

Жизнь в сообществах: формула счастья

Ж.И.Резникова

Эта статья — попытка этолога-экспериментатора найти основные закономерности в поразящем воображение разнообразии форм социальной организации животных и выяснить, какую роль играет интеллект в их общественной жизни.

Бессчетное число живых существ, от пчелы до слона, живут «в строю», будучи так или иначе связанными множеством общественных обязательств. Можно ли сохранять самостоятельность, если за тобой закреплена определенная социальная функция?

В историю этологии вошла японская мартышка Имо. Более 50 лет назад она догадалась отмывать клубни сладкого картофеля (батата) от грязи в морской воде и стала новатором в своем сообществе, ей начали подражать остальные. Новый обычай распространился, и до сих пор «культура мытья бататов» жива в этой островной колонии. Стала бы обезьянка Имо новатором, если бы ей нужно было денно и ночью, отказывая себе в еде и питье, дежурить при чужих детях, т.е. выполнять в группе роль няни? А может ли быть предприимчивым «разведчик» — муравей или павиан, вынужденный «держаться на замке» вверенный ему участок территориальной границы?

Задаваясь вопросом о месте интеллекта в общественной



Жанна Ильинична Резникова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института систематики и экологии животных СО РАН, заведует кафедрой сравнительной психологии в Новосибирском государственном университете. Область научных интересов — экспериментальная этология и экология животных. Автор нескольких учебников и книг, последняя из которых «*Animal Intelligence. From Individual to Social Cognition*» (Cambridge, 2007).

жизни животных, я имею в виду не просто приобретение индивидуального опыта. Значительная доля их поведенческих реакций основана на врожденных стереотипах, а способность к обучению делает поведение животных более гибким и адаптивным. Вместе с исследовательской активностью, побуждающей постоянно пополнять сведения об окружающем мире, накопление индивидуального опыта помогает животным осуществлять «доводку» генетически запрограммированного поведения до требований изменчивой среды обитания. Интеллект же служит им для применения полученных навыков в незнакомых, а часто и принципиально новых ситуациях.

В антиутопии О.Хаксли «Этот дивный новый мир» изображается общество, состоящее из специализированных груп-

пировок, запрограммированных на определенный тип поведения — от умных управляющих «альфа» до «рабочих лошадок» «дельта». Члены каждой касты достигали счастливой гармонии, усвоив с раннего детства, что их образ жизни и есть самый удобный, приятный для них и полезный для общества (правда, эта внутренняя вера поддерживалась еще и ежедневной дозой наркотика). А как достигают гармонии львы, орлы и куропатки, к удовольствию этологов помещенные Чеховым в один список с людьми? Совместима ли специализация с интеллектуальными достижениями, и нет ли горя от излишнего ума?

Чтобы ответить на эти вопросы, прежде нужно упорядочить сведения о разнообразных общественных структурах в животном мире, выявить закономерности их организации и найти ме-



Стая свиристелей — одного из видов птиц, живущих анонимным сообществом.
Фото Н. Бикбаева



Рысята. Общество сородичей приятно рыси только в детстве.

Фото П. Б. Рябко

ру соотношения гибкого и запрограммированного поведения индивидуума в социуме.

Классификация социальных «игр»

Естественный отбор создает множество специализированных типов развития, связанных с особенностями жизни вида. Среди них важное место занимает жизнь в сообществах. Одних животных (например, сельдь или шимпанзе) с таким же трудом можно представить одиночками, как других (скажем, взрослых бурундуков или леопардов) — объединенными в стабильную группировку. В животном мире разнообразие форм общественной жизни огромно. Главное свойство, отличающее скопление животных от настоящего сообщества, — коммуникация. Важно при этом, обращены ли сигналы к определенным особям или группам или посылаются безадресно, в пространство. По этому признаку сообщества делятся на анонимные и индивидуализированные. В первых сигналы направлены ко всем существам своего вида. Несмотря на кажущееся отсутствие организации, такие группировки часто проявляют сплоченность и целесообразность совместных действий. Так, перелетные стаи скворцов при появлении в воздухе ястреба плотно стягиваются, спешат ему навстречу и, обтекая со всех сторон, собираются у него в хвосте. Так же реагируют на хищника и многие рыбы. Поскольку члены такого сообщества потенциально равны друг другу в социальном плане, его называют еще и эквипотенциальным.

Природа не подарила нам удовольствия расположить виды в ряд, от животных «попроще», образующих анонимные сообщества, до видов с высокоорганизованной нервной системой и развитой социальной организацией, основанной на индиви-

дуальном распознавании. Есть немало сравнительно близких видов, образующих как анонимные, так и индивидуализированные сообщества. В частности, у рыб наряду с анонимными стаями, характерными для многих видов, существуют стаи, неплохо организованные и основанные на индивидуальных контактах. Индивидуализированные сообщества образуют и позвоночные, и беспозвоночные животные. Например, как обнаружил П.И.Мариковский, пустынные мокрицы селятся в норках парами, и впоследствии супруги опознают друг друга и своих детей, прикасаясь усиками к шипикам и бугоркам на теле. Индивидуальное распознавание выявлено и у некоторых видов ос, возможно, есть оно и у муравьев.

