

**Роль этологии в изучении внутрипопуляционной организации:  
формирование современных взглядов**

*(лекция, прочитанная на школе молодых биологов в Пущино)*

*В сб. «Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций». Пущино, 1984, с.49-71.*

Мне придется начать с небольшой оговорки по поводу названия статьи. В нем термин «этология» используется в самом широком смысле слова, как его употребляет, например, Тинберген в одной из своих последних статей 1976 г. Он считает возможным называть этологом любого биолога, занятого изучением поведения. От этого широкого значения необходимо отличать «этологию в узком смысле слова» — дисциплину, связанную в своем возникновении с именами Лоренца, Тинбергера и ряда их последователей. Это направление, именуемое сегодня «классической этологией», знаменует собой лишь один исторический этап и лишь один из нескольких подходов в развитии взглядов той дисциплины, которую я условно и для краткости буду в дальнейшем называть зоосоциологией.

Моя основная задача состоит в том, чтобы показать сложность и противоречивость процесса эволюции наших знаний. В этом процессе едва ли удастся увидеть плавное поступательное развитие, обязанное одному лишь постепенному накоплению новых фактов. Каждый сколько-нибудь представительный научный коллектив, каждая идейная школа — а подчас и ученый-одиночка, которому было что сказать — выступали с собственными концепциями. Эти концепции были ориентированы на решение разных задач. Различные подходы и задачи требовали применения специфических методов исследования. В рамках разных исходных представлений одни и те же факты сплошь и рядом получали неодинаковые, подчас противоречивые истолкования.

Иногда ученые, работавшие одновременно, не подозревали о существовании друг друга. В других случаях разные научные школы вступали в отношения конфронтации и острой идейной конкуренции, выливавшиеся в многолетние научные дискуссии. Наконец, известны случаи относительно мирного сосуществования школ — вопреки явному несходству их основных исходных позиций.

Неудивительно, что в этом пестром переплетении взглядов и течений научная преемственность между поколениями ученых отнюдь не была столь тесной, какой она может казаться с первого взгляда. Некоторые проблемы,

адекватно поставленные и близкие к логическому решению уже около 100 лет назад, в дальнейшем теряли свои очертания и возникали как нечто совершенно новое спустя много десятилетий. Порой новые концепции строились почти на голом месте, оправдывая отсутствие своих связей с прошлым тем, что все сделанное ранее — это не более чем анахронизм донаучного способа мышления.

При всем различии подходов и методов, которые нам предстоит рассмотреть, среди них задним числом выявляется приверженность к двум разным — в какой-то степени альтернативным мировоззренческим позициям.

Для одной из них ведущий принцип состоит в том, чтобы исследовать целое путем его сведения к неким элементам, которые мыслятся непосредственно данными и постоянными по своим свойствам. Эту познавательную позицию принято называть элементаризмом. Здесь целое как бы вторично по отношению к слагающим его элементам, и свойство целого определяется в основном спецификой этих элементов.

Противоположная позиция состоит в том, что свойства частей могут быть поняты только через знание целого. Целое задано изначально и может быть разбито на части множеством различных способов. Именно способ членения в значительной степени определяет свойства получаемых при этом частей. Эта установка часто называется «холистической» (от греческого «holos» — целое). Иногда ее называют организмизмом, подчеркивая тем самым сходство любого сложного целостного объекта с организмом, части которого можно вычленишь лишь хирургическим путем. Одним из проявлений этой познавательной позиции является попытка рассматривать сообщества социальных насекомых в качестве «сверхорганизмов». Холизм и организмизм, на мой взгляд, это, по существу, другие названия для того, что сейчас принято именовать системным стилем мышления.

Существует распространенная точка зрения, что элементаризм тесно связан с механистической картиной мира и несовместим с диалектическим подходом. В этом смысле прогресс наших знаний о мире обязан постепенному переходу от элементаристских к холистическим воззрениям. В действительности, дело обстоит, по-видимому, сложнее.

