

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОБЩЕСТВЕННОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ У ЖИВОТНЫХ

Ж.И. Резникова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия, e-mail: zhanna@reznikova.net; URL: www.reznikova.net

Введение

Загадки и закономерности социальной жизни животных издавна были притягательны для научной мысли. Как отмечал еще Адольф Эспинас (1889), на протяжении всей истории человеческих знаний, начиная с античных времен, величайшие умы человечества искали аналогии между человеческим обществом и сообществами животных. С точки зрения современной теории эволюции, общественный образ жизни является одним из эффективных способов максимизации индивидуальной приспособленности. Социальное поведение – это стратегия, при которой особь, являясь членом группы, может прямо или косвенно увеличить свои репродуктивные преимущества. Поиск закономерностей среди огромного разнообразия форм социального поведения и выявление механизмов функционирования сообществ являются фундаментальной задачей этологии и эволюционной экологии.

На этом пути исследователи сталкиваются с рядом нерешенных проблем. Одна из них заключается в выявлении когнитивных компонент социального поведения. Гибкие формы социального поведения, основанные на накоплении опыта, могут развиваться на разных «субстратах», т. е. у видов с различной эволюционной историей и с различным устройством нервной системы. В то же время проявления даже таких сложных форм поведения, как кооперация и альтруизм (т. е. отказ от собственных интересов для удовлетворения интересов других членов социума), могут быть почти полностью основаны на врожденных программах, являясь следствием процессов, регулирующих наличие

в популяциях число носителей тех или иных эволюционно стабильных стратегий. Второй актуальной проблемой является выбор разумной системы классификации социодемографических систем. Естественный отбор создает множество специализированных типов развития, связанных с различными особенностями жизни вида. Для того чтобы упорядочить знания о формах социального поведения в мире животных, требуются ясные представления о взаимодействии различных биотических факторов.

В данном обзоре осуществляется попытка разобраться в путях и механизмах формирования общественной организации у разных видов животных и исследовать роль поведения как важного адаптационного механизма, способствующего процветанию эффективно организованных сообществ в меняющейся среде.

Разнообразие форм социального поведения животных и подходы к их классификации

В животном мире существует огромное разнообразие форм общественной жизни. Одних животных (таких, как сельдь или шимпанзе) с таким же трудом можно представить вне сообщества, как других (скажем, бурундуков или леопардов) – объединенными (вне выводка) в стабильную группировку. В данном разделе мы рассмотрим несколько примеров, которые иллюстрируют разные подходы к классификации сообществ и дают общее представление о разнообразии социодемографических систем в мире животных.

Ключевым свойством, отличающим скопление животных от настоящего сообщества, является коммуникация. Однако в животном

мире широко распространены сообщества, в которых коммуникация безадресна и обращена равным образом ко всем существам своего вида. Такие сообщества называют *анонимными*, в противоположность *индивидуализированным*. На разделении сообществ по принципу индивидуализации распознавания основана одна из наиболее общих классификаций сообществ.

Взаимодействия в анонимном сообществе основаны на сигналах, которые посылаются без определенного адреса, «в пространство». При этом анонимные сообщества часто демонстрируют сплоченность и целесообразность групповых действий (Couzin *et al.*, 2005). Так, перелетные стаи скворцов при появлении в воздухе ястреба плотно стягиваются, спешат ему навстречу и, обтекая со всех сторон, вновь 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 эквипотенциальным.

Можно предположить, что анонимные сообщества характерны главным образом для животных со сравнительно низкой организацией нервной системы, а индивидуальное распознавание связано с усложнением нервной системы и поведения в целом, но это не совсем так. Есть множество примеров, касающихся представителей сравнительно близких таксонов, образующих индивидуализированные и анонимные сообщества. В частности, у рыб наряду с анонимными стаями, характерными для многих видов, существуют неплохо организованные и основанные на индивидуальных контактах стаи хищников, например, тунцов (Мантейфель, 1970). Нельзя также сказать, что сообщества, основанные на индивидуализированных контактах, характерны только для позвоночных животных. Они встречаются и у беспозвоночных. Так, пустынные мокрицы строят норки попарно, подбор супругов осуществляется путем длительных конфликтов и затем постоянство пар сохраняется: рачки узнают друг друга, прикасаясь антеннами к шипикам и бугоркам на теле партнера (Мариковский, 1969; Linsenmaier, 1987). Муравьи многих видов не просто опознают членов своей семьи по принципу «свой–чужой», но действуют на своем кормовом участке в составе небольших групп, в которых экспериментально выявлено индивидуальное распознавание (Резникова, 1983).

У территориальных видов индивидуальное распознавание соседей уменьшает число конфликтов и повышает степень интеграции сообщества. Диссоциированные, одиночные или попарно живущие особи вследствие распознавания и индивидуального взаимодействия знакомых соседей интегрируются в некое подобие группировки (примером могут служить попарно гнездящиеся птицы). На следующем уровне группировки, члены которых распознают друг друга при встрече, образуют интегрированные сообщества, в которых животные терпимы друг к другу. Так ведут себя, например, гиеновые собаки (Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г., 1977).

В 1970-е годы при исследовании певчих птиц было выяснено, что если проигрывать охраняющим свою территорию самцам магнитофонные записи песен знакомых им соседей, то они реагируют гораздо менее агрессивно, чем на акустическое «вторжение» незнакомцев, которых они до этого ни разу не слышали (Falls, Brooks, 1975). Это явление впоследствии изучалось на многих видах животных (см. обзор: Temeles, 1994). Предположение о том, что «со знакомым злом легче мириться» получило название «гипотеза любимого врага» (можно сказать, «заклятого друга») – Dear Enemy Hypothesis (DEH). «Лично» знакомые между собой соседи уже разделили ресурсы, провели границы, и образовалось некое сообщество, в котором поддерживается равновесие, основанное на сигнальном взаимодействии (Godard, 1991; Bjorkoyli, Rosell, 2002).

Другой подход к классификации сообществ основан на их делении «по степени социальности». Предложено несколько схем, в которых авторы попытались охватить разнообразие мировой фауны. Основанием для такого широкого охвата является изоморфизм социальных систем в различных таксонах (Иваницкий, 1984). Так, например, многие типы социальных структур, обнаруженные у рыб, есть и среди птиц. Внутрипопуляционная организация у относительно близкородственных видов, подчас относящихся к одному и тому же роду, может различаться значительно сильнее, чем у видов, принадлежащих к далеким друг от друга таксонам. Сравнивая социальные структуры, можно найти больше общего между пумами и черепахами, чем между теми же пумами и львами.

Аналогичные общественные структуры у разных видов могут возникать под действием совершенно разных исторических и экологических обстоятельств. Спектр возможных вариантов расстановки особей и их группировок относительно друг друга не так уж широк, что облегчает задачу классификатора.

Хорошим примером классификации по степени социальности служит схема, предложенная Э. Уилсоном в книге «Социобиология: новый синтез» (Wilson, 1975). Автор выделяет среди социальных систем такие крупные классы, как «одиночный образ жизни», «семисоциальность», «парасоциальность», «квасисоциальность» и «эусоциальность». Здесь мы рассмотрим в качестве иллюстрации только последний уровень – «эусоциальность» (от греческого *eu* – хороший) и увидим эту классификацию в действии, т. е. проследим, как ячейки таблицы, не заполненные в свое время из-за отсутствия эмпирических данных, успешно заполнялись впоследствии.

