajuisseärasustele annab vihje muutuse suuna kohta — pettuslik kommunikatsioon on küll võimalik tänu sarnasuse esinemisele mimeedi ja modelli vahel, kuid sarnasus areneb spetsiifiliseks tänu teatavatüübilisele kommunikatsioonile. Näiteks saab punase tolmea

*Cephalanthera rubra* ja kellukate *Campanula* vahelist sarnasust mesilastele tajutavas spektrialas tõlgendada kui mesilaste interpretatsiooni tulemust selle kohta, milline on õige toidutaim (Nilsson 1983). Erinevatel tasanditel toimuvate taju- ja interpretatsioonimehhanismide abil valivad mesilased, milliseid taimi tolmeldada ning neil valikutel on nii kellukate kui tolmpäa evolutsioonile suunav mõju.

Klassikalises darvinismis mõistetakse peamise looduse arengut suunava jõuna looduslikku valikut. Eeldusel, et sama liigi isendite vahel esineb variatiivsus, jäävad piiratud ressursidega keskkonnas ellu ja annavad enam järglasi need isendid, kes sobivad paremini eluks antud keskkonnatingimustes ja/või on elujõulisemad. Paljud Charles Darwini raamatu „*The Origin of Species*” IV peatükis toodud näidetest loodusliku valiku avaldumisviiside kohta puudutavad sama liigi isendite vahelist konkurentsi piiratud ressursi tingimustes. Lisaks kohastumusele vastu panna elutu maailma jõududele, nagu näiteks kliima, kirjeldatakse liikidevahelisi suhteid, mille käigus omandavad liigid konkurentsi tõttu üksteise suhtes paremaid kohastumusi (Darwin 1872: 64–67). Eraldi nähtusena toob Darwin esile seksuaalse valiku (*sexual selection*), kui ühe liigi piires samasooliste isendite (tavaliselt isasloomade) vahel toimuva konkurentsi, mille tulemusena tugevamad, aga ka efektsemate tunnustega (sarved, kihvad, värvused) isendid saavad paremad võimalused järglaste andmiseks.

Semiootikast lähtuva ülevaate andmine ja analüüs evolutsiooniteooria erinevate aspektide kohta ei mahu käesoleva uurimuse piiridesse.<sup>133</sup> Siinkohal on oluline vaid tähelepanek, et looduslik valik asetati evolutsiooni korraldava printsiibina subjekti staatusesse, omistades talle võime muutuse või valiku introduceerimiseks evolutsiooni.<sup>134</sup> Stephen J. Gould näitab, kuidas Darwini tööd kehtsid varjatuna edasi varasemad natuurteoloogilised (nt. William Paley) vaated. Nii Paley kui Darwini kirjutisi iseloomustas elusolendite vormidele ja eluviisile otstarbekohasuse ja perfektsuse omistamine, mis pidid andma tunnistust Looja/loodusliku valiku kõikvõimsusest (Gould 2002: 260–271). Seevastu erinevate liikide isendeid ühes kõigi nende omadustega on nii Darwini päevil kui ka tänapäevastes neodarvinistlikes käsitlustes mõistetud kui passiivselt looduslikule valikule alluvaid. Vaid paaris kohas lubab Darwin oma kirjutistes ka elusolendil asuda subjekti staatusesse ja sekkuda valiku teostamisse. Üks sellistest mõttekäikudest, mis haakub seksuaalse valiku kontseptsiooniga, väärrib

---

<sup>133</sup> Charles S. Peirce'i esmasuse, teisesuse ja kolmasuse mõistetest lähtuva semiootilise ülevaate on erinevatest evolutsioonikäsitlustest — lamarkismist, darvinismist ja neutralismist — andnud Luis Eugenio Andrade (1999).

<sup>134</sup> Ehkki Darwin küll rõhutab, et „loodusliku valiku” puhul on tegemist metafooriga, isikustab ja antropomorfiseerib ta samas ilmselgelt kontseptsiooni, kasutades näiteks väljendeid: „*natural selection would have free scope*”, „*natural selection can do nothing*”, „*every selected character is fully exercised by her*”, „*natural selection will ensure*” (Darwin 1872: 65–68).

siinkohal esiletõstmist, kuna see väljendab paljuski ka käesoleva uurimuse paatost. Darwin kirjutab: „Ma ei näe head põhjust kahelda, et emaslindude, valides tuhandete põlvkondade jooksul oma ilu standarditele vastavalt kõige meeldivamaid ja kaunimaid isalinde, võiksid tekitada märkimisväärse efekti” (Darwin 1872: 69).<sup>135</sup>

Valikut, mida Darwin kirjeldab kui emaslindude ilustandarditele vastavat, võib pidada semiootiliseks ning see vastab hästi käesolevas uurimuses kirjeldatud interpretatsioonile, mis lähtub elusolendi omailmast ja selles leiduvatest märgistruktuuridest. Siinses uurimuses ollakse aga seisukohal, et sääraseid interpretatsioonist lähtuvad otsustused ei avaldu mitte ainult sugupartneri valikul, vaid märgatavalt laiemalt, olles orgaaniline osa igast eluslooduses aset leidvast kommunikatsiooniaktist, ükskõik, kas elusolend valib toidutaimet, saaklooma, pesapaika, põgenemismeetodi või suhtlusviisi. Kus iganes järgneb eluslooduses interpretatsioonile kommunikatsiooniline või tegevuslik tagasiside, pääseb interpretatsioon mõjutama eluslooduse toimimist ja arengut ning subjektiivne tajuga ja märgiprotsessid avaldavad mõju eluslooduse vormides kinnistunud omadustele.

Seega annab käesolev uurimus aluse rõhutada ühe evolutsiooni suunava jõu rolli, milleks darvinistlik arusaam looduse arengust küll annab võimaluse, kuid mis on hilisemas evolutsiooniteoorias ilmselgelt tahaplaanile jäänud. Selle jõu mõju eluslooduse arengule on kasvanud käsikäes kommunikatsiooniliste ja semiootiliste protsesside keerukusega ning selle tunnuseks looduse füüsilistes vormides on närvisüsteemide ja meeleelundite areng. Kirjeldatud evolutsiooniline mehhanism võib avalduda mitmel eri viisil ning üldmõistena oleks seda sobilik nimetada **semiootiliseks valikuks** või **valikuks semioosi tõttu**. Mimikrinähtused, nii nagu neid on käesolevas uurimuses kirjeldatud, moodustavad semiootilise valiku avaldumisvormidest vaid tagasihoidliku erijuhtu.

Organismide kui indiviidide aktiivsuse mõju evolutsiooni kulule kirjeldab fundamentaalsemal tasandil Ameerika psühholoog James Mark Baldwin oma orgaanilise valiku (*organic selection*) hüpoteesi raames. Hilisemas kirjanduses on see hüpotees tuntud ka Baldwini efekti nime all (vt. Wcislo 1989: 140–142). Baldwin rõhutab protsesside olulisust, mille abil rakenduvad fülogeneesis kinnistunud omadused elusolendi teenistusse viisil, mis võimaldab tal elus püsida. Sääraseid protsessid jagunevad Baldwini järgi: 1) füsiogeneetilisteks (*physicogenetic*), mis avalduvad füüsilise keskkonna poolt introducteeritud modifikatsioonidena elusolendi vormides ja funktsioonides; 2) neurogeneetilisteks (*neuro-genetic*), milleks on spontaansed tegevused, nagu näiteks taimede kasv või ainuraksete liikumine, mille abil elusolend ise viib ellu oma normaalseid loomupäraseid funktsioone; 3) psühhogeneetilisteks (*psycho-genetic*), nagu

---

<sup>135</sup> „I can see no good reason to doubt that female birds, by selecting, during thousands of generations, the most melodious or beautiful males, according to their standard of beauty, might produce a marked effect.”

imiteerimine, vanemate instruksioonid, kogemus, õppimine jms., mille abil teadlik alge elusolendites kindlustab adaptatsioonide avaldumise (Baldwin 1896: 443–444).<sup>136</sup>

Orgaanilise valiku hüpotees väidab, et need erinevad elusolendi aktiivsuse avaldused (eelkõige neurogeneetilised ja psühhogeneetilised protsessid) määravad, millised fülogeneesis kinnistunud adaptatsioonid tegelikkuses rakenduvad, ning kuidas ja millisel määral. Et organismile saavad looduse konkurentsis kasuks tulla vaid elutegevuses rakendust leidnud kohastumused, leiavad vastavad omadused looduslikus valikus eelisarendamist, samas kui mitterakendunud adaptatsioonid elimineeritakse muutlikkuse ja valikuprotsesside poolt hiljem ka fülogeneetilisel tasandil. Baldwin näeb sarnasust orgaanilise ja seksuaalse valiku vahel, pidades mõlemaid protsessideks, mille abil ei anta järglastele edasi mitte ainult vanemate kohastumusi, vaid pigem luuakse kohastumusi, mis on sõltuvad sotsiaalsetest protsessidest ja vastassuhetest (samas, 537–538).

Praegusaegsetest evolutsionistidest kirjeldab elusolendite aktiivsuse rolli evolutsioonis F. John Odling-Smee, rõhutades selle juures keskkonnaseoste olulisust. Organismid ei päri oma eellastelt mitte ainult geneetilist infot, vaid ka keskkonna, mille suhtes see info avalduda saab. Ning kui geneetilist informatsiooni mõjutab looduslik valik, siis põlvkonnast põlvkonda edasiantavat keskkonda (*ecological inheritance*) kujundab sarnasel viisil elusolendite aktiivne elutegevus e. nišiloome (*niche construction*) (Odling-Smee 1988: 79–85). Bio-semiootikutest on lähedast vaadet arendanud Jesper Hoffmeyer. Olles mõjutatud Charles S. Peirce'i ja Gregory Batesoni töödest, kes kumbki tõstavad omal viisil esile subjekti ja tema keskkonna vaheliste suhete tähtsust, võtab Hoffmeyer kasutusele semiootilise kohasuse (*semiotic fitness*) mõiste. Semiootiline kohasus tähistab organismi võimekust sobitada oma geneetilist informatsiooni vastavaks ümbritseva elukeskkonna struktuuride ja nõudmistega:

*vaadeldes evolutsiooni, muutub geneetilise kohasuse asemel oluliseks semiootiline kohasus. Lõppude lõpuks sõltub kohasus suhtest: miski võib olla kohane ainult kindlas kontekstis [...] Kui aga genotüübid ja keskkonnad määratlevad vastastikku konteksti, milles kohasust mõõta, peaksime me nähtavasti rääkima kohasusest kui sobivusest suhtelisse tervikusse, seega juba semiootilisest omadusest. (Hoffmeyer 1998: 290–291).<sup>137</sup>*

---

<sup>136</sup> Baldwini teoriaga sobitub hästi nt. Lee Allan Dugatkini uurimus sama populatsiooni liikmete vahelise imitatsiooni mõjust evolutsioonile. Dugatkin näitab katseliselt, et eelistused sugupartneri valikul on suurel määral kultuurilised ja levivad populatsioonis samasooliste isendite vahelise imitatsiooni kaudu (Dugatkin 2000). Samas ei viita Dugatkin oma raamatus Baldwini töödele.

<sup>137</sup> „[...] if evolution is concerned, what matters is not genetic fitness but semiotic fitness. After all, fitness depends on a relation: something can be fit only in the given context. [...] But if genotypes and envirotypes reciprocally constitute the context on

Elusolendi võime seostada ja sobitada organismisest informatsiooni väliskeskkonna informatsiooniga sõltub eelkõige äratundmisest ja seda võimaldavatest mehhanismidest. Abir U. Igamberdiev analüüsib elusorganisme kui keskkonna suhtes ennast säilitavaid ja kirjeldavaid süsteeme, mis eeldab keskkonna hõlmamist läbi tajumise ja äratundmise (Igamberdiev 2002: 271–273). Kalevi Kull kirjeldab eri äratundmismehhanismide esinemist looduses, määratledes äratundmist semiootilise nähtusena laialt kui: „võrdlemist ja sarnasust juba olemasoleva mudeliga” (Kull 1991: 222).<sup>138</sup> Niimoodi mõistetuna avaldub äratundmine eluslooduses näiteks: 1) omandatud immuunvastuse toimetehhanismis; 2) orienteerumiseks kasutatavate teemärkide päritolus; 3) õppimises kui uute nüansside omandamises korduvalt sarnases olukorras olles; 4) tingrefleksides kui teatud mälumustrite kujunemises ja nende taaskendumises; 5) evolutsioonilises adapteerumises; 6) liigitekkes, mille mehhanismiks on äratundmine (Kull 1991: 224–225).

Äratundmine kui semiootiline protsess avaldub seega nii elusolendi ja keskkonna kui ka erinevate elusolendite vahelistes suhetes. Vastavalt sellele on äratundmismehhanismidel oluline roll nii elusolendite evolutsioonilises kohastumises keskkonnatingimustega kui ka liikidevahelistes suhetes ja koevolutsioonis, millega tegeleb käesolev uurimus. Äratundmist kui „vastavust olemasoleva mudeliga” ja interpretatsiooni kui tunnuste tõlgendamist võib näha kahe omavahel täiendsuhtes oleva protsessina. Äratundmine on olemuselt binaarne valik (tunt ära/ei tuntud ära), samas kui interpretatsioon, mis küll võib anda binaarse käitumusliku või kommunikatiivse väljundi, on küsimus tajutavate tunnuste tõlgendamisest. Äratundmine kindlustab saatja ja vastuvõtja märgikäitumise vastavuse ja maailmade haakumise, interpretatsioon võimaldab aga tajul põhineva loova jõuna uute tunnuste kujunemist. Näiteks määratleb äratundmisvõime liigikaaslaste vahel liiki ja hoiab seda koos, kandes samas hoolt ka liigitekke eest, juhul kui erinevate populatsioonide vahel ilmneb äratundmisbarjäär. Interpretatsiooni mõjuga võib aga põhjendada tajutavate liigispetsiifiliste tunnuste kujunemist, nagu ka paljusid liigisisiseses sugudevahelises kommunikatsioonis kasutatavaid eriskummalisi signaale.

Charles Darwin imestab paljude lindude, kalade, reptiilide, imetajate ja liblikate värvikülluse ja ilu üle, pidades seda seksuaalse valiku poolt lihvituks. Ta kirjutab: „Me võime sellest kõigest järeldada, et peaaegu sarnased eelistused ilusate värvide ja kauniste helide vastu avalduvad suures osas loomariigis.” (Darwin 1872: 148).<sup>139</sup> Selles küsimuses on käesoleva uurimuse autor Darwiniga ühel meelel. Tuginedes Jesper Hoffmayeri teesile, et iga harjumus elusloodu-

---

*which fitness should be measured, it seems we should rather talk about the fit in its relational entirety, that is as a semiotic capacity.”*

<sup>138</sup> „[...] comparison and resemblance to an already existing model.”