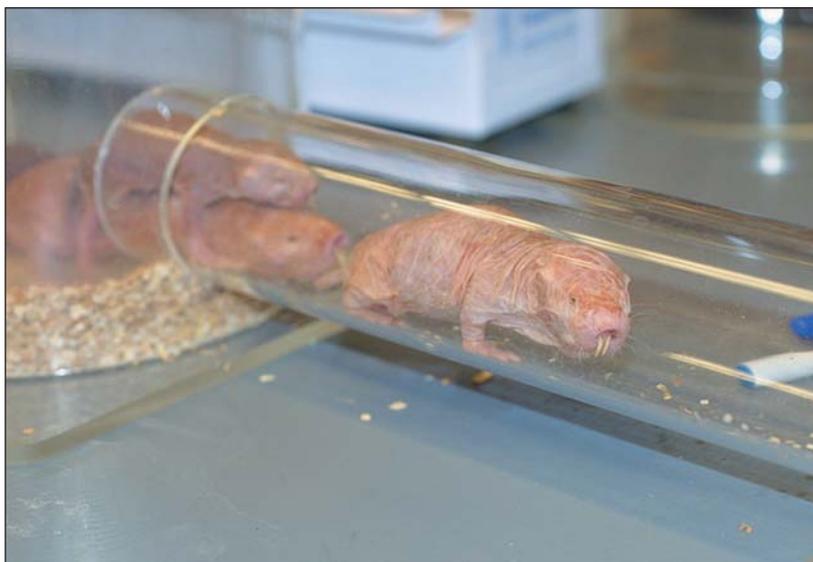
Другой подход к классификации сообществ основан на их делении «по степени социальности». Широко используется схема Э.Уилсона, в которой выделяется несколько уровней: от «одиночного образа жизни» до «эусоциальности». Особый интерес представляет этот последний уровень. К нему относят только те сообщества, чья организация удовлетворяет трем критериям:

- вместе живут представители не менее двух последовательных поколений: материнского и дочернего;

- между членами группы существует кооперация, в частности, они совместно добывают пищу, выкармливают потомство, строят и защищают жилище;

- в группе строго и постоянно разделены репродуктивные функции: одни животные («царицы» и «приближенные к телу» самцы) размножаются, а другие (рабочие) помогают им выращивать потомство, но сами лишены возможности иметь его.

Долгое время к эусоциальным относили только общественных перепончатокрылых насекомых и термитов. Лишь в конце XX в. эусоциальность была выявлена у некоторых видов тлей, жуков, креветок и, что



Рабочие особи голых землекопов в лаборатории К.Катаньи.

Фото С.Баскауфа

самое удивительное, — у млекопитающих. Таковыми оказались грызуны — голые землекопы (*Heterocephalus glaber*), обитающие в Восточной Африке [1]. В их колонии есть единственная «царица» (матка), несколько самцов-производителей и до нескольких сотен помощников — рабочих обоего пола, чьи функции размножения подавлены активным воздействием царицы. Жестко запрограммированное разграничение репродуктивных функций позволяет безоговорочно причислить этих животных, которых зоологи называют «саблезубыми сосисками», к эусоциальным видам. Если колония почему-либо осталась без матки, одна из работниц занимает ее место. С этого времени самка преобразуется: меняется не только ее поведение, но и размеры, причем тело вытягивается за счет удлинения позвонков. Теперь уже новая матка подавляет половую активность всех остальных членов колонии. Сама же она может принести по пять пометов в год (до 700 детенышей за время жизни).

Голые землекопы живут под землей, роют многочисленные туннели для поиска клубней, переваривают целлюлозу с помо-

щью микроорганизмов, живущих в кишечнике, а фекалиями питаются размножающиеся самки и детеныши. Все эти особенности жизни делают землекопов удивительно похожими на термитов. Наблюдения в лаборатории выявили еще одну, очень важную, аналогию с общественными насекомыми — полиэтизм, т.е. наличие в семье групп, каждая со своей поведенческой ролью. В таком распределении у эусоциальных грызунов, как и у насекомых, значимы размеры и возраст: молодые особи специализируются на обслуживающих операциях, вырастая, они могут стать сначала фуражирами, а позже — охранниками или производителями. У эусоциальных животных принято различать кастовый и возрастной полиэтизм. В более общем виде, применительно к множеству социальных видов можно использовать понятие *социальной специализации*, основанной на поведенческой изменчивости в популяциях и связанной с закреплением за индивидуумом определенной социальной функции.

Открытие эусоциальности у позвоночных животных — это аргумент в пользу жизнеспособ-

ности «общих» классификаций, применимых к мировой фауне. «Частные» классификации, работающие в пределах одного таксона, позволяют упорядочить факты и составить представление об эволюции форм общественной организации в исследуемой группе. Так, У.Уилер выделил семь этапов развития материнского поведения у насекомых, возможно, приведшее к появлению у них общественной жизни. На этой основе он предложил классификацию, охватывающую все уровни социальных структур в данном классе. Л.М.Баскин разработал классификацию этологических популяционных структур у копытных животных: компании, парцеллярные группировки, гаремы, косяки, стада [2]. Существуют классификации «коммунальных систем» у птиц, приматов, псовых и других групп животных.

Безусловно, распределение социальных систем по упорядоченным категориям удобно для этолога. Но к попыткам классификации приходится подходить с осторожностью, так как формы общественной организации лабильны. Переход от одной социальной системы к другой может осуществляться в популяции в разные сезоны года. Общественная структура вида может меняться в зависимости от местообитания и плотности популяций. В экспериментальных исследованиях, проведенных на столь разных видах, как луна-рыба и домовая мышь, было обнаружено, что при высокой плотности особей на территории самцы придерживаются системы иерархических отношений в группе, но когда позволяет пространство и существуют укрытия, переходят к одиночному территориальному образу жизни. Экспериментируя с муравьями, мы выяснили, что возможности перебора вариантов, относящихся к разным уровням социальной организации, ограничены для каждого вида своей «линейкой» и зависят от доступности ресурсов.