Приверженность ученого к той или иной познавательной установке в большей мере диктуется спецификой исследуемого объекта и задачами

исследования. Эти установки в известной степени взаимодополнительны и зачастую присутствуют одновременно в одной и той же концепции, хотя и в разных пропорциях. До тех пор, пока соблюдается известная мера общности с одной стороны, и подробности — с другой, и организмизм и элементаризм обладают бесспорной познавательной ценностью.

Я попытался представить историю развития интересующих нас научных воззрений в виде сильно упрощенной схемы, представленной ниже, на стр. 4.

В ней названы всего восемь ученых, общий период деятельности которых охватывает немногим более 100 лет. Собственные взгляды и обобщающие работы этих исследователей представляются мне важными, подчас поворотными вехами в формировании наших современных представлений. Неудивительно, что коль скоро основным объектом изучения были социум и популяция, то есть сложные объекты системной природы, большая часть этих исследователей стояли на холистических позициях. Однако, наряду с ними можно выделить две авторитетные школы - классическую этологию и социобиологию, которые, по разным причинам оказались, по моему мнению, на позициях элементаризма. О том, почему так случилось, я скажу в дальнейшем.

Предложенная схема дает и план последующего изложения. Темы,

|                       |                                                                                                                                                                                    |               |                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
|-----------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                       | ЭЛЕМЕНТАРИЗМ, АТОМИЗМ,<br>МЕХАНИЦИЗМ                                                                                                                                               |               | ХОЛИЗМ, ОРГАНИЗМИЗМ,<br>СИСТЕМНЫЙ СТИЛЬ МЫШЛЕНИЯ                                                                                                                                                                                                                                          |
| КЛАССИЧЕСКАЯ ЭТОЛОГИЯ | <u>K. Lorenz 1931 - 1935</u><br>4. Механизмы общения<br><br><u>N. Tinbergen 1951</u><br>5. Адаптивная эволюция механизмов общения                                                  | СОЦИОЭТОЛОГИЯ | <u>A. Espinas 1878</u><br>1. Место зоосоциологии в общей системе знаний<br>2. Индивид в его отношении к социуму<br><br><u>W.C. Allee 1931 - 1938</u><br>3. Границы биосоциальности<br><br><u>V.C. Wynne-Edwards 1962</u><br>6. Социальное поведение как популяционный механизм гомеостаза |
|                       | <u>W.D. Hamilton 1964</u><br>7. Генетическая теория эволюции социального поведения<br>Возникновение эусоциальности (альтруизм)<br><br><u>E.O. Wilson 1975</u><br>8. "Новый синтез" |               | <u>J.H. Crook 1970</u><br>9. Концепция "социодемографической системы"                                                                                                                                                                                                                     |

которых я буду касаться более или менее подробно, обозначены порядковыми номерами. Хотя практически каждая из этих тем в той или иной степени затрагивалась всеми указанными здесь лицами, некоторые из них внесли больший вклад в развитие определенных взглядов, чем другие. Для начала мы остановимся на двух моментах. Во-первых, мы попытаемся уяснить себе предмет зоосоциологии и ее место среди других дисциплин. Во-вторых, рассмотрим вопрос о том, как представления о социуме — то есть об основном объекте нашей науки, соотносятся с различными взглядами на сущность индивида и биологической индивидуальности.

## **Адольф Эспинас и первые шаги зоосоциологии**

Первое серьезное обобщающее исследование по нашей теме принадлежит французскому философу Адольфу Эспинасу. Его работа впервые вышла в свет в 1878 году, то есть немногим более, чем 100 лет назад. Полное название этой книги: «Социальная жизнь животных. Опыт сравнительной психологии с прибавлением краткой истории социологии». Надо сказать, что хотя эта работа неизменно цитируется всеми, пишущими по истории этологии, эти ссылки носят скорее дежурный характер.