В 1970-е гг., когда Уилсон писал свою книгу, понятие истинной общественности, или эусоциальности, относилось только к общественным насекомым. К эусоциальным относятся только те сообщества, у которых организация группы удовлетворяет следующим трем критериям: 1) вместе живут представители не менее чем двух последовательных поколений – материнского и дочернего; 2) между членами группы наблюдается кооперация, в частности совместное добывание пищи, выкармливание потомства, строительство, защита гнезда; 3) в группе существует так называемая *репродуктивная дифференциация*, или разделение репродуктивных функций: одни животные (царицы и самцы) размножаются, а другие (рабочие) выкармливают потомство плодовитых особей. Помимо общественных перепончатокрылых и термитов эусоциальность позднее была обнаружена у некоторых видов тлей и жуков, а также у креветок (см. обзор: Duffy, 2002).

Открытие эусоциальности у позвоночных явилось значительным событием в эволюционной экологии и этологии. Речь идет о голых землекопах *Heterocephalus glaber*, грызунах подотряда Hystricomorpha (Bathyergidae), обитающих в Восточной Африке. Эти животные, подобно термитам, живут колониями, вклю-

чающими единственную плодовитую самку, небольшое (до трех) число участвующих в размножении самцов и до трехсот помощников – рабочих, т. е. особей, чьи функции размножения подавлены активным воздействием царицы (Jarvis, 1981; Sherman *et al.*, 1992). Роя туннели в разных направлениях, зверьки находят клубни многолетних растений. Подобно термитам, грызуны переваривают целлюлозу с помощью специализированных микроорганизмов, живущих в их кишечнике, и часть фекалий служит пищей размножающимся самкам и детенышам. Наблюдения в лабораторной системе туннелей (рис. 1а) выявили еще одну удивительную аналогию с общественными насекомыми – полиэтизм, т. е. поведенческую специализацию групп, основанную на разнице в возрасте и в размерах: молодняк возрастом 2–3 месяца специализируется на обслуживающих операциях,

а



б



Рис. 1. Голые землекопы *Heterocephalus glaber* в лаборатории К. Catania (фото S.J. Baskauf).

а – рабочие особи в лабораторном гнезде, б – царица почти втрое больше рабочих особей.

позднее эти же зверьки могут быть фуражирами и, вырастая, охранниками или производителями. Самый важный аспект жизни голых землекопов, позволяющий причислить их к эусоциальным животным, – это система репродуктивных ограничений. У неразмножающихся самок репродуктивные функции подавлены. Получив возможность стать производительницей (маткой), работница преобразуется. Меняется не только ее поведение, но и размеры, причем ее тело вытягивается за счет удлинения позвонков. Став маткой, такая самка подавляет половую активность других самок, а сама может принести до 5 пометов в год, а продолжительность ее жизни – более 20 лет. Открытие данной формы общественной организации у позвоночных животных является аргументом в пользу жизнеспособности «общих» классификаций, работающих в объеме мировой фауны.

«Частные» классификации, работающие в пределах одного таксона, позволяют упорядочить факты и составить представление об эволюции форм общественной организации в пределах исследуемой группы. Так, для насекомых Уилер (Wheeler, 1928) выделил 7 этапов развития материнского поведения, которое, возможно, привело к развитию общественной жизни у насекомых, и предложил на их основе классификацию, охватывающую все уровни социальных структур в пределах данного класса. Л.М. Баскин (1976) предложил классификацию этологических популяционных структур у копытных животных: компании, парцеллярные группировки, гаремы или косяки, а также стада. Браун (Brown, 1978) разработал классификацию «коммунальных систем» у птиц, выделив 8 критериев «коммунальности», каждый из которых имеет 2–3 состояния. Эта работа является одним из первых основательных исследований коммунального гнездования птиц.

Как классификацию среднего уровня, т. е. как попытку создать общую типологическую схему социальных систем, можно рассматривать схему Е.Н. Панова (1983), построенную путем группировки объектов вокруг нескольких эталонных признаков, таких, как индивидуальная или совместная охрана территории, постоянство брачных партнеров, иерархическая структура кланов и т. д. Выделено несколько типологических вариантов социальных струк-

тур, каждый из которых охватывает разные таксоны.

Несмотря на удобства, которые создает распределение социальных систем по упорядоченным категориям, к попыткам классификации приходится подходить с осторожностью, учитывая, что формы общественной организации лабильны, и существует множество примеров изменения структуры сообщества при изменениях экологических условий. Переход из одной социальной системы в другую может осуществляться в одной популяции в разные сезоны года. Общественная структура может меняться в пределах вида, в зависимости от местообитания и плотности популяций. В экспериментальных исследованиях, проведенных на столь разных видах, как луна-рыба и домовая мышь, было обнаружено, что в условиях высокой плотности особей на территории самцы придерживаются системы иерархических отношений в группе, но когда позволяет пространство и существуют укрытия, они переходят к одиночному территориальному образу жизни (см. Дьюсбери, 1981). На примере муравьев было показано, что возможности перебора вариантов, относящихся к различным уровням социальной организации, ограничены для каждого вида своей «линейкой» и реализуются в зависимости от доступности ресурсов (Резникова, 1999, 2003а).

Исследования вариативности поведения показывают, что под воздействием какого-либо фактора могут сформироваться принципиально различные социальные структуры у группы близкородственных видов, а также у одного вида в разных частях его ареала. Так, исследования Б.М. Билера (1990) позволяют полагать, что социальное и половое поведение райских птиц определяется главным образом их рационом. Из 42 видов, обитающих в Новой Гвинее, 9 мономорфны и моногамны: образуют прочные пары, а в выращивании потомства принимают участие оба родителя. Диморфным видам свойственна полигиния: самцы спариваются за сезон со многими самками, а те выращивают потомство в одиночку. Столь различные стратегии социального поведения, возможно, связаны с тем, что предсказуемость появления и высокая пищевая ценность сложных плодов, которыми питаются полигамные виды, позволяют самкам выкармливать птенцов без помощи партнеров.

Моногамные же виды питаются простыми плодами, и этот рацион приходится дополнять насекомыми. Поэтому самец должен помогать самке выкармливать птенцов.

В этологическом плане важно отметить, что у животных разнообразие тактических решений в организации социодемографических систем опирается на набор стереотипов социального поведения, которое, в свою очередь, ограничено рамками наследственно закрепленной стратегической схемы.

Разделение ролей и эволюционные стратегии в сообществах

В функциональной структуре высокоорганизованных сообществ животных важное место занимает кооперация: совместное добывание пищи, строительство, выращивание потомства. В той или иной форме речь идет о разделении функций, которые основаны на сочетании наследственных поведенческих стереотипов, индивидуального и социального опыта. Соотношение этих компонент выяснено пока лишь для небольшого числа видов. В то же время без представлений о таких соотношениях невозможно составить полную картину эволюции социального образа жизни.