<sup>139</sup> „We may infer from all this that a nearly similar taste for beautiful colours and for musical sounds runs through a large part of the animal kingdom.”

ses kipub varem või hiljem muutuma märgiks kellegi jaoks (Emmeche jt. 2002: 20–21) ja Adolf Portmanni tähelepanekule, et elusolendi nähtavad pinnad toimivad uut tüüpi organitena, mis elusolendit tutvustades ja esitledes kannavad hoolt suhete loomise eest (Portmann 1990: 25), jääb vaid lisada, et meid ümbritsev loodusmaailm pakub sellisel määral meeltega tajutavat vormirikkust ja elamusterohkust paljustki tänu semiootilistele protsessidele — kommunikatsioonile ja interpretatsioonile. Taimede õied on vormunud aastamiljonite vältel putukate interpretatsioonide kaudu ja igat heli, mida me inimestena looduses kuuleme, on tähelepanelikult kuulatud paljude erineva kujuga kõrvade poolt lugematuid kordi enne meid. Elusloodus pole loodud välise jõu tulemusena, ent ta pole ka täielikult taandatav kasu ja kahju mustriteks arveraamatus. Loodus kujundab iseennast läbi näitamise ja märkamise, häälistsuste ja kuulamise, puudutuste ja tundmise.

## KOKKUVÕTE

Käesolevas uurimuses analüüsitakse mimikrit kui kommunikatsioonisemiootilist fenomeni. Selline vaatenurk tähendab bioloogiliste mimikrinähtuste kirjeldamist erinevate elusolendite vahel korduvate kommunikatsiooniaktidena, mille käigus leiab teatud keskkonnatingimustes aset teate edastamine saatjalt vastuvõtjale. Et kommunikatsiooniakti põhilised etapid on biokommunikatsioonis ja inimestevahelises kommunikatsioonis küllalt sarnased, võetakse nende kirjeldamise lähtepunktiks Shannon-Weaveri klassikaline kommunikatsioonimudel ja Thomas A. Sebeoki edasiarendus sellest. Kommunikatsioonile järgneb teate vastuvõtjapoolne interpretatsioon ja sellele vastav kommunikatiivne või käitumuslik tagasiside. Sõltuvalt tagasiside mõjust kommunikatsiooniaktile on võimalik eristada positiivset ja negatiivset tagasisidet, tagasiside paiknemise põhjal aga autokommunikatiivseid, kommunikatiivseid ja kommunikatsiooniakti üleseid tagasiside tüüpe.

Vastuvõtjapoolne interpretatsioon põhineb teate paigutumisel tema omailmases esinevate tähenduslike märgikategooriate suhtes. Kuna tähendussuhete moodustumine on semiootiline protsess, haakub vastuvõtjapoolse interpretatsiooni kaudu igasse kommunikatsiooniakti (ka eri liikide isendite vahelisse) semiootiline dimensioon. Sama liigi isendite vahel toimuva kommunikatsiooni puhul on alust kirjeldada semiootilise nähtusena ka liigispetsiifilisse märgisüsteemi kuuluvate teadete samatähenduslikkust saatja ja vastuvõtja jaoks. Teadete tähenduse omistamise aluseks on teadete vormilised tunnused, mis võimaldavad neid eristada ja ära tunda, aga ka teadete või neile vastavate füüsiliste entiteetide (elusolendid, keskkonnaobjektid) funktsionaalsus vastuvõtja jaoks. Biokommunikatsioonis edastatavate teadete tähendus, vormilised tunnused ja funktsionaalsus vastuvõtja jaoks vastavad semioosi kolmele dimensioonile — süntaktikale, semantikale ja pragmaatikale — ning neid on võimalik analüüsida vastavate semiootika põhikategooriate abil.

Shannon-Weaveri mudeli abil kirjeldatava otsekommunikatsiooni kõrval käsitletakse käesolevas uurimuses ka mitmeid teisi võimalusi saatja ja vastuvõtja vahelisteks kokkupuudeteks, mis tulenevad kommunikatsiooni erinevatel tasanditel avalduvatest iseärasustest või häiretest. Näiteks möödakommunikatsiooni puhul on saatja ja vastuvõtja taotlusteks küll vastastikune mõistmine, kuid kommunikatsiooniakt on häiritud müra tõttu või tulenevalt saatja ja vastuvõtja erinevast kontekstuaalsest taustast, erinevustest kommunikatsioonilises kompetentsis vm. tegurite tõttu. Pettuse puhul aga ei kattu saatja ja vastuvõtja intentsioonid kommunikatsiooni suhtes, mille põhjuseks on sageli kommunikatsioonilukorra või edastatava informatsiooni erinev funktsionaalsus saatja ja vastuvõtja jaoks. Üheks võimaluseks, kuidas teade saab pettuse korral kujuneda, on mõne vastuvõtjale tuttava objekti jäljendamine saatja poolt. Originaali ja jäljenduse sarnasuse tõttu võib vastuvõtja pettuslikus kommunikatsioonis inter-

preteerida nendevahelist suhet mitmeti — samasse märgikategooriasse kuuluvana, täiesti erinevate märgirühmadena või ikoonilise märgisuhtena märgi objekti ja tema representameni vahel. Mimikri seevastu on kompleksne nähtus, mille puhul on saatjale mingil funktsionaalsel põhjusel soodus edastada vastuvõtjale teateid, mis sarnanevad mõne teise saatja poolt vastuvõtjale edastatud teadetele.

Bioloogilise mimikri kui kommunikatsioonisemiootilise nähtuse analüüs eeldab biokommunikatsioonisüsteemide üldiste omaduste vaatlemist. Erinevatel liikidel on üsna sarnased põhivajadused, nagu toit, puhkus, järglaste soetamine jms., kuid sõltuvalt konkreetsest eluviisist, keskkonnast ja ökoloogilistest suhetest võivad need seonduda väga mitmesuguste tähendustega. Kommunikatsioonis edastatavad tähendused omakorda võivad avalduda lugematutes liigispetsiifilistes signaalides, tunnustes ja kehavormides. Konkreetsete kommunikatsiooniolukorrad võivad üksteisest erineda näiteks teadete edastamiseks kasutatavate kommunikatsioonikanalite ja diapsoonide ning kommuniqueerumiseks kasutatavate väljendus- ja meeleelundite poolt. Väljenduselunditele, nagu näiteks häälepaelad, sabad, miimilised lihased ja nähtav nahapind, on tähelepanu juhtinud saksa zooloog Adolf Portmann. Väljendusfunktsiooni täitev elundkond vääriks kindlasti rohkem tähelepanu, kui sellele nüüdisaegses bioloogias osaks saab.

Biosemiootilise lähenemise jaoks on lisaks loodusuurija välisele vaatenurgale oluline esile tuua ka kommunikatsioonis osaleva elusolendi perspektiiv, kelle jaoks taandub vormide ja võimaluste evolutsiooniline mitmekesisus kommunikatsiooniaktieelseks antuseks ning kes interpreteerib vastuvõetud teateid omaailmas leiduvatest märgikategooriatest ja oma eluvajadustest lähtuvalt. Vastuvõetud teadetele tähenduste omistamise viisi poolest erinevad omavahel ka liigisisene ja liikidevaheline kommunikatsioon. Esimesel juhul jagavad saatja ja vastuvõtja teadete tähendust tänu ühisele põlvnemisele, paljudel liikidevahelise kommunikatsiooni juhtudel peab vastuvõtja aga omandama teadete tähendused õppimise, kogemise ja kohastumise abil, samamoodi nagu ta võtab taju ja toimimise kaudu kasutusele elutu maailma objekte.

Uurimuses kirjeldatud erinevaid mimikritüüpe ja -nähtusi ühendab vastuvõtja aeg-ajaline võimetus adekvaatselt vahet teha kahe saatja poolt edastatava teadeterühma vahel, mille saatjad on vastuvõtja jaoks erineva funktsionaalsuse või kasutatavusega. Neist ühe (modell) teadetele adekvaatne reageerimine on vastuvõtjale soodus, teise (mimeet) teadetele reageerimine samal viisil aga mitte. Sellise kolme osapoolt ja nendevahelisi suhteid hõlmava mimikrikäsitluse töötas 1960. aastatel välja Wolfgang Wickler ning hiljem on see saanud mitmete teoreetiliste käsitluste, tüpologiseerimiskatsete ja praktiliste uuringute aluseks. Mimeedi ja modelli sarnasus vastuvõtja jaoks säilib ja areneb evolutsioonis tänu vastuvõtjapoolsele tagasisidele ja kompenseerivatele evolutsioonilistele mehhanismidele, nagu õppimisvõime, kohanemine, pärilikkus ja muutlikus. Võttes lähtekohaks teate või tunnuse tajutava vormi, selle funktsiooni või kasutatavuse

vastuvõtja jaoks ja elusolendi (või keskkonnaelemendi), kellega teade või tunnus seondub, on mimeedist, modellist ja vastuvõtjast moodustunud mimikrisüsteemi võimalik interpreteerida Charles S. Peirce'i märgitriaadist lähtuvalt. Vastuvõtjapoolset kimbatust modelli ja mimeedi saadetud teadete eristamisel saab semiootika positsioonilt kirjeldada kui kahest sarnaste tunnuste, kuid erineva funktsionaalsuse ja tähendusega märgistruktuurist koosneva ambivalentse märgi moodustumist. Selle, peamiselt klassikalist Batesi tüüpi mimikrit kirjeldava määratluse kõrval on võimalik semiootiliselt kirjeldada ka varjestavaid mimeese olukorrana, milles mimeedi teated sulanduvad vastuvõtja maailma tähenduseta taustamürasse. Abstraktset mimikrit saab semiootiliselt mõista olukorrana, kus mimeedi saadetud teated kujutavad mõne teistsuguse tähendusega märgikategooriat vastuvõtja maailmas, mis aga ei seostu vastuvõtja jaoks ühegi konkreetse bioloogilise liigiga kui teate saatjaga. Abstraktse mimikri puhul, mille näideteks võib lugeda eredad värvilaigud, silmalaigud, kiletiivaliste kolla-musta hoiatusmusteri ja mao kehakuju jäljendused, on tegemist tõeliste märkidega eluslooduses, mis vastavad inimkommunikatsioonis kasutatavatele sümbolitele. Mimikrisüsteemi seostamist märgikontseptsiooniga ning kolme erineva mimikritüübi semiootilist määratlemist võib pidada käesoleva uurimuse olulisimaks tulemuseks. Mimikri semiootilise analüüsi eelduseks oli kommunikatsiooniteoreetilise, loodusteadusliku ja semiootikaalase materjali läbitöötamine ja süntees. Selle käigus koostatud teoreetiline platvorm (kommunikatsiooni definitsioon, tagasisidetüüpide eristus, evolutsiooniliste ja kommunikatiivsete protsesside suhestamine, liigisisese ja liikidevahelise kommunikatsiooni võrdlus) moodustab lähtealuse, mida saab kasutada ka edasises biosemiootilises uurimistöös.

Uurimuses vaadeldakse ka mitmeid mimikri tüpologiseerimiskatseid, mis jagunevad mimikri ja teiste sarnaste kohastumuste suhteid piiritlevateks makrotüpoloogiateks ja eri mimikritüüpe kitsamalt liigendavateks mikrotüpoloogiateks. Erinevate autorite tüpologiseerimiskatsete kõrval pakutakse välja mimikri semiootiline tüpoloogia, mille üheks aluseks on vastuvõtja märgikäitumise eristus klassikalise mimikri, varjestava mimeesi ja abstraktse mimikri vahel. Et vältida tänapäevases bioloogias sagedast mimikrikohastumuste evolutsioonilise kasu kahju arvestamist mimikrisüsteemis osalejatele, on semiootilise tüpoloogia teisteks alusteks võetud küsimus sellest, millist bioloogilist funktsiooni aitab mimikri mimeedil täita (nt. metabolism, kaitsefunktsioon) ja modelli poolt vastuvõtjale edastatud signaali tähendus (nt. oht, toit). Lähtudes Charles Morrise semioosikäsitluse süntaktilisest, semantilise ja pragmaatilise dimensioonist, loetakse tüpoloogia esimene alus, mis kirjeldab mimeedi ja modelli teadete sarnasust, vastavaks süntaktilisele dimensioonile, mimikriteadete tähendus vastuvõtjale vastavaks semantilisele dimensioonile ja mimikrikohastumuse funktsioon mimeedi jaoks vastavaks pragmaatilisele dimensioonile. Esitatud tüpoloogia võimaldab mimikri uuenduslikku kirjeldamist ja pöörab tähelepanu

mitmetele senistest liigitustest kõrvalejäänud mimikrijuhtudele, nt. erinevatele taimse mimikri avaldumisvormidele.

Mimikrisüsteemi jaotamine kolmeks seosetüübiks — mimeedi ja modelli edastatud teadete vaheliseks sarnasuslikuks suhteks, modelli ja vastuvõtja vaheliseks kommunikatiivseks suhteks ning mimeedi ja vastuvõtja vaheliseks pettuslikuks suhteks — annab hea lähtekoha kirjeldamiseks mimikri käsitluste muutumist bioloogia ajaloos. 19. sajandi lõpul levinud mimeetide ja modellide sarnasuse kirjeldamise kõrvale on hiljem tekkinud ka teised perspektiivid. Mimikrinähtuste semiootiline tüpologia ja mimikriuringute ajaloo kirjeldamine mimikrisüsteemi kontseptsioonist lähtuvalt on kaks suunda, milles uurimistööd tasub kindlasti jätkata.

Mimikri defineerimine vastuvõtja märgikäitumisest lähtuvalt pöörab tähelepanu mimikrisüsteemis osalevate elusolendite ja inimvaatleja meeheelundite ning omailmade sarnasustele ja erinevustele. Petliku sarnasuse asend inimvaatleja omailma suhtes võib põhjustada uurimisobjekti tendentslikku valikut ning tähelepanu osutamist eelkõige inimesele tajutavatele visuaalsetele ja kuuldavatele sarnasustele. Erinevused mimikrisüsteemi vastuvõtja ja inimvaatleja omailmade ehitustes võivad kaasa tuua ka teatud mimikrijuhtude ala- või üleinterpreteerimise loodusuurija poolt. Ka loodusvaatlejate teoreetilised tõekspidamised ja eelarvamused võivad oluliselt mõjutada eri mimikrinähtustele osaks saavat tähelepanu. Loodusuurija tajuorganite ja omailma iseärasuste kirjeldamine uuritavate elusolendite omailmade ja kommunikatsioonis kasutatavate signaalitüüpide suhtes ning sellest tulenev uurimishüpoteeside analüüs on kindlasti üks valdkond, kus biosemiootiline lähenemine saab klassikalise loodusteadusega võrreldes pakkuda konstruktiivseid lahendusi.