Эспинас поставил перед собой грандиозную задачу — объединить в русле единых представлений и с привлечением единых принципов накопленные к его времени данные исторической социологии и сравнительной биологии. Будучи автором ряда историко-философских трудов — таких, например, как «История экономических доктрин», Эспинас в то же время глубоко интересовался проблемой, выступающей в наше время под интригующим названием «проблемы соотношения биологического и социального».

Эспинас совершенно справедливо отмечает, что на протяжении всей истории развития человеческих знаний, начиная с античных времен — по крайней мере с IV века до новой эры — величайшие умы человечества искали аналогии между человеческим обществом и сообществами животных. «В то время как натуралисты», — пишет Эспинас, — «подчиняясь безотчетной необходимости обобщений, сравнивали животные общества с человеческими, политики, движимые теми же побуждениями, уподобляли человеческие общества общинам животных». К сожалению, продолжает автор, ни те, ни другие не стремились выработать общие принципы такого рода сопоставлений, и тем самым все более увеличивали путаницу.

Но значит ли это, что сама попытка сопоставлений бесплодна? Отнюдь нет. «Не существует науки частного!», — восклицает Эспинас. — «Две указанные группы фактов, обладающие несомненной аналогией и обозначаемые одним и тем же словом, могут уясниться для нас лишь тогда, когда они будут сведены к одному закону, вытекающему из их общих свойств»

Этот закон Эспинас предлагает искать, выражаясь современным языком, в основных структурных принципах организации наиндивидуальных образований, каковым является каждый социум. Зоосоциология, по мнению

Эспинаса, должна представлять собой не введение, а первую главу общей социологии. Но не будет ли при этом зоосоциология дублировать деятельность биологии? На этот вопрос Эспинас отвечает так: «Между многими особенностями, характеризующими организованные тела, наиболее важны питание и воспроизведение. Социология не изучает ни того, ни другого из них; она занимается только самым общим свойством организованных тел — свойством группировки для содействия той или другой из этих функций, что придает ей специфическую роль даже в исследовании тех явлений, где она встречается с наукой о жизни — биологией». Итак, предмет зоосоциологии — это специфика связей между элементами внутри некоего организованного целого; связей, которые складываются в момент образования тех или иных группировок животных и способствуют их дальнейшему существованию и биологическому функционированию.

Следующий вопрос, стоящий перед Эспинасом, связан с тем, что же представляют собой те элементарные «кирпичики», при выделении которых из целого мы не теряем сущности самого целого. В социологии человека издавна бытовала точка зрения, что таким кирпичиком является индивид. Однако, эта позиция принималась далеко не единогласно. Например, по мнению Аристотеля элементарной единицей в человеческом обществе является не индивид, а супружеская пара, ибо индивид сам по себе не полон и необъясним из самого себя. Гегель также считал, что род реальнее индивида. Эта позиция близка и самому Эспинасу, и он последовательно отстаивает ее в своей книге.

Эспинас всячески подчеркивает, что когда мы обращаемся к растительному и животному миру, проблема расчленения сообщества на элементарные составляющие усугубляется тем, что далеко не всегда ясно, что такое «индивид». Здесь пищу для размышления дает богатейший опыт биологии, накопленный в период ее бурного развития во второй половине XIX столетия.

В 40-х-50-х годах прошлого века ботаники М. Шлейден и Т. Шванн обнаружили, что все живые организмы состоят из клеток. Когда ими была высказана мысль, что вся жизнь растения — в жизни составляющих его клеток, стало возможным считать элементарным организмом саму клетку. Вскоре выдающийся немецкий ученый Р. Вирхов создал на этой основе так называемую «теорию клеточного государства». «Всякое животное», — писал он — есть

сумма живых единиц, каждая из которых несет в себе все необходимое для жизни. Эта, по существу атомистическая концепция оказала, как мы увидим ниже, сильное влияние на развитие взглядов Эпинаса.