Наиболее полно кооперация проявляется у эусоциальных насекомых, где она присутствует на разных уровнях организации: от взаимодействия индивидуумов и небольших рабочих групп до интегрированных реакций семьи. В частности для муравьев известны такие формы совместной деятельности, как строительство гнезд, разведение грибных садов, поддержание «ферм» сосущих насекомых, которые снабжают муравьев углеводной пищей, коллективная охота и защита от врагов, совместная транспортировка пищи. Для объяснения разделения функций в семье общественных насекомых существуют две противоположные точки зрения. Согласно одной из них, семья общественных насекомых в принципе несопоставима с любым организованным сообществом животных, так как ее члены не могут рассматриваться в качестве отдельных полноправных индивидуумов. Такая семья представляет собой единый «сверхорганизм», в котором есть репродуктивная часть (размножающиеся самки

и самцы), а разделение труда между неспособными к размножению рабочими соответствует разделению функций между разными тканями в организме. Сходство усиливается морфологически закрепленными различиями каст (солдаты, крупные и мелкие рабочие), которые характерны для многих видов муравьев и для всех термитов. Вторая точка зрения базируется на самостоятельном значении индивидуумов в организации семьи общественных насекомых, что вполне сопоставимо с любыми организованными сообществами позвоночных животных.

Авторы монографии «The Ants» (Hölldobler, Wilson, 1990) приводят аргументы в пользу теории сверхорганизма. В частности, авторы провели серию экспериментов с муравьями-листорезами, которые выращивают грибные сады в своих подземных гнездах, разводя для выкармливания своих личинок грибы на кусочках листьев, которые они вырезают челюстями и транспортируют в подземные галереи. У группы видов листорезов рода *Atta* четко выражены морфологические различия у разных каст (солдаты и рабочие разных размеров, выполняющие разные виды работ). Манипулируя соотношением каст, экспериментаторы пришли к гипотезе адаптивной демографии, согласно которой семья общественных насекомых реагирует на изменения условий изменением численного соотношения каст и при этом индивидуальные реакции каждой особи меняются в очень узком диапазоне и носят преимущественно наследственно закрепленный характер.

В пользу точки зрения о гибком поведении отдельных особей в семье общественных насекомых говорит целый ряд наблюдений и экспериментов. Так, в опытах Г.А. Мазохина-Поршнякова (1989) были продемонстрированы незаурядные способности медоносных пчел и общественных ос к решению задач, требующих экстраполяции и абстрагирования. Детальные наблюдения за деятельностью «рабочих команд» муравьев выявили глубокую дифференциацию ролей в слаженно работающих группах, основанную на индивидуальном распознавании особей и обмене информацией между ними (Резникова, Новгородова, 1998; Резникова, Рябко, 1990). Можно полагать, что у некоторых видов общественных насекомых функционирование группировок и роль, которую играют в

них отдельные индивидуумы, вполне сравнимы с соответствующими структурами у позвоночных животных (рис. 2а–в).

Разделение ролей в сообществах животных, несомненно, делает социальные отношения более сложными и многообразными. В разных ситуациях на первый план могут выходить особи, более склонные и способные к тому или иному виду активности. Даже в сравнительно простых ситуациях функциональные разграничения способствуют успеху группы. Хорошей иллюстрацией данного положения может служить «ролевая иерархия» в стаях бродячих собак, описанная А.Д. Поярковым (1986). В общем виде явление поведенческой специализации, основанное на различиях в формировании индивидуального опыта и способствующее поведенческой дифференциации фракций в сообществах, можно назвать *когнитивной специализацией*. В отличие от

социальной специализации индивидуумов, основанной на определении социальной роли под воздействием внешних (например, феромонный контроль) и внутренних (гормональный статус, морфологически закреплённая кастовая принадлежность) факторов, когнитивная специализация основана на гибкой составляющей поведения животных.

Конечно, переходя к той или иной форме активности, члены сообщества не строят далеко идущих планов, исходя из интересов группы, а действуют в соответствии со своей мотивацией на данный момент. Детальные наблюдения за жизнью животных в естественных группировках иногда (но не всегда) помогают найти рациональное объяснение механизмов разделения ролей. Примером может служить так называемое «выставление часовых», известное для многих позвоночных животных. Отдельные особи занимают наблюдательные



Рис. 2. Полевые и лабораторные эксперименты позволяют выделить эффективно работающие индивидуализированные группировки из миллионного населения муравейника.

а – муравейник рыжих лесных муравьев (фото Т.А. Новгородовой); б – «фермеры» ухаживают за колониями тлей и транспортируют в муравейник падь тлей – источник углеводов для всей семьи (фото Т.А. Новгородовой); в – разведчик в лабиринте «бинарное дерево» путем дистантного наведения передает информацию о последовательности поворотов только членам своей группы (подробно см. Резникова, Рябко, 1990; Резникова, 2005) (фото И.К. Яковлева).

посты и, принимая настороженные позы, следят за приближением опасности, подавая при необходимости сигналы тревоги. Это явление долго не поддавалось рациональному объяснению, так как «часовые», принося пользу сообществу, сами должны страдать как от повышенного риска при приближении хищника, так и от потери времени, которое могло бы быть затрачено на отдых и фуражировку.

Проблема была детально исследована на примере сурикат (общественных мангуст) *Suricata suricatta* в пустыне Калахари в Южной Африке (Clutton-Brock *et al.*, 1999). Исследователи обратили внимание на то, что часовых явно больше, чем необходимо для рациональной охраны группы, и это привело их к гипотезе о том, что данная форма активности управляется сиюминутными интересами каждой особи. Сурикаты живут группами до 30 особей. Большинство членов группы добывают пищу, зарываясь в песок, так что задняя часть тела открыта хищнику. Наличие в группе часовых, стоящих столбиками на возвышенностях, позволяет другим членам группы кормиться спокойнее, полагаясь на сигналы сородичей. Часовые первыми замечают опасность и успевают юркнуть в убежище. Зверьки выполняют функцию часовых поочередно, и каждый из них переходит к охранной активности, когда он сыт. Эксперименты, в которых животных дозированно докармливали, выявили прямую зависимость между уровнем насыщения и временем, проведенным в охранной позе.

Специфическая охранная поза проявляется у всех зверьков в очень раннем возрасте, и она является предпочитаемой формой активности для сытого и отдохнувшего суриката, так как он при этом подвергается наименьшему риску нападения. Поэтому и получается, что в каждый момент времени часовых в группе больше, чем это «нужно», исходя из требований безопасности для кормящейся группы (рис. 3а, б).

Однако столь простая форма кооперации, основанная на индивидуальных предпочтениях, не является всеобщей. Охранное поведение зависит как от врожденного набора поведенческих реакций, которым «располагают» представители каждого вида, так и их индивидуального опыта и от видовых особенностей структуры сообщества. Так, у близких родственников сурикатов – карликовых мангуст – подчиненные самцы, входящие в группировку, тратят на охранную функцию около 80 % своего времени не потому, что они предпочитают это делать, а потому, что их «заставляют» другие члены группы: нападают и не дают кормиться (Rasa, 1989). Манипуляция поведением сородичей может принимать различные, порой весьма причудливые, формы у разных видов общественных животных (подробно см.: Резникова, 2004).

Даже немногие приведенные примеры делают сложной возможность рациональных объяснений поведения животных, в том числе и различных форм кооперации. На первый взгляд, наличие «лишних» часовых кажется парадоксально «неэкономичным», если исхо-



Рис. 3. В стане сурикат часовых всегда больше, чем требуется.

а – сурикаты в позе бдительности (фото М. Manser); б – радиоошейники позволяют следить за индивидуальными перемещениями сурикат (фото L. Hollén).

