

ОБЩЕНИЕ

Е.Н. ПАНОВ

В МИРЕ ЖИВОТНЫХ



1970 · СЕРИЯ



8

БИОЛОГИЯ



www.dmitryzhitenyov.com

Е. Н. ПАНОВ,

кандидат биологических наук

ОБЩЕНИЕ В МИРЕ ЖИВОТНЫХ

(Эволюционные и популяционные аспекты
поведения животных)

ВЫПУСК I

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ЗНАНИЕ»
Москва 1970

ЕВГЕНИЙ НИКОЛАЕВИЧ ПАНОВ — кандидат биологических наук. После окончания Московского университета несколько лет работал в заповеднике Кедровая Падь Дальневосточного филиала АН СССР, где занимался изучением фаунистики и поведения птиц. В настоящее время Евгений Николаевич — научный сотрудник лаборатории генетики популяций, эволюции и кариосистематики Института цитологии и генетики СО АН СССР.

СОДЕРЖАНИЕ

О трудолюбии скарабея, о лемости кукушки и о прочих загадочных вещах	3
Общение и сосуществование	16
Конкуренция и изоляция	37
Лаггинские названия животных, упомянутых в тексте	47

59
П 16

2—10—6

Гл. 1970 г.—№ 86.

Евгений Николаевич ПАНОВ

ОБЩЕНИЕ В МИРЕ ЖИВОТНЫХ

Редактор *И. М. Тужилина*
Художник *Л. И. Конвиссер*
Худож. редактор *Т. И. Добровольнова*
Техн. редактор *Е. М. Лопухова*
Корректор *Н. Д. Мелешкина*

А 04813. Сдано в набор 22/V 1970 г. Подписано к печати 15/VII 1970 г. Формат бумаги 60×90/16. Бумага типографская № 3. Бум. л. 1,5. Печ. л. 3,0. Уч.-изд. л. 3,17. Тираж 68 000 экз. Издательство «Знание». Москва, Центр, Новая пл., д. 3/4. Заказ 1246. Типография изд-ва «Знание», Москва, Центр, Новая пл., д. 3/4.
Цена 9 коп.

О ТРУДОЛЮБИИ СКАРАБЕЯ, О ЛЕНОСТИ КУКУШКИ И О ПРОЧИХ ЗАГАДОЧНЫХ ВЕЩАХ

Всех зверей язык узнал он,
Имена их, все их тайны:
Как бобер жилище строит,
Где орехи белка прячет,
Отчего резва косуля,
Отчего труслив Вабассо¹;
Часто с ними вел беседы...

Г. Лонгфелло.
Песнь о Гайавате

Удивительные рисунки выбил на каменной плите древнеегипетский мастер почти 4 тыс. лет назад. Мужские фигуры с головами птиц — сокола и ибиса. Баранья и волчья морды венчают мужской торс. Женщины с кошачьими и коровьими ликами. Вот они — египетские боги: Ра, Атум, Тот, Хнум, Анубис, Бастет, Хатор... И среди этих фантастических образов — почти реалистическое, лишь слегка стилизованное изображение заурядного навозного жука. Иногда — само по себе, иногда — над головой бога солнца Хепера.

Едва ли когда-нибудь удастся узнать истинную причину популярности, которую завоевало это скромное насекомое у древних египтян. Одни считают, что металлический блеск черных надкрыльев вызывал ассоциации с сиянием благодатного солнца. По мнению других, скарабей стал символом жизненной силы и плодородия благодаря его изобилию в долине Нила. Но как объяснить тот факт, что жука считали еще и олицетворением мужского начала: египтянин был уверен, что все скарабей — самцы и что среди них не бывает самок.

Замечательные строки посвятил этому жуку великий французский натуралист Жан Анри Фабр: «Когда феллах с наступлением весны принимался за свои земледельческие работы, он замечал рядом с собой большого черного жука, который торопливо катил, толкая задом, шар из верблюжьего навоза. С удивлением смотрел феллах на эту катящую машину, как смотрит на этого жука и теперь крестьянин южной Евро-

¹ Вабассо — кролик.

лы. И никто не может остановиться без удивления, кому приходится первый раз увидеть священного навозника, когда он катит свой шар... Шесть или семь тысячелетий необыкновенный шарокат заставляет говорить о себе...». Удивление, вызванное столь необъяснимым поведением жука, уступило место слепому почитанию — роющийся в навозе жук стал «священным». И только Ж. Фабру почти столетие назад удалось раскрыть его тайну.



Рис. 1. Два священных скарабея катят шар из навоза. «Здесь нет ни общности семьи, ни общности работы, — пишет о таком случае Ж. Фабр. — Это просто — напросто попытка грабежа. Услужливый сотоварищ под обманчивым видом помощи скрывает замысел угасить шарик при первой возможности».

Шар скарабея — это всего лишь запас строительного материала, транспортируемый на расстояние (рис. 1). Позже, в глубокой темноте подземелья, навозник лепит из него совершеннейшую по форме грушу. Выступ ее обращен вверх, к поверхности почвы. В этой части груши, которая впитывает в себя поступающее сквозь тонкий слой земли солнечное тепло, покоится яичко навозника. Основная же масса груши — это запас пищи для будущей личинки. Все сооружение в целом дает удивительную аналогию с птичьим яйцом, в котором зародыш расположен столь же несимметрично. С той стороны, что ближе к скорлупе, он получает кислород и тепло, желток же, на котором зародыш покоится, предоставляет ему необходимый запас пищи. Придав комку навоза форму шара, жук до минимума сводит испарение с его поверхности. Слишком обильное испарение грозило бы высыханием пищевого склада и гибелью яичка. Итак, выполнив все, что в ее силах, самка скарабея оставляет свое будущее потомство на произвол судьбы. Неискоренная деловитость навозника не могла не imponировать трудолюбивому феллаху. Так или иначе жук стал почитаемым, и тем самым его неприкосновенность была обеспечена.

К середине прошлого столетия натуралисты накопили множество разнообразнейших сведений о поведении животных. Среди этих фактов немало поистине удивительного, немало такого, что настоятельно требует объяснения. Утилитарный подход средневекового первооткрывателя уже недостаточен, неудовлетворительны и сверхъестественные толко-

вания древних. Единственный способ понять сущность поведения животных — это объяснить его, исходя из человеческих побуждений, из человеческой логики.

Забавно читать произведения естествоиспытателя тех дней. Джонатан Франклин, например, писал: «Кукушка предоставляет заботу о своем потомстве другим птицам. Но почему она действует таким образом? По недостатку ли искусства строить гнезда, по отсутствию ли в ней материнского чувства, столь свойственного всем пернатым, или по неспособности выписать продолжительное насиживание птенцев? Трудно решить этот вопрос».

И в самом деле, ответить на эти вопросы нелегко. Но отвечать надо — и на помощь естествоиспытателю приходит магическое слово «инстинкт»¹. Как бы то ни было, — продолжает свое повествование о кукушке Джонатан Франклин, — самка кладет свои яйца в чужое гнездо. Инстинкт заставляет ее (удивительная вещь!) избирать гнездо такой птицы, которой корм соответствует собственному образу питания, и птенцы которой меньше ее собственных выводков. Для чего это? — Чтоб маленькая кукушка со временем господствовала в семье».

Итак, панацея от всех бед найдена! Почему скарабей катит свой шар? Как самец сорной курицы определяет температуру воздуха и соотносит ее с температурой в гнезде? Почему самка кукушки откладывает яйца в чужие гнезда? Потому, что таково веление инстинкта. Но, увы, нет ничего более беспокойного, чем человеческий разум. И снова возникает вопрос — что же такое есть этот пресловутый инстинкт? Если на этот вопрос нельзя ответить сразу, то по крайней мере можно попытаться узнать, каковы свойства инстинкта, в чем его отличие от разума, движущего нашими собственными поступками.

Уже в конце прошлого века бессмертный Фабр отвечает на этот вопрос с гениальной простотой и ясностью. Рассказывая нам о жизни осы-сфекса, Фабр называет одну из глав своей книги «Мудрость инстинкта», а следующую за ней — «Невежество инстинкта». Именно сочетание этих двух качеств — мудрости и невежества — и есть наиболее поразительная особенность всякого инстинкта.

«По странному противоречию, составляющему характерную черту деятельности инстинкта, глубоко знание живет рядом со столь же глубоким невежеством... Самые пронзительные внушения знания — с одной стороны, и самые поражающие непоследовательности тупоумия, с другой, — в одинаковой степени присущи деятельности инстинкта», — пишет великий натуралист.

Самка осы-сфекса, подобно скарабею, заранее обеспечивает запасом пищи свое будущее потомство. В специально заготовленную норку насекомое притаскивает издали парализованную кобылку-эфиппигеру. Когда оса занята заготовкой пищи, она неизменно транспортирует свою добычу, удерживая ее за длинные усики. Но если оторвать у парализованной кобылки оба ее усика и короткие щупики у самого их основания, то

¹ От латинского *instingere* — побуждение. Согласно Плагону — низшая форма «души», свойственная животным, в отличие от человека.

эффекте совершенно теряется. «Догадаться схватить вместо усика ножку есть для них вещь непосильной трудности», — пишет Фабр. И догадаться до такой элементарной вещи не в силах насекомое, только что выполнившее над своей жертвой столь тонкую операцию обездвиживания, которая едва ли под силу человеку, даже обладающему сокровенными тайнами анатомии и физиологии.

Среди многих блестящих имен, которые мы называем, когда говорим об истории формирования наших взглядов на поведение животных (Аристотель, Реомюр, Бюффон, Ламарк, Дарвин), имя Фабра занимает совершенно особое место. Он был первым, для кого изучение жизни окружающих его существ стало смыслом его собственной жизни, а не побочным спутником других, «более важных» исследований. Он был первым, кто полностью освободился от антропоморфизма, даже подсознательного. И наконец, он был настолько точен в описании своих наблюдений и в постановке опытов, что сделанное им никогда не устареет и не потребует для своего оправдания скидки «на давность лет».

В своей страстной и всепоглощающей любознательности Фабр не одинок. В соседней Германии Оскар Хейнрот столь же интенсивно собирает факты относительно поведения в неволе десятков и сотен видов европейских птиц. В Соединенных Штатах Х. Дженнингс пишет сводку о поведении низших беспозвоночных. Необходимость как-то организовать всю эту бездну внешне разнородного материала, чтобы обозреть ее, становится все более насущной. Для этого нужно найти некие общие принципы, которые могли бы быть положены в основу если не теории, то по крайней мере рабочей гипотезы. Без этого невозможна не только оценка уже сделанного, но и дальнейшее плодотворное развитие науки о поведении.

Сделать этот следующий, столь необходимый шаг было суждено двум европейским зоологам — Конраду Лоренцу и Нико Тинбергену. Родиной первого была Австрия, второго — Голландия. Любимцами Лоренца, давшими ему материал для его гипотезы, были птицы — серые гуси, различные виды уток, галки и вороны. Тинберген с детства был влюблен в чаек, но целый ряд его классических исследований проделан на совершенно иных представителях животного мира — земляной осе-филантусе, шоколадно-коричневой лесной бабочке-сатире, скромной пресноводной рыбе — трехиглой колюшке. Работая в разных концах Европы, изучая поведение столь разных животных, эти двое ученых независимо и почти одновременно (Лоренц — немного раньше) пришли в 30-х годах к очень похожим взглядам на природу инстинкта и способы функционирования инстинктивного поведения. *Так родилась этология.*

Нелегко выделить внутри гипотезы, положившей начало

целой науке, то одно-единственное звено, которое при ретроспективном взгляде выглядит наиболее существенным. Очевидно, этим звеном, определяющим лицо всей гипотезы, было понятие о так называемых «релизерах». На органы чувств животного постоянно воздействует невообразимое множество разнообразнейших сигналов, посылаемых извне столь же огромным количеством внешних стимулов. «Релизеры» — это лишь те немногие «ключевые» стимулы, которые в данный момент, при данном внутреннем настрое животного оказываются существенными для него и руководят его поступками. «Релизеры» подобны сигнальным флажкам на трассе слаломиста.

Подобно тому как способ действий слаломиста мог бы привести в недоумение жителя южных островов, не имеющего ни малейшего понятия ни о горных лыжах, ни о значении сигнальных флажков, точно так же мы не поймем логику поведения животного, прежде чем не обнаружим существенные для него внешние стимулы и не отбросим все те, которые важны не для него, а лишь для самого наблюдателя.

Когда Фабр изучал поведение скарабея, ему никак не удавалось заставить жука, посаженного в садок, приняться за изготовление груши, несмотря на то что насекомому было предоставлено достаточное количество лошадиного и коровьего навоза. Позже ученый выяснил, что неудача опыта заключалась не в нежелании жука трудиться, а лишь в отсутствии необходимого «релизера». Как только в садок был помещен овечий навоз, скарабей сразу же принялся за свое ремесло.

Готовность, с которой возникает реакция на подобные специфические стимулы, и нежелание действовать в ответ на другие, порой даже очень похожие сигналы из внешней среды наталкивают на мысль, что животное «ожидает» появления релизера, а при возможности — активно разыскивает его. Конрад Лоренц пришел к выводу, что релизер играет роль пусковой кнопки, включающей запрограммированную от рождения цепь стереотипных телодвижений. Будучи выключен, инстинкт автоматически развивается во времени по типу цепной реакции — каждое последующее звено вызывает к жизни предыдущим. Инстинкт машинообразен — когда он пущен в ход, он уже очень мало соотносится с внешними событиями. Именно поэтому действия животного нередко выглядят иррациональными и необъяснимыми.

Когда Фабр говорил о мудрости и невежестве инстинкта, он как раз и имел в виду его стереотипность. Стереотип хорош в той ситуации, для которой он специально сформирован, но становится неудовлетворительным, как только эта ситуация сколько-нибудь значительно изменяется. Инстинкт — приобретение эволюционное. Некогда сформировавшиеся и

продолжая формироваться в тех условиях, в которых живет вид, он почти без изменений передается от поколения к поколению; так сказать, «в расчете на неизменность внешней среды». После того как нам стали известны законы наследственности, мы можем представить себе и принципиальную схему передачи стереотипного поведения от одного поколения к другому. Но это еще не все. Многие стереотипные формы поведения настолько удивительны, что естественно появляется желание узнать, как же они возникли впервые.

Возьмем хотя бы нашу пресловутую кукушку. Джонатан Франклин в 1875 году поражался тому, что инстинкт заставляет ее выбирать для откладки яйца гнездо такой птицы, которая кормится той же пищей, что и сама кукушка. Но это еще далеко не самое удивительное. Каждая самка кукушки, готовая снести яйцо, выбирает для этой цели гнездо определенного вида птиц. Одна предпочитает гнездо трасогузки, другая — конька, третья — сорокопуга. В результате подкинутое яйцо обычно мало отличается по окраске от тех, что уже были в гнезде. Кукушка старается подбросить свое яйцо незаметно — она улучает момент, когда хозяев нет «дома», и, отложив свое яйцо (обычно она приносит его в клюве), уносит прочь одно из яиц владельцев гнезда. Эмбрион в кукушечьем яйце развивается необычайно быстро, и кукушонок, как правило, вылупляется ранее своих приемных братьев. Проходит несколько часов, и это слепое, голое, беспомощное существо начинает методически выбрасывать из гнезда все, что там находится. Несколькими стереотипными движениями кукушонок ловко вкатывает яйцо себе на спину, которая несколько выгнута в своей средней части. Затем птенец пятится к краю гнезда и одним движением выбрасывает свою жертву «за борт» (рис. 2).