Итак, разнообразие тактических решений в организации социодемографических систем у животных опирается на набор наследственно обусловленных сценариев поведения, которые, в свою очередь, ограничены особенностями эволюционной стратегии. Социальная специализация связана с закреплением общественно важных функций за носителями определенных поведенческих свойств. Где же место для личной инициативы и проявления интеллекта индивидуума? Чтобы найти ответ на этот вопрос, перейдем от классификации социальных «игр» к анализу их внутренних правил.

Распределение ролей в социальных и эволюционных пьесах

В жизни социальных животных важное место занимает, как упоминалось, кооперация: совместное добывание пищи, строительство, выращивание потомства. У бобров, например, есть строители хаток, заготовители корма, няньки. У множества видов разделение труда в группах сородичей основано на сочетании наследственно обусловленных поведенческих стереотипов, индивидуального и социального опыта. Соотношение этих компонент поведения выяснено пока лишь для немногих видов, хотя такие сведения очень важны, чтобы составить эволюционную картину социальной жизни. Стабильное разделение ролей в группировках животных так или иначе основано на социальной специализации.

Наиболее полно сочетаются кооперация особей и разделение их ролей в сообществе эусоциальных насекомых. Это проявляется на разных уровнях организации — от координации деятельности особей в небольших рабочих группах до общих реакций всей семьи. Вот лишь некоторые из форм совместной деятельности, известные для му-

равьев: строительство гнезд; разведение грибных садов; поддержание «ферм» тлей и других сосущих насекомых, снабжающих муравьев углеводной пищей; коллективные охота и транспортировка добычи; защита от врагов. Поражают масштабы деятельности насекомых: высота термитников может достигать двух метров, а в подземных «городах» муравьев-листорезов человек может поместиться во весь рост.

Разделение функций в семье эусоциальных насекомых можно объяснить по-разному. Согласно одной точке зрения, такая семья в принципе несопоставима с сообществом, так как ее члены не могут рассматриваться в качестве отдельных полноправных индивидуумов. Население муравейника, термитника или улья представляет собой единый «сверхорганизм», в котором есть репродуктивная часть (размножающиеся самки и самцы-производители), а разделение труда между неспособными к размножению рабочими соответствует разграничению функций между разными тканями в организме. Сходство с целостным организмом усиливается морфологически закрепленными различиями между кастами (солдаты, крупные и мелкие рабочие), которые характерны для многих видов муравьев и для всех термитов. Авторы монографии «The Ants» высказываются в пользу теории сверхорганизма [3]. В частности, они приводят результаты экспериментов с муравьями-листорезами, которые разводят грибы на кусочках листьев для выкармливания своих личинок. Зеленые кружочки муравьи вырезают челюстями-«ножницами» и переносят с деревьев в свои подземные галереи, где работу продолжают уже другие «специалисты». У листорезов рода *Atta* четко выражены морфологические различия у членов субкаст: солдаты и рабочие отличаются размерами, формами голов и челюстей, выполня-

ют разные виды работ. Манипулируя соотношением этих «специалистов» и доступными семьям ресурсами, экспериментаторы пришли к гипотезе адаптивной демографии: семья общественных насекомых реагирует на непостоянство условий изменением численного соотношения каст и субкаст. Индивидуальные же реакции меняются в очень узком диапазоне и чаще всего наследственно закреплены.

Однако разделение функций между морфологически различными «узкими специалистами» — это лишь один из способов оптимального разделения труда. У многих видов общественных насекомых рабочие различаются только размерами, а у некоторых — лишь особенностями поведения. В пользу точки зрения о гибком поведении отдельных особей в семье и о значительной роли интеллекта в самостоятельном «принятии решений» говорит целый ряд наблюдений и экспериментов. Так, в опытах Г.А.Мазохина-Поршнякова медоносные пчелы и общественные осы проявляли незаурядные способности решать задачи, требующие экстраполяции и абстрагирования [4]. Детальными наблюдениями за «рабочими командами» муравьев выявлено разделение ролей в слаженно работающих группах, основанное на обмене информацией между ними и, возможно, на индивидуальном распознавании особей [5]. Можно полагать, что гибкость индивидуального поведения вполне сравнима у некоторых видов общественных насекомых и позвоночных.

Разделение ролей в сообществах животных основано на их индивидуальных различиях, которые, как следствие внутривидовой изменчивости, могут быть морфологическими, физиологическими, поведенческими. Как уже говорилось, даже в столь специализированных сообществах, как эусоциальные, для разделения труда бывает до-



Личинки термитов за работой. Уже на личиночной стадии будущие солдаты выделяются большими головами и модифицированными жвалами.

Фото Т.Джадд



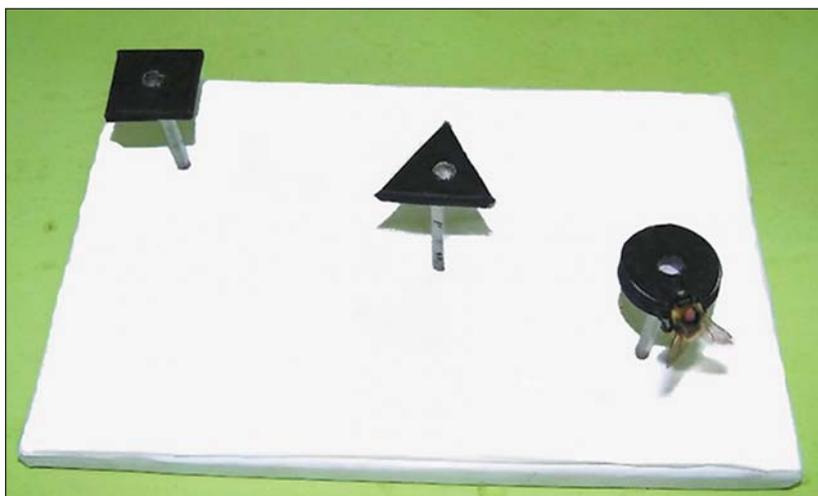
«Новорожденная» пчела. Ей предстоит пройти разные ступени карьерной лестницы, от няньки до разведчицы.