дить из интересов группы. Но в том то и дело, что сами животные об этом не задумываются. Подобное «нерациональное» распределение ролей в сообществах было описано в нашей исследовательской группе В.А. Харьковым (1997) на примере муравьев. Он изучал распределение ролей у муравьев-«рабовладельцев» *Formica sanguinea* и их «рабов» *Formica cunicularia*. «Рабовладельцы» похищают куколки других видов и таким образом получают в своей семье готовых рабочих, не затрачивая энергию на их выращивание (подробно см.: Резникова, 2001). В.А. Харьков показал, что любая особь «рабовладельца» поведенчески доминирует в семье по отношению к любой особи «раба». При этом «рабовладельцы» не дают осуществлять «рабам» некоторые виды работ: вырывают у них из жвал куколок и личинок при необходимости их транспортировки, отталкивают от места работы при рытье ходов. Такое поведение невыгодно для семьи: экспериментальная оценка эффективности деятельности муравьев показала, что все это у «рабов» получается лучше и быстрее, чем у «рабовладельцев». Однако муравьи действуют, по-видимому, исходя из сиюминутных столкновений иерархических интересов. В итоге использование «рабского труда» в семье действительно приносит выгоду, но не столь значительную, как это могло быть, если бы муравьи были способны оценивать последствия выяснения отношений доминирования–соподчинения.

Как бы разумно не выглядело поведение животных по отношению к социальному окружению, когнитивная составляющая такого поведения может быть очень мала. В популяциях многих видов присутствует определенное соотношение носителей различных, генетически предопределенных, стратегий поведения. Используя ту или иную стратегию, особь может вести себя в сообществе как кроткий примиренец («голубь») или агрессор («ястреб»), а также как «вор», «наильник», «дон-жуан» и т. п. Поскольку популяция существует в многомерном пространстве ниш, благоприятные условия доступа к ресурсам (в том числе и к репродуктивным) могут складываться для носителей разных стратегий, а равновесие между альтернативными стратегиями бывает напряженным. В поведенческом плане каждая особь может всю жизнь выступать как «актер одной роли»,

но может использовать и смешанную стратегию, например, выступать в роли «ястреба», будучи хозяином территории, и в роли «голубя», попадая в ситуацию пришельца.

Мэйнард Смит (Maynard, Smith, 1974, 1982) предложил теорию *эволюционно стабильных стратегий*, объясняющую постоянное для стабильных условий численное соотношение в популяциях носителей альтернативных стратегий. Классическим примером стала клепто-репродуктивная стратегия, характерная для определенной части самцов у некоторых из тех видов, которые устраивают турниры в борьбе за внимание самки. К ним относятся, в частности, благородные олени, турухтаны, тетерева (Clutton-Brock, Albon, 1979). Самцы-клептостратеги прячутся в кустах во время турниров и успешно спариваются с самками, пока хозяин гарема отвечает на вызовы других самцов. Клептостратег может оставить не меньше потомства в разных группировках, чем владелец гарема, и к тому же значительно меньше рискует получить повреждения от схваток 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, обоснованного Дж. Мэйнардом Смитом, служат исследования, посвященные соотношению эволюционно стабильных стратегий в популяциях ящериц *Uta stansburiana*, обитающих в Калифорнии (Sinervo, Lively, 1996; Sinervo, 2001). Стратегии осуществляются самцами, принадлежащими к трем морфам, которые различаются по цветным пятнам на горле: оранжевое, голубое и желтое. Голубогорлые территориальные моногамные самцы защищают нору и единственную избранницу на своей территории. Это дает им гарантированный минимум копуляций. Оранжевогорлые территориальные полигамные самцы пытаются охранять гарем на обширной территории. У них больше возможностей для спаривания, но меньше гарантий, так как трудно уследить за всеми самками сразу. Это самая агрессивная фракция популяции, что находит отражение в значительно более высоком уровне тестостерона у оранжевогорлых самцов, чем у представителей двух остальных морф. Желтогорлые «дон-жуаны» не имеют ни своей территории,

ни своих самок, однако они оставляют значительное число потомков, используя стратегию воровства копуляций. Проникая на территорию оранжевогорлых самцов, желто-горлые используют поведенческую мимикрию. Они притворяются самками, которые в данный момент не интересуются спариванием. Обман подкрепляется «самочьими» ритуальными движениями, которые исправно вводят в заблуждение хозяев территории. Это в буквальном смысле слова яркий пример тщательно расписанных ролей между участниками эволюционной пьесы. По цвету пятен на горле ящерицы, наблюдатель с высокой точностью может предсказать поведение животного практически во всех жизненных ситуациях.

Эволюционно стабильные стратегии ящериц – один из крайних примеров поведенческой специализации в популяциях. Фракции носителей определенных поведенческих стратегий здесь отмечены морфологическими маркерами. 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 и т. п.

С точки зрения специалиста по поведенческой и эволюционной экологии, «формула счастья» для индивидуума заключается в возможности полной реализации одновременно всех составляющих своей специализации: поведенческой, социальной и когнитивной. Такая гармония достигается отнюдь не всегда, как будет видно из приведенных ниже примеров.

Теория отбора родичей: альтруизм и инфантицид как две стороны nepotизма

При анализе социального взаимодействия животных часто трудно бывает объяснить, почему в одних случаях они демонстрируют альтруизм, а в других – жестко преследуют собственную выгоду? Многие парадоксы социальной жизни животных могут быть объяснены с позиций теории отбора родичей (kin selection), разработанной В.Д. Гамильтоном (Hamilton, 1964) и Дж. Мэйнардом Смитом (Maynard Smith, 1964). Основой для этой теории послужил фундамен-

тальный труд Р. Фишера «Генетическая теория естественного отбора» (Fisher, 1930).

Согласно теории отбора родичей, естественный отбор благоприятствует генам, которые обеспечивают проявление альтруистического поведения по отношению к особям, генетически родственным «альтруисту». Мэйнард Смит ввел термин «отбор родичей», чтобы отличать этот тип отбора от группового отбора. Гамильтон предложил называть долю репродуктивного успеха организма, получаемую при размножении генетического родственника, *совокупной приспособленностью* (inclusive fitness). Размножение близких родичей данной особи ведет к большему, чем случайное, представительству ее генов в следующем поколении. Таким образом, можно увеличить долю генов, идентичных собственным, поддерживая своих родственников.

Ставшее классическим правило Гамильтона выглядит следующим образом: если носитель данного гена (донор) «платит» цену c (cost), принося выгоду b (benefit) реципиенту, у которого степень родства по отношению к донору равна r , то отбор поддержит аллель, если $rb - c > 0$. Как будет видно из некоторых приведенных ниже примеров, существует много исключений из данного правила. Ограниченность правила Гамильтона подробно проанализирована в книге С. Райса (Rice, 2004). В то же время теория отбора родичей позволяет рационально объяснить многие явления, происходящие в родственных группировках сообществ.

Покровительство родственникам, их поддержка во всех выгодных для донора обстоятельствах, носит название *непотизма* (nepos – внук). 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 наблюдается развитая 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.

Чтобы проиллюстрировать это положение, рассмотрим реальный пример из жизни жи-

вотных. В колониях диких кроликов нередко можно наблюдать такую ситуацию: 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 отличается от описанного выше поведения часовых у сурикат, так как в данной ситуации «барабанщику» минутная задержка может стоить жизни. Поэтому такой кролик рискует вообще не оставить 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 даже, возможно, пожертвовать собой. Он просто ведет себя так, как это определено его генетической программой. В популяциях присутствует достаточное число 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.