Рис. 2. Голый и слепой кукушонок выбрасывает из гнезда яйцо своих приемных родителей.

Все повадки кукушки — как взрослой птицы, так и птенца, взятые сами по себе, выглядят совершенно необъяснимыми. Мы предполагаем и, вероятно, с немалой долей основания, что это поведение осуществляется без участия разума. В то же время поступки птицы не просто разумны, они мудры, ибо опережают время. Птица совершает нечто, что принесет пользу ей и ее птенцу лишь много времени спустя. Точно так же действует и несмышленный птенец. Необъяснимость такого поведения психологически оправдана его уникальностью. «Почему все птицы высидивают птенцов, и лишь одна кукушка подбрасывает яйца приемным родителям?» — вот мысль, которая не дает покоя пытливому уму. Подсознательно возникает предположение, что столь слож-

ное поведение возникло на голом месте. Впитав идеи эволюционизма чуть ли не с молоком матери, мы можем допустить формирование систем предельно сложных — но формирование медленное и постепенное.

Необыкновенный инстинкт нашей обыкновенной кукушки стапел, возможно, несколько менее загадочным, если мы сравним ее образ жизни с повадками других видов кукушек. Среди 126 видов кукушек, населяющих преимущественно субтропические и тропические области Азии, Африки и Америки, лишь 80 паразитируют на других птицах, подобно нашей кукушке. Что касается остальных, то они сами строят гнезда, высиживают яйца и выкармливают своих птенцов. Таковы все американские кукушки — за исключением одного вида, представители которого не строят своих гнезд, а захватывают готовые гнезда голубей. Все остальные тяготы выращивания потомства эти птицы несут сами.

Южноазиатская ястребиная кукушка обычно сама высиживает свою кладку и лишь временами подбрасывает яйца в гнезда других птиц. Обитающая в Южной Европе, Передней Азии и большей части Африки хохлатая кукушка паразитирует на птицах такой же величины, как и она сама. Потребности птенца этой кукушки в пище примерно равны потребностям равного ему по величине вороненка или сороконка. Следовательно, кукушонку нет нужды выбрасывать из гнезда своих приемных братьев, и он растет в гнезде вместе с ними.

Сопоставление сходства и различий в поведении родственных видов заменяет нам экскурс в далекое прошлое. Перед нами вырисовывается картина возможной эволюции поведения. В данном случае инстинкты обыкновенной кукушки являют собой пример крайне специализированного поведения, на развитие которого потребовалось, наверное, не менее нескольких миллионов лет. За это время должны были перестроиться не только поведение, но, как мы увидим ниже, и многие черты строения тела и физиологии.

Ответив на вопрос, как возник тот или иной инстинкт, мы еще не разрешаем всех сомнений. Остается еще объяснить, для чего он возник. Иными словами, *каков биологический смысл паразитических повадок кукушки?* Природа, так же как и человеческое общество, имеет свою экономику. Каждый вид стремится к максимальному расширению сфер своего влияния в первую очередь за счет всемерного увеличения численности особей. Чем выше плодовитость, тем при прочих равных условиях выше и численность. Чем больше времени потрачено парой размножающихся индивидуумов непосредственно на насиживание кладки и на выкармливание птенцов — за счет прочих, побочных нужд, тем больше у них шансов вырастить максимальное количество жизнеспособных потомков. С этой точки зрения захват чужих гнезд может быть полезен для вида — на каждую пару (самца и самку) приходится несколько дней сэкономленного времени.

Когда в ходе эволюции вид переходит от захвата готовых гнезд — через случайное подбрасывание яиц в чужие гнезда — к постоянному паразитированию, он тем самым может значительно повысить свой по-

тепциал. У непаразитических видов кукушек самка откладывает в сделанное ею гнездо от двух до семи яиц. Самки родственных им паразитических видов за один сезон откладывают в гнезда других птиц от девяти до пятнадцати яиц, а то и больше. Самка хохлатой кукушки, попытайся она высидеть кладку такого размера, попросту не смогла бы прикрыть ее своим телом — у этого вида яйца крупные, величиной с воронья. Да и выкормить ораву из десятка прожорливых кукушат — задача, которая едва ли по плечу самой трудолюбивой паре птиц.

В отличие от хохлатой наша обыкновенная кукушка паразитирует на мелких певчих птицах. В этом отношении она имеет ряд преимуществ перед своей хохлатой родственницей. Если в распоряжении первой находятся гнезда четырех-пяти видов, то обыкновенную кукушку обслуживают 126 видов пернатых, из которых она отдает предпочтение двадцати. Большинство птиц знают кукушек и всячески пытаются оградить от них свои гнезда. Поэтому паразитировать на мелких и слабых птицах кукушке сподручнее, чем на крупных, равных ей по силе и достаточно агрессивных. В этом случае естественный отбор будет всячески способствовать переходу от паразитизма на крупных хозяевах к паразитизму на мелких.

Но при этом необходима полная перестройка многих особенностей строения и физиологии паразита. Яйцо, подброшенное в гнездо мелкой птицы, должно соответствовать яйцам последней не только окраской, но и размерами (рис. 3). Только мимикрия может гарантировать сохран-



Рис. 3. Серая мухоловка кормит кукушонка. Внизу — яйца кукушки и серой мухоловки в масштабе верхнего рисунка (рис. с фотографии Ю. Пукинского из книги К. Н. Благосклонова *Guide de La protection des oiseaux utiles*, 1968).

ность и успешное развитие яйца в чужом гнезде (многие птицы узнают яйцо кукушки, несмотря на его сходство с собственными, и выбрасывают). Действительно, яйцо кукушки непропорционально мало. Вес его составляет только 3% веса тела самки, тогда как у других птиц — 7—8%. Птенец должен развиваться очень быстро — встречное требование, прямо противоположное первому. Но естественный отбор преодолевает и эту трудность: развитие кукушонка в яйце охватывает 11,5 дня, тогда как у непаразитических видов кукушек этот срок равен 18—20 дням.

И, наконец, потребности подкидыша в пище должны быть приведены в соответствие с возможностями приемных родителей. Кукушонку нужно количество корма примерно такое же, как целому выводку коньков или трысогузок, состоящему из пяти-шести птенцов. В удовлетворение этому требованию у птенца постепенно развивается инстинкт выбрасывания и в соответствии с ним — специальное углубление на спине,

После всего сказанного остается еще по крайней мере два «но». Первое — это вопрос о том, *настолько ли всемогущ естественный отбор, чтобы создать поведение столь совершенное и в то же время лишенное хотя бы доли разума?* Понятно, что естественный отбор сохранит и «вынесет на поверхность» раз возникшую привычку уносить чужое яйцо взамен подброшенного или выбрасывать «за борт» соседей по гнезду. Но опять же, каким образом эти привычки возникли впервые и какую роль сыграл в этом «слепой» естественный отбор? Рискнем оставить этот вопрос открытым.

Второй вопрос, который вправе задать каждый: *если гнездовой паразитизм дает столь явные преимущества виду-паразиту, то почему же среди птиц так мало паразитических видов?* Действительно, помимо названных уже 80 видов кукушек, паразитируют еще шесть видов американских воловьих птиц, три вида африканских вдовушек, шесть видов африканских медоуказчиков и один вид южноамериканской утки — и это примерно из 8000 видов птиц, населяющих нашу планету, т. е. немногим более одного процента. Разгадка состоит в том, что естественный отбор одновременно действует в различных направлениях, и конечный результат есть некая равнодействующая разных тенденций. Можно сказать, что естественный отбор «заботится» не только о паразите, но и о хозяйке. Вот две главные встречные тенденции, между которыми идет борьба — незримая борьба в мире статистических процессов.

Наша кукушка паразитирует на нескольких десятках видов, общая численность которых настолько велика, что отрицательное влияние на нее со стороны паразита практически равно нулю. С другой стороны, высокая численность хозяев позволяет и самой кукушке удерживать высокую численность своих особей, гарантирующую вид от вымирания. Если представить себе, что приспособившийся к паразитированию вид избрал в качестве хозяина другой вид с невысокой численностью, то вполне реально очень быстрая гибель обоих — сначала хозяина, а вслед за ним и паразита.

Достаточно привести лишь один пример, показывающий, насколько трудной эволюционной задачей является закрепление и стабилизация гнездового паразитизма. Среди десятков ныне существующих видов уток (обычай подбрасывать яйца в чужие гнезда (и не по одному, а по несколько) не является редкостью. Но такие смешанные кладки, состоящие из чрезмерно большого числа яиц, в большинстве случаев гибнут. Прежде всего потому, что насиживающая самка просто не может накрыть все яйца своим телом. Если же птенцы все же вылупятся, они не находят общего языка с приемной матерью, отбиваются от выводка и становятся жертвой хищника или несчастного случая. В результате тенденции не закрепляется естественным отбором. И только один вид — южноамериканская гетеронетта — в силу каких-то, пока неясных, причин приспособился к постоянному паразитированию на других водоплавающих, чайках и пастушках.

Мы видим, что действительно научный подход к изучению, пониманию и объяснению поведения диких животных мог возникнуть лишь после того, как биология пережила два важнейших революционных переворота. Первый — появление и внедрение в умы теории видообразования. Второй — распространение статистического и популяционного стиля мышления. Инстинктивное поведение будет для исследователя набором непонятных иероглифов до тех пор, пока он будет изучать поступки одной особи, в отрыве от жизни популяции и вида, и пока он не попытается распутать нить возникновения и развития инстинкта в ходе эволюции. А сделать это можно лишь на основе дарвиновской идеи о родстве ныне живущих видов между собой. И первым, кто заявил об этом во всеуслышание и подтвердил собственными блестящими исследованиями по поведению уток, был Конрад Лоренц. Его по праву можно считать основателем эволюционной, или сравнительной этологии — науки, которая ответвилась от молодого ствола эволюционной теории и не замедлила щедро отблагодарить свою *alma mater*. Сейчас сравнительная этология является одним из столпов современной синтетической эволюционной теории.

Немало воды утекло, прежде чем биологи свыклись с мыслью, что особь есть не более как отдельный член единого сообщества — популяции. Не сумев встать на эту точку зрения, мы никогда не поймем принципов действия естественного отбора. Но, кроме того, популяционный подход открывает целый ряд новых, увлекательнейших проблем в изучении поведения.

Еще в 20-х годах внимание Лоренца привлекли некоторые виды птиц, ведущих сугубо групповой образ жизни. В своем саду, в Альтенберге, близ Вены, молодой ученый создал нечто вроде зоопарка, но зоопарка необычного, всем обитателям которого была предоставлена полная свобода. Жемчужиной этого райского сада была большая стая диких гусей — диких по происхождению, а отнюдь не по поведению. Птицы были абсолютно ручными — они настолько свыклись с новой обстановкой, что ежегодно гнездились в саду, пополняя стаю новыми юными членами. Если серые гуси господствовали на земле, то крыши и чердаки принадлежали другим любимцам хозяина — орде крикливых галок.

Каждая птица носила на ноге цветное кольцо, имела родословную и собственное имя. Нетрудно представить себе, сколько неожиданных и удивительных фактов могли дать ежедневные многолетние наблюдения за их жизнью. Лоренц приходит к выводу, что и стая гусей, и колония галок — это не случайные группировки отдельных индивидуумов, а организованные сообщества с четкой внутренней структурой. Взаимоотношения между членами такого сообщества регулируются на основе неписаной субординации. Эта «Табель о рангах» действительна не только при разрешении всевозможных конфликтов, но даже — как это ни кажется невероятным, при заключении брачных союзов.

Эти работы, результаты которых были подытожены в двух больших статьях, опубликованных в немецком «Орнитологическом журнале»: «Об этологии общественных видов врановых птиц» (1928 г.) и «Компаньон в птичьем мире» (1935 г.) — положили начало еще одной ветви современной этологии — зоосоциологии.

Зоосоциология тоже имеет дело с инстинктом, ибо все способы действий, к которым прибегает животное при выяснении отношений с себе подобными, базируются на врожденной основе. Это утверждение содержит в себе гораздо больше удивительного, чем может показаться на первый взгляд. Дело в том, что взаимоотношения между особями в популяции регулируются подчас при помощи сложной и разнообразной системы сигнализации¹. На каждый случай жизни в наследственном фонде «припасены» те или иные звуки, те или иные ритуальные позы.

Когда с наступлением первых холодов молодые овсянки, сбившиеся в стаи, впервые начинают испытывать нехватку корма, каждая из них в ответ на приближение слишком назойливого соседа пригибается к земле, взъерошивает спинное оперение, широко раскрывает клюв и издает неприятную сухую трель. С наступлением весны стая разбивается, и молодые самцы впервые в жизни уединяются на собственном участке. Если здесь же рискнет появиться другой самец, хозяин летит к прищельцу, садится рядом с ним и в одно мгновение из стройной птички превращается в пушистый желтый шар. На голове появляется блестящий хохолок, хвост развернут наподобие веера, вздрагивающие крылья подняты вертикально вверх. Впервые в жизни птица проделывает все эти движения столь же «совершенно», как в десятый или в сотый. Чтобы доказать, что здесь не требуется обучения, можно взять птенца овсянки из гнезда, вырастить его в клетке, а спустя несколько месяцев поставить клетку перед зеркалом. Увидев свое отражение, молодая овсянка тут же устроит для вас этот забавный спектакль.

В нашем опыте существенно то, что реакция наступает лишь в ответ на появление особи своего вида или ее изображения. Иными словами, уже сам облик «компаньона» закодирован в наследственном восприятии животного. Однако точнее будет сказать, что у большинства видов закодирована лишь четкая тенденция к восприятию этого облика, которая может быть ослаблена или сведена на нет путем искусственного вмешательства в развитие молодого животного.

Когда я несколько лет назад изучал поведение птиц южного Приморья, меня особенно интересовал довольно редкий в нашей стране вид кулика — так называемый уссурийский зуек. Долгое время я безуспешно разыскивал гнездо этой птицы, а о том, чтобы увидеть пухового птенца, мог только мечтать. Когда же гнездо было найдено, успех превзошел все ожидания. Четыре пестрых яйца, лежавших на подстилке из мелких камешков прямо посреди галечниковой отмели, были сильно наклонуты, и из-под скорлупы шел отчаянный писк. И так, в моих руках сразу оказалась и кладка, которую я сфотографировал и измерил, и птенцы: они вот-вот должны были вылупиться. Но это могло случиться и через час, и через пять часов. Поэтому я взял одно яйцо с собой и весь остаток дня носил его в полусжатой ладони, заменившей инкубатор. Пока и ужинал, яйцо лежало в безопасном месте, потом я снова зажал его в кулаке и улегся спать. Только среди ночи птенец, наконец, вылупился. Когда у меня в руке зашевелилось крошечное существо, я проснулся.