Фото В.М.Карцева



На «ферме» рыжих лесных муравьев. Разделение труда у них основано на поведенческой и социальной специализации. Здесь «пастух» передает «транспортровщику» падь, «надоенную» у тлей, «охранник» готов отразить нападение.

Фото Т.А.Новгородовой



Шмель, который предпочел круг. Среди шмелей, появившихся на свет в лабораторном гнезде, одни стабильно выбирают треугольные, а другие круглые искусственные цветы, используемые в опытах.

Фото А.В.Черненко

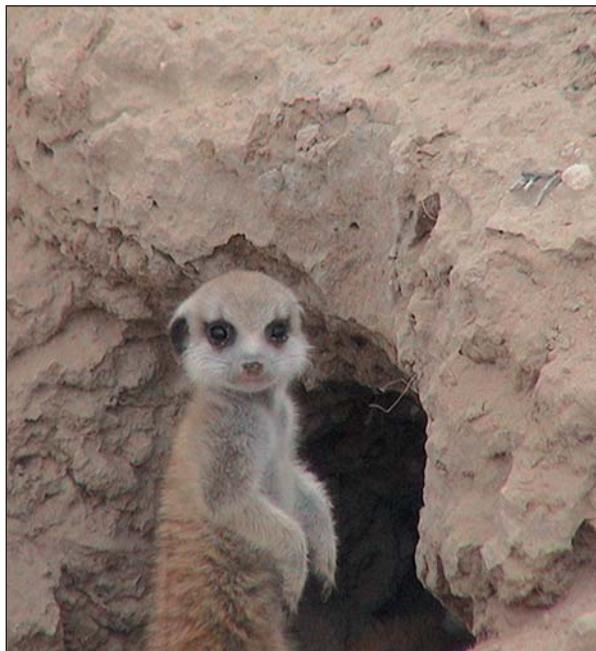
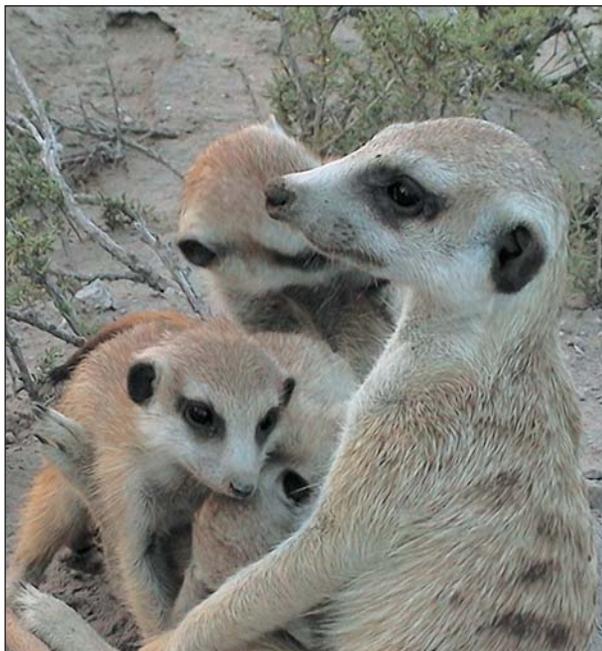
статочны отличий в поведении. Если же функции закреплены не навсегда, а на время, то новую специальность первыми осваивают более склонные и способные к ней особи. Один из примеров — «ролевая иерархия» в стаях бродячих собак, описан-

ная А.Д.Поярковым. При необходимости защищать границы территории главенствует одна собака, если надо выпросить подачку у прохожего — другая, а третьей нет равных, когда нужно «составить график» посещения помоек. В основе разде-

ления функций здесь лежат поведенческие особенности.

У многих видов животных в популяциях выделяются специализированные в поведенческом отношении группировки, сходные по таким признакам, как выбор диеты, специфика суточной активности, поисковое, охранное, территориальное и ориентировочное поведение, ярусное распределение. Так, в популяции рыб одни особи постоянно кормятся на глубине, а другие — ближе к поверхности воды. Все это относится к *поведенческой специализации*. Она может базироваться на предпочтениях определенных стимулов, скорости реакции, различиях в скорости передвижения, уровне агрессивности и множестве других психофизиологических характеристик, главным образом врожденных. Есть множество тому примеров. В их ряду — результаты, полученные в нашей лаборатории: среди шмелей, появившихся на свет в лабораторном гнезде, одни стабильно предпочитают треугольные, а другие — круглые искусственные «цветы». Как тут не вспомнить переключку поэтов: П.Коган (1936) — «Я с детства не любил овал, / Я с детства угол рисовал.»; Н.Коржавин (1944) — «...Я с детства полюбил овал / Зато, что он такой законченный!»

Если разделение труда в обществе основано на различиях в способностях решать задачи, требующие вовлечения определенных интеллектуальных ресурсов, это можно назвать *когнитивной специализацией*. Как одна из составляющих поведенческой изменчивости в популяциях, она основана на врожденных склонностях индивидуумов к образованию одних ассоциативных связей и, возможно, к «запрету» образования других [6, 7]. Казалось бы, мы опять ставим поведение индивидуумов в зависимость от жестких, наследственно закрепленных, предопределений. Однако «интеллектуальная планка» для проявления гибкого по-



Сурикаты: мать с потомством и детеныш в охранной позе.