В его время зоологам уже были хорошо известны удивительные существа, о которых нельзя было с какой-либо определенностью сказать, являются ли они индивидами в строгом смысле слова, или же своеобразными колониями органически связанных друг с другом особей. Таковы, в частности, так называемые сифонофоры из числа морских кишечнополостных. Подобно дереву с его корнями, ветвями и листьями, в едином теле сифонофоры объединяются в «индивиды-органы», одни из которых только захватывают пищу, другие выполняют функцию размножения, третьи защищают сифонофору от хищников, четвертые обеспечивают ее перемещения в толще воды. В 1866 г. крупнейший немецкий биолог Э. Геккель назвал такие «индивиды-колонии» кормусами. Позже слагающие их «индивиды-органы» получили название зооидов.

В результате всех этих и многих других открытий в биологии проблема соотношения коллективного и индивидуального становилась все более и более запутанной. В конце XIX века в «Диалектике природы» Ф. Энгельс писал: «Понятие индивид превратилось в совершенно относительное. Кормус, колония, ленточный глист, а с другой стороны — клетка и метамера как индивиды в известном смысле».

В своей книге, которая была почти что ровесницей «Диалектики природы», Эпинас так разъясняет читателю эту мысль: «Мы принимаем за тип индивидуальности самих себя и отказываем в ней всякому существу, слишком удаленному от этого типа. Как только то или другое существо перестает иметь определенные очертания и обладать независимыми движениями, мы уже не представляем его себе «индивидом».

Между тем, пишет Эпинас, индивидуальность имеет разные степени\*. Следуя взглядам Вирхова, он считает, что в качестве элементарного индивида следует рассматривать клетку, которая и есть далее неделимый биологический атом. Отсюда индивидуальность многоклеточного животного — это уже своего рода коллективная индивидуальность. В пользу этого говорит и то обстоятельство, что в организме многоклеточного животного всегда существуют клетки, сохраняющие относительную автономию и способность к активному

передвижению внутри тканей. Таковы, например, амебообразные блуждающие клетки у губок, спермин и т.д.

Особое внимание Эпинаса привлекают такие кормусы, в которых наряду с индивидами-зооидами можно выделить некие образования, обслуживающие кормус в целом. Эти структуры могут выполнять, например, экскреторную функцию (такова общая клоака в колонии асцидий) или служат целям локомоции — как в случае так называемой ползательной подошвы в подвижных колониях некоторых мшанок.

Обсуждая такого рода явления на примере колонии восьмилучевых кораллов, Эпинас пишет: «Рядом с собственной индивидуальной жизнью полипов совершается другая, независимая от индивидуальности каждого обитателя колонии и принадлежащая всему полипнику, который может рассматриваться в этом случае как одно существо. Нельзя не видеть, что уединенный индивид теряет свои права перед правами общины, когда он отдал ей свою долю деятельности».

Функционально гетерогенные колонии кишечноротовых, мшанок, оболочников и т.д. — это блестящая иллюстрация подчиненности части целому, индивида — сообществу. Тот же принцип Эпинас находит в семьях термитов, пчел и муравьев, которые состоят уже из морфологически автономных, но социально и функционально неотделимых друг от друга индивидов. Автор пытается идти дальше и включить в тот же ряд группировки высших позвоночных, но здесь, в связи с почти полным отсутствием достоверных данных, его рассуждения приобретают налет натурфилософской схоластики. И все же основная мысль абсолютно ясна, и Эпинас иллюстрирует ее по аналогии с человеческим обществом: «Не индивиды создают общество, а общество создает индивидов, потому что они существуют только в обществе и для общества».

Э.Геккель в своей «Общей морфологии организмов» (1866) выделял 6 классов органической индивидуальности. Индивидами первого класса являются клетки, второго — органы, и т.д. Особь в нашем обычном понимании — это индивид пятого класса, а индивид шестого порядка — уже известный нам кормус.