Утром зуек с третьей попытки съел небольшого мучного червя, за ним вскоре последовал второй и третий. Проблема питания была решена.

¹ См. Е. Н. Павлов. Сигнализация и «язык» животных. М., «Знающие», 1970 (выпуск II).

Куличата, как и цыплята, уже через два-три часа после вылупления из яйца могут бегать и разыскивать пищу. Родители не кормят птенцов и не «учат летать» — они лишь оберегают их от хищников, предупреждая об опасности особым криком. В ответ птенец автоматически ложится плашмя и замирает — пока не прозвучит «отбой». Кроме того, взрослые птицы согревают своих отпрысков. Когда куличонку холодно, он бежит к матери и забирается под пушистое оперение ее брюшка. Точно так же и мой зюек, как только ему становилось прохладно, бежал к моей руке и залезал в полусжатый кулак. Вот типичный пример «запечатления». Проведя очень короткий период времени после вылупления в кулаке, куличонок отныне считает своей матерью кисть человеческой руки. Руку от локтя до плеча он просто не замечает, а человек, стоящий перед ним во весь рост, внушает ему страх и заставляет обращаться в бегство. «Запечатление» возможно лишь в очень краткий период, непосредственно следующий за моментом рождения, когда восприимчивость к внешним стимулам особенно обострена.

Запечатление играет жизненно важную роль в существовании гнездовых паразитов. Молодая самка кукушки, впервые в своей жизни приступающая к размножению, откладывает яйца в гнезда птиц того вида, которые ее воспитали. Именно этим объясняется сходство подкинутых яиц с кладкой хозяина. Очевидно, запечатление на облик приемных родителей происходит у кукушки в пору раннего детства, когда она постоянно видит своих кормильцев и слышит их голоса. Но прежде чем отложить яйцо, самка-кукушка должна спариться с кукушкой-самцом. Следовательно, реакция на облик и голос особей своего вида у кукушки всецело врожденная.

Несколько иначе обстоит дело у африканских паразитических ткачиков-вдовушек (это отдаленные родственники наших воробьев). У них запечатление на приемных родителей происходит и у самца и у самки еще в пору их пребывания в гнезде. Самец в это время обучается всем звукам, составляющим словарь его кормильцев. Но, кроме того, он имеет и собственный видовой лексикон. Что касается песни, которую самец распекает в период любви, то она состоит из двух частей: одна — собственная песня ткачика, другая заимствована им у хозяина, в гнезде которого он вырос. Руководствуясь этой песней, самка находит не просто самца своего вида, но именно такого, который воспитан теми же птицами, что и она.

Вот прекрасный пример того, каким образом тот или иной генетический признак, обеспечивающий жизненный успех вида, сохраняется им тысячелетиями. Внутри каждого вида вдовушек существуют так называемые биологические расы. Каждая такая раса — это популяция, приспособившаяся в ходе эволюции к паразитированию на том или ином хозяине. Действие естественного отбора приводит к тому, что у каждой расы паразита окраска скорлупы яиц, полости рта птенцов и их поведение имитируют соответствующие призна-

ки хозяина, чтобы служить для него действенными «репликами». Именно тот факт, что самка, готовая к размножению, разыскивает самца своей собственной расы, обуславливает поддержание генетической чистоты этой расы и сохранение столь важных для нее раздражительных признаков.

Точно так же в ходе эволюции поддерживается и самостоятельность отдельных видов. Самка находит своего самца и опаривается только с ним, игнорируя самцов других видов, хотя нередки случаи, когда представители совершенно различных видов чрезвычайно сходны друг с другом по внешнему облику. Некоторые даже получили название видов-двойников. До недавнего времени американские энтомологи считали, что на территории восточных штатов обитает всего 2—3 вида светляков. Но когда Х. Барбер оставил музейные коллекции и перенес свои исследования в живую природу, чтобы изучить образ жизни этих ночных насекомых, он обнаружил чрезвычайное разнообразие их световых вспышек. Оказалось, что на самом деле среди них существует не 2 и не 3, а целых 18 видов. И резкие различия в их световой сигнализации как раз и поддерживают самостоятельность видов, позволяя самкам правильно опознавать самца своего же вида.

Несмотря на свой сравнительно молодой возраст, современная этология завоевала прочное и почетное место в дружной когорте наук, объединивших свои усилия, чтобы вырвать у природы тайны ее эволюции. Союз этот в последние годы становится настолько прочным, что подчас нелегко найти те грани, которые еще совсем недавно отделяли одну отрасль биологии от другой. Физиологи, нейрофизиологи и кибернетики в своих попытках понять внутренние механизмы поведения — так сказать, принцип «работы машины» — не в силах обойтись без этологии. Загадка возникновения того или иного инстинкта в ходе эволюции, издавна занимавшая зоологов и анатомов, может решаться лишь теперь, под эгидой этологии и в союзе с зоогеографией и систематикой. Генетика не сможет постичь тайны врожденного поведения и способы передачи его от поколения к поколению, если не воспользуется достижениями этологов. Столь же плодотворен контакт этологии и экологии в изучении популяции, ее внутренней структуры, социального поведения, способов существования видов. Немало уже сделано этим прекрасным содружеством, но это не более как начало длинного, трудного и увлекательного пути.

ОБЩЕНИЕ И СОСУЩЕСТВОВАНИЕ

И вдруг все стадо, что-то причуяв необыкновенное, повернулось в сторону к той сопке, из-за которой приходили все рогачи по следу охочей ланки. Скоро все увидели, что из-за сопки наверху начали показываться рога — и какие! Рога медленно вырастали, и казалось, все встревоженные олени думали: да когда же конец? Но когда вслед за рогами показалась могучая голова с непобедимым лбом, все положение сразу определилось: пришел самый сильный, властелин тайги.

М. Пришвин. *Жень-шень*

«Павшая лошадь может быть так же быстро съедена тремя мухами, как и львом», — сказал великий шведский натуралист Карл Линней. Скорость, с какой размножается наша комнатная муха, такова, что только за три летних месяца потомство одного насекомого могло бы достичь сотни триллионов, а потомство всех ныне существующих мух наводнило бы земной шар и не оставило бы на нем места всем прочим животным и растениям. Почему же этого не происходит? «...Это страшное размножение предотвращается постоянными нападениями на насекомых как со стороны насекомыхядных птиц и гадюк, так и других насекомых... Кроме того, их уничтожает дождь, град, засуха и многое другое», — так писал А. Уоллес, один из соратников Дарвина, еще в 1889 году.

И до самого недавнего времени многие биологи были убеждены в том, что чрезмерное размножение популяции того или иного вида сдерживается исключительно внешними причинами — воздействием голода, хищников и инфекционных болезней. Между тем предельно простые опыты показывают, что эти причины — далеко не единственные.

Попробуем содержать группу размножающихся мышей или полевок в наилучших условиях. Поселим их в большую вольеру, абсолютно защищенную от хищных животных и птиц и от проникновения каких бы то ни было болезнетворных микроорганизмов. Будем снабжать эту искусственную популяцию неограниченным количеством лучшего, самого из-

любленного корма. И что же? Сначала наши зверьки будут быстро и успешно размножаться, но однажды наступит момент, когда рост их численности не только резко и неожиданно прекратится, но и пойдет на убыль. В чем же тут дело?

Американскому ученому С. Весси совсем недавно удалось обнаружить любопытнейшие факты, позволяющие частично ответить на этот вопрос. Весси изучал две лабораторные популяции домовых мыши. На протяжении целого года он вел тщательный учет числа родившихся и выживших мышат и одновременно числа драк между взрослыми животными. Первый вывод, сделанный на основании сопоставления этих данных, заключался в том, что резкое падение численности популяции наступает в тот момент, когда количество агрессивных столкновений между взрослыми животными достигает максимума. Надо было проверить, действительно ли повышение внутривидовой агрессивности является причиной, препятствующей дальнейшему росту численности популяции

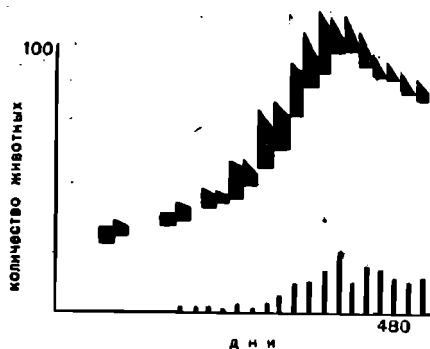
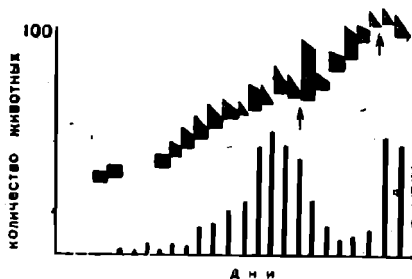


Рис. 4. Изменения численности контрольной и опытной популяций домовых мыши в опытах С. Весси. Левая сторона каждого четырехугольника показывает количество родившихся мышат, правая — выживших. Стрелки указывают время введения и изъятия хлорпромазина. Вертикальные линии — количество драк между животными. (Из Vessey, 1967).



и вызывающей ее резкое падение. В тот период, когда численность обеих популяций уже пошла на убыль, в корм животных одной из них было введено особое вещество, снижающее агрессивность, так называемый хлорпромазин. Численность этой популяции сразу же начала заметно увеличиваться, тогда как численность контрольной продолжала идти на убыль. Когда хлорпромазин изъяли из кормового рациона, численность опытной популяции сразу же снова начала резко падать (рис. 4).

С. Весси обнаружил и целый ряд других интереснейших закономерностей. Он разделил весь период наблюдений на равные отрезки времени, после чего обнаружил, что на протяжении каждого из этих отрезков число рождающихся мышат более или менее постоянно. Напротив, число

погибающих молодых тем выше, чем выше численность популяции; максимальна гибель молодых в периоды падения численности. Иными словами, если рождаемость остается относительно постоянной, то смертность молодняка прогрессивно увеличивается с увеличением численности популяции. Исследователь доказал, что причиной увеличения детской смертности является напряженность агрессивных отношений между взрослыми животными. Самое интересное то, что эта высокая агрессивность не является непооредственной причиной смертности молодых животных — старые обычно не нападают на них, не калечат и не уничтожают физически. Существуют какие-то иные, психофизиологические механизмы, действующие опосредованно, через гормональную и нервную системы.

Надо заметить, что домовая мышь — животное строго общественное. В популяции мышей, как и многих других грызунов; можно выделить более мелкие ячейки — микропопуляции, или, как их называют сейчас — «демы». Каждый такой дем состоит из немногочисленных животных, которые являются друг для друга «своими». При встрече они крайне редко вступают в драку, поскольку знают друг друга «персонально». Всякая другая мышь, взятая даже из соседнего дема и помещенная в другой, расценивается членами последнего как чужак, неизменно подвергается свирепым нападениям со стороны всех аборигенов и обычно в конечном счете или гибнет, или изгоняется прочь. Каждый член дема имеет свой собственный участок обитания, в пределах которого он держится на протяжении всей своей жизни. Этот участок не защищается против других членов того же дема. Иными словами, участки обитания отдельных животных обычно широко перекрываются.

Пока число особей, слагающих дем, невелико, контакты между ними сравнительно немногочисленны, и все взаимоотношения между особями легко регулируются за счет системы иерархии, или социального доминирования. Мыши более низких рангов избегают контактов с более «высокопоставленными» животными, а если уж встреча произошла, то уступают им без возражений. Проявления открытой враждебности и агрессивности очень редки.

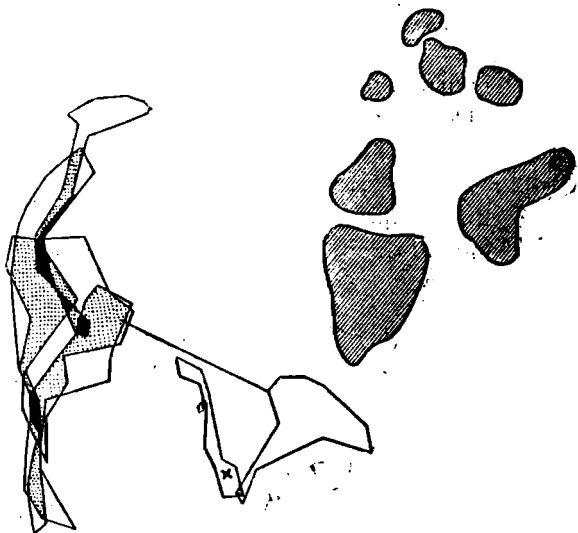
Но как только численность превышает некоторую норму, система социального доминирования перестает справляться с задачей четкого регулирования взаимоотношений. Начинает расти число враждебных столкновений, и обстановка все сильнее накаляется. Именно в этот момент происходит любопытнейшая вещь: некоторые самцы наиболее высоких рангов становятся совершенно нетерпимы к присутствию других самцов и начинают активно защищать границы своего участка, в пределы которого отныне допускаются только самки и неполовозрелые животные. Такой охраняемый участок носит название «территории», а животные, охраняющие его границы, — «территориальными».

Оказывается, переход некоторых наиболее высокоранговых самцов к территориальному способу существования

в критические моменты жизни популяции имеет важный биологический смысл. Во-первых, сразу же вслед за этим резко снижается количество драк, поскольку наиболее сильные и агрессивные высокоранговые самцы отныне гораздо реже вступают в контакт с прочими особями популяции. Исследования С. Весси показали, что 6 наиболее высокоранговых самцов (составлявшие всего лишь около 10% от общего числа самцов популяции) в течение 20 дней до приобретения ими территории были инициаторами 63% всех драк, зарегистрированных в клетке в этот период.

Во-вторых, эти территориальные самцы впредь получают явные преимущества над прочими в сфере размножения. Они спариваются с самками в пределах своей территории, куда прочие самцы не решаются проникнуть и таким образом гарантированы от вмешательства посторонних в их интимные дела. В результате они оплодотворяют большее число самок и тем самым вносят больший генетический вклад в последующее поколение. Так происходит естественный от-

Рис. 5. Слева — участки обитания 5 самцов и одной самки (помечен крестиком) рыжебрюхой полевки. Местность, используемая одновременно двумя животными, обозначена точками, тремя — зачернена. Справа — территории 7 самцов длинноклювого болотного крапивника. (Из Harvey и др., 1965; из Verger, 1965).



бор лучших производителей — территориальные самцы значительно крупнее и активнее нетерриториальных. Это своего рода «элита». Наконец, самки, оплодотворенные территориальными самцами, первые несколько дней после этого проводят в пределах территории своего «супруга», под его надежной защитой. Последнее обстоятельство чрезвычайно существенно. Опыты показывают, что у самки, оплодотворенной одним самцом, а затем помещенной в клетку с другим, беременность может прерваться. Эффект тем сильнее, чем

больше «чужих» самцов помещено вместе с подопытной самкой.