Поведенческим механизмом, с помощью которого на разных уровнях воспроизводится система nepoтизма, является *распознавание родственников* (kin recognition). Эта способность распространена в самых разных сообществах и действует на различных уровнях сложности. Головастики, плавающие в пруду, не знают друг друга «лично», но они способны по запаху отличать своих сородичей, и хищные виды впиваются в бока только чужим особям, поедая их заживо (Pfennig, 1992). Шимпанзе способны по чертам лица распознавать множество особей, принадлежащих к разным родственным линиям. В искусстве сортировать фотографии по семейным группировкам эти животные превосходят людей (Parr, De Waal, 1999). Между этими крайними вариантами есть множество вариантов систем распознавания родичей у разных видов животных. Этому вопросу посвящено множество публикаций. В передаче и в приеме сообщений «свой–чужой» задействованы сигналы разной модальности. Так, многие виды птиц опознают близких родственников

по характерному расположению пятен на крыльях (Тинберген, 1970). Недавно выяснилось, что сходной системой опознания обладают и осы (Tibbetts, 2004). Для них визитной карточкой, помогающей отличить родных сестер, является узор на «лице». Для подавляющего большинства общественных насекомых и для грызунов пропуском на территорию семьи является запаховый профиль особи. Так, крысы и муравьи реагируют на общую запаховую метку колонии и мгновенно убивают особь, у которой эта метка оказалась стертой (Лоренц, 1998). Карликовые хомячки рода *Phodopus* обладают специфическими железами, открывающимися в их защечные мешки. С их помощью они могут метить предметы, принадлежащие только своей семье: кладовые, тропы и детеныши помечены одной семейной меткой. Зверьки с откусанными лапками и челюстями – это жертвы своих собратьев, которых не удовлетворил результат идентификации предполагаемого родственника (Apfelbach *et al.*, 2001).

Кооперация в сообществах может принимать такие формы, как непосредственный обмен пищей и помощь в выращивании чужих потомков, доходящая до полного «самопожертвования», т. е. отказа от размножения с целью обеспечения воспроизводства близких родственников. Концепция отбора родичей позволила Гамильтону предложить элегантное объяснение таких крайних форм альтруизма, как эусоциальность. Как говорилось выше, основным из признаков эусоциальности является разделение членов сообщества на тех, кто приносит потомство, и тех, кто помогает размножающимся особям выращивать потомков. С открытием хромосомных механизмов наследственности прояснился вопрос о семье общественных насекомых как о единице естественного отбора. Р. Фишер (Fisher, 1930) впервые объяснил механизмы эволюции репродуктивного альтруизма у общественных насекомых с помощью менделевских законов наследственности. С помощью теории Гамильтона стало понятно, почему животные превращаются в бесполовых рабочих особей, обеспечивая пищей свою мать («царицу») и ее многочисленное потомство. Использовать усилия большого числа помощников и «заставить» их отказаться от размножения – это сложная задача, различными путями решаемая в эволюции отдельных таксонов.

Общественные перепончатокрылые решили эту задачу, используя оригинальную кастовую структуру семьи. Для них характерна *гапло-диплоидия*: самцы имеют гаплоидный набор хромосом, а самки и рабочие – диплоидный. Рабочие – это взрослые самки, у которых функции размножения подавлены. Основным механизмом подавления репродуктивного потенциала рабочих является феромонный контроль со стороны «царицы». Родство рабочих сестер между собой составляет 75 %, а между матерями и дочерьми – лишь 50 %, поэтому сестрам более выгодно поддерживать воспроизведение себе подобных сестер, чем производить собственных потомков. Каждая оплодотворенная самка может держать под контролем тысячи своих «порабощенных» дочерей. При ослаблении феромонного контроля рабочие особи будут откладывать неоплодотворенные яйца, из которых впоследствии выйдут самцы с гаплоидным набором хромосом.

Многочисленные исследования принесли сведения о большом числе отклонений от первоначальной схемы. У многих видов общественных перепончатокрылых простые варианты (одна самка, оплодотворенная одним самцом) оказались сравнительно редки. Как было сказано, рабочие самки могут продуцировать гаплоидных самцов; кроме того, каждая самка может быть оплодотворена несколькими самцами; основательницами семьи могут быть несколько самок, в том числе и неродственных. Даже в простейшем случае, когда семья основана одной самкой, оплодотворенной одним самцом, у рабочих лишь 25 % общих генов с братьями (самцами, которые могут быть произведены данной самкой). Поэтому они «предпочитают», чтобы 75 % потомства составляли бы сестры, тогда как самка «предпочла» бы равное соотношение полов в своем потомстве, будучи на 50 % родственной дочерям и на 50 % сыновьям. Такая разница в интересах приводит к конфликту поколений, подробно рассмотренному в теории Л.Р. Трайверса (Trivers, 1974) для разных видов животных. У перепончатокрылых в силу их гапло-диплоидии этот конфликт принимает весьма оригинальный характер. Сочетание разных вариантов приводит к драматическим столкновениям генетических интересов различных группировок в семье. Каждая самка,

как фертильная, так и неоплодотворенная, из числа рабочих может конкурировать со всеми остальными за возможность откладывать яйца (Alexander, 1974; Queller *et al.*, 1997).

Хотя современные данные в целом не противоречат теории Гамильтона, исключений и вариантов накопилось так много, что актуальными стали поиски иных путей синтеза и формирования представлений о соотношении интересов в семье общественных перепончатокрылых (подробно см.: Резникова, 2003б). Это, однако, не умаляет ценности основного хода рассуждений Гамильтона при объяснении происхождения эусоциальности у насекомых.

Для того чтобы быть эусоциальными, не обязательно быть гапло-диплоидными. Гапло-диплоидия лишь позволила перепончатокрылым с наибольшей эффективностью использовать функциональное разделение семьи на сферы размножения и обеспечения и, по-видимому, тем самым достичь максимально возможной адаптивной радиации. Эусоциальность возникала неоднократно в разных семействах данного отряда и выражена в них по-разному: все муравьи являются общественными насекомыми, а среди пчел и ос немало одиночных видов (см. обзор: Расницын, 2002). Однако, как говорилось выше, эусоциальность встречается и у животных, обладающих диплоидным набором хромосом. В этом массиве среди беспозвоночных «лучшими из хороших» («eu») являются термиты, а среди позвоночных «единственными лучшими» – голые землекопы. У тех и других разделение на касты, относящиеся к сфере размножения и обеспечения, выражено в наибольшей степени и закреплено морфологически.

Более мягкой, чем эусоциальность, формой разделения между животными сфер размножения и обеспечения является использование усилий близких родственников – помощников, которые сами не размножаются. С открытием эусоциальности у позвоночных, а также с ростом числа видов, у которых описано явление использования труда помощников, границы между «хорошей» и «совсем хорошей» социальностью начинают размываться. Дело в том, что у видов с коллективным воспитанием потомков налицо все признаки, которые ранее считались характерными для эусоциальных животных: кооперация, совместная жизнь разных поколений

и, главное, репродуктивная дифференциация. Видимо, нужно вводить дополнительный критерий: морфологически закрепленную дифференциацию размножающейся и неразмножающейся каст. Данному критерию отвечают только голые землекопы.

Коммунальное выращивание потомков обнаружено к настоящему времени примерно у 300 видов птиц (среди них удоы, сойки, дятлы, медоеды, сорокопуты, крапивники) и 120 видов млекопитающих (в их число входит по нескольку видов мангуст, грызунов, землероек, обезьян, псовых и кошачьих). У некоторых видов взаимопомощь выражается в сравнительно простых отношениях: высокоранговые особи не подавляют (или почти не подавляют) репродуктивный потенциал субординантов. Так, у шакалов, мангуст, 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.