Вопросы, поднятые Эпинасом в плане изучения истоков био-социальности, остаются животрепещущими и сегодня. По словам выдающегося



советского зоолога В.Н.Беклемишева, «понятие органической индивидуальности несомненно является одним из основных понятий биологии». Эта тема послужила исходным моментом для создания так называемой «колониальной теории» происхождения многоклеточных из одноклеточных, связанной с именами Э. Геккеля, И.И. Мечникова и других крупных ученых. Проблематика коллективной индивидуальности оказалась чрезвычайно многоплановой и сложной. Формирование в эволюции наиндивидуальных образований типа кормусов влечет за собой увеличение специализации слагающих их зооидов. Этот процесс, ведущий по словам Беклемишева ко все большему возрастанию индивидуальности кормуса, Эспинас понимал как «переход от бессвязной однородности к определенной и сплоченной разнородности». Данный принцип, несомненно, имеет место и при формировании в эволюции высоко интегрированных социальных коллективов многоклеточных животных, как беспозвоночных, так и позвоночных. Посмотрим, что было сделано в сфере изучения такого рода процессов в ходе дальнейшего развития зоосоциологии.

#### **Уордер Олли и вопрос о границах биосоциальности**

Ровно через 60 лет после появления книги Эспинаса, в 1938 г. вышла в свет другая работа под таким же названием: «Социальная жизнь животных». Она принадлежала перу профессора Чикагского университета Уордера Олли. В этой важной работе были обобщены как исследования самого автора за 26 лет его научной деятельности, так и главное из того, что было сделано в зоосоциологии со времен Эспинаса.

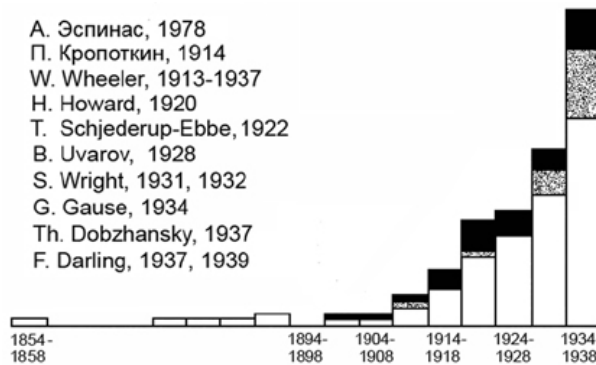
Несколько слов о самом авторе. Его первая крупная работа под названием «Агрегации животных» была опубликована в 1931 г. В 1949 г. в соавторстве с четырьмя другими учеными Олли опубликовал широко цитируемую книгу «Принципы экологии животных», а в 1951 г. — свою последнюю работу «Экологическая зоогеография» (в соавторстве с К. Шмидтом). Таким образом, Олли оставил весьма заметный след в общей зоологии и экологии.

Чтобы кратко обрисовать общее состояние отраслей науки, имеющих отношение к нашей теме, к моменту выхода в свет книги «Социальная жизнь животных» и уяснить себе общую направленность этой работы, полезно познакомиться с цитируемыми в ней источниками. Распределение их по годам

(рис. 1) может в известном смысле служить указанием на рост интереса к зоосоциологии примерно на рубеже первой и второй декад нашего века.

Из этого рисунка видно, что Олли был хорошо знаком с исследованиями по социологии человека. Подобно Эпинасу, он выступал пропагандистом создания общей социологии. Олли в значительной степени принадлежит заслуга внедрения демографии, родившейся при изучении человеческих популяций, в экологию и социологию животных.

Рис 1. Распределение по годам литературных источников, цитированных в книге Олли (Allee, 1938).



Штриховкой показаны работы самого Олли, черным — работы по социологии и демографии человека.

На рис. 1 приведен также перечень имен тех ученых, которые к моменту появления книги Олли внесли важный вклад в развитие интересующей нас темы. Мы видим в этом перечне и имена четырех наших соотечественников — П.И. Кропоткина, Б. Уварова, Г.Ф. Гаузе и Ф. Добржанского. Первый всячески подчеркивал важность кооперативных отношений в сообществах животных. Гаузе внес большой вклад в разработку принципов биологической конкуренции. Добржанский, вместе с Райтом, является одним из основателей популяционной и математической генетики. Уваров открыл явление одиночной и стадной фаз у саранчи.