Итак, мы убедились в том, что многие важнейшие параметры — детская смертность, состав производителей, общая численность и др. эффективно регулируются за счет внутренних популяционных механизмов, среди которых важнейшее место занимает социальное поведение. Последнее включает в себя, в частности, различные способы использования пространства и систему социальной иерархии. Говоря о различных способах пространственных взаимоотношений, мы прежде всего выделяем среди них два основных — перекрывающиеся незащищаемые участки обитания и неперекрывающиеся защищаемые территории (рис. 5). Первый способ характерен для так называемых «социальных» видов, второй — для видов «территориальных». Что касается системы социальной иерархии, то она имеет колоссальное значение в регуляции взаимоотношений у «социальных» видов, особи которых постоянно контактируют между собой, и почти не играет роли в жизни видов строго «территориальных», где особи большую часть времени изолированы друг от друга пространственно. Но это лишь грубая схема. Как мы уже могли убедиться, некоторые особи самых высоких рангов у вида социального иногда ведут «территориальный» образ жизни. Отсюда следует, что сама территориальность может служить одним из внешних показателей их высокого социального ранга.

Дж. Калхаун посвятил несколько лет детальнейшему изучению социального поведения серой крысы. К концу исследований в популяции, находившейся под наблюдением Калхауна, было свыше 60 самцов. Из них только два обладали достаточной энергией, силой и мужеством, чтобы удержать в своем единоличном владении обширные территории, на которых жили «гаремы» из 4 и 13 самок. Эти самки размножались гораздо успешнее, чем те, которые жили среди широко перекрывающихся участков всех прочих самцов, объединенных в несколько колоний, аналогичных демам домового мыши. Если среднее число детенышей на одну самку в «гаремах» было 3,8 и 4,3, то в других колониях эти показатели колебались от 3,4 до нуля. В некоторых колониях, где было много конкурирующих между собой самцов, самки практически не приносили потомства.

У многих видов африканских антилоп (водяного быка, водяных козлов, газелей Томпсона и Гранта, топи, пуку и др.) большинство самцов объединено в так называемые «холостяцкие» стада, которые постоянно кочуют и не принимают участия в размножении. Лишь некоторые наиболее старые и крупные самцы в период размножения занимают стационарные территории и защищают их от проникновения других самцов. В тот момент, когда стадо самок пересекает ту или иную территорию, се собственник выбирает себе подругу и спаривается с ней.

Самцы многих видов куриных птиц встречаются с самками на так называемых «токах», которые представляют собой скопища очень маленьких территорий, соприкасающихся своими границами. Финн И. Коувисто, долгое время изучавший взаимоотношения самцов на токах у обыкновенного тетерева, установил, что всех петухов можно подразделить на три ранга. Самые старые самцы, в возрасте трех лет и более,

занимают первое место на иерархической лестнице. Территории этих петухов расположены в самом центре тока, они постоянны на протяжении ряда лет, их границы хозяин активно защищает. Участки более молодых петухов второго ранга менее стабильны. Наконец, самые молодые самцы третьего ранга держатся по окраинам тока и вообще не имеют постоянных территорий. Что касается самок, то они явно предпочитают спариваться на «лучших» территориях в самом центре тока. И. Коивисто замечил, что в 56 случаях из 57 прилетавшая на ток самка спаривалась с петухом первого ранга. Молодые «периферические» самцы практически не принимают участия в размножении.

Можно заметить, что у самых различных видов животных существование популяции регулируется за счет очень похожих поведенческих механизмов. Несомненно, что в ходе эволюции подобные механизмы вырабатывались во всех случаях совершенно независимо, конвергентно, однако их действие приводит всюду к аналогичным результатам. Главные из этих результатов — ограничение рождаемости (а следовательно, и общей численности популяции) вследствие исключения из сферы размножения молодых, «некачественных» животных, и передача последующему поколению лучших генетических качеств за счет предоставления преимуществ животным наиболее «высококачественным». Эти высококачественные животные могут добиться максимального успеха и оставить большее потомство, поскольку они способны удерживать от посягательства соперников некое «жизненное пространство», в пределах которого они гарантированы от всяких случайностей, в частности, от вмешательства посторонних в сложные, интимные процессы размножения.

Надо заметить, что для высокоранговых животных, чтобы добиться явного преимущества в сфере размножения над животными более низких рангов, не всегда обязательно обладание территорией. У многих строго социальных видов пространственные взаимоотношения особей не столь строго оформлены, и «элита» имеет возможность добиться жизненного успеха, не изолируя себя территориально от своих менее успешных конкурентов. Множество примеров такого рода можно найти, исследуя сообщества у различных видов обезьян.

Пространственная организация этих сообществ, как выясняется в последнее время, имеет много общих коренных особенностей. У столь систематически далеких видов, как макаки, павианы и гориллы, распределение особей разного пола и возраста внутри сообщества выглядит чрезвычайно сходно. Центральную, привилегированную группу составляет самец-лидер и иногда еще несколько самцов, стоящих немного ниже лидера на иерархической лестнице. Кроме того, центральная группа включает большинство взрослых самок, которые, по мнению многих исследователей, и являются истинным центром групповой организации. Маленькие дете-

ныши также находятся в центре, рядом со своими матерями. Другие животные (молодые самки и подростки) держатся вокруг центральной группы, тогда как крайние периферические участки заняты самцами низких рангов.

Американские ученые К. Конзвэй и К. Кофорд, изучавшие свободноживущее сообщество макак-резусов, завезенных из Индии в Пуэрто-Рико, обнаружили, что центральная привилегированная группа включает 12 самцов, взаимоотношения которых представляли собой линейную иерархию¹. Положение в иерархии определяется не только возрастом. Хотя первое место занимал один из самых старых семилетних самцов, в том же возрасте находились также шестой и одиннадцатый самцы, а второе и третье места принадлежали пятилетним обезьянам. Наконец, последним в центральной группе был шестилетний самец. Полного соотвещения между положением самца на иерархической лестнице и его успехом у самок также не было обнаружено. Однако лидер находился в сексуальных контактах с 15 разными самками максимальное время — 68 дней, второй самец в системе обладал 14 самками в течение 61 дня, а четвертый — 18 самками в течение 54 дней. Третий самец, как и второй, спарился с 14 самками, но находился при них всего лишь 23 дня. В целом, максимальный вклад в последующее поколение внесли первые пять самцов, тогда как другие члены центральной группы контактировали с небольшим числом самок — от 3 до 8, на протяжении от 2 до 5 дней. Последний, шестилетний самец имел успех всего у 3 самок, которые терпели его только по одному дню.

Очевидно, в большинстве обезьяньих сообществ половые связи регулируются стихийно, и самки сами вольны выбирать тех самцов, которые им больше по душе. Ситуации, описанные в зоопарках и питомниках, когда один самец-лидер жестоко третирует всех остальных самцов и решительно отстраняет их силой от участия в размножении, вероятно, не типичны для естественных, свободноживущих сообществ с ненарушенным соотношением полов. Последние работы англичан Д. Шаллера и В. Рейнольдса, посвященные изучению свободноживущих сообществ у человекообразных обезьян — горной гориллы и шимпанзе, свидетельствуют о большой свободе самок в выборе своих случайных кавалеров. Периферический самец гориллы, спаривающийся с самкой на глазах у самца-лидера, не вызывает у последнего резко отрицательных эмоций.

Однако из этого не следует, что роль лидера в регуляции жизни сообщества и, в частности, сексуальных отношений между его вассалами, сводится к нулю. Многие исследователи, изучавшие упоминавшихся уже макак-резусов, указывают, что лидер, альфа-самец является фокусом «социальной активности» для взрослых самок, что он в значительной степени способен контролировать деятельность про-

¹ Линейная иерархия — простейший случай доминирования, когда каждое животное стоит на одну ступень ниже предыдущего и на одну выше последующего, подчиняясь первому и третируя второго.

чих особей — их сексуальные порывы, взаимную чистку меха (груминг), игры и пр.

Сопоставляя принципы организации сообществ у обезьян Старого Света и у млекопитающих из других отрядов, мы нередко наталкиваемся на удивительные аналогии, которые, несомненно, являются следствием конвергентного развития. У северного морского слона центр лежбища занимают наиболее крупные и сильные доминирующие секачи, окруженные самками. Самцы низких рангов держатся по краю лежбища, у самой кромки берега. Они почти не имеют доступа к самкам. Лишь когда те уходят в воду на кормежку и, находясь у берега, попадают в сферу достижимости низкоранговых самцов, некоторым из них удается овладеть самкой. В колониях желтобрюхого сурка, изученного К. Армитажем, обычно бывает лишь один старый самец-производитель. Что касается самок, то их участки обитания находятся тем ближе к центру колонии, чем выше их социальный ранг. Самки, размножающиеся в центре колонии, дают больший приплод, нежели обитающие по ее периферии. Нечто подобное организации лежбищ у морского слона наблюдается и у некоторых видов птиц. Например, у красных джунглевых кур доминирующий петух держится в центре стаи, так же как и большинство самок. Петухи более низких рангов обычно не рискуют приближаться к лидеру и почти полностью лишены благосклонности кур.

Все эти примеры показывают, что основные принципы пространственной организации сообществ имеют много общего у самых различных видов животных. Особи, наиболее ценные с точки зрения процветания вида и продолжения рода, занимают центральные участки. Они находятся как бы под охраной индивидуумов менее ценных, которые оказывают своего рода буфером между ядром сообщества и враждебной окружающей средой. Англичанин Дж. Нельсон, детально описавший организацию размножающихся колоний (так называемых «летних лагерей») у австралийских летучих лисиц, прямо называет периферических холостых самцов «охранниками». Он пишет, что животные эти весьма нервозны и обычно первыми замечают опасность, грозящую всему лагерю.

Близкие аналогии в способах организации сообществ и в некоторых поведенческих механизмах, регулирующих существование популяции, мы неожиданно находим не только у самых разнообразных видов позвоночных, но и в более отдаленных группах животного царства. Изучая сообщества у некоторых видов насекомых, которые представляют собой совершенно самостоятельную ветвь развития органического мира, мы обнаруживаем, что система социального доминирования, так же как и у позвоночных животных, играет очень важную роль в самоограничении численности популяции.

Читателю, наверное, известно, что в колониях общественных насекомых, таких, как термиты, муравьи, пчелы и осы, обычно лишь одна сам-

ка, называемая королевой, является продолжательницей рода, тогда как все прочие самки выполняют роль рабочих и не откладывают яйца. Однако, в некоторых сообществах с более примитивной организацией, например, у целого ряда видов ос, колония может включать в себя несколько самок, способных к размножению. Между такими самками устанавливается система иерархии, причем одним из главных показателей, определяющих место самки в этой системе, является величина ее яичников. Самка с наиболее развитыми яичниками и является, в сущности, королевой; ее основная роль заключается в откладывании максимального количества яиц. Другие самки подчиняются линейной иерархии. Чем ниже положение насекомого в этой системе, тем меньше оно откладывает яиц и тем больше занято выполнением прочих функций — строительством и запасанием пищи. При встрече двух таких самок менее «высокопоставленная» обязана отрыгнуть некоторое количество пищи, которую вторая оса тут же поедает. Это ритуал подчинения и господства. Как только в силу тех или иных причин яичники королевы начинают уменьшаться в размерах, первое место в иерархии переходит к другой самке, следующей по рангу. Заметим также, что положение в иерархии среди рабочих ос в такой колонии определяется их возрастом.

Что касается колоний с более прогрессивной организацией, имеющих только одну королеву, то и здесь мы обнаруживаем нечто подобное. Хотя яичники у рабочих особей обычно совершенно неразвиты, они в принципе могут функционировать нормально. Оказывается, развитие яичников у рабочих особей сдерживает сам факт присутствия в колонии королевы, а также нехватка свободных ячеек в сотах. Королева, откладывая яйца, занимает все свободные ячейки и тем самым препятствует развитию яичников и размножению рабочих особей. Если королева откладывает недостаточное количество яиц, чтобы занять все ячейки, тогда у некоторых рабочих особей более высоких рангов яичники начинают увеличиваться. Кроме того, можно добиться увеличения яичников у них, если тем или иным способом изолировать их от королевы. Что касается более тонких психофизиологических механизмов, посредством которых осуществляется такого рода контроль над размножением подчиненных особей и рабочих, то о них нам пока еще известно совсем немного.

* * *

Нам бы не хотелось, чтобы у читателя возникло ошибочное представление, что термин «сообщество» применим к любой группе животных одного вида. Очевидно, сообществом можно назвать лишь такую группу, которая имеет определенную внутреннюю структуру, достаточно стабильную во времени и в пространстве. Стабильность поддерживается за счет целого ряда вполне определенных механизмов.

Чтобы эта мысль стала более ясной, сошлемся лишь на два чрезвычайно интересных исследования, проведенных в последние годы со столь разными животными, как кенгуру и макаки-резусы. Изучая естественную структуру популяции у двух видов австралийских кенгуру, красного и серого, Г. Каугли обнаружил, что эти животные обычно предпочитают держаться небольшими группами. Ученый в течение долгого времени попросту подсчитывал число животных в разных группах и на основании несложного математического анализа полученных данных пришел к выводу, что размер

групп определяется чисто случайными процессами объединения и разъединения особей. Иными словами, кенгуру склонны избегать одиночества и охотно присоединяются к встреченным на пути другим особям своего вида. Но они вскоре могут столь же легко покинуть эту группу и присоединиться к другой. Таким образом, состав группы абсолютно непостоянен, а дальнейшая судьба подобного объединения особей практически непредсказуема. Итак, мы вместе с Каугли приходим к несомненному заключению, что группа кенгуру никак не может быть названа «сообществом».

Исследование американца Дж. Вайдерберга представляет собой удивительно интересный эксперимент, проделанный в естественных условиях. Ученый не ограничил себя изучением уже «готовых» сообществ, а решил узнать, каким же образом сообщество формируется.

На несколько небольших островов в Карибском море была выпущена партия макак-резусов, пойманных в Индии в разное время и в разных местах. Животные были индивидуально помечены, после чего за ними установили тщательное наблюдение, продолжавшееся более трех лет. Естественно, что макаки как животные строго общественные сразу же объединились в несколько групп, состав которых сначала был более или менее случайным. В дальнейшем между ними происходил стихийный обмен особями, и состав групп постепенно трансформировался.

Этот длительный стихийный процесс перераспределения животных привел к тому, что некоторые группы довольно быстро деградировали, другие на протяжении всего периода наблюдения владели жалкое существование, и лишь три группы достигли явного процветания и превратились в сообщества в полном смысле этого слова. Показателем процветания является естественное для этих обезьян соотношение полов (с небольшим преобладанием самок), пропорциональный рост числа особей обоих полов во времени и прогрессивное увеличение общей численности — главным образом за счет рождаемости, а не за счет иммиграции из соседних групп.