Необходимость складывать инвестиции нескольких особей часто находит логичное объяснение в своеобразии экологических условий, весьма суровых для животных, которые вынуждены прибегать к стратегии коллективного воспитания потомства. Например, игрунковые обезьянки мармозетки, обитающие в древесном ярусе бассейна Амазонки, испытывают огромное давление со стороны хищников: на них охотятся многочисленные кошки разных видов, змеи и хищные птицы. Группы обезьянок (до 15) никогда не ночуют два раза подряд в одном дупле, выставляют часовых в местах кормежки и все же часто недосчитываются то одного, то другого члена. Высокотранговая самка рождает одного или двух детенышей, которые сразу же после рождения попадают под опеку всех членов группы. Некоторые члены группы, особенно самки, проводят всю жизнь в качестве помощников и не имеют собственных потомков (Lazaro-Perea, 2001).

В большинстве подобных сообществ отношения далеки от идиллических. Основной

вопрос для всех, достигших половозрелого возраста, – это все тот же актуальный вопрос, касающийся возможного вклада в генофонд последующих поколений: «Почему не я?». Для того чтобы приступить к размножению, помощники должны либо дожидаться вакансии в своей группе, либо мигрировать в другую группу.

Особенно жестко выглядит борьба за право размножения в сообществах коммунально гнездящихся птиц. Это можно объяснить тем, что, в отличие от млекопитающих и насекомых, феромонный контроль физиологического состояния подчиненных особей у птиц невозможен, и подавление фертильности обеспечивается за счет прямых столкновений.

Типичным примером взаимодействия в группировке коммунально гнездящихся птиц, с тесным переплетением элементов взаимопомощи и конкуренции, является социальная система у желудевого дятла (Стэси, Кениг, 1984). Ожесточенный дележ полового партнера сочетается с наличием в группе помощников, добровольно-принудительно отказавшихся от размножения. Каждая социальная группировка в популяции дятлов как бы разыгрывает одну и ту же пьесу с ролями, заранее расписанными между участниками, и лишь «текст» немного варьирует между разными группами. Социальной единицей у этого вида является занимающая определенную территорию группа, в которой насчитывается более десятка особей. Птицы запасают желуди и орехи в отверстиях, выдолбленных в коре дерева, и «зернохранилище» как коллективная собственность может переходить от поколения к поколению. Птенцов выращивают сообща все члены семьи. Подростки не принимают участия в размножении до тех пор, пока не появится репродуктивная вакансия за счет гибели старшего члена группы. Из-за репродуктивной вакансии разгорается жестокая борьба, в которой принимает участие молодежь из чужих, соседних групп. Победители занимают освободившиеся места, а побежденные возвращаются в свои группы. Пришельцы уничтожают чужие яйца и птенцов и приступают к размножению сами. Коммунальное выращивание птенцов в группе родственников также сопровождается активной конкуренцией, которая выражается в выбрасывании яиц сестрами, в убийстве и поедании птенцов. Неразмножающихся помощ-

ников удерживает в составе группы, не давая им разлетаться, чрезвычайный дефицит пригодных для гнездования территорий, и вместе с тем выигрыш от совместного использования «зернохранилищ» (падение большого дерева-хранилища нередко приводит к распаду группы). Примечательно, что в тех районах, где урожай желудей слишком мал и каждый год разный, дятлы вынуждены мигрировать, и в таких популяциях они размножаются парами, без помощников, но общая численность их, соответственно, гораздо ниже. Это говорит в пользу того, что особенности социальной структуры часто обусловлены экологическими ограничениями.

Анализ взаимодействия животных в родственных группах показывает, что хотя nepotизм – это один из широко распространенных путей увеличения вклада в генофонд следующего поколения, однако даже при взаимодействии родственников важную роль играет тактика избегания обмана. Для ряда видов было продемонстрировано альтруистическое поведение вне родственных связей, которое получило название *реципрокного альтруизма*. Классическим примером реципрокного альтруизма стало поведение летучих мышей-вампиров *Desmodus rotundus* (Wilkinson, 1984). Эти летучие мыши живут в тропической Америке в полых деревьях и вылетают ночью кормиться кровью лошадей и коров. В таких колониях было описано альтруистическое спасение ближних от голодной смерти: не напившись крови в течение двух ночей подряд, вампир умирает, если только не выпросит пищу у другой особи. Отрыгнув кровь для реципиента, донор утрачивает пищу, которая может обеспечить ему 12 часов жизни, но если он только что покормился, то у него впереди две ночи охоты, прежде чем голод станет для него угрожающим. Между отдельными животными в колонии вампиров устанавливаются прочные связи. Так, две самки в течение 12 лет подряд устраивались на отдых рядом (продолжительность жизни вампиров до 18 лет). В вольерных экспериментах было показано, что обмен пищей происходит чаще между родственниками, второй же круг обменов касается дружественных («ассоциированных») особей, посвящающих много времени взаимному грумингу.

Режим реципрокного альтруизма основан на «учете и контроле» альтруистических актов.

База для объяснения эволюционной стабильности подобной стратегии была заложена в теории реципрокного альтруизма Р. Трайверса (Trivers, 1971). Взаимодействие в сообществах рассматривается как аналогия «рынка услуг». Животные обмениваются пищей, а также различными «актами благодеяния», такими, как груминг или сигналы, предупреждающие об опасности. Демонстрируя готовность к совершению таких актов, особь как бы предлагает себя в качестве партнера. Исследование реальных ситуаций, в которых фигурировали, в частности, разные виды приматов, показали, что животные проводят больше времени в обществе «честных» партнеров и учитывают вероятность обмана (Barrett *et al.*, 2000). Теория реципрокного альтруизма развивается в эволюционной экологии с применением подходов и методов теории игр. Стратегии, которые описаны для разных сообществ, видов и ситуаций, получили названия, взятые из теории игр: «зуб-за-зуб» (Tit-for-Tat, TT) «ты мне – я тебе» (Give Good as you Get, GGG), «Дилемма узника» (Prisoner's Dilemma, PD). Эффективность тактики, выбранной партнерами по отношению друг к другу, оценивается по вероятности выигрыша и по сумме полученных благ (подробнее см.: Докинз, 1993).

По аналогии со стратегиями, которые при разных поведенческих ответах партнеров приводят к различным исходам, этологи пытаются предсказать поведение животных в зависимости от социального контекста. Игра усложняется, если в нее включается большее число партнеров. К настоящему времени получено достаточно данных о способности животных к взаимозачету не только благодеяний, но и нанесенного им ущерба при «планировании» поведения относительно других особей своего вида (Clutton-Brock, Parker, 1995). Это требует от животных по меньшей мере способностей к запоминанию и формированию ассоциаций между конкретными образами конспецификов и исходящих от них стимулов.

В сообществах животных, характеризующихся высокой степенью развития психических функций, способности использовать приобретенные навыки в общественной жизни составляют основу явления, которое можно назвать *социальной навигацией* (в англоязычной лите-

ратуре «social intelligence»). Одним из высших проявлений социальной навигации считается *макиавеллизм* (Machiavellian intelligence), то есть умение животных манипулировать другими особями, использовать их как инструменты для достижения собственной цели (Byrne, Whiten, 1988). В качестве составляющих частей макиавеллизма указывают способность животных обманывать, а также формировать альянсы для достижения социальных выгод (Резникова, 2005) (рис. 4а, б). В экспериментальных работах на приматах описано разделение труда в сообществах, основанное на манипуляциях поведением партнеров. Такое поведение требует социального опыта и гибкости и развивается в онтогенезе поэтапно (Фирсов, 1977; DeWaal, 1982; Cheney, Seyfarth, 1990; Gomez, 1990; DeWaal, Berger, 2000). Различные проявления социальной навигации описаны в сообществах слонов (McComb *et al.*, 2001), врановых (Emery, Clayton, 2001; Bugnyar, Kotrschal, 2002), дельфинов (Herman, 1986) и некоторых других

животных. В целом можно сказать, что в области общественной жизни пешкам эволюционной игры рассуждать хотя и не обязательно, но во многих ситуациях полезно.