Уиллер — крупный специалист по социальным насекомым. Говард — один из основателей представлений о территориальности. Дарлинг выдвинул идеи социальной стимуляции размножения в тесных скоплениях животных.

Каковы же основные особенности и итоги деятельности школы Олли в 30-е годы в отличие от того, что мы видели у Эпинаса? Как я уже говорил, работа последнего по самой сути подходов его времени, носит, в известной

степени, натурфилософский характер. Для Олли главным методом исследования является эксперимент — что вообще характерно для американской науки о поведении с самых первых шагов ее становления. Эспинас в своем изложении пользуется в целом обыденным языком. У Олли мы уже видим довольно обширную специальную терминологию. Используются такие понятия, как популяция, численность и плотность популяции, иерархия, порядок ранжирования, территория, эффект массы, социальный гормон, социальное облегчение и т.д. Экспериментальный подход и начало создания специального научного языка знаменуют собой переход зоосоциологии от умозрительной к истинно научной стадии развития.

В своей концепции Олли вслед за Кропоткиным подчеркивает важность кооперативных отношений — в противовес господствовавшим в его время представлениям о кровавой борьбе за существование. Еще более существенный момент — идея о влиянии плотности популяции на биологический успех индивида. Хотя в то время мысль об отрицательном влиянии переуплотнения на рост, репродукцию и некоторые другие характеристики была уже не новой, почти ничего не говорилось об отрицательной роли чрезмерно низкой плотности, или недонаселения. В целом ряде изящных экспериментов с самыми разными видами животных — от простейших до млекопитающих, Олли продемонстрировал этот второй эффект. Отсюда — хорошо известный «принцип Олли». Из принципа Олли вытекает идея оптимальной плотности — не слишком низкой и не слишком высокой.

Говоря о взглядах Олли, мне бы хотелось обратить особое внимание на то, как именно он решает вопрос о предмете нашей науки и, следовательно, о границах ее компетенции. Речь идет по существу о том, как определить понятия «социальное поведение» и «социальный вид». Здесь нам придется проследить аргументацию Олли более детально.

Вслед за Эспинасом Олли считает, что поскольку, строго говоря, нет животных в полном смысле одиночных, биосоциальность в той или иной степени свойственна всем видам животных и в какой-то мере — даже растениям. Отсюда вопрос ставится так: можно ли внутри этого континуума провести естественную границу между субсоциальными видами и такими, которые интуитивно принято считать истинно социальными. К числу последних прежде всего относятся общественные насекомые. Заранее скажу, что ответ

дается отрицательный — эта граница может быть лишь абсолютно условной, основанной только на договоренности между учеными.

Аргументируя свою позицию, Олли разбирает три критерия социальности. Это, во-первых, обладание так называемым социальным инстинктом; во вторых — развитость семейного образа жизни, третий критерий — разделения обязанностей между членами некой группировки животных.

По поводу приверженности ряда ученых идее социального инстинкта Олли пишет, что к счастью ее разделяют сравнительно немногие исследователи. Для Олли-экспериментатора этот критерий и не может казаться практически полезным, ибо само понятие «инстинкта» крайне расплывчато.

Переходя ко второму критерию — степени развития семейной жизни, Олли пишет, что и здесь нет никакой фиксированной точки или области, где бы мимолетные половые отношения внезапно сменялись возникновением прочной семьи. Примеры, подтверждающие эту мысль, легко найти в любом хорошо изученном таксоне.

Остается, таким образом, третий критерий — биологическое разделение труда. Однако, как указывает Олли, разделение обязанностей начинается уже на том этапе развития жизни, когда возникает феномен пола и полового размножения. Выражаясь современным языком, самец и самка у подавляющего большинства видов являются носителями принципиально разных социальных ролей. При этом, пишет Олли, предваряя выводы многих гораздо более поздних исследователей, самки зачастую оказываются гораздо более социальными, или социабельными, чем самцы.