Проанализировав историю каждой из первоначальных групп, Вайдерберг нашел ряд общих закономерностей, на основе которых происходит формирование сообщества. Он заключил, что первичным ядром сообщества является небольшая группа взрослых, способных к размножению самок. Однако эта единая группа самок сможет положить начало истинному сообществу лишь в том случае, если управление над ними окажется в руках взрослого самца, и если к ним присоединится еще некоторое «критическое» количество особей разного пола и возраста из соседних групп. В дальнейшем это первоначальное ядро будет успешно развиваться и привлекать новых иммигрантов.

Действительно, две наименее долговечные группы с самого начала оказались во власти неудачных лидеров. Первая, где доминирующим животным стала взрослая самка, просуществовала всего лишь полгода. Вторая, с молодым самцом в роли лидера, прекратила свое существование через 10 месяцев. Наконец, еще одна группа, в которой лидерство принадлежало попеременно двум молодым самцам, отличалась на протяжении всего периода наблюдений совершенно противоестественным половым и возрастным составом своих членов. Здесь было очень мало самок, которые временами вообще покидали группу, а среди непропорционально большого количества самцов совершенно не было взрослых животных — старые самцы лишь периодически присоединялись к группе и вскоре покидали ее.

Резюмируя свою работу, Вандерберг дает три основных критерия сообщества: 1) присутствие «основной группы», состоящей не менее чем из трех взрослых самок с потомством, объединенных в систему иерархии и живущих совместно не менее полугода; 2) частые социальные контакты между членами группировки, преимущественно неагрессивной природы; 3) случаи изгнания животного из группы в результате его антагонистического столкновения с другими членами. Крайне редки.

При изучении сообществ у животных мы рассматриваем обычно такие показатели, как степень связанности особей между собой, единства их действий, стабильности, а также форму реакции на «чужих» особей того же вида. Каждый из этих параметров, взятый сам по себе, еще не является критерием сообщества, все они должны рассматриваться совместно. Например, можно поражаться необычайному единообразию действий всех куличков, составляющих пролетную стаю, когда они абсолютно одновременно и единообразно проделывают в полете тот или иной сложный маневр, одновременно присаживаются на кромку берега, одновременно принимаются за разыскивание корма, потом отдыхают и, наконец, вместе покидают отмель. Однако более длительные наблюдения за такой стаей показывают, что состав ее далеко не постоянен, что в стае нет определенной внутренней структуры и что две стаи могут легко объединиться вместе. Все это не позволяет назвать такую мигрирующую стаю «сообществом» в точном смысле этого слова, это лишь более или менее случайная агрегация особей.

Сравним между собой организацию популяций у двух видов человекообразных обезьян — у гориллы и шимпанзе. Внешне пространственная структура популяций у обоих видов выглядит примерно одинаковой. И гориллы, и шимпанзе живут сравнительно небольшими группами, не превышающими трех десятков животных, в среднем — до полутора десятков или несколько больше. Однако более детальные наблюдения показывают, что сходство здесь только внешнее. Группы горилл гораздо более постоянны по своему составу на протяжении длительных отрезков времени, тогда как группы шимпанзе чрезвычайно непостоянны, они часто разделяются на более мелкие группировки, которые, в свою очередь, могут в любых сочетаниях объединиться между собой. Отсюда и множество других различий. Прежде всего стадо горилл имеет четкую внутреннюю структуру, которая выражается в строгой системе иерархии. В группе шимпанзе так же, как и у горилл, обычно есть старый самец, играющий роль временного лидера, но среди остальных животных иерархические отношения выражены очень слабо. Если у горилл положение каждого животного в группе строго фикс-

сировано, то у шимпанзе отношения господства и подчинения проявляются лишь при непосредственном контакте двух особей, обладающих неодинаковой силой и настойчивостью.

Каждое стадо горилл обладает постоянным групповым участком обитания. Хотя участки обитания разных групп широко перекрываются, тем не менее стада контактируют сравнительно редко, поскольку каждое имеет более или менее традиционные пути кочевков. При встрече двух групп никогда не происходит их перемешивания. Вожаки в этот момент обычно бывают возбуждены, они бьют себя в грудь и всячески демонстрируют свое неудовольствие. У шимпанзе, как мы уже упоминали, отношения между отдельными группами носят совершенно иной характер. Резюмируя все сказанное, мы отмечаем, что у горилл степень связанности особей, стабильности групп и отрицательных реакций на чужаков несравненно выше, чем у шимпанзе. Строго говоря, группе горилл можно с полным правом назвать организованным сообществом, тогда как применение того же термина к группе шимпанзе мало оправдано.

Изучая способы использования пространства у разных видов животных, мы приходим к выводу, что пригодная для существования площадь более или менее равномерно распределена между отдельными, так сказать «элементарными единицами», слагающими популяцию. У видов строго территориальных, или одиночных, такой элементарной единицей является одна особь или размножающаяся пара со своими отпрысками (семья). У видов социальных — сообщество. Как мы видели на примере горилл, каждое истинное сообщество на протяжении длительного периода изолировано от всех остальных, и это наводит на целый ряд очень важных размышлений.

Всем хорошо известно, что постоянные близкородственные браки должны приводить к отрицательным результатам. Не будем вдаваться в обсуждения этой важной биологической проблемы, которая относится скорее к области генетики. Заметим только, что в природе есть немало специальных механизмов, препятствующих широкому распространению близкородственных браков. Одним из таких механизмов служит более или менее постоянный обмен особями между разными сообществами. В частности, у горилл так же, как и у других видов обезьян, некоторые взрослые самцы предпочитают вести одиночный образ жизни и лишь на время присоединяются к тому или иному сообществу.

Д. Шаллер, долгое время наблюдавший горилл в естественных условиях и знавший почти всех животных в лицо, так и назвал одного из старых самцов «одиноким странником» (седьмой самец в диаграмме — рис. 6).

Таким «одиноким странником» принадлежит очень важ-

ная роль — посещая новое сообщество и спариваясь с тамошними самками, эти самцы, выражаясь архаическим языком, осуществляют «прилив свежей крови» в замкнутую группу. Если же перейти на язык современной генетики, то можно сказать, что их роль состоит в переносе генетического материала между сообществами. Они осуществляют миграцию генов и поддержание генетического единства всей популяции в целом. Если бы обмен генами между сообществами полностью прекратился, не исключено, что популяция, распавшаяся на абсолютно изолированные группы, с течением времени должна была бы деградировать.

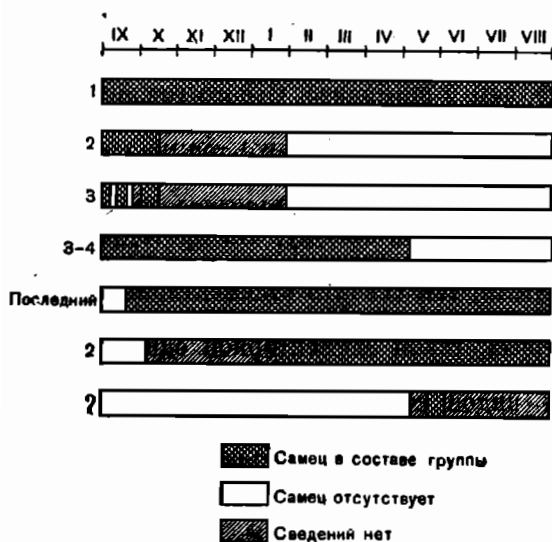


Рис. 6. Присутствие самцов в группе горных горилл, находившейся под наблюдением в течение года. Римские цифры — месяцы, арабские цифры слева — место самца в системе иерархии. (Из Shaller, 1963).

Убедившись в том, что опасность близкородственных браков столь велика, читатель может задать вопрос, почему же популяции многих видов подразделяются на более или менее изолированные сообщества, которые одним своим существованием сильно увеличивают такую опасность. Ответить на этот вопрос исчерпывающе вряд ли возможно.

Можно предположить, что существование вида в форме отдельных (относительно, но не полностью) изолированных популяций — это один из наиболее оптимальных вариантов для приспособительной эволюции. Поскольку малая популяция эволюционирует быстрее, чем большая, то при такой пространственной структуре возможно более подвижное изменение генных комплексов, большая гибкость вида по отношению к внешней среде, постоянная проверка тех или иных комплексов «на прочность». Если же рассматривать пробле-

му более узко, с поведенческой точки зрения, то можно сказать, что существование отдельных сообществ создает обстановку предсказуемости для каждого животного. Для особей наиболее ценных гарантируется наилучшая обстановка в ущерб животным менее ценным для вида. Оценка же «качества» отдельных особей возможна лишь в относительно несложной социальной среде, застрахованной от слишком большого количества случайных, непредвиденных факторов, в стабильном сообществе, состоящем из обозримого числа особей. Это число должно быть не слишком мало — чтобы обеспечить необходимое генетическое разнообразие, и не слишком велико — чтобы сообщество не утратило своих ясно очерченных границ. Изучая величину сообществ у разных видов животных, в частности у всевозможных обезьян, зоологи в ряде случаев обнаружили, что естественный отбор благоприятствует группировкам средней величины. У американских хомячков-перомыскусов отдельные демы включают в себя от 10 до 75 зверьков.

* * *

Говоря о структуре популяции и об организации сообществ, нельзя обойти молчанием вопрос о формах взаимоотношений между самцами и самками у разных представителей животного мира, ибо контакты сексуальной природы являются одной из важнейших категорий «социального поведения» у животных. Современному цивилизованному человеку наиболее естественными кажутся длительные моногамные отношения между представителями разных полов. Это неизбежная дань нашей этике и традициям.

В животном мире необходимость в моногамии возникает лишь в тех случаях, когда процессы нормального развития и воспитания молодняка требуют участия в них обоих родителей — и самца и самки. У большинства беспозвоночных и низших позвоночных животных (амфибии, рептилии, многие рыбы) отложенные самкой яйца предоставляются самим себе. Не удивительно, что в этих группах животного мира случаи моногамии чрезвычайно редки и основной формой взаимоотношения самцов и самок является промискуитет¹. Особи разных полов встречаются на короткое время, необходимое для спаривания.

У большинства млекопитающих беременная и кормящая самка сама способна добывать себе пропитание. У одиночных, территориальных видов млекопитающих на самку обычно ложится вся забота об ее отпрысках; у социальных видов она получает в этом косвенную помощь от всех прочих чле-

¹ Промискуитет — неупорядоченные половые связи.

нов сообщества. Поэтому среди млекопитающих преобладающими формами сексуальных связей являются промискуитет или полигиния. В последнем случае один самец оплодотворяет несколько самок, составляющих его «гарем» или живущих на его территории. У копытных животных, например у оленей, «гаремы» включают в себя обычно не более полутора десятков самок, тогда как у котиков некоторые старые самцы удерживают на своей территории до сотни самок и более.

Иное дело у птиц, которые откладывают яйца, нуждающиеся в непрерывном обогревании. Насиживанием яиц занимаются и самец и самка попеременно, и тогда каждый из родителей имеет возможность заботиться о своем пропитании в тот период, когда другой сидит на гнезде. Или же насиживает только самка — в этом случае самец держится неподалеку, кормит самку и предупреждает ее о грозящей опасности¹. Лишь у сравнительно небольшого числа видов птиц в процессе эволюции возникли некоторые особенности, позволяющие самкам обходиться в период насиживания без помощи самца². Вот почему моногамные отношения наиболее широко распространены среди птиц — как ни в какой другой группе животного мира.

Взаимоотношения между самцами и самками у того или иного вида находятся в тесной связи с особенностями его популяционной структуры, в частности — ее пространственной организации. Если мы сопоставим организацию лежбищ у двух видов ластоногих — у морского слона и котики, то найдем здесь очень резкие различия. У первого вида использование пространства самцами-производителями практически не упорядочено. Мощные секачи лежат где попало, нередко на расстоянии нескольких метров друг от друга. Если один из них пытается овладеть самкой, то другой, находящийся неподалеку, нередко использует силу и сам спаривается с ней, грубо оттолкнув соперника. Самки, уходящие в воду на кормежку, оказываются во власти самцов более низких рангов, которые достаточно сильны, чтобы их домогательствам можно было противостоять. Это типичный случай неупорядоченных сексуальных контактов, обусловленный тем, что самцы морского слона не имеют фиксированных индивиду-

¹ У очень немногих видов птиц кладку насиживает только самец (например, у тинаму, терхперсток, некоторых страусов и куликов и др.).

² Самки этих видов во время насиживания ограничивают себя в пище, поскольку не могут слишком часто покидать гнездо с кладкой. К концу периода насиживания они сильно теряют в весе. Такая вещь возможна преимущественно у крупных птиц с невысоким темпом обмена веществ, а среди мелких — главным образом у сбитателей тропических областей.

альных участков, границы которых они могли бы защищать от других секачей.

Напротив, у котика каждый самец охраняет обширный участок берега вместе с несколькими десятками лежащих здесь самок. Все они спариваются исключительно с этим самцом — собственником территории. Итак, для котиков характерны достаточно упорядоченные половые связи, которые мы называем полигинией. Это следствие четкой пространственной организации размножающейся популяции.

Тот или иной способ взаимоотношений между самцами и самками является как бы равнодействующей множества различных форм поведения, непосредственную связь между которыми не всегда легко обнаружить.

Англичанин Д. Сноу, посвятивший много времени исследованию биологии мелких тропических птиц манакитов, весьма остроумно объясняет причины возникновения у них в ходе эволюции своеобразного способа взаимоотношений между полами. Это один из немногих видов птиц, у которых самцы и самки не образуют моногамных пар, а встречаются только для спаривания на токах. Тропические леса Центральной Америки, в которых обитают манакиты, предоставляют им изобилие корма. Эти птицы питаются преимущественно плодами и ими же выкармливают птенцов. Добыча растительного корма не связана с такой большой затратой времени, которая необходима для ловли насекомых. Таким образом, особенности питания позволяют самке выкормить свой выводок без помощи самца. Этому способствует и то обстоятельство, что манакиты откладывают всего два-три яйца — гораздо меньше, чем большинство мелких моногамных видов птиц. А двух-трех птенцов вырастить легче, чем пять или шесть.

С другой стороны, изобилие хищников, готовых пожираться яйцами и птенцами, приводит к очень большой гибели гнезд манакитов. Чтобы снизить эти потери, необходима тщательная маскировка. Самцы у манакитов окрашены чрезвычайно бледно, а самки имеют скромную покровительственную окраску. С этой точки зрения отсутствие самца около гнезда даже полезно, поскольку уменьшается опасность демаскировать гнездо и выдать его присутствию хищнику.

Большая потеря гнезд требует повторных кладок. Самка, потерявшая гнездо, может многократно гнездиться вновь, ведь «лето» в тропиках царит многие месяцы. Чтобы повторное спаривание было всегда возможно, готовые к размножению самцы в течение всего этого периода почти неотлучно «дежурят» на току, поджидая самок.

Последние, прилетая на ток, выбирают лучших, с их точки зрения, кандидатов в отцы своих будущих детей. Очевидно, в этом выборе немалую роль играют внешние качества самцов — яркость их окраски, интенсивность брачных демонстраций. Иными словами, здесь играет роль особая форма естественного отбора — половой отбор. В результате яркая окраска самцов в процессе эволюции становится все более экстравагантной. Для этого нет никаких препятствий, ибо самцы не принимают участия в насиживании и выкармливании молодняка, и усиление бледности их окраски не вредит существованию вида в целом. В густом тропическом лесу самцы легче разыскать большую группу ярких, как драгоценные камни, самцов.