Mimikri kirjeldamine mimeedist, modellist ja vastuvõtjast koosneva süsteemina, milles leiavad aset erinevad kommunikatsiooniaktid, võimaldab mimikri arengut mõjutavaid tegureid jaotada mimikrisüsteemisesteks ja -välisteks. Süsteemiväliste tegurite alla kuuluvad mitmete neodarvinistlike koolkondade pakutud selgitused, mis põhjendavad mimikrikohastumuste iseärasusi ja arengut abstraktsete kontseptsioonide abil, nagu näiteks organismi vajadus suurendada oma edukust evolutsioonis või eluslooduse arengut suunavate „isekate geenide” hüpotees. Mimikrisüsteemi väliseid põhjuseid rõhutavad ka käsitlused, mis näevad eluslooduse sarnasusi tulenevat teistest teguritest peale liikidevaheliste suhete, nagu näiteks keskkonna vahetu mõju, konvergentne evolutsioon, uurijate kujutlusvõime jms. Mimikrisüsteemisestest põhjuste alla võib käesoleva uurimuse põhjal arvata vastuvõtja semiootilise interpretatsiooni mimeetide ja modellide edastatud teadete kuuluvuse kohta, mis kommunikatsiooniaktide kordumise tõttu mõjutab kommunikatiivse ja käitumusliku tagasiside läbi nii kommunikatsioonisüsteemide kui ka elusolendite füüsiliste tunnuste arengut.

Interpretatsiooni rolli rõhutamine mimikrisüsteemide arengus sunnib laiemalt analüüsima semiootiliste tegurite osalust eluslooduse evolutsioonis. Kommunikatsioon, vastuvõtja interpretatsioon ja sellele järgnev tagasiside mõjuta-

vad kommunikatsiooniks kasutatavate kehavormide, värvuste ja muude signaalide arengut kõikjal looduses, kus liikidevahelised ökoloogilised suhted hõlmavad ka kommunikatiivset komponenti. Selline vaade eluslooduse arengule annab radikaalse võimaluse elusolendite aimatava siseilma ja loodusteaduslike meetoditega kirjeldatavate objektiivsete nähtuste, kehavormide ja signaalide vahelise duaalsuse ületamiseks. Elusolendite omailm ühtaegu vastab välise keskkonna tingimustele ja võimalustele, kuid samas mõjutab seda interpretatsiooni ja tagasiside kaudu. Käesoleva töö autor soovib nähtuste tähistamiseks, kus semiootilised protsessid mõjutavad otseselt eluslooduse arengut, kasutada mõistet semiootiline valik. Elusolendipoolset elukeskkonna valikut jt. individuaalseid valikuprotsesse kirjeldas psühholoog James M. Baldwin orgaanilise valiku mõiste all juba 19. sajandi lõpus. Tänapäeva evolutsionistidest rõhutab elusolendite kui indiviidide aktiivsust evolutsiooni kulu määramisel nt. John F. Odling-Smee. Interpretatsiooni ja sellele järgneva valikulise tagasiside kõrvale võib semiootilise valiku teiseks avaldumisvormiks pidada äratundmist, kui teate kõrvutamist varasema mudeliga, mis leiab aset näiteks nii liigikaaslase kui ka sobiva elukoha valikul.

Teoreetilise ja kirjandusel põhineva käsitlusena kuulub käesolev uurimus alusuuringute hulka. Looduse praktilise uurimisega tegelevatele bioloogia paradigmadele võiks see pakkuda mitmeid värsked lähenemisnurki ja uurimishüpoteese. Üheks mõeldavaks uurimissuunaks oleks erinevate eluolendite omailmade analüüs lähtuvalt neis esinevatest võimalikest mimikrisarnasustest. Wolfgang Wickler on soovitanud potentsiaalsete mimikrijuhtumite kontrollimiseks läbi viia etoloogilisi katseid, mis lubaksid otsustada, kas ja mil määral suudab vastuvõtja eristada mimeetide ja modellide poolt saadetavaid signaale. Tulenevalt käesolevast uurimisest võiks oletatavate mimikriolukordade puhul soovitada katsete läbiviimist, mis selgitaksid, kas mimeet ja modell kuuluvad vastuvõtja jaoks samasse või täiesti erinevasse märgikategooriatesse või kas on vastuvõtja suuteline neid vaid aeg-ajalt eristama. Vastavalt kolmele esitatud semiootilistele mimikrimääratlusele võiks soovitada katsete läbiviimist, mis võimaldaksid kontrollida vastuvõtja eristusvõime sõltuvust mimeedi keskkonnataustast või kommunikatsiooni kontekstist laiemalt ning küsimuse püstitust, kas teatud mimeedi tunnused on petlikud ka juhul, kui need esinevad lahus neid kandvatest konkreetsest elusolenditest. Vastavad katsed võimaldaksid kirjeldada abstraktsete sümbolite esinemist eluslooduses. Teoreetilises perspektiivis rõhutab käesolev uurimus aga vajadust nüüdisaegse bioloogia erinevate suundade — looduse arenguloole keskenduvate evolutsiooniliste käsitluste ning organismide elutegevust ja kognitiivseid protsesse uurivate loomapsühholoogia ja kognitiivtoloogia sünteesiks, millela mimikrinähtused ei ole süvitsi mõisteta-  
vad.

Semiootikuid võiks see uurimus innustada tegelema märgistruktuuridega, mis erinevate märkide vaheliste suhete ja semioosi iseärasuste tõttu suudavad ennast dünaamiliselt taastada. Mimikri kui kommunikatsioonisemiootilise fe-

nomeni kriitiline suhestamine memmeetika paradigmaga on üks mõeldavaid edasise uurimise suundi. Laiemalt esitab siinne käsitlus aga küsimuse märgisüsteemide arengumehhanismide kohta nii biokommunikatsioonis kui inimkultuuris. Kindlasti väärrib põhjalikumalt käsitlemist ja analüüsi liikidevahelise kommunikatsiooni temaatika, pidades eeskätt silmas võimalust erinevate omailmade haakumiseks ning edastatavate teadete interpreteerimist, ilma et saatja ja vastuvõtja jagaksid sarnaseid tähendusi. Autor loodab, et uurimuses esitatud teoreetilised lähtekohad hoogustavad edasist uurimistööd bio- ja ökosemiootika vallas. Perspektiivikaks uurimissuunaks on ka mimikri-laadsete sarnasuste kirjeldamine, mis ühendavad inimkultuuri ja ülejäänud loodust, olgu selle konkreetseks avaldumisvormiks siis põlluvilju jäljendavad umbrohud, toataimi meenutavad plastiktöötud, inimlaste rolli täitvad lemmikloomad või sõjanduses ja jahipidamises kasutatavad maskeerimisvahendid.

## KIRJANDUS

- Akins, Kathleen 1990. Science and our inner lives: Birds of prey, bats, and the common (featherless) bi-ped. In: Bekoff, Marc; Jamieson, Dale (eds.), *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior I. Interpretation, Intentionality and Communication*. Boulder: Westview Press, 414–427.
- Allen, Colin; Bekoff, Marc 1997. *Species of Mind: The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology*. Cambridge: The MIT Press.
- Allen, John A.; Cooper, Jon M. 1995. Mimicry. *Journal of Biological Education* 29(1): 23–26.
- Amaoka, K.; Senou, H.; Ono, A. 1994. Record of the bothid flounder *Asterorhombus fijiensis* from the western Pacific, with observations on the use of the first dorsal-fin ray as a lure. *Japanese Journal of Ichthyology* 41(1): 23–28.
- Anderson, Myrdene 1986. Cultural concatenation of deceit and secrecy. In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 323–348.
- Andrade, Luis Eugenio 1999. Natural selection and Maxwell's demons: A semiotic approach to evolutionary biology. *Semiotica* 127(1/4): 133–149.
- Anolli, Luigi 2001. MaCHT — Miscommunication as CHance Theory: Toward a unitary theory of communication and miscommunication. In: Anolli, Luigi; Ciceri, Rita; Riva, Giuseppe (eds.), *Say not to Say: New Perspectives on Miscommunication*. Amsterdam: IOS Press, 3–42.
- Anolli, Luigi; Balconi, Michela; Ciceri, Rita 2001. Deceptive Miscommunication Theory (DeMiT): A new model for the analysis of deceptive communication. In: Anolli, Luigi; Ciceri, Rita; Riva, Giuseppe (eds.), *Say not to Say: New Perspectives on Miscommunication*. Amsterdam: IOS Press, 73–101.
- Arbib, Michael A. 2002. The mirror system, imitation, and the evolution of language. In: Dautenhahn, Kerstin; Nehaniv, Chrystopher L. (eds.), *Imitation in Animals and Artifacts*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press, 229–280.
- Arnason, Byron T.; Hart, Lynette A.; O'Connell-Rodwell, Caitlin E. 2002. The properties of geophysical fields and their effects on elephants and other animals. *Journal of Comparative Psychology* 116(2): 123–132.
- Augner, Magnus; Bernays, Elizabeth A. 1998. Plant defence signals and Batesian mimicry. *Evolutionary Ecology* 12: 667–679.
- Austin, John Langshaw 1962. *How to Do Things with Words*. Oxford: Oxford University Press.
- Ayasse, Manfred; Schiestl, Florian P.; Paulus, Hannes F.; Ibarra, Fernando; Francke, Wittko 2003. Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by

- means of unconventional chemicals. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 517–522.
- Bahtin, Mihhail 1987. *Valitud töid*. Jõgi, M.; Kabur, A. et al., trans. Tallinn: Eesti Raamat.
- Bacharach, Michael; Gambetta, Diego 2001. Trust in Signs. In: Cook, Karen S. (ed.), *Trust in Society*. New York: Russell Sage Foundation, 148–184.
- Baldwin, James Mark 1894. Imitation: A chapter in the natural history of consciousness. *Mind* 3(9): 26–55.
- 1896. A new factor in evolution. *The American Naturalist* 30: 441–451, 536–553.
- Bazzanella, Carla; Damiano, Rossana 1999. The interactional handling of misunderstanding in everyday conversations. *Journal of Pragmatics* 31: 817–836.
- Bates, Henry W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. *Lepidoptera: Heliconidæ*. *Transactions of the Linnean Society. Zoology* 23: 495–566.
- Bateson, Gregory 2000 [1972]. *Steps to an Ecology of Mind*. Chicago: University of Chicago Press.
- Beckers, Gabriel J. L.; Leenders, Twan A. A. M.; Strijbosch, Henk 1996. Coral snake mimicry: Live snakes not avoided by a mammalian predator. *Oecologia* 106(4): 461–463.
- Bekoff, Marc; Jamieson, Dale (eds.) 1990. *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior* I, II. Boulder: Westview Press.
- Berlo, David K. 1960. *The Process of Communication. An Introduction to Theory and Practice*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Bertalanffy, Ludwig von 1968. *General System Theory: Foundations, Development, Applications*. New York: George Braziller.
- Bickerton, Derek 1990. *Language and Species*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Blackmore, Susan 2003. *Meemimasin*. Teppan, Olavi, trans. Tallinn: Tänapäev.
- Blough, Donald S. 2001. *The perception of similarity*. In: Cook, Robert G. (ed.), *Avian Visual Cognition*. On-line: [www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/dblough/](http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/dblough/).
- Borg-Karlson, Anna-Karin 1990. Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (*Orchidaceae*). *Phytochemistry* 29(5): 1359–1387.
- Bowler, Peter J. 1992 [1983]. *The Eclipse of Darwinism*. London: The Johns Hopkins University Press.
- Bowman, Joel P.; Targowski, Andrew S. 1987. Modeling the communication process: The map is not the territory. *The Journal of Business Communication* 24(4): 21–34.
- Boynton, Mary Fuertes 1952. Abbott Thayer and natural history. *Osiris* 10: 542–555.
- Brock, Friedrich 1956. *Bau und Leistung unserer Sinnesorgane, I. Haut-, Tiefen- und Labyrinthorgane*. München: Lehnen-Verlag.

- Brodie, Edmund D. III 1993. Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution* 47: 227–235.
- Brosset, A. 1997. Aggressive mimicry by the characid fish *Erythrinus erythrinus*. *Ethology* 103 (11): 926–934.
- Brotons, Lluís; Herrando, Sergi 2001. Reduced bird occurrence in pine forest fragments associated with road proximity in a Mediterranean agricultural area. *Landscape and Urban Planning* 57(2): 77–89.
- Brower, Andrew V. Z. 1995. Locomotor mimicry in butterflies? A critical review of the evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 347: 413–425.
- Brower, Lincoln Pierson; Brower, Jane Van Zandt 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: A study in ecological chemistry. *Zoologica* 49(9): 137–159.
- Brower, L. P.; Brower, J. V. Z.; Stiles, F. G.; Croze, H. J.; Hower, A. S. 1964. Mimicry: Differential advantage of color patterns in the natural environment. *Science* 144: 183–185.
- Brown, Frank A. Jr. 1939. Background selection in crayfishes. *Ecology* 20(4): 507–516.
- Buller, David B.; Aune, Kelly R. 1999. Nonverbal cues to deception among intimates, friends, and strangers. In: Guerrero, Laura K.; DeVito, Joseph A.; Hecht, Michael L. (eds.), *The Nonverbal Communication Reader. Classic and Contemporary Readings*. 2nd ed. Prospect Heights: Waveland Press, 367–376.
- Burgoon, Judee, K.; Buller, David, B.; Guerrero, Laura K.; Afifi, Walid A.; Feldman, Clyde M. 1996. Interpersonal deception: XII. Information management dimensions underlying deceptive and truthful messages. *Communication Monographs* 63: 50–69.
- Bühler, Karl 1990. *Theory of Language. The Representational Function of Language*. Goodwin, Donald Fraser, trans. Amsterdam: John Benjamins Publishing Company.
- Call, Josep; Carpenter, Malinda 2002. Three sources of information in social learning. In: Dautenhahn, Kerstin; Nehaniv, Chrystopher L. (eds.), *Imitation in Animals and Artifacts*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press, 211–228.
- Carlson, John R.; George, Joey F. 2004. Media appropriateness in the conduct and discovery of deceptive communication: The relative influence of richness and synchronicity. *Group Decision and Negotiation* 13: 191–210.
- Cassirer, Ernst 1944. The concept of group and the theory of perception. *Philosophy and Phenomenological Research* 5(1): 1–36.
- Cavell, Richard 1999. McLuhan and spatial communication. *Western Journal of Communication* 63(3): 348–363.
- Cherry, Colin 1966 [1957]. *On Human Communication. A Review, a Survey, and a Criticism*. 2nd ed. Cambridge: The MIT Press.