Таким образом, для Олли совсем не очевидно, где кончается половое разделение обязанностей и начинается социальное разделение функций. С давних пор эталоном второго служили отношения в общинах социальных насекомых. Но и там, пишет Олли, явление каст тесно связано с феноменом пола. Например, у муравьев и пчел социабельные самки делятся на репродуктивных и функционально бесполок, или рабочих особей. Третью касту составляют гаплоидные самцы — трутни, выполняющие в основном половую, а не социальную функцию.

Явления, подобные кастовому полиморфизму, или полиэтизму общественных насекомых, можно видеть и у других животных, у которых детерминация пола зависит от сиюминутной внутривидовой, социальной

обстановки.

Эту мысль Олли иллюстрирует несколькими примерами, на одном из которых я остановлюсь подробнее. Речь идет о брюхоногом моллюске *Crepidula fornicata*. Для него характерно явление протандрии: каждая особь на начальных стадиях является сначала бесполой, затем становится функциональным самцом, а по достижении определенного возраста превращается в самку. Самцы, обладающие мелкими размерами, стремятся найти себе подобных и затем остаются в составе тесных контактных групп, включающих в себя нескольких особей обоих полов и индивидов на переходной стадии от самца к самке. С самкой могут одновременно спариваться несколько самцов.

Важно то, что самцы, участвовавшие в спариваниях, быстрее превращаются в самок, чем те, которые не смогли найти полового партнера. Это было показано как экспериментально, так и на основе полевых данных. В результате у *Crepidula* соотношение полов оказывается различным в разных популяциях.

Олли приводит много других примеров влияния социального окружения и плотности популяции на дифференциацию пола отдельных особей. Я приведу пример, неизвестный Олли. У многих рыб смена пола в онтогенезе идет прямо противоположным путем, нежели у *Crepidula*: молодая особь сначала является самкой, а затем превращается в самца (протогиния). Таковы, в частности, коралловые рыбы *Anthias squamipinnis*, живущие гетеросексуальными группами различной величины. Иногда это полигиническая ячейка, включающая 1 самца и нескольких самок, иногда группировки из нескольких сот особей с отношением числа самцов к числу самок, равным примерно 1:9. Если изъять самца из полигинической группы, одна из самок превращается в самца обычно меньше, чем за неделю. При изъятии нескольких самцов из большой группы самцов за столь же короткий период превращается ровно столько самок, сколько изъято самцов.

Нельзя не видеть здесь явных аналогий с явлением регулирования состава семьи у общественных насекомых. По словам Олли, у термитов *Zootermopsis* в семье, только что основанной парой особей, в первый год появляется лишь один солдат. Если его изъять из гнезда, его отсутствие компенсируется появлением нескольких (до 6) других солдат. Однако, эффект компенсации не будет столь силен, когда разросшаяся семья включает в себя

уже многие сотни особей. Олли полагает, что в последнем случае имеет место своеобразный эффект «разбавления» и, соответственно, гипофункции некой субстанции, или, как он выражается, социального гормона, способного подавлять развитие в семье излишнего числа солдат.

Каким бы высокоспециализированным ни был этот механизм регулирования кастового состава, он, по мнению Олли, имеет определенную аналогию с гораздо более простыми эффектами группы. К числу таких эффектов относится, например, увеличение устойчивости к растворенным в воде вредным веществам в больших группах рыб по сравнению с малыми группами и особями-одиночками.

Поиски такого рода внешних аналогий отнюдь не являются самоцелью. Это важный методологический прием, позволяющий логически представить возможные пути эволюционного развития сложных регуляторных механизмов с того момента, когда эти механизмы, находясь в самом зачаточном состоянии, строго говоря, еще не являются самими собой. В этом смысле весьма продуктивная позиция Олли является повторением и развитием идей Эспинаса о необходимости изучать не только высокоразвитые формы социальной жизни, но и ее самые зачаточные проявления.