Эти немногие примеры наталкивают на мысль, что всякая попытка выделить «более прогрессивные» и «менее прогрессивные» формы сексуальных взаимоотношений неизбежно на-

толкнется на непреодолимые трудности. Каждый тип такого рода взаимоотношений имеет и свои достоинства, и свои недостатки, но он предельно приспособлен ко всем другим особенностям биологии и поведения вида. Механизмы такого приспособления могут быть необыкновенно тонкими, и некоторые из них удалось выявить лишь совсем недавно. В качестве примера можно привести интереснейшие наблюдения англичанина Дж. Делиуса, посвященные изучению интимных сторон жизни полевого жаворонка.

Как и подавляющее большинство других видов птиц, жаворонки моногамны. Это типичный территориальный вид. Весной первыми с юга прилетают самцы и занимают индивидуальные участки, границы которых они охраняют от всех прочих самцов. Спустя несколько дней появляются самки и выбирают себе супругов по вкусу, чтобы остаться на гнездовые в пределах их территорий. Итак, самцы и самки прилетают одновременно, и можно было бы предположить, что каждая пара формируется каждый год случайно из разных партнеров. Чтобы узнать, так ли это, Делиус несколько лет подряд кольцевал всех жаворонков, находившихся под его наблюдением. Он выяснил, что почти половина прошлогодних пар возобновляется на следующий год в том же составе. Чтобы понять причину такого постоянства пар, исследователь проанализировал отдельно те случаи, когда самцы заняли ту же территорию, что и в прошлом году, и те, когда они сменили место своего жительства. Из 20 пар, самцы которых не изменили своим прошлогодним территориям, распалось лишь 8 (40%) — по вине самок, которые загнездились с другими самцами по соседству. Из 16 пар, в которых самцы избрали новые территории, распалось 13 (81%) и лишь 3 самки остались верны своим прошлогодним территориям, несмотря на то, что те были заняты новыми самцами. Из этих различий, которые оказались статистически достоверными, следует вывод, что связи между прошлогодними супругами возобновляются не только на основе совместных «земельных владений». Очевидно, играют роль и определенные индивидуальные черты привязанности. Оказалось, что более постоянны из года в год те пары, которые наиболее успешно размножились в прошлом году. Из 10 пар, успех размножения которых был выше среднего, на следующий год распалась лишь одна, а из 10 других, не достигших среднего успеха, распалась 8.

Англичанин Дж. Коулзен, изучавший биологию трехпалой чайки, пришел к выводу, что пары, формирующиеся из тех же партнеров, что и в прошлом году, гнездятся раньше, имеют в кладке большее число яиц и выводят больше птенцов. Потеря старого партнера оказывает отрицательное влияние на успех размножения оставшегося супруга. Некоторые пары оказываются несовместимыми, и тогда они быстро распадаются. Эти примеры свидетельствуют о том, насколько тонкими могут быть механизмы взаимодействия между отдельными особями. А ведь большинство из нас подсознательно предполагает, что животные — это всего лишь очень сложные автоматы. Мысль о том, что они могут иметь ярко выраженную индивидуальность, накладывающую печать на все их «поступки», укладывается в нашем сознании с большим трудом.

Мы убедились, что способы организации популяций у разных видов животных могут быть совершенно различными. Мы выделили два основных типа — «территориальный», связанный с тенденцией к одиночному образу жизни, и «социальный». Это лишь крайние варианты, связанные между собой непрерывной цепью переходов. Например, есть виды строго социальные, у которых существование отдельной особи, изолированной от сообщества, попросту невозможно. Такова медоносная пчела. У других видов территориальный и социальный способы существования могут периодически сменять друг друга. Всем хорошо известные синицы-гаички территориальны в период размножения, а в холодное время года объединяются в стаи, которые представляют собой довольно организованные сообщества. Наконец, у домовых мыши и у серой крысы некоторые самцы иногда ведут территориальный образ жизни в пределах сообщества.

Уже это одно дает основания предполагать, что в ходе эволюции одни способы организации могут сменяться другими. Перед исследователем эволюции социального поведения стоит вопрос, в каком направлении шли эти изменения и каким образом одна форма организации преобразовывалась в другую. Эта увлекательнейшая область полна загадок, которые совсем нелегко разрешить. Нет даже единой точки зрения на сущность самых основных, самых общих принципов эволюции сообществ. Одна группа исследователей во главе с Вайн-Эдвардсом придерживается мнения, что в результате естественного отбора вырабатывается особая категория социального поведения (эпидеиктическое поведение), функция которого — поддержание популяции в состоянии подвижного равновесия (гомеостаза). Другие считают, что социальное поведение есть компромиссное следствие приспособления популяции к отдельным, частным условиям существования — к особенностям ландшафта, климата, питания и пр. Пока что в наших руках лишь отдельные разрозненные факты. Их еще трудно объединить в законченную и цельную картину, которая едва только начинает смутно вырисовываться.

Для того чтобы реконструировать историческую картину эволюции популяционных систем, существует только один способ. Исследователь должен иметь перед глазами достаточно обширную группу близкородственных видов, отличающихся особенностями структурной организации своих популяций. Эти виды должны быть расположены в естественный ряд в соответствии со степенью родства. Иными словами, для этих видов должно быть построено генеалогическое древо, отражающее эволюцию группы в целом. У основания древа мы

располагаем вид наиболее древний, наиболее близкий к общему предку всех изучаемых видов, на концах его ветвей находятся виды наиболее молодые. Такое генеалогическое, или **филогенетическое** дерево до сих пор строилось главным образом на основе данных о строении тела представителей этих видов, — на критериях морфологических. Мы можем подставить известные нам данные о структуре популяций у изучаемых видов в наше генеалогическое дерево и таким путем восстановить картину эволюции социального поведения.

К сожалению, здесь могут возникнуть некоторые трудности, которые нередко приводят к порочному кругу. Естественно, что нам хотелось бы прийти к стройной системе постепенных переходов от одного крайнего типа организации к другому. Однако, располагая разные типы организации в том порядке, которого требует уже готовое генеалогическое дерево, построенное ранее по морфологическим признакам,

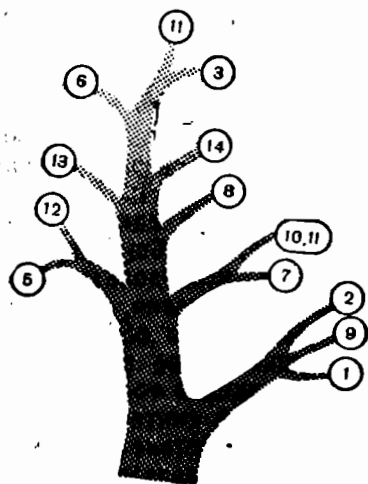


Рис. 7. Генеалогическое (филогенетическое) дерево, построенное для североамериканских этеостом по морфологическим признакам. Цифры указывают место каждого вида в преемственном ряду, построенному по признакам поведения — брачного и социального. (Из Wynn, 1959, с изменениями).

мы не всегда получаем желаемую картину постепенной эволюции поведения. Тогда нам хочется «перекроить» старое дерево на новый лад, используя в качестве главенствующего критерия само поведение. И теперь уже трудно разобраться, кто прав, а кто виноват. Мы уже не можем быть уверены в том, что построенная нами схема отражает действительный ход эволюции. Именно такая вещь получилась при попытке восстановить эволюцию социального поведения в группе из 14 видов североамериканских рыб-этеостом. Противоречия между данными Х. Винна, изучавшего их поведение, и филогенетическим деревом морфолога Р. Бейли отражены на рис. 7.

Еще хуже обстоит дело в том случае, когда морфологи-

ческие данные не позволяют построить сколько-нибудь убедительное филогенетическое древо. Тогда поведенческий ряд строится с использованием одних только данных о поведении. При этом обычный способ расположения видов — от одиночных к социальным. Подсознательно предполагается, что общественный способ существования является более прогрессивным. В основе этого предположения, вероятно, лежит немалая доля антропоморфизма: если человек — «венец природы», и ведет он при этом общественный образ жизни, то и во всех прочих группах животного мира, будь то пчелы или насекомые, эволюция якобы всегда должна приводить к социальности. Очень может быть, что впоследствии нам удастся строго обосновать эту точку зрения, но пока что она не более, чем постулат, принятый без достаточных доказательств.

Сплошь и рядом мы находим резкие различия, сравнивая способы организации популяций у видов, состоящих в очень близком родстве. Например, лисица — строго одиночное, территориальное животное, а волк живет сообществами. То же самое можно сказать в отношении тигра и льва. Способы организации популяций у двух наиболее близких к человеку видов приматов — у шимпанзе и гориллы — явно неодинаковы. Но если мы спросим любого специалиста по хищникам или по приматам — кто прогрессивнее, лисица или волк, тигр или лев, горилла или шимпанзе, то этот вопрос покажется ему абсурдным. Он ответит вам, что для каждого вида «прогрессивно» то, что наиболее соответствует особенностям его образа жизни. Это извечная проблема «прогресса и приспособления», не дает покоя многим поколениям биологов.

Большинство видов чаек живет большими колониями. Однако среди чаек есть и одиночные виды, к которым относится, в частности, трехпалая чайка. Этот вид, в отличие от всех остальных, устраивает гнезда на крошечных уступах отвесных утесов. Н. Тинберген считает, что одиночный образ жизни — это примитивный признак, указывающий на родственную близость трехпалой чайки к общему предку всей группы. Иными словами, трехпалая чайка помещается у самого основания генеалогического древа, на ветвях которого располагаются прочие колониальные виды чаек. Вывод ясен: одиночный образ жизни в эволюции этой группы сменяется колониальным. Между тем ход мыслей может быть и совершенно иным: трехпалая чайка в ходе эволюции группы была вытеснена другими, более конкурентоспособными видами в незанятую «экологическую нишу» (узкие уступы крутых утесов), и в результате этого перешла от колониального к одиночному образу жизни.

Среди сравнительно небольшого еще числа детальных исследований, посвященных эволюции социальных систем в

разных группах животного мира, одной из наиболее доказательных является работа Дж. Спрэдбери.

Изучая эволюцию социального поведения у ос, Спрэдбери берет в качестве одного из главных показателей степень развития материнского поведения самок. В начале своего ряда исследователь помещает все виды одиночных ос, располагая их друг за другом в зависимости от уровня развития у них заботы о потомстве. Первыми стоят виды, у которых самка строит одиночную ячейку, приносит сюда парализованную гусеницу и откладывает на нее яичко. Впоследствии вылупившаяся из яйца личинка осы постепенно поедает заготовленную для нее гусеницу и, превратившись во взрослое насекомое, покидает свою колыбель. Она так никогда и не видела своей матери. У другого вида самка не только делает первоначальный запас пищи для личинки, но по мере ее роста изредка приносит новых парализованных гусениц. Самки третьего вида кормят своих личинок ежедневно. Следующий в ряду вид характеризуется тем, что самка строит не одну, а несколько ячеек. Она подкармливает личинок полупережеванными гусеницами и охраняет гнездо, патрулируя его окрестности. Из всего сказанного Спрэдбери делает вывод, что возникновение примитивной социальности начинается с установления контактов между матерью и ее отпрысками.

Далее в своем ряду автор помещает виды, у которых две или более самок кооперируются для постройки гнезда, а позже кормят личинок пережеванными насекомыми. Это уже первый шаг к общественному образу жизни. Следующий шаг — группа самок строит большое гнездо с множеством ячеек. В такой колонии намечается некоторое разделение труда и появляются первые признаки морфологического несходства между отдельными особями — так называемого полиморфизма, который столь характерен для общественных насекомых (вспомните подразделение муравьев на касты — королеву, рабочих, солдат и др., которые резко отличаются друг от друга по внешнему облику). И наконец, последними в ряду стоят строго социальные виды ос — с маткой корслевой, с рабочими, объединенными в иерархическую систему, с особыми механизмами регулирования численности разных каст и всех членов колонии в целом. Совместная защита колонии у этих видов весьма эффективна, как многие могли убедиться на собственном печальном опыте.

Способы организации популяционных систем в животном мире настолько разнообразны, что почти невозможно окинуть все это многообразие единым взглядом. И все же создается впечатление, что существуют некие общие тенденции. Именно при переходе от более низкоорганизованных групп к более высокоорганизованным намечается сдвиг в соотношении детерминированных и случайных процессов, регулирующих существование популяции. Надо сказать, что уже само деление процессов на детерминированные и вероятностные в данном случае весьма схематично. Высокая степень организации еще не предполагает полной детерминированности, и это, вероятно, справедливо даже для цивилизованного человеческого общества. Можно сослаться на совершенно справедливое замечание О. Ричардса, который считает, что организация у общественных видов насекомых есть некий конечный результат одновременного воздействия на каждую особь целого ряда разнообразнейших стимулов, которые в среднем приводят к большей или меньшей вероятности возникновения совместных «правильных» действий,

КОНКУРЕНЦИЯ И ИЗОЛЯЦИЯ

...Наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения...

Ч. Дарвин. *Происхождение видов путем естественного отбора*

В самой южной части советского Приморья, там, где утреннее солнце появляется прямо из вод Японского моря, ранней весной (когда на бурых сопках еще лежат клочья снега, когда темные воды рек окаймлены зеленоватыми ледяными закраинами и малиновыми полосами чозениевого мелколесья) на обширных песчано-галечниковых речных косах появляются первые уссурийские зуйки (кулички). Небольшие, величиной со скворца, голенастые птички степенно расхаживают вдоль самой кромки воды, то и дело погружая в нее голову по самые плечи. Так кулички ловят притайившихся на илистом дне крупных личинок поденок. Пресытившись ими, зук выходит на мокрый прибрежный песок и начинает, словно миноискателем, зондировать его своим клювом: то там, то здесь птица достает буквально «из-под земли» толстую извивающуюся личинку крупного комара.

Что заставляет наших куличков прибегать к столь необычным и «сложным» способам добывания пищи? Причина этого совершенно ясна: поверхность отмели мертва и пустынна, если не считать крошечных комаров и ногохвосток, которые настолько малы, что, несмотря на свое изобилие, не в состоянии утолить голод сравнительно крупной птицы. Поэтому кулики вынуждены добывать пропитание или из воды, или из толщи песка.

Когда дни становятся более продолжительными, а солнце пригревает сильнее, отмель кажется не столь необитаемой. То там, то здесь промелькнет небольшая жужелица, пробежит между камнями паук и тут же снова спрячется в нор-

ку. У кромки воды перелетают юркие мухи. Но даже и сейчас небогата жизнью речная коса — слишком мало здесь растений, чтобы давать укрытие и пищу многочисленным и разнообразным насекомым. А бедность беспозвоночными не позволяет селиться в этих местах и большому количеству птиц.