Фото Л.Холлен

ведения может быть очень высокой, а за этим кроются немалые возможности для инициативного и новаторского поведения. Так, в упоминавшихся опытах с пчелами и муравьями с простыми поисковыми задачами справлялись все члены улья и муравейника, но если требовались способности абстрагировать и улавливать закономерности, задачи были «по разуму» лишь немногим. Именно из их рядов и выходят разведчики — они отыскивают новые источники пищи и координируют деятельность сородичей, т.е. ведут себя вроде «ужасно умных альф» из романа Хаксли. Мартышки, впервые ополоснувшие клубни в море, шимпанзе, первыми взявшие в руки каменные «молоты» и «наковальни» для раскалывания орехов, и множество других животных-«инноваторов», вероятно, находятся в том же ряду [8, 9]. Новаторское поведение индивидуума не всегда связано с высоким иерархическим рангом в сообществе, хотя «альфе» будут подражать с большей веро-

ятностью, чем «дельте». Нужно отметить, что животные в социальных группах достигают высших ступеней иерархии разными путями, и у высоко развитых социальных видов путь вверх нередко прокладывается с помощью интеллекта. Классический пример приведен в книге Дж.Лавик-Гудолл [10]: совсем молодой и не такой уж сильный шимпанзе Майк завоевал недоставаемый авторитет в группе, стуча пустыми канистрами, которые он стабил в лагере исследователей.

Конечно, беря на себя ту или иную роль, члены сообщества не строят далеко идущих планов и не исходят из интересов группы, а действуют в соответствии со своей мотивацией в данное время. Примером может служить «выставление часовых» в некоторых группах млекопитающих. Отдельные особи занимают наблюдательные посты и, принимая настороженные позы, следят, нет ли опасности, и при необходимости подают сигналы тревоги. Это явление долго не удавалось объяснить, так как

«часовые», принося пользу сообществу, сами, казалось бы, рискуют стать жертвой хищника и теряют время, которое могли бы затратить на отдых и добывание пищи. Объяснение нашли исследователи, изучавшие жизнь сурикат (*Suricata suricata*) в пустыне Калахари [11]. В группах этих общественных мангустов часовых было явно больше, чем нужно для охраны группы, и этологи предположили, что данная форма активности управляется сиюминутными интересами каждой особи. Сурикаты добывают пищу, зарываясь в песок, так что задняя часть тела торчит наружу. Для дикой кошки, шакала или орла нет, пожалуй, более приятной картины, чем эта. Присутствие караульных, стоящих столбиками на возвышенностях, позволяет другим членам группы кормиться спокойнее, полагаясь на сигналы сородичей. Часовые первыми замечают опасность и успевают, издав характерный крик, юркнуть в убежище. Экспериментаторы предложили часовым «зарплату» (яйца и орехи) и скоро выявили

прямую зависимость между степенью насыщения и временем, проведенным в охранной позе. Стоять столбиком, как часовые, начинают все сурикаты в очень раннем возрасте, это предпочитаемая поза для сытого и отдохнувшего зверька, так как он и сам при этом подвергается наименьшему риску нападения. Поэтому и получается, что в каждый момент времени часовых в группе больше, чем нужно для безопасности кормящейся группы.

Как бы разумно ни выглядело поведение животных в группе, его когнитивная составляющая может быть и очень мала. В популяциях и сообществах многих видов существует определенное соотношение носителей разных, генетически обусловленных, стратегий поведения. Используя ту или иную стратегию, особь может вести себя в сообществе как кроткий примиренец («голубь») или агрессор («ястреб»), а также как «вор», «насильник», «дон-жуан» и т.п.

Поскольку популяция существует в многомерном нишевом пространстве, благоприятные условия доступа к ресурсам могут складываться для носителей разных стратегий, а равновесие между альтернативными стратегиями бывает напряженным. Индивидум может всю жизнь играть одну и ту же роль, но может и разные, причем прямо противоположные. Будучи хозяином территории, животное выступает в роли «ястреба», а попадая в положение нарушителя границ, становится «голубем». Дж.Мэйнард Смит в 1974 г. предложил гипотезу *эволюционно стабильных стратегий*: в относительно неизменных условиях численное соотношение между носителями альтернативных стратегий постоянно. Классическим примером стала клепторепродуктивная стратегия, характерная для определенной части самцов тех видов, которые устраивают турниры в борьбе за внимание самки, — благородного оленя, турухтана, тетерева.

Самцы-клептостратеги прячутся в кустах во время турниров и спариваются с самками, пока хозяин гарема отвечает на вызовы других самцов. Клептостратег-замухрышка может оставить не меньше потомства, чем сильный и красивый хозяин гарема, и к тому же значительно меньше рискует получить повреждения, поскольку не участвует в схватках с соперниками.

Между носителями разных стратегий в популяциях сохраняется динамическое равновесие, т.е. ни одна из них не «захватывает» популяцию полностью. Хорошей иллюстрацией данного положения служит соотношение эволюционно стабильных стратегий в популяциях ящерицы *Uta stansburiana*, обитающей в Калифорнии [12]. Стратегии закреплены за самцами, принадлежащими к трем морфам, у которых пятна на горле разного цвета: оранжевого, голубого или желтого. Голубогорлые моногамные самцы защищают нору и единственную избранницу на своей небольшой охраняемой территории. Это дает им гарантированный минимум спариваний. Оранжевогорлые полигамные самцы пытаются охранять гарем на обширном участке. У них больше возможностей для спаривания, но и меньше гарантий, так как трудно уследить за всеми самками сразу. Это самая агрессивная часть популяции, что находит отражение в значительно более высоком уровне тестостерона, чем у представителей двух остальных морф. Желтогорлые «дон-жуаны» не имеют ни своей территории, ни своих самок, однако они оставляют значительное число потомков за счет стратегии «воровства копуляций». Проникая на территорию оранжевогорлых самцов, желтогорлые используют поведенческую мимикрию — притворяются самками, которые в данный момент не интересуются спариванием. Обман подкрепляется характерными «самочьими» движениями, которые исправно

вводят в заблуждение хозяев территории. Это в буквальном смысле слова яркий пример тщательно расписанных ролей между участниками эволюционной пьесы. Заметив цвет пятна на горле ящерицы, наблюдатель с высокой точностью может предсказать поведение животного практически во всех жизненных ситуациях. Эволюционно стабильные стратегии ящериц — один из примеров крайней поведенческой специализации в популяциях. Носители определенных поведенческих стратегий здесь отмечены морфологическими маркерами. От исполнителей разных ролей не требуется вовлечения когнитивных ресурсов, т.е. решения сложных задач и применения полученных навыков в новых ситуациях.