- Chien, Susan A.; Morse, Douglass H. 1998. The roles of prey and flower quality in the choice of hunting sites by adult male crab spiders *Misuma vatia* (Araneae, Thomisidae). *The Journal of Arachnology* 26: 238–243.
- Christy, John H. 1995. Mimicry, mate choice, and the sensory trap hypothesis. *The American Naturalist* 146(2): 171–181.
- Cloudsley-Thompson, J. L. 1981. Comments on the nature of deception. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 11–14.
- Conner, Willam E. 1999. ‘Un chant d’appel amoureux’: Acoustic communication in moths. *The Journal of Experimental Biology* 202: 1711–1723.
- Cott, Hugh B. 1957 [1940]. *Adaptive Coloration in Animals*. London: Methuen.
- CP = Peirce, Charles Sanders 1994. *The Collected Papers of Charles Sanders Peirce*. Electronic version (Folio Bound Views), vols. 1–6, ed. Hartshorne, Charles; Weiss, Paul [1931–1935], vols. 7–8, ed. Burks, Arthur W. [1958]. Cambridge: Harvard University Press.
- Crisp, Roger 1990. Evolution and psychological unity. In: Bekoff, Marc; Jamieson, Dale (eds.), *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior I. Interpretation, Intentionality and Communication*. Boulder: Westview Press, 394–413.
- Cuadrado, Mariano; Martián, José; Loápez, Pilar 2001. Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*. *Biological Journal of the Linnean Society* 72 (4): 547–554.
- Cunningham, Madeleine W.; Fujinami, Robert S. (eds.) 2000. *Molecular Mimicry, Microbes, and Autoimmunity*. Washington: ASM Press.
- Dafni, Amots 1983. Pollination of *Orchis caspia* — a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *Journal of Ecology* 71 (2): 467–474.
- 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 259–278.
- Dafni, Amots; Ivri, Yariv 1981. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) — pollen imitation and facultative floral mimicry. *Plant Systematics and Evolution* 137: 229–240.
- Dance, Frank E. X. 1970. The “concept” of communication. *The Journal of Communication* 20: 201–210.
- Dance, E. X. Frank; Larson, E. Carl 1976. *The Functions of Human Communication. A Theoretical Approach*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Darwin, Charles 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- 1872. *The Origin of Species by Means of Natural Selection: or, The Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. 6th ed. London: John Murray.
- Dascal, Marcelo 1999. Introduction: Some questions about misunderstanding. *Journal of Pragmatics* 31: 753–762.

- Davtian, Stepan; Chernigovskaya, Tatyana 2003. Psychiatry in free fall: In pursuit of a semiotic foothold. *Sign Systems Studies* 31.2: 533–546.
- Dawkins, Richard; Krebs, John R. 1978. Animal signals: Information or manipulation? In: Krebs, John R.; Davies, Nicholas B. (eds.), *Behavioral Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 282–309.
- D’Elios, Mario M.; Appelmelk, Ben J.; Amedei, Amedeo; Bergman, Mathijs P.; Del Prete, Gianfranco 2004. Gastric autoimmunity: The role of *Helicobacter pylori* and molecular mimicry. *Trends in Molecular Medicine* 10(7): 316–323.
- Dennett, Daniel C. 1989 [1987]. *The Intentional Stance*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press.
- DePaulo, Bella M.; Zuckerman, Miron; Rosenthal, Robert 1980. Humans as lie detectors. *Journal of Communication* 30(2): 129–139.
- Dettner, Konrad; Liepert Caroline 1994. Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review of Entomology* 39: 129–154.
- Dugatkin, Lee Alan 2000. *The Imitation Factor. Evolution Beyond the Gene*. New York: The Free Press.
- Dumbacher, John P.; Fleischer, Robert C. 2001. Phylogenetic evidence for colour pattern convergence in toxic pitohuis: Müllerian mimicry in birds? *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1971–1976.
- Dupré, John 1990. The mental lives of nonhuman animals. In: Bekoff, Marc; Jamieson, Dale (eds.), *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior I. Interpretation, Intentionality and Communication*. Boulder: Westview Press, 428–448.
- Dusenbery, David B. 1992. *Sensory Ecology: How Organisms Acquire and Respond to Information*. New York: W. H. Freeman.
- Eco, Umberto 1976. *A Theory of Semiotics*. Bloomington: Indiana University Press.
- 1984. *Semiotics and the Philosophy of Language*. London: Macmillan Press.
- Edmunds, Malcolm 1974. *Defence in Animals. A Survey of Anti-Predator Defences*. Essex: Longman.
- 1987. Mimicry. In: McFarland, David (ed.), *The Oxford Companion to Animal Behaviour*. Oxford: Oxford University Press, 387–389.
- Ehrlich, Paul R. 1975. The population biology of coral reef fishes. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 211–247.
- Elliott, J. K.; Mariscal, R. N.; Roux, K. H. 1994. Do anemonefishes use molecular mimicry to avoid being stung by host anemones? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 179(1): 99–113.
- Emmeche, Claus; Kull, Kalevi; Stjernfelt, Frederik 2002. *Reading Hoffmeyer, Rethinking Biology. Tartu Semiotics Library* 3. Tartu: Tartu University Press.
- Emsely, M. G. 1966. The mimetic significance of *Erythrolamprus aesculapii ocellatus* Peters from Tobago. *Evolution* 20: 633–664.

- Endler, John A. 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 25–31.
- 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 340: 215–225.
- Endler, John A.; Basolo, Alexandra L. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 13(10): 415–420.
- Espmark, Yngve; Amundsen, Trond; Rosenqvist, Gunilla (eds.) 2000. *Animal Signals. Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Trondheim: Tapir Academic Press.
- Faris, Ellsworth 1926. The concept of imitation. *The American Journal of Sociology* 32(3): 367–378.
- Finn, F. 1897. Contributions to the theory of warning colours and mimicry. No. III. Experiments with a tupaia and a frog. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* 66(2): 528–533.
- Ford, Edmund Brisco 1986. Mimicry. In: Sebeok, Thomas A. (ed.), *Encyclopedic Dictionary of Semiotics* 1. Berlin: Mouton de Gruyter, 522–553.
- Forget, Pierre-Michel; Vander Wall, Stephen B. 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents. *Trends in Ecology and Evolution* 16(2): 65–67.
- François, Charles 1999. Systemics and cybernetics in a historical perspective. *Systems Research and Behavioral Science* 16: 203–219.
- Franks, Daniel W.; Noble, Jason 2004. Batesian mimics influence mimicry ring evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 191–196.
- French, Vernon 1997. Pattern formation in colour on butterfly wings. *Current Opinion in Genetics and Development* 7(4): 524–529.
- Frings, Hubert; Frings, Mable 1977 [1964]. *Animal Communication*. Norman: University of Oklahoma Press.
- Fritz, Johannes; Kotschal, Kurt 2002. On avian imitation: Cognitive and ethological perspectives. In: Dautenhahn, Kerstin; Nehaniv, Chrystopher L. (eds.), *Imitation in Animals and Artifacts*. Cambridge: The MIT Press, A Bradford Book, 133–155.
- Gambetta, Diego 2005. Deceptive mimicry in humans. In: Hurley, Susan; Chater, Nick (eds.), *Perspectives on Imitation. From Neuroscience to Social Science 2: Imitation, Human Development, and Culture*. Cambridge: The MIT Press, A Bradford Book, 221–242.
- Gebauer, Gunter; Wulf, Christoph 1995. *Mimesis: Culture, Art, Society*. Reneau, Don, trans. Berkeley: University of California Press.
- Gemeno, César; Yeorgan, Kenneth V.; Haynes, Kenneth F. 2000. Aggressive chemical mimicry by the bolas spider *Mastophora hutchinsoni*: Identification and quantification of a major prey's sex pheromone components in the spider's volatile emissions. *Journal of Chemical Ecology* 26(5): 1235–1243.

- Gibson James J. 1983 [1966]. *The Senses Considered as Perceptual Systems*. Westport: Greenwood Press.
- Gilbert, Lawrence E. 1983. Coevolution and mimicry. In: Futuyama, Douglas J.; Slatkin, Montgomery (eds.), *Coevolution*. Sunderland: Sinauer, 263–281.
- Giri, Tuhin; Wicksten, Mary K. 2001. Fouling of the caridean shrimp, *Lysmata wurdemanni* (Gibbes, 1850) by the barnacle, *Balanus improvisus* (Darwin, 1854) and other epibionts. *Crustaceana* 74(11): 1305–1314.
- Goleman, Daniel 1990. Can you tell when someone is lying to you? In: Guerrero, Laura K.; DeVito, Joseph A.; Hecht, Michael L. (eds.), *The Nonverbal Communication Reader. Classic and Contemporary Readings*. 2nd ed. Prospect Heights: Waveland Press, 358–366.
- Gould, Stephen J. 1992 [1991]. *Bully for Brontosaurus. Reflections in Natural History*. New York: W. W. Norton & Co.
- 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University.
- Griffin, Donald R. 1976. *The Question of Animal Awareness. Evolutionary Continuity of Mental Experience*. New York: The Rockefeller University Press.
- Grim, Tomáš 2005. Mimicry vs. similarity: which resemblances between brood parasites and their hosts are mimetic and which are not? *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 69–78.
- Guilford, Tim 1992. Predator psychology and the evolution of prey coloration. In: Crawley, Michael J. (ed.), *Natural Enemies. The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 377–394.
- Guilford, Tim; Dawkins, Marian Stamp 1993. Receiver psychology and design of animal signals. *Trends in Neurosciences* 16(11): 430–436.
- Guthrie, Stewart E. 1993. *Faces in the Clouds. A New Theory of Religion*. New York: Oxford University Press.
- Hailman, Jack P. 1977. *Optical Signals: Animal Communication and Light*. Bloomington: Indiana University Press.
- Halliday, Tim 1983. Information and communication. In: Halliday, T. R.; Slater, P. J. B. (eds.), *Communication. Animal Behaviour* 2. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 43–81.
- Halliwell, Stephen 2002. *The Aesthetics of Mimesis. Ancient Texts and Modern Problems*. Princeton: Princeton University Press.
- Hampton, James A. 2001. The role of similarity in natural categorization. In: Hahn, Ulrike; Ramscar, Michael (eds.), *Similarity and Categorization*. Oxford: Oxford University Press, 13–28.
- Hanneman, Gerhard J.; McEwen, Willam J. 1975. *Communication and Behavior*. Reading: Addison-Wesley Publishing Company.

- Hargie, Owen D. W. 1997 [1986]. Interpersonal communication: A theoretical framework. In: Hargie, Owen D. W. (ed.), *The Handbook of Communication Skills*. London: Routledge, 29–66.
- Hartley, Ralph V. L. 1928. Transmission of information. *Bell System Technical Journal* 7: 535–563.
- Harvey, Michael B.; Muñoz, Arturo 2004. A new species of tomodon (*Serpentes: Colubridae*) from high elevations in the Bolivian Andes. *Herpetologica* 60(3): 364–372.
- Hasson, Oren 1997. Towards a general theory of biological signalling. *Journal of Theoretical Biology* 185: 139–156.
- Hauser, Marc D. 1998 [1996]. *The Evolution of Communication*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press.
- Heikertinger, Franz 1933. Kritisches zum Mimikryproblem: Über Schmetterlingsmimikry. In: *Proceedings of the 5-th International Congress of Entomology* 2. Paris, 119–130.
- 1954. *Das Rätsel der Mimicry und seine Lösung. Eine kritische Darstellung des Werdens, des Wesens und der Widerlegung der Tiertrachthypothesen*. Jena: Veb Gustav Fisher Verlag.
- Heyes, Cecilia 2001. Causes and consequences of imitation. *Trends in Cognitive Sciences* 5(6): 253–261.
- Hickson, Mark III; Neiva, Eduardo 2002. Toward a taxonomy of universals in the biology of communication. *Journal of Intercultural Communication Research* 31(3): 149–166.
- Hinde, Robert A. (ed.), 1975 [1972]. *Non-Verbal Communication*. Cambridge: Cambridge University Press.
- 1982. *Ethology. Its Nature and Relations with Other Sciences*. New York: Oxford University Press.
- Hoffmeyer, Jesper 1995. The swarming cyberspace of the body. *Cybernetics and Human Knowing* 3(1): 1–10.
- 1996. *Signs of Meaning in the Universe*. Haveland, Barbara J., trans. Bloomington: Indiana University Press.
- 1998. The unfolding semiosphere. In: Van de Vijever, Gertrudis; Salthe, Stanley N.; Delpos, Manuela (eds.), *Evolutionary Systems. Biological and Epistemological Perspectives on Selection and Self-Organization*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 281–293.
- Holloway, Graham; Gilbert, Francis; Brandt, Amoret 2002. The relationship between mimetic imperfection and phenotypic variation in insect colour patterns. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 411–416.
- Holmgren, Noël M. A.; Enquist, Magnus 1999. Dynamics of mimicry evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 66(2): 145–158.
- Hopkins, Carl D. 1999. Signal evolution in electric communication. In: Hauser, Marc D.; Konishi, Mark (eds.), *The Design of Animal Communication*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press, 461–591.

- Hopper, Robert; Bell, Robert A. 1984. Broadening the deception construct. *Quarterly Journal of Speech* 70: 288–302.
- Howarth, Brigitte; Edmunds, Malcolm 2000. The phenology of *Syrphidae* (Diptera): are they Batesian mimics of *Hymenoptera*? *Biological Journal of the Linnean Society* 71(3): 437–457.
- Howse, P. E.; Allen, J. A. 1994. Satyric mimicry: The evolution of apparent imperfection. *Proceedings of the Royal Society of London B* 257: 111–114.
- Huggan, Graham 1997. (Post)colonialism, anthropology, and the magic of mimesis. *Cultural Critique* 38: 91–106.
- Huheey, James E. 1964. Studies in warning coloration and mimicry IV. A mathematical model of model–mimic frequencies. *Ecology* 45(1): 185–188.
- 1976. Studies in warning coloration and mimicry VII. Evolutionary consequences of a Batesian–Müllerian spectrum: A model for Müllerian mimicry. *Evolution* 30: 86–93.
- Humphries, D. A.; Driver, P. M. 1970. Protean defence by prey animals. *Oecologia* 5: 285–302.
- Härilin, Carina; Härilin, Mikael 2003. Towards a historization of aposematism. *Evolutionary Ecology* 17: 197–212.
- Hyman, Ray 1989. The psychology of deception. *Annual Review of Psychology* 40: 133–154.
- Igamberdiev, Abir U. 2002. Biological evolution — a semiotically constrained growth of complexity. *Sign Systems Studies* 30.1: 271–282.
- Ivey, Allen E.; Hurst, James C. 1971. Communication as adaptation. *The Journal of Communication* 21: 199–207.
- Jacobson, Roman 1981. Linguistics and poetics. In: *Jakobson, Roman. Selected Writings III. Poetry of Grammar and Grammar of Poetry*. The Hague: Mouton Publishers, 18–51.
- Janik, Vincent M.; Slater, Peter J. B. 2000. The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behaviour* 60: 1–11.
- Jennings, Richard C. 1998. A philosophical consideration of awareness. *Applied Animal Behaviour Science* 57: 201–211.
- Johns, Philip M.; Maxwell, Michael R. 1997. Sexual cannibalism: Who benefits? *Trends in Ecology and Evolution* 12(4): 127–128.
- Johnson, Stewen D.; Craig, Peter, I.; Nilsson, Anders L.; Ågren, Jon 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84(11): 2919–2927.
- Johnston, Timothy D. 1976. Theoretical considerations in the adaptation of animal communication systems. *Journal of Theoretical Biology* 57: 43–72.
- Kampis, George 1998. Evolution as its own cause and effect. In: Vijver, Gertrudis; Salthe, Stanley N.; Delpos, Manuela (eds.), *Evolutionary Systems. Biological and Epistemological Perspectives on Selection and Self-Organization*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 255–266.