Заключение

Социальные системы у многих видов животных характеризуются как стабильные видоспецифические признаки, определяемые как 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 основана на оценке «степени социальности», т. е. вовлеченности членов социума в процесс жизнеобеспечения потомства.

В качестве основного эволюционного механизма, обеспечивающего высокую степень интеграции сообществ, следует, по-видимому, рассматривать систему поддержки родственников (непотизм). Поведенческим механизмом, с помощью которого на разных уровнях социальной организации воспроизводится система непотизма, является распознавание родственников. Для ряда видов характерен реципрокный неродственный альтруизм, который в большей степени требует вовлечения когнитивных ресурсов, чем альтруизм, основанный на распознавании родственников.

Поведение животных в сообществах в значительной степени основано на реализации эволюционно стабильных стратегий. Формы взаимодействия зависят как от врожденного набора поведенческих реакций животных, так и от их индивидуального опыта и от видовых особенностей структуры сообщества. На индивидуальном уровне характер взаимодействия в сообществах в значительной степени определяется сочетанием таких параметров каждой особи, как их поведенческая, социальная и когнитивная специализация. Гибкое социальное поведение, основанное на социальной навигации, т. е. на способности оценивать и прогнозировать действия членов социума, является одним из эффективных механизмов, способствующих процветанию сообществ в меняющейся среде.

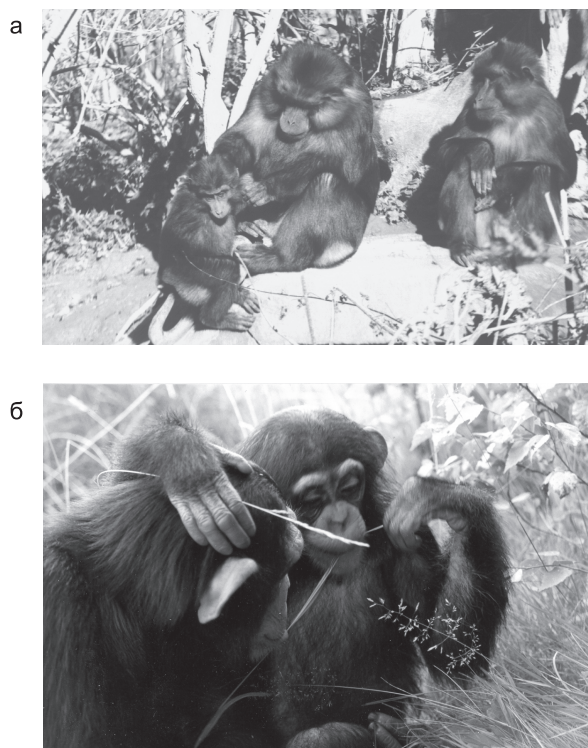


Рис. 4. Группировки приматов демонстрируют единство взглядов.

а – семейная группировка тонкинских макак (фото М.Л. Бутовской); б – дружеский альянс шимпанзе (фото М. Ванчатовой).

Работа поддержана грантами РФФИ № 05-04-48604, Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы», Фонда содействия отечественной науке.

Литература

- Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 295 с.
- Билер Б.М. Райские птицы // В мире науки. 1990. № 2. С. 55–62.
- Иваницкий В.В. Понятие биосоциальности // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пушино: Изд-во отдела Науч.-технич. инф. Науч. центра биол. исследований АН СССР, 1984. С. 72–90.
- Докинз Р. Эгоистичный ген. М.: Мир, 1993. 270 с.
- Дьюсбери Д.А. Поведение животных: сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981. 480 с.
- Лавик-Гудолл Дж. ван, Лавик-Гудолл Г. Невинные убийцы. М.: Мир, 1977. 175 с.
- Лоренц К. Обратная сторона зеркала. М.: Республика, 1998. 490 с.
- Мазохин-Поршняков Г.А. Как оценить интеллект животных? // Природа. 1989. № 4. С. 18–25.
- Мантейфель Б.П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 12–36.
- Мариковский П.И. К биологии пустынной мокрицы *Hemilepistus rhinoceros* // Зоол. журнал. 1969. Т. 48. № 5. С. 677–685.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.
- Поярков А.Д. «Исторический» («биографический») метод описания социальной организации и поведения бродячих собак // Методы исследования в экологии и этологии. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1986. С. 172–203.
- Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. об-ва. 2002. Т. 73. С. 1–108.
- Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 208 с.
- Резникова Ж.И. Этологические механизмы регуляции численности в коадаптивных комплексах муравьев // Экология. 1999. № 3. С. 210–215.
- Резникова Ж.И. Популяции и виды на весах войны и мира. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных. Часть III. М.: Логос, 2001. 270 с.
- Резникова Ж.И. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. журнал. 2003а. Т. 82. № 7. С. 816–824.
- Резникова Ж.И. Непотизм и политика у общественных насекомых: новые горизонты экспериментального подхода // Евроазиатский энтомол. журнал. 2003б. Т. 2. № 1. С. 1–12.
- Резникова Ж.И. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Резникова Ж.И. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: СПЦ Академкнига, 2005. 518 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Усп. соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 345–356.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. Теоретико-информационный анализ «языка» муравьев // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 601–609.
- Стэси П.Б., Кениг В.Д. Групповое размножение у желудевого дятла // В мире науки. 1984. № 10. С. 88–96.
- Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М.: Мир, 1970. 350 с.
- Харьков В.А. Эффективность деятельности и распределение функций между муравьями-рабами и муравьями-рабовладельцами в семьях *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журнал. 1997. Т. 76. № 4. С. 438–443.
- Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука, 1977. 161 с.
- Эспинас А. Социальная жизнь животных. Опыт сравнительной психологии с прибавлением краткой истории социологии. СПб.: Тип. Евдокимова, 1889. 320 с.
- Alexander R.D. The evolution of social behavior // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1974. № 5. P. 325–383.
- Apfelbach R., Schmidt U., Vasilieva N. The secretion of the supplementary sacculi of the dwarf hamster *Phodopus campbelli* // Chemical Signals in Vertebrates / Eds A. Marchlewska-Koj, J.J. Lepri, D. Müller-Schwarze. N.Y., 2001. V. 9. P. 347–352.
- Barrett L., Henzi P., Weingrill T. *et al.* Female baboons do not raise the stakes but they give as good as they get // Animal Behaviour. 2000. V. 59. P. 763–770.
- Bjorkoyli T., Rosell F. A Test of the dear enemy phenomenon in the Eurasian beaver // Anim. Behav. 2002. V. 63. P. 1073–1078.
- Brown J.L. Avian communal breeding systems // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1978. V. 9. P. 123–155.
- Bugnyar T., Kotrschall K. Observational learning and the raiding of food caches in ravens, *Corvus corax*: is it «tactical» deception? // Anim. Behav. 2002. V. 64. P. 185–195.
- Cheney D.L., Seyfarth R.M. How Monkeys See the World: Inside the Mind of Another Species.