Изучая небогатое население такой песчано-галечниковой отмели, нетрудно заметить, что отдельные виды, слагающие его, объединены между собой многочисленными и тесными связями. Существование этих взаимозависимостей приводит к тому, что каждый вид живет не сам по себе, а как член единого сообщества организмов — биоценоза. С точки зрения человека, исследующего биоценоз, часть слагающих его видов существует почти всецело за счет другой части. Первых мы обычно называем хищниками, вторых — жертвами. Чем малочисленнее состав жертв и чем они малодоступнее для хищников, тем малочисленнее должны быть хищники и тем острее конкуренция между ними.

Количество видов жертв, населяющих отмель горной реки, можно пересчитать по пальцам: несколько видов мелких жуков, мух и пауков, да живущие в толще песка личинки некоторых насекомых. В воде у берега держатся юркие личинки веснянок и поденок. Чтобы прокормиться самим и прокормить своих четырех будущих птенцов, каждая пара уссурийских зуйков должна закрепить в своем единоличном пользовании обширный участок речного берега. Несомненно, охраняемая самцом отмель длиной почти в полкилометра и шириной в 300—400 м содержит избыточное количество пищи, но этот избыток необходим и для хищника, и для его «жертв». Семье куликов он гарантирует «прожиточный минимум» на случай всевозможных непредвиденных событий — например, резкого и продолжительного ухудшения погоды. Популяция жертв предохраняется от поголовного уничтожения, и тем самым сохраняются условия для существования популяции хищника в будущем.

Итак, перед нами типичный пример территориального поведения, на котором, может быть, и не стоило бы останавливаться, если бы не одно чрезвычайно интересное обстоятельство. Не успели уссурийские зуйки обосноваться и поделить между собой речные косы, как с юга начинается настоящее нашествие новых претендентов на те же самые «земельные участки». Уже через две недели после прилета уссурийских зуйков на отмелях рек появляются их близкие родственники — малые зуйки, которые твердо намерены остаться здесь на гнездование.

Бесцеремонность этих новых пришельцев приводит пионеров в полное замешательство. Когда на отмели, занятой уссурийским зуйком, появляется серенький перевозчик или изящная желтая трясогузка, хозяин территории обычно не

реагирует на их присутствие — хотя и перевозчики, и трясогузки питаются теми же насекомыми, что и зуек, и являются его потенциальными и реальными конкурентами. Но владелец ничего не знает об этом; для него конкурент лишь тот, кто выглядит так же, как он сам. Поэтому он свирепо нападает на свое отражение в большом зеркале, укрепленном на песке посреди отмели, или же на чучело птицы своего вида, хотя ни отражение, ни чучело не поедает на глазах у хозяина «принадлежащих ему» насекомых. Но еще более свирепый антагонизм вызывает появившийся на отмели малый зуек, который даже опытному орнитологу на первый взгляд может показаться немного уменьшенной копией зуйка уссурийского (рис. 8).

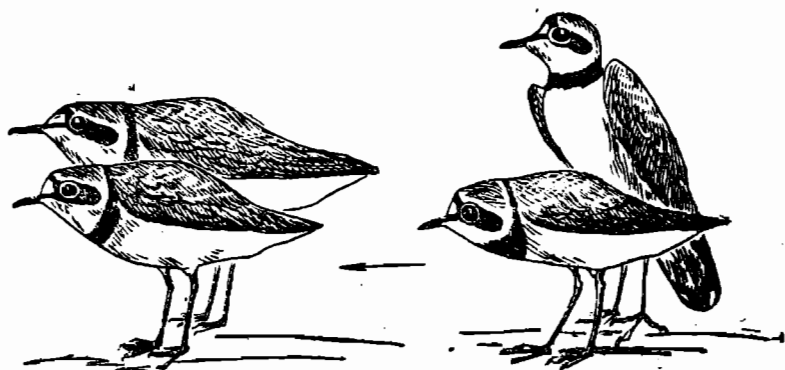


Рис. 8. Уссурийский зуек (задний) пытается изгнать малого зуйка со своей отмели. Обе птицы — в угрожающих позах (последовательные стадии — справа налево). Ориг. рис. автора.

Еще в 1934 году русский ученый Г. Ф. Гаузе высказал мысль, что два близких вида не могут долгое время одинаково успешно существовать вместе в одном и том же ландшафте. Действительно, если виды очень близки между собой по всем своим признакам, то они склонны пользоваться одними и теми же ресурсами, которые может предоставить им излюбленный ландшафт. В частности, они оба будут предпочитать одну и ту же пищу. Неизбежно возникнет конкуренция, которая рано или поздно ведёт к вытеснению одного из видов другим. Г. Ф. Гаузе доказал свою гипотезу, посадив вместе в сосуд с водой по одинаковому количеству особей двух близких видов инфузорий. Было проделано немало опытов, и каждый из них приводил к одному и тому же результату — проходило несколько дней, и в сосуде оказы-

вались инфузории лишь одного из двух первоначально посаженных видов. Другая, конкурирующая популяция неизменно погибала.

Такие опыты неоднократно повторялись и позже. Было выяснено, что исход конкурентной борьбы двух подопытных популяций во многом зависит от условий опыта. Если посадить вместе по одинаковому числу мушек дрозофил, относящихся к двум разным видам, то окажется, что один из них будет всегда побеждать при температуре воздуха $+15^{\circ}\text{C}$, а другой — при температуре $+25^{\circ}\text{C}$. Этот эксперимент удастся лишь в том случае, если мы будем тщательнейшим образом следить за всеми его условиями — за освещенностью, влажностью, температурой.

Но как же регулируются взаимоотношения близких видов в природе, где внешние условия крайне неоднородны на любом небольшом участке местности и могут резко меняться даже на протяжении суток?

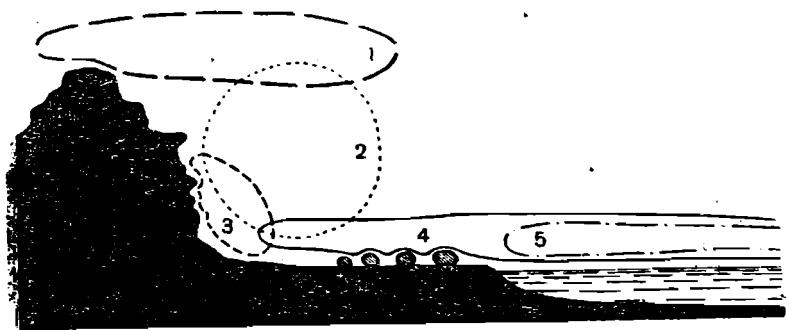


Рис. 9. Экологические ниши четырех видов ласточек и черного стрижа, совместно обитающих в Северной Африке. Такое использование пространства должно значительно уменьшать конкуренцию из-за пищи: 1 — стриж; 2 — городская ласточка; 3 — африканская скалистая ласточка; 4 — деревенская ласточка; 5 — береговая ласточка (из Valverde, 1957).

Чем разнообразнее условия обитания в том или ином ландшафте, тем больше возможностей для близких видов избежать прямой конкуренции. Каждый из них постепенно приспосабливается к той или иной «экологической нише», соответствующим образом изменяя в ходе эволюции многие свои потребности и, что особенно важно для нас сейчас — свое поведение (рис. 9). Когда рядом нет конкурентов (в широком смысле этого слова), вид может «не стеснять себя» узкими рамками, и мы наблюдаем чрезвычайное разнообразие в его повадках. Например, морская птица со странным названием «глупая крачка», живущая на тихоокеанских атоловых рифах, устраивает свои гнезда и на уступах скал,

я на земле — среди обломков кораллов, я на кокосовых пальмах.

Совсем иную картину мы видим, изучая образ жизни девяти видов саламандр, обитающих совместно в южной части Аппалачских гор. Эти хвостатые земноводные, несколько напоминающие наших тритонов, в отличие от них большую часть своей жизни проводят на суше. Предпочитают селиться они во влажных лесах и питаются насекомыми. Как же удается столь большому числу близких видов успешно существовать бок о бок, казалось бы, вопреки «правилу Гаузе»? Дело в том, что каждый вид приспособился к определенной экологической нише, изменив в процессе эволюции многие особенности своей биологии, в том числе и свои повадки. Так, представители одних видов выходят на охоту преимущественно днем, другие — главным образом ночью, третьи кормятся на протяжении круглых суток, четвертые наиболее активны в сумерки, причем в строго определенные часы. Одни ползают в траве, другие держатся в опавших листьях около пней и колод, третьи карабкаются по стволам деревьев и обшаривают в поисках пищи нижние ветви кустарника.

Четыре вида птиц падальщиков, живущих в Северной Родезии, кормятся одинаковой пищей. Все они слетаются на труп павшей зебры или газели и устраивают здесь свой пир. Но как удается им избежать острой конкуренции? Самые мелкие и слабые черные стервятники прилетают на труп первыми. Они вынуждены удалиться, как только рядом приземляются бенгальские сипы. Этот вид самый многочисленный. Пока сипы не наедятся, вновь прилетевшие складчатолопкие грифы терпеливо ожидают поодаль своей очереди. Существует и четвертый вид падальщика — лысый гриф, который не имеет определенного места в этой межвидовой иерархии и лучше всех прочих приспособился ко всякого рода трудным и необычным ситуациям.

Всякий раз, когда мы начинаем внимательно исследовать образ жизни двух или нескольких близких видов, обитающих в одной и той же географической местности, мы обнаруживаем такие различия, которые позволяют им более или менее успешно избегать острой конкуренции.

Три вида чаек — серебристая, морская и клуша, гнездящиеся всюду по побережью Северной Европы, склонны поедать различную пищу. Первая питается преимущественно дохлой рыбой, не брезгует и всяческими отбросами, скопляющимися возле рыбацких поселков. Вторая отличается хищническими наклонностями — она похищает птенцов из гнезд других видов чаек и морских птиц, при случае может поймать молодого кролика, мышь или крысу. Третья ловит рыбу и насекомых. Однако эти различия не абсолютны, и в питании разных чаек немало сходства. Особенно острой должна быть конкуренция из-за пищи в то время, когда в гнездах чаек появляются птенцы. Вероятно, межвидовая конкуренция в период воспитания детей уменьшается за счет того, что все три вида гнездятся в разное время: морская откладывает яйца преимущественно в 20-х числах апреля, клуша — в первой половине мая, а серебристая — во второй половине этого месяца.

Констатируя такого рода различия в поведении, мы обычно имеем дело с неким конечным результатом эволюционного процесса и затрудняемся понять окончательно, как же эти различия возникли и закрепились. Чтобы ответить на этот вопрос, вернемся к нашим зуйкам, с повествования о которых началась эта глава. Малый и уссурийский зуйки в южном Приморье гнездятся в ландшафте чрезвычайно однородном, где трудно выделить более узкие «экологические ниши». Поэтому здесь мы имеем возможность в естественных условиях наблюдать самый процесс конкуренции между близкими видами. Сейчас уссурийский зук выбирает для гнездования самые крупные и высокие отмели. Малый же селится на тех, которые остаются свободными — на более узких и низких. Можно допустить, что спустя несколько тысячелетий малые зуйки под влиянием естественного отбора настолько приспособятся к жизни на косах именно такого характера, что не будут претендовать на все прочие. Или же уссурийский зук сильно размножится и вообще вытеснит малого с берегов этих рек. Так или иначе, изменения в образе жизни и поведения малого зуйка будут происходить в большой мере под влиянием давления на него со стороны зуйка уссурийского.

Прогноз этот, разумеется, предельно схематичен, но в основе его — мысль о том серьезном влиянии, которое один вид может оказывать на эволюцию другого, близкого ему — только за счет конкуренции. Однако нередко мы сталкиваемся и с совершенно иной картиной. На протяжении тысячелетий два близких вида живут на разных территориях и, фигурально выражаясь, не знают даже о существовании друг друга. Но вот в силу тех или иных причин один из них начинает расселяться и проникает в местность, занятую другим.

Из всего, что было сказано ранее, следует одна лишь мысль — мы должны ожидать здесь самых напряженных конкурентных отношений во всех сферах взаимодействия. И вдруг, к своему удивлению, мы обнаруживаем, что потребности этих видов, одинаковые в момент их возникновения от общего предка, за время раздельного существования сильно изменились и стали во многом различными. Именно это несходство и устраняет острую конкуренцию с самого первого момента встречи «близких родственников».

Две популяции мухоловок-тираннов до недавнего времени обитали в разных районах США. Постепенно они распространялись в новые области, навстречу друг другу и, наконец, 20—30 лет назад столкнулись «лицом к лицу». Хотя, подобно нашим зуйкам, эти две «расы» мухоловок были приурочены к одному и тому же ландшафту, тем не менее уже в момент первой встречи их склонности были не совсем одинаковы. Представители разных «рас» предпочитали устраивать гнезда на разных видах кустарников и на неодинаковой высоте над землей.

Разумеется, эти различия нельзя рассматривать как следствие кон-

Журенции — они обязаны случайным изменениям наследственных свойств и не зависят от присутствия близкого вида. Но какова бы ни была природа подобного несходства в потребностях, в конечном итоге оно играет очень важную положительную роль, ибо смягчает межвидовую конкуренцию.

Даже весьма заметные различия в экологических потребностях у близких видов еще не означают, что мы никогда не встретим эти виды в одинаковой обстановке, бок о бок друг с другом. Дело в том, что для каждого вида существует некий оптимум потребностей, но если по тем или иным причинам этот оптимум недостижим или достигается с заметным трудом, то вид может существовать и в заметно иных условиях. Вспомним, насколько разнится обстановка, в которой

Рис. 10. Зебра бурчеллева (на переднем плане) и зебра Гриви (на заднем). Обратите внимание на различия в характере полос.



перелетные птицы живут летом и на своих «зимних квартирах». Например, обыкновенные каменки, гнездящиеся в Гренландии и на острове Шпицберген, гораздо севернее Северного полярного круга, зимуют у южной границы Сахары.

Два близких вида африканских зебр живут в разных географических районах и предпочитают неодинаковые ландшафты (рис. 10). Зебра Гриви обитает на обширных травянистых пространствах саванн Западной Африки. Бурчеллева зебра — житель сухих пустынь Сомалийского полуострова. Но есть место, где эти два вида не только встречаются вместе, но и образуют смешанные стада с достаточно постоян-

ным составом. Это район Северной Кении, к востоку от озера Рудольф. По наблюдениям А. Киста, около двух третей всех зебр, встреченных им здесь в июле, были объединены именно в такие смешанные стада. Удивительно то, что процент особей того или иного вида в этих табунах определяется как раз не условиями местности, а величиной стада в целом. Зебра Гриви всегда преобладает в крупных табунах, а бурчеллева зебра — в мелких. «Связанность» особей в стаде очень велика, и в критические моменты (например, при бегстве от хищника) животные более малочисленного вида держатся в центре стада. Во главе его стоит старый жеребец — лидер, который принадлежит к виду, более многочисленному в стаде.