Итак, можно выделить поведенческую, социальную и когнитивную формы индивидуальной специализации. Они составляют основу поведенческой изменчивости в популяциях общественных животных. Анализируя правила «социальных игр», мы можем полагать, что «формула счастья» для индивидуума заключается в возможности полностью реализовать одновременно все три формы. Такая гармония достигается отнюдь не всегда, хотя бы потому, что члены сообщества часто вынуждены поступаться как сиюминутными, так и долговременными интересами. Откуда среди животных берутся альтруисты, лишаящие себя личной выгоды ради блага других членов социума?

Корни альтруизма

Многие парадоксы социальной жизни объяснимы с позиций *теории отбора родичей* (kin selection), разработанной в 1960-е годы У.Гамильтоном и Дж.Мэйнардом Смитом. Основой ее послужили фундаментальный труд Р.Фишера «Генетическая теория естественного от-

бора» и идеи Дж.Холдейна. Он первым отметил, что индивидуум может передать свои гены последующим поколениям, даже если сам не будет иметь потомства, но каким-либо образом поспособствует выживанию близких родственников, имеющих с ним общие гены.

Индивидуум ведет себя как «альтруист», если за счет его собственных интересов (ресурсов) увеличивается приспособленность других членов сообщества, т.е. их способность оставить жизнеспособное потомство. «Альтруист» может увеличить долю генов, идентичных собственным, увеличивая приспособленность родственников. Доля репродуктивного успеха особей, получаемая при размножении их родственников, получила название *совокупной приспособленности* (inclusive fitness). Основным механизмом, с помощью которого реализуется отбор родичей, — это *непотизм* (nepos — внук), т.е. поддержка родственников. Это понятие широко распространено не только в биологии и употребляется в тех случаях, когда речь идет о выраженной в обществе семейственности. Анализ социальной экологии многих видов животных показывает, что сообщества, в которых развита кооперация, чаще всего представляют собой именно родственные группы. Естественно, речь идет об автоматических процессах в популяциях, а не о том, что животные «сознательно» рассчитывают для себя тот эффект от помощи родственникам, которого достигнут их гены в будущих поколениях. Во многих учебниках и обзорах приводится следующий пример эволюционной стратегии, основанной на проявлении альтруистического поведения. Представим себе, что в колониях диких кроликов наблюдается такая ситуация: при появлении хищника один или несколько кроликов барабанят задними лапками по земле, прежде чем убежать. Сигнал оповещает остальных об

опасности, и они успевают скрыться. Этот пример похож на тот, что касался поведения сурикат-часовых, но нужно принять во внимание, что минутная задержка может стоить жизни «барабанщику», и такой кролик рискует не оставить собственного потомства. Если в колонии нет его родственников, гены, которые определяют «барабанящее поведение», умрут вместе с ним. Если же родственников достаточно для того, чтобы такое поведение способствовало увеличению совокупной приспособленности, отбор будет благоприятствовать сохранению данных генов. Это не значит, что барабанящий кролик сознательно решает пойти на риск и, возможно, пожертвовать собой. Он просто ведет себя так, как это определено его генетической программой. В популяциях немало барабанщиков, т.е. особей с явно выраженным сигналом тревоги, потому, что в группах родственников из поколения в поколение сохраняется достаточное число носителей генов, определяющих данное поведение. Заметим, речь идет только о генах, определяющих наличие того или иного поведенческого стереотипа. У нас нет нужды вводить специальное понятие «гена альтруизма», как это сделал Докинз [13] в своей книге «Эгоистичный ген», вызвавшей в свое время ожесточенную дискуссию.

Непотизм невозможен без умения *распознавать родственников*. Эта способность распространена в самых разных сообществах, на разных уровнях социальной организации. Головастики, плавающие в пруду, не знают друг друга «лично», но способны по запаху отличать родственников, и те, кто нуждается в белковой пище, впадают в бок только чужакам, поедая их заживо. Шимпанзе могут по чертам лица распознавать множество особей, принадлежащих к разным родственным линиям. В искусстве сортировать фотографии по семейным группи-

ровкам эти животные превосходят людей. Между этими крайними вариантами у животных есть множество других способов и возможностей опознавать родственников.

В передаче и приеме сообщений «свой—чужой» задействованы разные сигналы. Многие виды птиц, например, опознают близких родичей по характерному расположению пятен на крыльях. Недавно выяснилось, что сходной системой опознавания обладают и осы [14]: они различают индивидуальные вариации узора на «лицах» сестер. Для подавляющего большинства общественных насекомых и для грызунов пропуском на территорию семьи служит запах особи. Способность распознавать родичей не имеет тесной связи с интеллектом. Так, крысы и муравьи реагируют на общую запаховую метку колонии и мгновенно убивают того, у кого эта метка оказалась стертой. Мохноногие хомячки используют более детальную систему идентификации родичей. С помощью запахов, выделяемых специфическими железами, которые открываются в защечные мешки, зверьки метят семейные кладовые, тропы и детенышей (т.е. метка одна на всю семью). Хомячки с поврежденными глазами, оторванными лапами и откусанными челюстями — это жертвы собратьев, которых не удовлетворил результат идентификации родственника. Калифорнийские суслики *Spermophilus beldingi* хранят в памяти индивидуальные «запаховые образы» членов своей колонии, интегрируя запахи нескольких желез, расположенных в разных частях тела, от ушей до хвоста [15].