- Karlsen, Allan E.; Dyrberg, Thomas 1998. Molecular mimicry between non-self, modified self and self in autoimmunity. *Seminars in Immunology* 10: 25–34.
- Kevan, Peter G.; Chittka, Lars; Dyer, Adrian G. 2001. Limits to the salience of ultraviolet: Lessons from colour vision in bees and birds. *The Journal of Experimental Biology* 204: 2571–2580.
- Kimura, Doreen 1993. *Neuromotor Mechanisms in Human Communication*. Oxford: Oxford University Press.
- Kleisner, Karel; Markoš, Anton 2005. Semetic rings: Towards the new concept of mimetic resemblances. *Theory in Biosciences* 123: 209–222.
- Komarék, Stanislav 1998. *Mimicry, Aposematism and Related Phenomena in Animals and Plants. Bibliography 1800–1990*. Prague: Vesmír.
- 2003. *Mimicry, Aposematism and Related Phenomena. Mimetism in Nature and the History of its Study*. Muenchen: Lincom Europa.
- Kopp, Carlo; Mills, Bruce 2002. Information warfare and evolution. Conference paper. In: *Proceedings of the 3rd Australian Information Warfare & Security Conference*.
- Korzeniewski, Bernard 2001. Cybernetic formulation of the definition of life. *Journal of Theoretical Biology* 209: 275–286.
- Kostan, Karen M. 2002. The evolution of mutualistic interspecific communication: Assessment and management across species. *Journal of Comparative Psychology* 116(2): 206–209.
- Kowzan, Tadeusz 1992. *Sémiologie du Théâtre*. Paris: Nathan.
- Krakauer, David C. 2001. Selective imitation for a private sign system. *Journal of Theoretical Biology* 213: 145–157.
- Krebs, John R.; Davis, Nicholas B. 1993. *Introduction to Behavioural Ecology*. 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Press.
- Kull, Kalevi 1991. Evolution and semiotics. In: Sebeok, Thomas A.; Umiker-Sebeok, Jean (eds.), *Biosemiotics. The Semiotic Web 1991*. Berlin: Mouton de Gruyter, 221–233.
- Kull, Kalevi; Torop, Peeter 2003. Biotranslation: Translation between Umwelten. In: Petrilli, Susan (ed.), *Translation Translation*. Amsterdam: Rodopi, 315–328.
- Kull, Tiiu 1994. Käpaliste tolmlimine. *Õöviiul. Eesti Orhideekaitse Klubi ajakiri* 1: 19–25.
- Lakoff, George; Johnson, Mark 1980. *Metaphors We Live By*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Lanigan, L. Richard 1982. Semiotic phenomenology: A theory of human communication praxis. *Journal of Applied Communication Research* 10(1): 62–73.
- Leavens, David A.; Hopkins, William D.; Thoma, Roger K. 2004. Referential communication by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology* 118(1): 48–57.

- Leger, Daniel W. 1993. Contextual sources of information and responses to animal communication signals. *Psychological Bulletin* 113(2): 294–304.
- Lema, Sean C.; Kelly, John T. 2002. The production of communication signals at the air–water and water–substrate boundaries. *Journal of Comparative Psychology* 116(2): 145–150.
- Lorenz, Konrad 1967. *On Aggression*. Latzke, Marjorie, trans. London: Methuen & Co.
- 1984. *Kuningas Saalomoni sõrmus*. Tallinn: Valgus.
- Lotman, Juri 1999a. Kultuuride vastastikuse mõju teooriast. Semiootiline aspekt. In: *Semiosfäär*. Pruul, Kajar, ed., trans. Tallinn: Vagabund, 54–73.
- 1999b. Semiosfäär. In: *Semiosfäär*. Pruul, Kajar, ed., trans. Tallinn: Vagabund, 7–52.
- 2001a. *Kultuur ja plahvatus*. Lotman, Piret, trans. Tallinn: Varrak.
- Lotman, Yuri 2001b [1990]. *Universe of the Mind: A Semiotic Theory of Culture*. Shukmann, Ann, trans. Bloomington: Indiana University Press.
- Mackay, D. M. 1975 [1972]. Formal analysis of communicative process. In: Hinde, Robert A. (ed.), *Non-Verbal Communication*. Cambridge: Cambridge University Press, 3–25.
- MacLaury, Robert E. 1991. Prototypes Revisited. *Annual Review of Anthropology* 20: 55–74.
- Malcolm, Stephen B. 1990. Mimicry: Status of a classical evolutionary paradigm. *Trends in Ecology and Evolution* 5(2): 57–62.
- Mallet, James; Gilbert, Lawrence E. 1995. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 159–180.
- Mallet, James; Joron Mathieu 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry: Polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 201–233.
- Maran, Timo 2000. Märkmeid mimikristruktuuride kujunemisest. *Adaptatsiooni teooria. Schola Biotheoretica* XXVI. Tartu: Sulemees, 37–40.
- 2001. Mimicry: Towards a semiotic understanding of nature. *Sign Systems Studies* 29.1: 325–339.
- 2003. Mimesis as a phenomenon of semiotic communication. *Sign Systems Studies* 31.1: 191–215.
- 2004. Mimesis kui kommunikatsiooninähtus: Mimesisimõiste semiootiline ülevaade. *Akadeemia* 12: 2701–2726.
- Markman, Arthur B.; Moreau, C. Page 2001. Analogy and analogical comparison in choice. In: Gentner, Dedre; Holyoak, Keith J.; Kokinov, Boicho N. (eds.), *The Analogical Mind. Perspectives from Cognitive Science*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press, 363–399.
- Marler, Peter; Hamilton, William J. III 1966. *Mechanisms of Animal Behavior*. New York: John Wiley & Sons.

- Maslow, Abraham H. 1968 [1962]. *Toward a Psychology of Being*. Princeton: D. Van Nostrand Co.
- 1970 [1954]. *Motivation and Personality*. 2nd ed. New York: Harper & Row Publishers.
- Mattelart, Armand; Mattelart, Michèle 1998. *Theories of Communication. A Short Introduction*. Taponier, S. G.; Cohen, J. A., trans. London: Sage Publications.
- Mayr, Ernst 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University.
- McCornack, Steven A. 1997. The generation of deceptive messages: Laying the groundwork for a viable theory of interpersonal deception. In: Greene, John O. (ed.), *Message Production: Advances in Communication Theory*. Mahwah: Lawrence Erlbaum, 91–126.
- McFarland, David J. 1971. *Feedback Mechanisms in Animal Behaviour*. London: Academic Press.
- McIver, James D.; Stonedahl, Gary 1999. Myrmecomorphy: Morphological and behavioral mimicry of ants. *Annual Review of Entomology* 38: 351–379.
- McQuail, Denis 1994. *Mass Communication Theory. An Introduction*. 3rd ed. London: Sage Publications.
- Medin, Douglas L.; Barsalou, Lawrence W. 1987. Categorization processes and categorical perception. In: Harnad, Stevan (ed.), *Categorical Perception: The Groundwork of Cognition*. New York: Cambridge University Press, 455–490.
- Melberg, Arne 1995. *Theories of Mimesis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Meltzoff, Andrew N.; Moore, M. Keith 1977. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science* 198: 75–78.
- 2002. Imitation, memory, and the representation of persons. *Infant Behavior and Development* 25: 39–61.
- Merker, Bjorn 2005. The liabilities of mobility: A selection pressure for the transition to consciousness in animal evolution. *Consciousness and Cognition* 14(1): 89–114.
- Merlin, Donald 1998. Mimesis and the executive suite: Missing links in language evolution. In: Hurford, James R.; Studdert-Kennedy, Michael; Knight, Chris (eds.), *Approaches to the Evolution of Language. Social and Cognitive Bases*. Cambridge: Cambridge University Press, 44–67.
- Merrell, Floyd 1999. Living signs. *Semiotica* 127(1/4): 453–479.
- Mertens, Robert 1966. Das Problem der Mimikry bei Korallenschlangen. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 84: 541–576.
- Meyer-Eppler, Werner 1969 [1959]. *Grundlagen und Anwendungen der Informationstheorie*. 2. Auflage. Berlin: Springer-Verlag.

- Miklósi, Ádám 1999. The ethological analysis of imitation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 74: 347–374.
- Mitchell, Robert W. 1986. A framework for discussing deception. In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 3–40.
- 2002. Imitation as a perceptual process. In: Dautenhahn, Kerstin; Nehaniv, Chrystopher L. (eds.), *Imitation in Animals and Artifacts*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press, 441–469.
- Moles, Abraham A. 1968. Perspectives for communication theory. In: Sebeok, Thomas A. (ed.), *Animal Communication. Techniques of Study and Results of Research*. Bloomington: Indiana University Press, 627–642.
- Moran, Jonathan A. 1996. Pitcher dimorphism, prey composition and the mechanisms of prey attraction in the pitcher plant *Nepenthes rafflesiana* in Borneo. *Journal of Ecology* 84(4): 515–525.
- Morris, Charles 1971a. Foundations of the theory of signs. In: *Morris, Charles. Writings on the General Theory of Signs*. The Hague: Mouton, 17–71.
- 1971b. Signs, language, and behavior. In: *Morris, Charles. Writings on the General Theory of Signs*. The Hague: Mouton, 73–397.
- 1985 [1964]. Sign and the act. In: Innis, Robert E. (ed.), *Semiotics, an Introductory Anthology*. Bloomington: Indiana University Press, 179–189.
- Morris, Maxinne D. 1986. Large scale deception: Deceit by captive elephants? In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 183–191.
- Munn, Charles A. 1986. The deceptive use of alarm calls by sentinel species in mixed-species flocks of neotropical birds. In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 169–175.
- Müller, Fritz 1878. Ueber die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. *Zoologischer Anzeiger* 1: 54–55.
- 1879. Ituna und Thyridia. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimikry bei Schmetterlingen. *Kosmos* 3: 100–108.
- Naisbit, Russell E.; Jiggins, Chris D.; Mallet, James 2003. Mimicry: Developmental genes that contribute to speciation. *Evolution and Development* 5(3): 269–280.
- Nehaniv, Chrystopher L.; Dautenhahn, Kerstin 2002. The correspondence problem. In: Dautenhahn, Kerstin; Nehaniv, Chrystopher L. (eds.), *Imitation in Animals and Artifacts*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press, 41–61.
- Neiva, Eduardo; Hickson, Mark III 2003. Deception and honesty in animal and human communication: A new look at communicative interaction. *Journal of Intercultural Communication Research* 32(1): 23–45.

- Nelson, Katherine 1996. *Language in Cognitive Development. Emergence of the Mediated Mind*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nijhout, H. Frederik; Maini, Philip K.; Madzvamuse, Anotida; Wathen, Andrew J.; Sekimura, Toshio 2003. Pigmentation pattern formation in butterflies: Experiments and models. *Comptes Rendus Biologies* 326(8): 717–727.
- Nilsson, Anders L. 1983. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. *Nature* 305: 799–800.
- Nöth, Winfried 1990. *Handbook of Semiotics*. Bloomington: Indiana University Press.
- 2000. *Handbuch der Semiotik*. 2. Auflage. Stuttgart: Metzler.
- O’Sullivan, Tim; Hartley, John; Saunders, Danny; Montgomery, Martin; Fiske, John 1994. *Key Concepts in Communication and Cultural Studies*. 2nd ed. London: Routledge.
- Odling-Smee, F. John 1988. Niche-constructing phenotypes. In: Plotkin, Henry C. (ed.), *The Role of Behavior in Evolution*. Cambridge: The MIT Press, 73–131.
- Odum, Eugene P. 1971 [1953]. *Fundamentals of Ecology*. 3rd ed. Philadelphia: W. B. Saunders.
- Oldstone, Michael B. A. (ed.) 2005. *Molecular Mimicry: Infection Inducing Autoimmune Disease*. Berlin: Springer-Verlag.
- Palmeri, Thomas J. 2001. The time course of perceptual categorization. In: Hahn, Ulrike; Ramscar, Michael (eds.), *Similarity and Categorization*. Oxford: Oxford University Press, 193–224.
- Pasteur, Georges 1982. A classificatory review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 169–199.
- Pattee, Howard H. 1997. The physics of symbols and the evolution of semiotic controls. In: Coombs, M.; Sulcoski M. (eds.), *Control Mechanisms for Complex Systems*. Albuquerque: University of New Mexico Press, 9–25.
- Payne, Robert B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 1–28.
- Peckham, Elizabeth G. 1889. Protective resemblances in spiders. *Occasional Papers of the Natural History Society of Wisconsin* 1: 61–113.
- Pepperberg, Irene M. 2002. Allospecific referential speech acquisition in grey parrots (*Psittacus erithacus*): Evidence for multiple levels of avian vocal imitation. In: Dautenhahn, Kerstin; Nehaniv, Chrystopher L. (eds.), *Imitation in Animals and Artifacts*. Cambridge: A Bradford Book, The MIT Press, 109–131.
- Perconti, Pietro 2002. Context-dependence in human and animal communication. *Foundations of Science* 7: 341–362.
- Plotkin, Henry C. 1988. Learning and evolution. In: Plotkin, Henry C. (ed.), *The Role of Behavior in Evolution*. Cambridge: The MIT Press, 133–164.
- Plowright, R. C.; Owen, Robin E. 1980. The evolutionary significance of bumble bee color patterns: A mimetic interpretation. *Evolution* 34(4): 622–637.