- University of Chicago Press, 1990. 350 p.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement // *Behaviour*. 1979. V. 69. № 3/4. P. 145–170.
- Clutton-Brock T.H., Parker G.A. Punishment in animal societies // *Nature*. 1995. V. 373. P. 209–216.
- Clutton-Brock T.H., O'Riain M.J., Brotherton P.N.M. *et al.* Selfish sentinels in cooperative mammals // *Science*. 1999. V. 284. P. 1640–1644.
- Couzin I.D., Krause J., Franks N.R., Levin S.A. Effective leadership and decision making in animal groups on the move // *Nature*. 2005. V. 433. P. 513–516.
- Duffy J.E. The ecology and evolution of eusociality in sponge-dwelling shrimp // *Genes, Behaviour and Evolution in Social Insects* / Eds T. Kikuchi, N. Azuma, S. Higashi. University of Hokkaido Press. Japan, 2002. P. 217–252.
- Emery N.J., Clayton N.S. It takes a thief to know a thief: effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays // *Nature*. 2001. V. 414. P. 443–446.
- Falls B., Brooks R.J. Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbours and strangers // *Can. J. Zool.* 1975. V. 53. P. 1412–1420.
- Fisher R.A. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, 1930. 520 p.
- Gomez J.C. The emergence of intentional communication as a problem solving strategy in the gorilla // *Language and Intelligence in Monkeys and Apes: Comparative Development Perspectives* / Eds S.T. Parker, K.R. Gibson. Cambridge. UK: Cambridge Univ. Press, 1990. P. 333–335.
- Godard R. Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird // *Nature*. 1991. V. 350. P. 228–229.
- Hamilton W.D. The genetical theory of social behaviour (1, 2) // *Theor. Biol.* 1964. № 7. P. 1–16, 17–32.
- Herman L.M. Cognition and language competence in bottlenosed dolphins // *Dolphin Cognition and Behavior*. N.Y.: Hillsdale, 1986. P. 221–252.
- Hölldobler B., Wilson E.O. *The Ants*. Berlin: Springer Verlag, 1990. 732 p.
- Jarvis J.U.M. Eu-sociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat, *Heterocephalus glaber* colonies // *Science*. 1981. V. 212. P. 571–573.
- Lazaro-Perea C. Intergroup interactions in wild common marmosets, *Callithrix jacchus*: territorial defence and assessment of neighbours // *Anim. Behav.* 2001. V. 62. P. 11–21.
- Linsenmaier K.E. Kin recognition in subsocial arthropods, in particular in the desert isopods *Hemilepistus reaumuri* // *Kin Recognition in Animals* / Eds D.J.C. Fletcher, C.D. Michener. John Wiley and Sons Ltd. 1987. P. 121–208.
- Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Humans / Eds R.W. Byrne, A. Whiten. Oxford: Clarendon Press, 1988. 420 p.
- McComb K., Moss C., Durant S.M. *et al.* Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants // *Science*. 2001. V. 292. P. 491–494.
- Maynard Smith J. Group selection and kin selection // *Nature*. 1964. V. 201. P. 1145–1147.
- Maynard Smith J. Sexual selection and the handicap principle // *J. Theor. Biol.* 1974. V. 57. P. 239–242.
- Maynard Smith J. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982. 580 p.
- Parr L., de Waal F. Visual kin recognition in chimpanzees // *Nature*. 1999. V. 399. P. 647–648.
- Pfennig D.W. Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally-adjusted evolutionarily stable strategy // *Evolution*. 1992. V. 46. P. 1408–1420.
- Queller D.C., Peretes J.M., Solis C.R., Strassmann J.E. Control of reproduction in social insects colonies: individual and collective relatedness preferences in the paper wasp *Polistes annularis* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1997. V. 40. № 1. P. 3–16.
- Rasa O.A.E. The Costs and effectiveness of vigilance behaviour in the dwarf mongoose: implications for fitness and optimal group size // *Ethology, Ecology and Evolution*. 1989. № 1. P. 265–282.
- Rice S.H. *Evolutionary Theory. Mathematical and Conceptual Foundations*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts USA. 2004. 282 p.
- Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Braude S.H. Naked mole-rats // *Sci. Amer.* 1992. V. 267. P. 72–78.
- Sinervo B. Runaway social games, genetic cycles driven by alternative male and female strategies, and the origin of morphs // *Genetica*. 2001. № 112/113. P. 417–434.
- Sinervo B., Lively C.M. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male reproductive strategies // *Nature*. 1996. № 380. P. 240–243.
- Temeles E.J. The role of neighbours in territorial systems: when are they «dear enemies»? // *Anim. Behav.* 1994. V. 47. P. 339–350.
- Tibbetts E.A. Complex social behaviour can select for variability in visual features: a case study in *Polistes* wasp // *Proc. Roy. Soc. London, B*. 2004. № 271. P. 1955–1960.
- Trivers R.L. The evolution of reciprocal altruism // *Quart. Rev. Biol.* 1971. V. 46. P. 35–57.
- Trivers R.L. Parent-offspring conflict // *Amer. Zool.* 1974. V. 14. P. 249–264.
- Wheeler W.M. *The Social Insects. Their Origin and Evolution*. London, 1928. 310 p.

Wilkinson G.S. Reciprocal food sharing in the vampire bat // *Nature*. 1984. V. 308. P. 181–184.

Wilson E.O. *Sociobiology*. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. 360 p.

De Waal F.B.M. *Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes*. N.Y.: Harper and Row, 1982. 370 p.

De Waal F.B.M., Berger M.L. Payment for labour in monkeys // *Nature*. 2000. V. 404. P. 563–564.

EVOLUTIONARY AND BEHAVIOURAL ASPECTS OF SOCIAL LIFE IN ANIMALS

Zh.I. Reznikova

Institute for Animal Systematics and Ecology; Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia,
e-mail: zhanna@reznikova.net; URL: www.reznikova.net

Summary

The review is devoted to analysis of the diversity of social life styles in animals. The role of behaviour is considered important adaptation for tuning animal communities in changeable environment. Social systems in animals are characterized both relatively stable species-specific features and variable features depending on resource availability and population density. There are many classifications of social systems in animals. Among them the classification by levels of sociality is quite operational which is based on estimation of involvement of community members into processes of reproduction and treatment of offspring.

Nepotism can be considered one of the main evolutionary mechanisms which provide high degree of integration of communities. Kin recognition is the behavioural mainspring of maintaining nepotistic and altruistic relations within communities of different levels of sociality. For some species reciprocal altruism is typical. This form of altruism demands much more cognitive resources than kin altruism.

Social behaviour in animals is fairly based on evolutionary stable strategies. Concrete forms of inter-relations depend on different factors including species-specific behavioural patterns, specific features of sociality, as well as individual experience and social learning.

Behavioural and cognitive specialisation of individuals within populations can be described from the viewpoint of individuals' inherited predisposition for certain types of behaviour as well as certain forms of learning. Social specialization of individuals is based on their social role within local community. In some situations behavioural, social, and cognitive specialisation can be congruent. Perhaps in such situations individuals are lucky to be in harmony with their mentality and environment. May be this is the formula of happiness. To navigate social landscape, animals need a surplus of intelligence that overcomes the immediate survival needs, such as eating, avoiding predators, feeding offspring, etc., and this surplus intelligence might have been advantageous for social manipulation, deception and cooperation.