Эусоциальность — это крайняя форма проявления альтруизма, ведь большинство в сообществе жертвует собственным вкладом в генофонд последующих поколений, отдавая все силы на заботу о благополучии потомства немногочисленной «элиты». У эусоциальных видов разделение на касты, относя-



Сцена опознания. Суслики проверяют соответствие запаха каждого встречного с хранящимися в памяти индивидуальными «запаховыми образами» членов своей колонии.

Из архива Корнуэльского университета

щиеся к размножению и обеспечению, выражено в наибольшей степени и закреплено морфологически. Кроме этой жесткой формы разделения, есть более мягкая — *коммунальное выращивание потомства*, с помощью родичей-помощников. Изнурительная роль нянек при детях своих высокопоставленных родственников нередко оказывается пожизненной, и помощникам так и не удастся обзавестись собственным потомством. Такая форма общежития обнаружена примерно у 300 видов птиц (среди них удода, сойки, дятлы, медоеды, сорокопуть, крапивники) и 120 видов млекопитающих (несколько видов мангустов — в том числе сурикаты, — грызунов, землероек, обезьян, псовых и кошачьих). У некоторых видов особи высокого ранга не подавляют (или

почти не подавляют) репродуктивный потенциал нижестоящих. Так, у шакалов, мангустов, львов несколько самок приступают к размножению одновременно. Помощники, обычно старшие сестры и тетки, снабжают их добычей, а самцы охраняют территорию. У многих других видов отношения основаны на узурпации жизненных ресурсов сородичей и, соответственно, на принудительной социальной специализации. Помощь высокоранговым особям со стороны низкоранговых сочетается с конкуренцией помощников за право иметь собственных детей.

Коллективное воспитание потомства часто обусловлено своеобразием экологических условий, весьма суровых для животных. Например, игрунковые обезьянки мармозетки, обитаю-

щие в дождевых лесах бассейна Амазонки, постоянно подвергаются риску быть пойманными хищниками — многочисленными кошками разных видов, змеями и хищными птицами. Группы обезьянок (до 15) никогда не ночуют два раза подряд в одном дупле, выставляют часовых в местах кормежки, и все же часто недосчитываются кого-нибудь. Самка высокого ранга рождает одного или двух детенышей, которые сразу же попадают под опеку родственников. Некоторые члены сообщества проводят всю жизнь в качестве помощников и сами никогда не размножаются.

В большинстве подобных сообществ отношения далеки от идиллических. Основной вопрос для всех членов группы, достигших половой зрелости, таков: «А не моя ли очередь иметь потомков?» Увы, чаще всего, чтобы приступить к размножению, помощники должны либо дожидаться вакансии в своей группе, либо мигрировать в другую. Особенно жестко выглядят коммунальные дразги у птиц — от крикливых стычек до поедания яиц и убийства птенцов. Это можно объяснить тем, что, в отличие от млекопитающих и насекомых, феромонный контроль физиологического состояния подчиненных особей у птиц невозможен, и подавление способности к размножению у подчиненных обеспечивается за счет прямых столкновений.

«Альтруизм родичей» — не единственный путь увеличить процветание сообщества за счет сложения инвестиций членов группы. Для некоторых видов известно альтруистическое поведение вне родственных связей, которое получило название *реципрокного альтруизма* [16]. Классический пример — спасение ближних от голодной смерти в колониях летучих мышей-вампинов *Desmodus rotundus* [17]. Эти зверьки живут в тропической Америке, селятся огромными колониями в дуплах

деревьев и вылетают ночью кормиться кровью лошадей и коров. Не напившись крови две ночи подряд, вампир умирает, если только не выпросит пищу у другого. Отрыгнув кровь для реципиента, донор утрачивает пищу, которая может обеспечить ему 12 часов жизни, но если он только что покормился, у него впереди две ночи охоты, прежде чем голод станет угрожающим. Между отдельными животными в колонии устанавливаются не только родственные, но и дружеские связи, основанные на взаимной поддержке.

Режим реципрокного альтруизма основан на «учете и контроле» взаимных услуг. Кроме пищи, животные обмениваются различными «актами благодеяния», такими как груминг или сигналы, предупреждающие об опасности. Выказывая готовность к таким актам, особь как бы предлагает себя в качестве партнера для постоянного обмена различными ресурсами, не только материальными, но и информационными. Многими исследованиями выявлено, что животные проводят больше времени в обществе «честных» партнеров и учитывают вероятность обмана. Это требует способностей запоминать и формировать связи между конкретными образами сородичей и исходящими от них стимулами.

В сообществах животных с высокой степенью развития психических функций использование приобретенных навыков в общественной жизни составляет основу явления, которое можно назвать *социальной навигацией* — способностью оценивать действия других членов сообщества, прогнозировать возможные последствия и соответственно выстраивать линию своего поведения [18]. Она проявляется у слонов, рваных птиц, дельфинов и некоторых других животных. Одной из вершин социальной навигации можно считать *макиавеллизм* — умение манипулировать другими особями, использовать



Портрет мармозетки. Эти обезьянки ведут «коммунальное хозяйство» и всегда готовы разделить трапезу с родственниками.