- Portmann, Adolf 1990. *Essays in Philosophical Zoology by Adolf Portmann. The Living Form and the Seeing Eye. Problems in Contemporary Philosophy* 20. Cartner, Richard B., trans. Lewiston: The Edwin Mellen Press.
- Pough, F. Harvey 1988. Mimicry of vertebrates: Are the rules different? In: Brower, Lincoln P. (ed.), *Mimicry and the Evolutionary Process*. Chicago: The University of Chicago Press, 67–102.
- Poulton, Edward Bagnall 1890. *The Colours of Animals. Their Meaning and Use, Especially Considered in the Case of Insects*. New York: D. Appleton and Company.
- Poyatos, Fernando 2002. *Nonverbal Communication Across Disciplines 1. Culture, Sensory Interaction, Speech, Conversation*. Amsterdam: John Benjamins Publishing Company.
- Rabin, Lawrence A.; Greene, Corrieh M. 2002. Changes to acoustic communication systems in human-altered environments. *Journal of Comparative Psychology* 116(2): 137–141.
- Radner, Daisie 1999. Mind and function in animal communication. *Erkenntnis* 51: 129–144.
- Raffler-Engler, Walburga von 2003. Misunderstanding: A concept that is often misunderstood. In: Tarasti, Eero; Forsell, Paul; Littlefield, Richard (eds.), *Understanding / Misunderstanding. Contributions to the Study of the Hermeneutics of Signs. Acta Semiotica Fennica XVI*. Helsinki: International Semiotics Institute at Imatra; Semiotic Society of Finland, 23–32.
- Randall, L. Eaton 1976. A possible case of mimicry in larger mammals. *Evolution* 30: 853–856.
- Ransdell, Joseph 1986. On Peirce's conception of iconic sign. In: Bouissac, Paul; Herzfeld, Michael; Posner, Roland (eds.), *Iconicity: Essays on the Nature of Culture*. Tübingen: Stauffenburg Verlag, 51–74.
- Robinson, Michael H. 1981. A stick is a stick and not worth eating: On the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 15–20.
- Rogers, Everett M.; Kincaid, D. Lawrence 1981. *Communication Networks. Toward a New Paradigm for Research*. New York: The Free Press.
- Rogers, Everett M.; Valente, Thomas W. 1993. A history of information theory in communication research. In: Schement, Jorge R.; Ruben, Brent D. (eds.), *Between Communication and Information. Information and Behaviour* 4. New Brunswick: Transaction Publishers, 35–56.
- Roy, B. A.; Widmer, A. 1999. Floral mimicry: A fascinating yet poorly understood phenomenon. *Trends in Plant Science* 4(3): 325–330.
- Rundus, Aaron S.; Hart, Lynette A. 2002. Overview: Animal acoustic communication and the role of the physical environment. *Journal of Comparative Psychology* 116(2): 120–122.
- Russow, Lilly-Marlene 1986. Deception: A philosophical perspective. In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives*

- on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 41–51.
- Ruxton, Graeme D.; Sherratt, Thomas N.; Speed, Michael P. 2004a. Evasive mimicry: When (if ever) could mimicry based on difficulty of capture evolve? *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 2135–2142.
- Ruxton, Graeme D.; Speed, Michael P.; Sherratt, Thomas N. 2004b. *Avoiding Attack. The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*. Oxford: Oxford University Press.
- Ryan, Michael 1997. Sexual selection and mate choice. In: Krebs, John. R.; Davies, Nicholas B. (eds.), *Behavioural Ecology*. 4th ed. Oxford: Blackwell Science, 179–202.
- Rydell, J.; Skals, N.; Surlykke, A.; Svensson, M.; 1997. Hearing and bat defence in geometrid winter moths. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 83–88.
- Salo, Jukka; Soikkeli Martti 1983. *Eläinten käyttäytyminen: evoluutio ja merkitys*. Helsinki: Otava.
- Salwiczek, Lucie H.; Wickler, Wolfgang 2004. Bird song: An evolutionary parallel to human language. *Semiotica* 151(1/4): 163–182.
- Scheu-Lottgen, U. Dagmar; Hernández Campoy, Juan M. 1998. An analysis of sociocultural miscommunication: English, Spain and German. *International Journal of Intercultural Relations* 22(4): 375–394.
- Schleidt, Wolfgang M. 1973. Tonic communication: Continual effects of discrete signs in animal communication systems. *Journal of Theoretical Biology* 42: 359–386.
- Schmalhofer, Victoria R. 2000. Diet-induced and morphological color changes in juvenile crab spiders (*Araneae, Thomisidae*). *The Journal of Arachnology* 28: 56–60.
- Schneider, Barbara 2002. Clarity in context: Rethinking misunderstanding. *Technical Communication* 49(2): 210–218.
- Schramm, Wilbur 1954. How communication works. In: Schramm, Wilbur (ed.), *The Process and Effects of Mass Communication*. Urbana: University of Illinois Press, 3–26.
- Schwartzkopff, Johann 1977. Auditory communication in lower animals: Role of auditory physiology. *Annual Review of Psychology* 28: 61–84.
- Searle, John R. 1976. A classification of illocutionary acts. *Language and Society* 5: 1–23.
- Sebeok, Thomas A. 1969. Semiotics and ethology. In: Sebeok, Thomas A.; Ramsay, Alexandra (eds.), *Approaches to Animal Communication*. The Hague: Mouton, 200–231.
- 1972. Coding in the evolution of signalling behavior. In: *Sebeok, Thomas A. Perspectives in Zoosemiotics*. The Hague: Mouton, 7–33.

- 1986. “Talking” with animals: Zoosemiotics explained. In: Deely, John; Williams, Brooke; Kruse, Felicia E. (eds.), *Frontiers in Semiotics*. Bloomington: Indiana University Press, 76–82.
- 1989 [1979]. *The Sign & Its Masters*. Lanham: University Press of America.
- 1991. Communication. In: Sebeok, Thomas A. *A Sign is Just a Sign*. Bloomington: Indiana University Press, 22–35.
- 1994. *Signs: An Introduction to Semiotics*. Toronto: University of Toronto Press.
- 1995. Semiotics and the biological sciences: Initial conditions. *Discussion Papers* 17. Collegium Budapest/Institute for Advanced Study. Online: [www.colbud.hu/publications/discussionpaper.shtml](http://www.colbud.hu/publications/discussionpaper.shtml).
- 2000. Smart simians: The self-fulfilling prophecy and kindred methodological pitfalls. In: Sebeok, Thomas A. *Life Signs. Essays in Semiotics I*. New York: Legas, 39–133.
- Shannon, Claude E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27: 379–423, 623–656.
- Shannon, Claude E.; Weaver, Warren 1963 [1949]. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press.
- Sharov, A. Aleksei 1991. Biosemiotics: A functional-evolutionary approach to the analysis of the sense of information. In: Sebeok, Thomas A.; Umiker-Sebeok, Jean (eds.), *Biosemiotics. The Semiotic Web 1991*. Berlin: Mouton de Gruyter, 345–373.
- Sherratt, Thomas N. 2002. The evolution of imperfect mimicry. *Behavioral Ecology* 13 (6): 821–826.
- Shettleworth, Sara J. 2001. Animal cognition and animal behaviour. *Animal behaviour* 61: 227–286.
- Shorey, Harry H. 1976. *Animal Communication by Pheromones*. New York: Academic Press.
- Simmons, Ian G. 1993. *Interpreting Nature: Cultural Constructions of the Environment*. London: Routledge.
- Smith, W. John 1965. Message, meaning and context in ethology. *American Naturalist* 99: 405–409.
- 1986. An “informational” perspective on manipulation. In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 71–86.
- Sola Pool, Ithiel de; Frey, W. Frederick; Schramm, Wilbur; Maccoby, Nathan; Parker, Edwin B. (eds.) 1973. *Handbook of Communication*. Chicago: Rand McNally College Publishing Company.
- Solan, Zach; Ruppin, Eytan 2001. Similarity in perception: A window to brain organization. *Journal of Cognitive Neuroscience* 13(1): 18–30.
- Someren, V. G. L. van; Jackson, T. H. E. 1959. Some comments on protective resemblance amongst African Lepidoptera (*Rhopalocera*). *Journal of Lepidopterists’ Society* 13: 121–50.

- Speed, Michael P. 1999. Robot predators in virtual ecologies: The importance of memory in mimicry studies. *Animal Behaviour* 57(1): 203–213.
- Srygley, Robert B. 1994. Locomotor mimicry in butterflies? The associations of positions of centres of mass among groups of mimetic, unprofitable prey. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 343: 145–155.
- 1999. Locomotor mimicry in *Heliconius* butterflies: Contrast analyses of flight morphology and kinematics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 354: 203–214.
- 2001. Incorporating motion into investigations of mimicry. *Evolutionary Ecology* 13: 691–708.
- Stachowicz, John J.; Hay, Mark E. 2000. Geographic variation in camouflage specialization by a decorator crab. *The American Naturalist* 156(1): 59–71.
- Starrett, Andrew 1993. Adaptive resemblance: A unifying concept for mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* 48(4): 229–317.
- Stephenson, E. M. 1946. *Animal Camouflage*. Harmondsworth: Penguin Books.
- Stewart, John 1978. Foundations of dialogic communication. *The Quarterly Journal of Speech* 64: 183–201.
- Stjernfelt, Frederik 2001. A natural symphony? To what extent is Uexküll's Bedeutungslehre actual for the semiotics of our time? *Semiotica* 134(1/4): 79–102.
- Symula, Rebecca; Schulte, Rainer; Summers Kyle 2001. Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in Peruvian poison frogs supports a Müllerian mimicry hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 2415–2421.
- Zabka, H.; Tembrock, G. 1986. Mimicry and crypsis — a behavioural approach to classification. *Behavioural Processes* 13: 159–176.
- Zahavi, Amotz; Zahavi, Avishag 1997. *The Handicap Principle: A Missing Piece of Darwin's Puzzle*. Oxford: Oxford University Press.
- Zuberbühler, Klaus 2002. A syntactic rule in forest monkey communication. *Animal Behaviour* 63: 293–299.
- Tembrock, Günter 1971. *Biokommunikation. Informationsübertragung im Biologischen Bereich* I, II. Berlin: Akademie-Verlag; Oxford: Pergamon Press; Braunschweig: Vieweg+Soehn.
- Thompson, John N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Tinbergen, Niko 1960. The natural control of insects in pine woods I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 13: 265–343.
- Trollmo, Christina; Meyer, Abbie L.; Steere, Allen C.; Hafler, David A.; Huber, Brigitte T. 2001. Molecular mimicry in Lyme arthritis demonstrated at the single cell level: LFA-1 $\alpha_L$  is a partial agonist for outer surface protein A-reactive T cells. *Journal of Immunology* 166(8): 5286–5291.

- True, John R. 2003. Insect melanism: The molecules matter. *Trends in Ecology and Evolution* 18(12): 640–647.
- Turner, John R. G. 1981. Adaptation and evolution in *Heliconius*: A defence of neodarwinism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 99–121.
- 1988. The evolution of mimicry: A solution to the problem of punctuated equilibrium. In: Brower, Lincoln P. (ed.), *Mimicry and the Evolutionary Process*. Chicago: The University of Chicago Press, 42–66.
- Turner, John R. G.; Speed, Michael P. 1999. How weird can mimicry get? *Evolutionary Ecology* 13: 807–827.
- Turovski, Aleksei 2000. The semiotics of animal freedom: A zoologist's attempt to perceive the semiotic aim of H. Hediger. *Sign Systems Studies* 28: 380–387.
- Uexküll, Jakob v. 1957. A scroll through the world of animals and man: A picture book of invisible worlds. In: Schiller, C. H. (ed.), *Instinctive Behavior: The Development of a Modern Concept*. New York: International Universities Press, 5–80.
- 1982. Theory of meaning. *Semiotica* 42(1): 25–82.
- 2001. An introduction to Umwelt. *Semiotica* 134(1/4): 107–110.
- Uexküll, Thure v. 1982. Glossary. *Semiotica* 42(1): 83–87.
- Ulbaek, Ib 1998. The origin of language and cognition. In: Hurford, James R.; Studdert-Kennedy, Michael; Knight, Chris (eds.), *Approaches to the Evolution of Language. Social and Cognitive Bases*. Cambridge: Cambridge University Press, 30–43.
- Van Valen, Leigh M. 1983. How pervasive is coevolution? *Proceedings of the Fifth Annual Spring Systematics Symposium: Coevolution*. Chicago: The University of Chicago Press, 1–19.
- Vane-Wright, Richard I. 1976. A unified classification of mimetic resemblances. *Biological Journal of the Linnean Society* 8: 25–56.
- 1980. On the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society* 13: 1–6.
- Vasek, Marie, E. 1986. Lying as a skill: The development of deception in children. In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 271–292.
- Verdú, Sergio 1998. Fifty years of Shannon theory. *IEEE Transactions on Information Theory* 44(6): 2057–2078.
- Waal, Frans de 1986. Deception in the natural communication of chimpanzees. In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 221–244.
- Waldbauer, G. P. 1988. Asynchrony between Batesian mimics and their models. In: Brower, Lincoln P. (ed.), *Mimicry and the Evolutionary Process*. Chicago: The University of Chicago Press, 103–121.

- Wallace, Alfred Russel 1871. *Contributions to the Theory of Natural Selection. A Series of Essays*. 2nd ed. New York: Macmillan and Co.
- 1879. The protective colours of animals. In: Brown, R. (ed.), *Science for All*. London: Cassell, Petter, Galpin & Co, 128–137.
- Wartella, Ellen; Middlestadt, Susan 1991. The evolution of models of mass communication and persuasion. *Health Communication* 3(4): 205–215.
- Wcislo, William T. 1989. Behavioral environments and evolutionary change *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 137–169.
- Weaver, Warren 1963 [1949]. Some recent contributions to the mathematical theory of communication. In: Shannon, Claude E.; Weaver, Warren. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press, 1–28.
- Webb, Eugene 1995. Mimesis, evolution, and differentiation of consciousness. *Paragrana: Internationale Zeitschrift für Historische Antopologie* 4(2): 151–165.
- Webster 1995 = The New International Webster's Dictionary of the English Language. Florida: Trident Press International.
- Wenner, Adrian 1969. The study of animal communication: An overview. In: Sebeok, Thomas A.; Ramsay, Alexandra (eds.), *Approaches to Animal Communication*. Mouton: The Hague, 232–243.
- Werth, Lucy Fontaine; Flaherty, Jenny 1986. A phenomenological approach to human deception. In: Mitchell, Robert W.; Thompson, Nicholas S. (eds.), *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: State University of New York Press, 293–311.
- Wickler, Wolfgang 1963. Zum Problem der Signalbildung, am Beispiel der Verhaltensmimikry zwischen *Aspidontus* und *Labroides*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20: 657–679.
- 1965. Mimicry and the evolution of animal communication. *Nature* 208: 519–521.
- 1968. *Mimicry in Plants and Animals*. Martin, R. D., trans. London: George Weidenfeld & Nicolson.
- 1998. Mimicry. In: *The New Encyclopædia Britannica*. 15th ed. Macropædia 24, 144–151.
- Wiener, Norbert 1965 [1948]. *Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine*. 2nd ed. Cambridge: The MIT Press.
- Wiens, Derbert 1978. Mimicry in plants. *Evolutionary Biology* 11: 364–403.
- Wiley, Haven R. 1983. The evolution of communication: Information and manipulation. In: Halliday, Tim R.; Slater, P. J. B. (eds.), *Communication. Animal Behaviour* 2. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 156–215.
- Wilson, Edward O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge: Harvard University Press.
- Windahl, Sven; Signitzer, Benno; Olson, Jean T. 1996 [1992]. *Using Communication Theory. An Introduction to Planned Communication*. London: Sage Publications.

- Wittgenstein, Ludwig 1976 [1958]. *Philosophical Investigations*. Anscombe, G. E. M., trans. Oxford: Basil Blackwell.
- Wong, Bob B. M.; Schiestl, Florian P. 2002. How an orchid harms its pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 1529–1532.
- Wüster, Wolfgang; Allum, Christopher S. E.; Bjargardóttir, I. Birta et al. 2004. Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 2495–2499.
- Yanagisawa, Yasunobu 1990. Strange seabed fellows. *Natural History* 8: 46–51.

## MIMICRY AS A COMMUNICATION SEMIOTIC PHENOMENON

### Summary

The present study analyses biological mimicry as a phenomenon of communication semiotics. This viewpoint calls attention to communication acts that take place between various living beings and during which deceptive similarities can occur. As an example, one can think of an encounter on a tree between an insectivorous bird and a caterpillar that bears a likeness to a twig. During this encounter, caterpillar transmits information through a channel and through environment, and this information is received and interpreted by another living being. This communicational situation has a specific meaning, value and consequences for the participants: the bird could pass by the caterpillar, taking it for a twig, or it could notice the caterpillar and catch it. Focusing on the analysis of semiotic and communicative aspects of mimicry, the present study shows their possible influence on mimicry characteristics and their formation.