Более всего, пожалуй, удивляет в подобной ситуации тот факт, что эти столь близкие и постоянно общающиеся между собой животные практически не дают гибридов. За все время изучения африканской фауны в руки зоологов попал лишь один экземпляр зебры, которую с той или иной степенью вероятности можно считать гибридом между этими видами. Если принять во внимание, что зебра довольно легко скрещивается с лошадью, то отсутствие гибридов между зебрами может показаться еще более непонятным. Однако причина станет довольно ясной, если мы вспомним, что межвидовая гибридизация в природе, будь она массовым явлением, быстро уничтожила бы все многомиллионные достижения естественного отбора. При этом были бы разрушены те самые тонко уравновешенные, уникальные комплексы генов, которые как раз и лежат в основе приспособленности вида к условиям его существования. Поэтому межвидовая гибридизация сведена природой до минимума именно там, где она, с нашей точки зрения, наиболее вероятна. Вот почему мы так редко находим гибридов между видами-двойниками. В процессе эволюции выработались разнообразные механизмы, препятствующие гибридизации между ними и поддерживающие межвидовую изоляцию.

Другой вопрос — как предотвращается такая гибридизация? С развитием сравнительной этологии стало ясно, что в огромном большинстве случаев — основной фактор, препятствующий гибридизации между близкими видами, — это различия в их поведении. Два вида могут быть чрезвычайно сходны не только по окраске, но и по многим своим повадкам — по способу добывания пищи, выращивания молодняка, защиты от хищников. Нередко виды настолько похожи; что это затрудняет наблюдения за ними в природе. Самцов газели Томпсона и газели Гранта не всегда легко различить на расстоянии в сотню метров, глядя в хороший полевой бинокль. Но это лишь до тех пор, пока они не начали ухаживать за своими самками. В этот момент животные совершенно

но преобразуются, и здесь уж их спутать невозможно (рис. 11). Очевидно, именно столь яркие различия в брачном демонстративном поведении не позволяют ошибаться и самкам этих видов в выборе своего партнера.

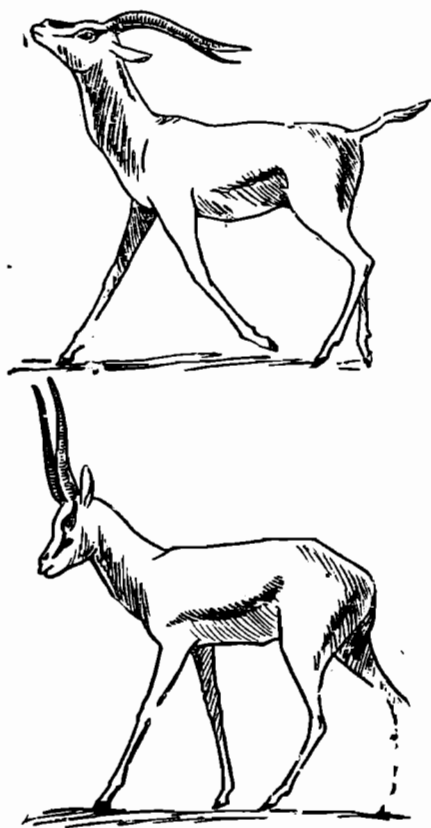


Рис. 11. Брачное демонстративное поведение газелей Томпсона и Гранта (из Walther, 1968).

Теперь становится ясно, что и различия в экологических потребностях у близких видов, о которых говорилось в начале этой главы, не только смягчают остроту конкуренции между ними, но и способствуют устранению гибридизации. Когда один вид живет в пустыне, а другой — в степи, то они редко контактируют, и это уменьшает опасность гибридизации. Когда особи одного вида проявляют максимальную активность днем, а другого — в вечерних сумерках, эта опасность точно так же уменьшается. Иными словами, любая экологическая специализация, ведущая к расхождению в разные экологические ниши, льет воду на мельницу изоляции.

Точно так же, как и несходство в экологических потребностях, различия в демонстративном поведении могут быть как результатом длительного (в геологическом смысле этого слова) взаимодействия с близким видом,

так и результатом случайных изменений генного комплекса, возникших независимо от присутствия близкого вида.

Первый путь можно проиллюстрировать следующим примером. Среди южноамериканских плодовых мушек дрозофил есть два вида-двойника, которые легко гибридизируют между собой в лабораторных условиях. Гибриды первого поколения выглядят совершенно нормальными, но не способны приносить потомства. Фактически же получается, что не только гибриды не вносят своего генетического вклада в последующие поко-

летня, но и их родители. О последних можно сказать, что «срод их прекращает свое существование с их детьми». Таким образом, в каждом поколении из популяции этих видов отсеиваются мухи, склонные к межвидовым бракам. Вероятность таких браков тем выше, чем больше сходство между гибридизирующими видами по самым разнообразным их свойствам, в том числе и по поведению. Так, можно ожидать, что в ходе совместной эволюции таких видов все особи — носители похожих качеств будут постоянно устраняться из популяции, и тем самым откроется дорога к накоплению свойств непохожих.

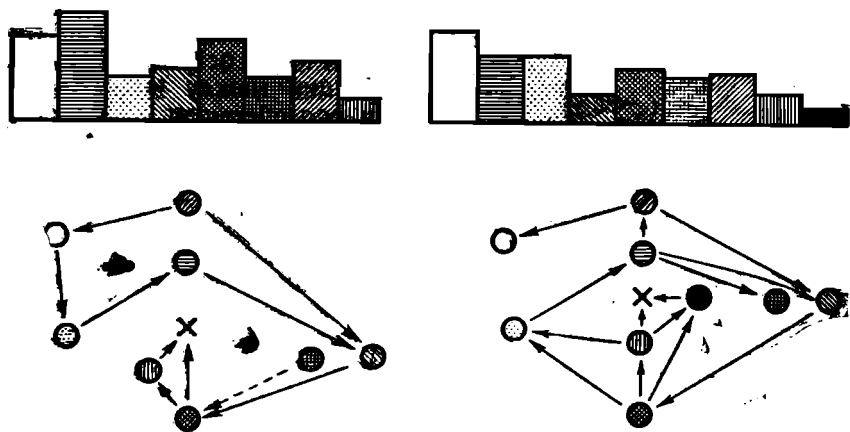


Рис. 12. Различия в брачном поведении у европейской и атлантической гаг. Наверху — различия в частоте, с которой самцы принимают те или иные позы (обозначены штриховкой). Внизу — последовательность тех же поз, ведущая к спариванию (обозначено крестиком). Из Мс. Кинпеу, 1961).

Известно немало примеров, иллюстрирующих и другой способ приобретения различий. На рис. 12 показаны различия в демонстрационном поведении у двух географических рас гаги, из которых одна гнездится у северных берегов Европы, а другая — на побережье Аляски. Эти данные получены американцем Ф. Мак-Кинни после длительной киносъемки поведения уток. Сотни метров киноленты позволили проанализировать материал статистически и выявить не только различия в последовательности отдельных демонстраций, ведущих к спариванию (ритуальное чистка пера, купание, хлопанье крыльями и пр.), но и различия в их частоте у самцов разных рас. Здесь несходство в брачном поведении есть результат случайного изменения наследственных свойств.

Когда тот или иной вид начинает распространяться в новые районы и там неожиданно наталкивается на своего близкого родственника, в этот момент различия в поведении, приобретенные за тысячелетия пространственной изоляции, начинают действовать как преграда к скрещиванию. Однако это случается не всегда.

Два вида североамериканских овсянок — пядитовая и лазурная, — вероятно, возникли от общего предка, область распространения которого в ледниковый период была разделена пополам языком наплавившегося с се-

вера ледника. С тех пор (около миллиона лет) эти две популяции существовали независимо друг от друга. Не удивительно, что за столь продолжительное время они приобрели множество различий как в окраске, так и в поведении. Самцы этих овсянок поют по-разному (рис. 13), а ведь мы помним, что именно специфическая для каждого вида песня самца помогает самке правильно сделать свой выбор при поисках супруга. Итак, наши овсянки различны во всем — и что же? Из 95 особей, которых американские ученые К. Сибли и Л. Шорт изучили в предгорьях Скалистых гор, где живут обе эти овсянки, 66 оказались гибридами.

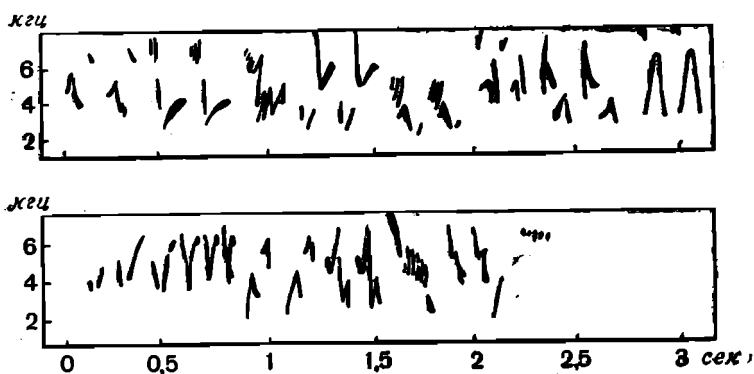


Рис. 13. Записи песен (сонограммы) двух видов американских овсянок, гибридизирующих в области совместного обитания (из Thompson, 1961).

Легче всего было бы сказать, что это исключение из общего правила. Увы, таких исключений слишком много, чтобы мы могли успокоиться на достигнутом. Сейчас нам ясны лишь самые общие эволюционные тенденции, но мы знаем еще так мало, что многие наши гипотезы могут не выдержать проверку временем. Нескончаемо число увлекательнейших загадок, которые еще предстоит разрешить в будущем.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ ЖИВОТНЫХ, УПОМЯНУТЫХ В ТЕКСТЕ

ПРОСТЕЙШИЕ — Protozoa

Инфузории — *Paramecium aurelia*, *P. bursaria*

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ — Arthropoda

Дрозофилы — *Drosophila melanogaster*.

Осы одиночные — Eumenidae

полуобщественные — *Stenogastrinae*, *Ropalidinae*, *Polybinae*

Общественные — Vespertinae

Скарабей священный — *Scarabaeus sacer*

Сфекс лапгедокский — *Sphex cecitanicus*

РЫБЫ — PiscesЭтеостомы — *Etheostoma*, *Percina***АМФИБИИ — Amphibia**Саламандры — *Desmognatus*, *Diemyctilus*, *Plethodon*, *Pseudotriton***ПТИЦЫ — Aves**Вдовушки — *Viduae*Гаги — *Somateria mollissima*, *nigra*Галка — *Corvus monedula*Грифы: складчатолохий, лысый — *Aegyptius trachetotis* *Ac. occipitalis*Гусь серый — *Anser anser*Жаворонок полевой — *Alauda arvensis*Зуйки: малый, уссурийский — *Charadrius dudius*, *Ch. placidus*Кранивик болотный длинноклювый — *Temnodytes palustris*Крачка глухая — *Anous stodius*Кукушки: обыкновенная, хохлатая, ястребиная — *Cuculus canorus*,
Clamator glandarius, *Hierococyx sparveroides*Куры джунглевые красные — *Gallus gallus*Ласочки: береговая, городская, деревенская, скалистая — *Riparia riparia*,
Delichon urbica, *Hirundo rustica*, *H. obsoletta*Манакин черно-белый — *Manacus manacus***Медоуказчики — Indicatoridae**Мухоловка-тираин — *Empidonax traillii*Овсянки: индиговая, лазурная, обыкновенная — *Passerina cyanea*,
P. amoena, *Emberiza citrinella*Синичка-гаичка — *Parus palustris*Сип бенгальский — *Cypus bengalensis*Тетерев обыкновенный — *Lyrurus tetrix*Утка гетеронетта — *Heteronetta atricapilla*Чайки: клуша, морская, серебристая, трехпалая — *Larus fuscus*, *L. marinus*,
L. argentatus, *L. tridactyla***МЛЕКОПИТАЮЩИЕ — Mammalia**Бык водяной — *Adenota kob*Газели: Гранта, Томпсона — *Gazella granti*, *G. thompsoni*Горилла горная — *Gorilla gorilla*Зебры: бурчеллева, Гриви — *Equus burchelli*, *Eq. grevi*Кенгуру рыжий, серый — *Macropus rufus*, *M. kanguru*Козел водяной — *Kobus defassa*Котик — *Callorhinus ursinus*Крыса серая — *Rattus rattus*Лисица летучая, крылан — *Pteropus poliocephalus*Макаки — *Macaca nemestrina*, *M. radiata*Макак резус — *Macaca mulatta*Мышь домовая — *Mus musculus*Олени — *Cervus*Павиан бабуин — *Papio ursinus*Полевка рыжебрюхая — *Microtus ochrogaster*Пуку — *Adenota vardoni*Сурук желтобрюхий — *Marmota flaviventris*Топи — *Damaliscus korrigum*Хомячок перомискус — *Peromyscus maniculatus*Шимпанзе — *Pan satyrus*

УВАЖАЕМЫЕ ТОВАРИЩИ!

ВЫ ТОЛЬКО ЧТО ПРОЧЛИ БРОШЮРУ Е. Н. ПАНОВА «ОБЩЕНИЕ В МИРЕ ЖИВОТНЫХ». ЕСЛИ ВЫ КУПИЛИ ЭТУ КНИЖКУ В МАГАЗИНЕ, НАПОМИНАЕМ ВАМ, ЧТО ЗЫШЛА ОНА В НАУЧНО-ПОПУЛЯРНОЙ ПОДПИСНОЙ СЕРИИ «БИОЛОГИЯ». СЕЙЧАС ВЫ МОЖЕТЕ ПОДПИСАТЬСЯ НА ЭТУ СЕРИЮ НА 1971 Г. И ТОГДА ПОЛУЧИТЕ ПРЯМО НА ДОМ ВСЕ 12 БРОШЮР СЕРИИ. СРЕДИ ДРУГИХ КНИЖЕК СЕРИИ ПОДПИСЧИКИ В ВУДУЩЕМ ГОДУ ПОЛУЧАТ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:

Н. П. Дубинин, академик. **Генетика и будущее человечества.**

Е. В. Майстрах, доктор биол. наук. **Холод — грань жизни и смерти.**

К. В. Судаков, доктор мед. наук. **Мотивы поведения животных.**

ИНДЕКС СЕРИИ ПО КАТАЛОГУ «СОЮЗПЕЧАТИ» — 70071. ПОДПИСАТЬСЯ НА НЕЕ МОЖНО В ЛЮБОМ ОТДЕЛЕНИИ СВЯЗИ ИЛИ У ОБЩЕСТВЕННЫХ РАСПРОСТРАНИТЕЛЕЙ ПЕЧАТИ. ПОДПИСНАЯ ЦЕНА НА ГОД — 1 РУБ. 08 КОП. В КАТАЛОГЕ «СОЮЗПЕЧАТИ» СЕРИЮ НУЖНО ИСКАТЬ В РАЗДЕЛЕ «НАУЧНО-ПОПУЛЯРНЫЕ ЖУРНАЛЫ» ПОД РУБРИКОЙ «БРОШЮРЫ ИЗДАТЕЛЬСТВА «ЗНАНИЕ».

Издательство «Знание»