Фото К. Шрауфа

их как инструмент для достижения собственной цели [19]. В качестве составных частей макиавеллизма выделяют способность животных отвлекать внимание сородичей, виртуозно «переводить стрелки», обманывать, формировать альянсы ради социальных выгод. Подчиненные могут повысить ранг путем регулярных «доносов» доминирующим особям, например указывая им на возмутительное сокрытие пищи кем-нибудь из подчиненных. Манипуляции поведением партнеров требуют социального опыта и интеллекта, поэтому естественно, что подобные способности развиваются по мере взросления. В целом можно сказать, что в общественной жизни пешкам эволюционной игры рассуждать хотя и не обязательно, но во многих ситуациях полезно.

* * *

Социальные системы у многих видов животных характеризуются как стабильными видоспецифическими признаками, определяемыми эволюционной историей видов, так и изменчивостью, зависящей от доступности

ресурсов и плотности популяций. Существует множество подходов к упорядочиванию сведений о разнообразии социодемографических систем в мире животных. Одна из наиболее эффективно работающих систем классификации сообществ разделяет их по «степени социальности», т.е. вовлеченности членов социума в процесс жизнеобеспечения потомства.

Поведение животных в сообществах в значительной степени определяется спецификой эволюционно стабильных стратегий, включающих альтруистическое поведение. Реципрокный (неродственный) альтруизм в большей степени требует вовлечения когнитивных ресурсов, чем альтруизм, основанный на распознавании родственников.

Формы взаимодействия в сообществах зависят и от врожденного набора поведенческих реакций животных, и от их индивидуального и социального опыта. Социальная навигация, требующая способностей оценивать и прогнозировать действия членов социума, — один из эффективных механизмов, спо-

собствующих процветанию сообществ в меняющейся среде.

Место индивидуума в сообществе определяется сочетанием таких индивидуальных параметров, как поведенческая, со-

циальная и когнитивная специализация. «Формула счастья» для социального существа, видимо, заключается в как можно более полной реализации всех трех составляющих. Такая гармония

достижима далеко не всегда, так как социальная специализация определяется не только предпочтениями и интеллектуальными возможностями особи, но и текущими нуждами социума. ■

Работа поддерживается Российским фондом фундаментальных исследований. Проект 08-04-00489.

Литература

1. *Jarvis J.U.M.* // *Science*. 1981. V.212. P.571—573.
2. *Баскин Л.М.* Поведение копытных животных. М., 1976.
3. *Hölldobler B., Wilson E.O.* *The Ants*. Berlin, 1990.
4. *Мазохин-Поршняков Г.А.* Как оценить интеллект животных? // *Природа*. 1989. №4. С.18—25.
5. *Резникова Ж.И., Рябко Б.Я.* Язык муравьев и теория информации // *Природа*. 1988. №6. С.65—70.
6. *Резникова Ж.И.* // *Усп. соврем. биол.* 2007. Т.127. №2. С.166—173.
7. *Reznikova Zb.* *Animal Intelligence. From Individual to Social Cognition*. Cambridge, 2007.
8. *Резникова Ж.И.* // *Журн. общ. биол.* 2004. Т.65. №2. С.136—152.
9. *Резникова Ж.И.* // *Журн. общ. биол.* 2006. Т.67. №1. С.3—22.
10. *Лавик-Гудолл Дж.* В тени человека. М., 1974.
11. *Clutton-Brock T.H., Brotherton P.N.M., O'Rian M.J. et al.* // *Proceedings of the Royal Society. L.*, 2000. B.267. P.201—205.
12. *Sinervo B., Lively C.M.* // *Nature*. 1996. №380. P.240—243.
13. *Докинз Р.* Эгоистичный ген. М., 1993.
14. *Tibbetts E.A.* // *Proceedings of Royal Society. London B.* 2004. №271. P.1955—1960.
15. *Mateo J.M.* // *Animal Behaviour*. 2006. V.71. P.141—154.
16. *Trivers R.L.* // *Quarterly Review of Biology*. 1971. V.46. P.35—57.
17. *Wilkinson G.S.* // *Nature*. 1984. №308. P.181—184.
18. *Резникова Ж.И.* Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М., 2005.
19. *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Humans / Eds R.W.Byrne, A.Whiten.* Oxford, 1988.

Группа французских археологов подтвердила, что Александр Великий после семимесячной осады захватил о.Тир, который расположен у южного берега Ливана, с помощью насыпи; для ее возведения была использована естественная песчаная отмель, лежавшая на глубине 1—2 м. То, что взятие Тира происходило именно таким образом, показали пробы донного грунта, а также моделирование конкретных природных условий того времени. Эта песчаная отмель формировалась за счет волнового пригона и выноса песка р.Литани, впадающей в море в 9 км к северу от острова. В дальнейшем искусственная насыпь сильно

изменила литоральную зону и сделала современный Тир полуостровом.

La Recherche. 2007. №410. P.20 (Франция).

На севере Перу найдены семена тыкв, хлопка и земляных орехов, возраст которых составляет соответственно 9200, 5500 и 7600 лет. Исследование семян, проведенное в Университете Вандербильта (США), показало, что они принадлежат растениям, культивируемым в течение длительного времени. Если к результатам предыдущего исследования, определившего возраст первых находок окультуренных растений Но-

вого Света приблизительно равным 5 тыс. лет, еще добавить около пяти тысячелетий, то окажется, что земледелие в Андах возникло почти одновременно с его появлением в Старом Свете.

Science et Vie. 2007. №1080. P.20 (Франция).

Африканские пигмеи и коренные народы Сибири потребляют очень мало углеводной пищи. У них меньше, чем у жителей стран Запада, копий гена амилазы — фермента, расщепляющего крахмал.

Science et Vie. 2007. №1082. P.26 (Франция).