Since the phases of communication act are rather similar in biocommunication and interpersonal communication, the present study proceeds in their description from the classical Shannon-Weaver communication model (Shannon, Weaver 1963). The Shannon-Weaver model of communication involves an information source that produces a message or a sequence of messages to be sent to the destination of communication; a transmitter that recodes the message by creating a signal suitable for transmitting in the channel; a channel that is an environment for transmitting the signal; environmental noise that can distort the signal; a receiver that recreates the message from the signal; and a destination that is a person or a thing for whom or for which the message is meant (Shannon 1948: 380). Thus, at the heart of the communication model there lie two diametrically opposed transformation processes that take place in a communication act: first, the coding of a message into a signal by the sender, and secondly the reverse process, the decoding of the signal into a meaningful message by the receiver.

The semiotic viewpoint can add to the communication model a semantic dimension that manifests during the formulation and interpretation of a message. During the interpretation of the message by the receiver, association of the message with meaningful categories in the subjective world of the receiver takes place. Thus, interpretation presupposes the existence of a meaningfully organised and categorised subjective reality, which in relation to animals has been described with the concept of *Umwelt* by Jakob von Uexküll (1982; 2001). On the molecular level, discrete categorisation enables the immune system to differentiate, for instance, between the own and the alien; on the level of organism, categorisation of perceptions makes it possible to establish a relationship to the

environment and other living beings, for example, to recognise other members of its species, possible preys and dangerous beings.

In the case of communication between representatives of different species, meanings attributed to messages can be very different, due to possible associations that a message can have in either participant's *Umwelt*. Correspondence between perceptible formal properties and meanings attributed to them develops through adaptation, learning, and gaining experience, with the participation of various feedback mechanisms. In the case of communication between representatives of the same species, it is possible to describe also the univocality of the messages for the sender and the receiver as a semiotic phenomenon. The shared space that this kind of communication both presupposes and creates, can be observed to include several layers or dimensions, such as an overlapping of sign repertoires (Meyer-Eppler 1969: 2), a common field of experience (Schramm 1954: 6) and context of communication (Sebeok 1991: 29–30; Perconti 2002), a metalevel that ensures the compatibility of coding and decoding of messages, and so forth.

Besides relying on the perceptible formal properties of messages, meanings are also attributed on the basis of functionality that the messages or their corresponding physical entities (living beings, environmental objects) have for the receiver. Description of the reasons for communication and assessment of the functionality of messages can be based on the various needs of a living being, such as food, security, finding a mate, position in a group, and the corresponding attempts to influence, through communication, others, to share information, to pay attention, and so on. At the same time, in describing communication both between humans as well as between other living beings it has to be taken into account that the intentions of the participants in communication need not always originate in practical needs, but may also be elicited by pure pleasure of expression (Turovski 2000: 383). Meanings and formal features of the messages transmitted in communication, and their functionality for the receiver correspond to the three dimensions of semiosis — semantics, syntactics and pragmatics, and can be analysed by using the respective subfields of semiotics (Morris 1971a: 21–22).

The receiver's interpretation of a message is followed by feedback, either communicative or behavioural. Feedback enables dynamics to enter the act of communication and to change the sender's behavioural and communicative activity with respect to the receiver's activity. On the metalevel, feedback in communication system allows to adjust messages and to choose between them, which in the long run enables the development of sign systems to take place. Depending on the influence of feedback on the communication act, it is possible to distinguish between positive and negative feedback; on the basis of the location of feedback in the communication model, it is possible to distinguish between autocommunicative, communicative, and supra-communicative, i.e. between ontogenetic and phylogenetic or evolutionary feedbacks (cf. Wiener

1965: 95–115; Meyer-Eppler 1969: 4). Through ontogenetic feedback, an individual's personal experiences, acquired from previous similar communication acts, are expressed, and through phylogenetic or evolutionary feedback, genotypic adaptations related to this particular communication act become manifest. Accordingly, in every communication act there can be distinguished three levels: 1) a communication act that takes place in particular time, space and conditions as an individual phenomenon in its arbitrariness and uniqueness; 2) a communication act as a generalisation of communication between particular individuals, where individual learnings and adaptations of both participants are manifested; 3) a communication act as a supra-individual evolutionary relationship between participating species that makes possible both the development of messages as well as the co-evolution of the participants in communication.

Possibilities for defining communication stem largely from the aforementioned theoretical considerations. One of the most widely used approaches is the transmissional definition, which sees communication as a processual phenomenon during which a sender transmits a message to a receiver, and the message influences the receiver in some way (e.g. Sebeok 1991: 22). Another widespread practice is to define communication as a process where messages, people with their cultural backgrounds, and "reality" relate to each other in such a way that enables meaning or understanding to emerge (e.g. O'Sullivan et al. 1994: 50). A third frequent approach is to define communication on the basis of existence or formation of a shared space between the participants in communication (e.g. Rogers, Kincaid 1981: 43). In order for the concept of communication to accommodate phenomena of mimicry that are the object of the present study, communication is here defined in the following manner: **communication is a process, taking place between a sender and a receiver, during which a message is transmitted and as a result of which, through feedback and following interpretation, there occurs a change.** This definition sets as a precondition for communication the actual occurrence of transmitting and interpretation of a message, or in other words, the existence of a receiver capable of interpretation. Since the definition does not presuppose that the meaning of the message should be similar for the sender and for the receiver, this definition enables to take into account communication both within one species as well as between different species. The definition covers the active signals transmitted by the sender, but also the sender's passive cues. Accommodating different kinds of feedback processes, this definition permits describing also cases of autocommunication where one and the same living being acts as both the sender and the receiver of a signal. The definition allows also for the features of inanimate environment to take on the role of sender to the extent that these features can transmit messages to the receiver and elicit the receiver's interpretation and feedback. Emphasis on the role of feedback processes draws attention to the dynamics, the diachronic dimension, and development possibilities of communication systems.

Besides straight communication described by the Shannon-Weaver model, the present study pays also attention to several other possibilities for sender-receiver interactions that ensue from disturbances or peculiarities manifesting on different levels of communication. For example, in the case of miscommunication the aim of both the sender and the receiver is mutual understanding, but the communication act is disturbed either by noise or because of the sender's and receiver's different communicational backgrounds, differences in communicational competence, or some other factors. From the viewpoint of semiotics, due to the differences in participants' *Umwelten*, each message permits several interpretations, some of which get closer to and others remain farther from establishing the meaning that the sender has encoded and formulated as a message (Anolli 2001: 4). As such, miscommunication can be regarded as semiotic potential, which is included in communication act and which, depending on the situation, can be either creative or misleading. A general characteristic of miscommunication can be said to be the existence of straight communication as an ideal case and the existence of similar or compatible intentions of the sender and receiver.

Deception, on the other hand, is characterised by an incompatibility between the sender's and the receiver's intentions towards communication. This is often caused by the different functionalities that the communicational situation or transmitted information has for the sender and for the receiver. Deceptional communication displays various combinations of message replacement, distortion and denial. For example, psychologists L. Anolli, M. Balconi and R. Ciceri describe as types of deceptional communication 1) *omission* where sender does not transmit to the receiver a part of information that the sender knows to be relevant with respect to the aim of the receiver; 2) *concealment* where the sender does not transmit to the receiver relevant information and replaces it with different information that the sender knows to be true but irrelevant, with an aim to thus mislead the receiver; 3) *falsification* where the sender intentionally transmits to the receiver information that the sender knows to be untrue; 4) *masking* where the sender does not transmit to the receiver some information and replaces it with different information that the sender knows to be untrue (Anolli et al. 2001: 78).

In deceptional communication, one way for a misleading message to occur is imitation by the sender of some object familiar to the receiver. From the semiotic point of view, two types of imitation can be discerned: in the first case, only formal features of a sign are imitated; in the second case, also interpretation and representation of meaning are involved. The process of imitation can be described as consisting of two phases: first, the perception of the object, and second, the expression of perceived features either as a behavioural act or as a creation of a similar object (see Maran 2003). These two phases correspond to the two sides — sense and effect — of Jakob von Uexküll's functional cycle. The inclusion of sense and effect world means that each imitation reflects, on

the one hand, the perception possibilities and interpretation skills of a living being, and on the other hand, the possibilities offered by the effector organs of a particular living being (cf. Nehaniv, Dautenhahn 2002).

Imitation as the sender's activity is directly related to the question of similarity between the original and the imitation for the receiver. The receiver can interpret the imitation created by the sender as 1) a manifestation of the original or as an object belonging to the same class as the original; 2) as two independent objects or as two objects that belong to two different classes and are not related in any way; 3) as two objects related by sign relation where one object denotes or refers to the other. In making a decision, the receiver can rely on phenomenologically perceivable similarity, on common features shared by the two objects under comparison, on the geometric model (size, colour etc.) of the observed traits or on a prototype that involves certain properties and to which objects are compared to, but also on the context of communication or on the conceptualised analogy between objects (e.g. Blough 2001; Hampton 2001: 20–26). The original and its imitation that the receiver has classified as belonging to the same perceptual category represent, from the viewpoint of semiotics, one sign type, which Charles Morris describes as a sign family (Morris 1971b: 96) and which Charles S. Peirce describes as a qualisign that is formed on the basis of characteristics of the type (CP 8.334; 4.537). However, if the receiver interprets the relationship based on similarity between the original and the imitation as a sign relation, it is described as an iconic sign (CP 2.276; 2.281). Since imitation is created on the basis of similarity with the original, and in the case of iconicity, a sign denotes its object also on the basis of similarity between them, then in their simultaneous co-existence in communication, iconicity can be considered an opposite process of imitation. Communicational act which involves both imitation and iconic sign relation, can acquire a strong referential function, since the message transmitted refers, due to similarity, to an object or phenomenon that exists in the world perceived as meaningful both by the sender and the receiver.

Analysis of biological mimicry as a communication semiotic phenomenon presupposes examination of general properties of biocommunication systems. Different species have rather similar basic needs such as food, rest, procreation, and so forth, but depending on lifestyle, environment and ecological relations, they become associated with different meaning categories. Günter Tembrock has distinguished the following as the main meaning categories that are transmitted in communication within a species: 1) identity of the sender (species, group membership, sex, age, individuality); 2) motivation (physiological status, e.g. hunger; behavioural status, e.g. setting off in flight); 3) environmental conditions (harmless creatures, dangerous creatures, often distinguished as groups); 4) circumstances (territory, food, weather conditions) (Tembrock 1971: 56). Some species may display much narrower and more specific meaning categories. For example, commensal insects such as ants have to mutually coordinate

their activities in building a nest; migratory birds use communication for keeping the flocks together in bad weather conditions. In the case of communication between species, in order to understand the meanings of transmitted messages, attention should be paid to possible ecological relationships between species and to roles that living beings acquire in relation to each other in these relationships (e.g. Odum 1971: 211).

Meanings transmitted in communication, in turn, manifest in countless messages with species-specific forms that may depend on the living beings' morphology and physiology, way of life, environmental conditions, used communication channels and many other factors (Endler 1993). In the case of communication between human beings, the influence of such factors on messages transmitted is always rather similar and because of this, in the description of (verbal) communication, the influence of species-specific characteristics is often left unobserved. However, in comparative study of communication between different species, attention should be paid to the morphology and physiology of both the sender and the receiver; in other words, the influence of both sense and effector organs on the properties of message and on communication act should be studied, since factors limiting or determining the form of a particular message may surface both via sending as well as receiving the message. Depending on the specific features of sense organs and effector organs, on the roles of the sender and the receiver, and on the factors influencing them both, also the sender's and the receiver's degrees of activity in the communication act may differ. During a communication act, the sender may transmit clearly expressed and attractive signals that may leave the receiver in the role of a passive perceiver, but the receiver may also actively search for the sender, and often in such cases the sender remains passive, merely displaying certain characteristic cues.

In biosemiotic approach, it is important to include besides the external perspective of the nature scholar also the perspective of the living being participating in communication, for whom the evolutionary diversity of forms and possibilities is reduced to the givens preceding the communication act and who interprets the received messages on the basis of sign categories in its own *Umwelt* and on its own life needs (cf. Rundus, Hart 2002). An understanding that each communication act is simultaneously based on individual preferences and evolutionary givens, both of which are influenced through different feedback types, opens up new perspectives for discussing communication processes. For the semiotic view, it may be important to show how subjective communicative decisions of living beings may in certain situations influence the evolutionary process. Attention should also be paid to the possibility that formal features, such as similarity and difference, of sign systems and signs themselves, may turn out to be factors influencing evolution of living nature.

The central object of the present study is mimicry phenomena. The common denominator that connects various types of and phenomena of mimicry is the

receiver's occasional inability to differentiate between two groups of messages transmitted by two different senders who have a different functionality or usability for the receiver. The receiver's adequate reaction to the messages of one of the senders, the model, is favourable for the receiver; the same kind of reaction to the messages of the other sender, the mimic, is unfavourable for the receiver. This kind of approach to mimicry, involving three participants and their interrelationships, was elaborated in the 1960ies by Wolfgang Wickler (1965; 1968) and later it has been used as a starting point for several theoretical discussions, typologies, and practical studies of mimicry (e.g. Vane-Wright 1976; 1980; Pasteur 1982). With regard to species composition, mimicry systems can comprise very different animal or plant groups as well as objects of inanimate nature; also, the similar signals of the model and the mimic can be transmitted in very different channels and environments.

Taking as a starting point the message's formal features, the meaning of the message for the receiver, and its function or usability, it is possible to interpret the mimicry system composed of a mimic, model and receiver from the viewpoint of the sign triad of Charles S. Peirce (CP 1.372). The receiver's perplexity in distinguishing between the messages transmitted by the model and the mimic can, from the semiotic point of view, be described as a constitution of an ambivalent sign formed of two sign structures that have similar formal features but that may or may not have different meanings and usability for the receiver. Besides this definition that describes mostly the classical Batesian type of mimicry, it is possible to semiotically describe also *cryptic mimesis* as a situation where the mimic's messages blend into meaningless background noise of the receiver's *Umwelt*. *Abstract mimicry* can semiotically be seen as a situation where messages sent out by the mimic depict some sign categories which in the receiver's *Umwelt* have a different meaning but which the receiver does not associate with any particular biological species as the sender of the message. Abstract mimicry, examples of which are bright colour spots, eye-spots, imitations of the Hymenoptera's yellow-black aposematic pattern or the body shape of a snake, uses real signs in living nature, comparable to symbols used in human communication.

The present study examines mimicry types that are historically evolved and widely referred to in scholarly literature, but also several mimicry classifications that can be divided into macrotypologies defining the relations between mimicry and other similar adaptations (e.g. Poulton 1890; Komarék 2003: 71; Edmunds 1974; Endler 1981: 28) and microtypologies articulating more narrowly different mimicry types (e.g. Wiens 1978; Zabka, Tembrock 1986; Vane-Wright 1976; Pasteur 1982). In the comparison of different typologies, it is possible to discern four main criteria, which are variously combined in mimicry categorisations: 1) the type of the imitated message (from the receiver's point of view, is it important or unimportant, communicational or informational, background, warning signal, or a feature characteristic of a species); 2) mimicry's

function for the mimic (does mimicry help the mimic to protect itself, to catch a prey or to procreate; also, commensalist, mutualist and other ecological relationship types are distinguished); 3) mimicry's influence on participants (the cost and benefit of the mimicry relation for the mimic, model and receiver); 4) participants in the mimicry system (mimicry within a species and between species, several possibilities for combining representatives of different species). Although different typologies provide a good overview of the types of mimicry, the application of most of the typologies also entails some problems. It can be inferred that biological mimicry is a very complex phenomenon rich in variations, from which different typologies bring forth certain characteristic aspects.

As an addition to the typologies composed by other authors, the present work introduces a semiotic typology of mimicry, which is in part founded on the differences in the receiver's sign behaviour in classical mimicry, cryptic mimesis, and abstract mimicry. Besides this, to avoid the frequent practice of contemporary biology to calculate the evolutionary cost and benefit of mimicry adaptations for the participants in mimicry systems, the semiotic typology is also founded on the meaning transmitted by the model to the receiver (e.g. danger, food) and on the mimicry's biological function for the mimic (e.g. metabolism, protective function). Proceeding from Charles Morris's distinction between syntactic, semantic, and pragmatic dimensions of semiosis, the first part of the typology's foundation that describes the similarity between the messages of the mimic and the model, is seen as corresponding to the syntactic dimension; the meaning of the messages transmitted by the model to the receiver is seen as corresponding to the semantic dimension, and the function of mimicry messages for the mimic as corresponding to the pragmatic dimension. The typology permits novel description of mimicry and pays attention to several instances of mimicry that have been neglected in previous typologies, for example various manifestations of floral mimicry. The division of the mimicry system into three types of relations — the similarity relation between messages transmitted by the mimic and the model, the communicative relation between the model and the receiver, and the deceptional relation between the mimic and the receiver — provides a good starting point for describing how viewpoints on mimicry have changed in the history of biology. Descriptions of similarity between mimics and models, widespread at the end of the 19th century, have later become complemented by other perspectives.

Definition of mimicry on the basis of the receiver's sign behaviour draws attention to the similarities and differences between the sense organs and *Umwelten* of the living beings participating in the mimicry system and those of the human observer (cf. Pasteur 1982: 173–175). Besides deceptive similarities perceptible to the human observer, there may also occur situations when the messages of the model and the mimic are situated with respect to the *Umwelt* of the human observer in such a manner that from the viewpoint of the human observer, they do not seem similar. Likewise, a whole communication system

may be left concealed from the human observer: thus, bats' echolocation and special adaptations of several moths in protection from preying bats are left outside of the human hearing range. The location of a deceptive similarity in relation to the *Umwelt* of a human observer may bring about a biased choice of the object to be studied and may lead a nature scholar to under- or over-interpret some mimicry cases.

Description of mimicry as a system, which involves a mimic, a model and a receiver and where various communication acts take place, makes it possible to divide the factors influencing the development of mimicry into those internal to the mimicry system and those external to the mimicry system. According to the view presented in this study, external factors are emphasised by several neo-darwinian schools that explain the peculiarities and development of mimicry adaptations with abstract concepts, such as the need of an organism to increase its fitness in evolution or the hypothesis of selfish genes that guide the development of living nature (e.g. Hauser 1998; Starrett 1993). Causes external to mimicry system are accentuated also by approaches that regard similarities in living nature as being brought about by other factors besides relations between species, such as direct impact of environment (Stephenson 1946: 104–106), structural regularities of the development of organisms, convergent evolution (e.g. Forget, Vander Wall 2001), researchers' imagination (Heikertinger 1933; 1954), and so forth.

According to the present study, factors internal to the mimicry system include the receiver's interpretation of the meaning of messages transmitted by mimics and models, which due to the recurrence of communication acts influences, through communicative and behavioural feedback, the development of both communication systems and physical features of living beings. Here it has to be emphasised that although on the level of biological populations or on the evolutionary time-scale the receiver's interpretations and activity can be described as following certain tendencies, the receiver as an individual is autonomous in its actions. A communication act, which permits the receiver to decide, hesitate, change its decision and act in various ways according to its interpretations, is inherently non-causal. It also needs to be emphasised that the receiver in a particular communication act does not act on the basis of efficiency of communication or evolutionary gain, but rather on the basis of messages and characteristics the way it perceives them in its own *Umwelt* and in the particular communicational situation, that is, on the basis of particular colours, patterns, sounds, rhythms, flavours, and scents, on their intensity and changes as well as similarities and differences between them. Since the receiver's interpretation influences, through feedback processes, the sender, the transmitted messages, the receiver, and their evolutionary development, this influence reveals directly how and what the receiver perceives as discrete signs in the surrounding world. It can be said that through semiotic communication, subjective world-perception changes features embodied in physical matter.

Emphasis on the role of interpretation in the development of mimicry systems makes it necessary to analyse more extensively the part semiotic factors play in the evolution of living nature. Almost every ecological relation between species involves also a communicative component, and therefore the receiver's interpretation and the following feedback influence the development of body forms, colours and other signals that are used for communication everywhere in nature. This kind of perspective on the development of living nature gives a radical opportunity to overcome the duality between the assumed inner world of living beings and the objective phenomena, body forms, and signals that are describable with methods of natural sciences. The *Umwelt* of a living being corresponds to the conditions and possibilities of the outer environment, but at the same time influences it through interpretation and feedback. The author of the present work proposes to use the term "semiotic selection" to refer to such phenomena where semiotic processes directly influence the development of living nature. The choice made by a living being with respect to its life environment, and other individual choice processes were described already by the psychologist James M. Baldwin at the end of the 19th century under the concept of "organic selection" (Baldwin 1896). Drawing on Jesper Hoffmeyer's opinion that every habit in living nature tends to develop into a sign for somebody (Emmeche et al. 2002: 20–21) and from Adolf Portmann's observation that the visible surfaces of a living being function as a new type of organ which by introducing and representing the living being takes care of establishing relations (Portmann 1990: 25), it can be said that our surrounding natural world abounds in such great diversity of forms perceptible by the senses to a great extent due to the role of semiotic processes — communication and interpretation — in the evolution of living nature.

## CURRICULUM VITAE

### Timo Maran

Sünniaeg ja koht: 13.04.1975, Tallinn  
Kodakondsus: Eesti Vabariigi kodakondsus  
Perekonnaseis: vallaline  
Aadress: semiootika osakond, Tartu Ülikool,  
Tiigi 78, 50410 Tartu  
Telefon: +372 7 375 933  
E-post: timo.maran@ut.ee

### Haridus

1990–1993 Tallinna Lilleküla Keskkool, keskharidus  
1993–1998 TÜ, õpingud zooloogia erialal. Teaduskraad  
*baccalaureus scientiarum* kaitstud tööga „Lindude  
ja liblikate toitumissuhe — nokajälgede tähendus-  
likkusest liblikatiibadel”  
1998–2000 TÜ, õpingud semiootika ja kulturoloogia erialal.  
Teaduskraad *magister artium* kaitstud *cum laude*  
tööga „Bioloogiliste mimikrinähtuste semiootika”  
2000–2005 doktorant TÜ semiootika ja kulturoloogia erialal

### Teenistuskäik

1995–1996 TÜ Zooloogiamuuseum, laborant (lepinguline)  
1997–2002 OÜ Gaviafilm (loodusfilmid ja -saated), toimetaja  
(lepinguline)  
2001–2003 Eesti Instituut, toimetaja  
2003–2005 Eesti Kirjandusmuuseum, teadur

### Akadeemiline tegevus

Uurimisvaldkonnad: bioloogiline mimikri, koadaptatsioonid, looduse  
semiootika, keskkonnanfilosoofia, ökokriitika

- Loetud kursused: Zoosemiootika — TÜ semiootika osakond (2004. a. kevadsemestril, koos A. Turovski ja K. Kulliga)  
Looduse kirjutamine — TÜ eesti kirjanduse õppetool (2004. a. kevadsemestril, koos K. Tüüriga)
- Osalus ühendustes: European Association for the Study of Literature, Culture and Environment; Eesti Looduseuurijate Selts; Eesti Semiootika Selts; Eesti Kirjanduse Selts

### **Loominguline tegevus**

- Kirjanduslik tegevus: kirjandusliku rühmituse „Erakkond” liige, luulet on avaldatud ajakirjades Looming ja Vikerkaar, koguteoses „Harakkiri”, valikkogus „Aastajad Eesti luules” ja autorikogus „Põhjavesi” (2001), filmide „Lumelamba maa” (2000) ja „Pesupäev ehk väike linnuaabits” (2002) teksti autor
- Publitsistika: aastatel 1998–2005 on väljaannetes Vikerkaar, Looming, Eesti Loodus, Akadeemia, Sirp ning päevalehtedes avaldatud ligi 40 tõlget, arvustust, konverentsi-ülevaadet, teaduspopulariseeringut ja esseed

# CURRICULUM VITAE

## Timo Maran

Time and place of birth: 13.04.1975, Tallinn  
Nationality: Estonian  
Marital status: unmarried  
Address: Department of Semiotics, Tartu University,  
Tiigi St. 78, 50410 Tartu, Estonia  
Phone: +372 7 375 933  
E-mail: timo.maran@ut.ee

### Education

1990–1993 Tallinn Lilleküla Secondary School, secondary education  
1993–1998 Tartu University, studies in zoology. *B.Sc.* thesis “Foraging relation of birds and butterflies — significance of beak marks on butterfly wings”  
1998–2000 Tartu University, studies in semiotics and cultural studies. *M.A.* thesis (*cum laude*) “Semiotics of biological mimicry”  
2000–2005 doctoral studies in semiotics and cultural studies

### Employment

1995–1996 Museum of Zoology (Tartu University), assistant (on contractual basis)  
1997–2002 Gaviafilm Ltd (nature documentaries and TV broadcasts), editor (on contractual basis)  
2001–2003 Estonian Institute, editor  
2003–2005 Estonian Literary Museum, researcher

### Academic work

Research topics: biological mimicry and co-adaptations, semiotics of nature, environmental philosophy, ecocriticism

Teaching experience: Zoosemiotics — Department of Semiotics, University of Tartu (2004 spring, with A. Turovski and K. Kull)  
Nature writing — Department of Literature and Folklore, University of Tartu (2004 spring, with K. Tüür)

Academic organisations: European Association for the Study of Literature, Culture and Environment; Estonian Naturalists Society; Estonian Semiotics Association; Estonian Literary Society

### **Creative activities**

Literary activities: member of the literary group “Erakkond”, poetry has been published in journals “Looming” and “Vikerkaar”, in joint collection “Harakkiri”, in anthology “Seasons in Estonian poetry” and collection “Põhjavesi” [Ground water] (2001), text writer for documentaries “Lumelamba maa” (2000) and “Pesupäev ehk väike linnuaabits” (2002)

Journalism: from 1998 to 2004 more than 40 selections of poems, book and conference reviews, translations, popular writings and essays have been published in cultural and academic journals “Vikerkaar”, “Looming”, “Eesti Loodus”, “Akadeemia”, “Sirp” and various newspapers

## VALITUD ARTIKLID / SELECTED PUBLICATIONS

- Maran, Timo 2005. Mimikri ja petturi aktiivsus. *Vale teooria. Schola biotheoretica* 31. Tartu: Eesti Looduseuurijate Selts, 99–106.
- Maran, Timo 2005. Mimikrist liikidevahelise kommunikatsiooni kontekstis. In: Sütiste, Elin; Salupere, Silvi (eds.), *Acta Semiotica Estica* 2. Tartu: Tartu University Press, 117–134.
- Maran, Timo 2004. Mimicry: Towards a semiotic understanding of nature. In: Tarasti, Eero; Forsell, Paul; Härkönen, Maarit; Littlefield, Richard (eds.), *From Nature to Psyche. Proceedings from the ISI Summer Congresses at Imatra in 2001–2002. Acta Semiotica Fennica* 20. Helsinki: International Semiotics Institute at Imatra; Semiotic Society of Finland, 72–84.
- Maran, Timo 2004. Mimees kui kommunikatsiooninähtus: Mimeesimõiste semiootiline ülevaade. *Akadeemia* 12: 2701–2726.
- Maran, Timo 2004. Gardens and gardening: An ecosemiotic view. *Semiotica* 159(1/4): 119–133.
- Maran, Timo 2003. Mimesis as a phenomenon of semiotic communication. *Sign Systems Studies* 31.1: 191–215.
- Maran, Timo; Tüür, Kadri 2002. Kohased teod. Loodusteaduslikku. In: Sarapik, Virve; Kalda, Maie; Veidemann, Rein (eds.), *Kohandumise märgid. Collegium litterarum* 16. Tallinn: Underi ja Tuglase Kirjanduskeskus, 20–29.
- Maran, Timo 2002. Ecosemiotic basis of locality / Lokaalsuse ökosemiootilised alused. In: Sarapik, Virve; Tüür, Kadri; Laanemets, Mari (eds.), *Koht ja paik / Place and Location II. Eesti Kunstiakadeemia Toimetised* 10. Tallinn: Eesti Kunstiakadeemia, 68–80, 81–92.
- Maran, Timo; Tüür, Kadri 2001. On Estonian nature writing. *Estonian Literary Magazine* 13: 4–10.
- Maran, Timo 2001. Mimicry: Towards a semiotic understanding of nature. *Sign Systems Studies* 29.1: 325–339.
- Maran, Timo 2001. Mõtteid Kaplinski omailmast. *Keel ja Kirjandus* 3: 181–184.
- Maran, Timo; Tüür, Kadri 2001. Lühikene eesti looduskirjanduse lugu. *Vikerkaar* 10: 60–66.
- Maran, Timo 2000. Märkmeid mimikristruktuuride kujunemisest. *Adaptatsiooni teooria. Schola biotheoretica* 26. Tartu: Sulemees, 37–40.
- Maran, Timo 2000. Kui loodus koputab uksele. Ökosemiootilisi märkmeid koevolutioonist. In: Maran, Timo; Tüür, Kadri (eds.), *Tekst ja loodus*. Tartu: Eesti Kirjanduse Selts, 148–158.
- Maran, Timo 1999. A note on the semiotics of biological mimicry. *Sign Systems Studies* 27: 139–147.
- Maran, Timo; Tüür, Kadri 1999. Metsik või põline. *Vikerkaar* 2/3: 71–75.

**DISSERTATIONES SEMIOTICAE  
UNIVESITATIS TARTUENSIS**

1. М. Ю. Лотман. Структура и типология русского стиха. Тарту, 2000.
2. Елена Григорьева. Эмблема: структура и прагматика. Тарту, 2000.
3. Valdur Mikita. Kreatiivsuskäsitluste võrdlus semiootikas ja psühholoogias. Tartu, 2000.
4. Ирина Аврамец. Поэтика новеллы Достоевского. Тарту, 2001.
5. Ян Левченко. Нарративные стратегии в прозе В. Шкловского 1920-х г. Тарту, 2003.
6. Anti Randviir. Mapping the World: Towards a Sociosemiotic Approach to Culture. Tartu, 2004.