Продуктивность такого подхода Олли иллюстрирует на примере становления развитой социальной системы термитов из простых скоплений особей в местах обилия пищи, как мы видим это у нашего обычного рыжего таракана. Гипотетическая промежуточная стадия представлена, по мнению Олли, некоторыми субсоциальными видами тараканов, которые подобно термитам питаются клетчаткой. И у этих тараканов, и у термитов пищеварение и выживание особи возможно лишь в случае присутствия в ее кишечнике симбиотических жгутиковых простейших, перерабатывающих клетчатку. Новорожденные насекомые лишены простейших и могут получить их при контакте с линной шкуркой взрослой особи (у *Cryptocercus*) или от другого имаго у термитов. Однако, взрослые особи *Cryptocercus* не линяют, почему изолированная их пара, состоящая из самца и самки, не способна положить начало новому дему. У термитов имаго теряет простейших при каждой линьке, и в этом случае присутствие других особей представляет собой жизненную необходимость для каждого. Вместе с тем, самец и самка с простейшими в их кишечнике способны основать новую колонию, что способствует поддержанию

саморазвивающейся социальности у термитов, в отличие от *Cryptocercus*.

### **Вклад классической этологии в изучение социального поведения**

Как раз в период между 1931 и 1938 гг., которые являются датами выхода в свет двух первых обобщающих работ Уордера Олли в США, по другую сторону океана возникло еще одно направление в изучении поведения — именно, классическая этология. Ее рождение можно условно датировать 1931 г., когда в немецком «Орнитологическом журнале» 28-летний Конрад Лоренц опубликовал свою первую крупную работу: «Об этологии общественных врановых». В 1935 и 1937 гг. вышли две другие его основополагающие статьи — «Компаньон в мире птиц»<sup>1</sup> и «Формирование науки об инстинкте», а в 1938 г. совместная статья К. Лоренца и Н. Тинбергена о роли врожденных компонентов в организации целостного поведения.

Вопреки тому обстоятельству, что Олли и Лоренц создавали свои концепции практически одновременно, сущность их подходов оказалась совершенно различной. Для Олли, как мы видели, противопоставление между врожденным и приобретенным поведением — вещь второстепенная, и он старается по возможности обойти этот вопрос, если не может изучить его экспериментально. Для К.Лоренца и Н.Тинбергена априорное разграничение между врожденными и приобретенными компонентами поведения и установление отношений между этими компонентами — основа всех дальнейших построений. Отсюда — и все прочие фундаментальные различия во взглядах американской и европейской школ. Для Олли слово «инстинкт» пахнет схоластикой, это своего рода «убежище незнания», тогда как Лоренц и Тинберген создают важную концепцию, именуемую ими «современной теорией инстинкта».

Олли подчеркивает лабильность поведения индивида, известную непредсказуемость этого поведения, обязанную изменчивости того социального окружения, или социального климата, в котором живет индивид. В противоположность этому, этологи европейской школы акцентируют внимание на стереотипных аспектах социального поведения, на его консервативных видоспецифических свойствах.

Олли и его коллег интересуют прежде всего последствия, проистекающие из взаимодействия индивидов, объединенных в группы. Лоренц, Тинберген и их школа концентрируют внимание не столько на последствиях взаимодействий,

сколько на тонких механизмах этих взаимодействий. Олли интересует структура группировки при разных показателях численности и плотности популяции, Лоренца и Тинбергена — поведение данного индивида в присутствии тех или иных особей своего вида. В центре внимания американской школы лежат всевозможные популяционные эффекты группы и массы, тогда как европейские исследователи анализируют динамику поведения особи в парных взаимодействиях.

Я не буду более подробно останавливаться на содержательной стороне этологической концепции, ибо она полнее других освещена в нашей литературе (Панов, 1975); следует подчеркнуть лишь некоторые методологические аспекты. В чем элементаристская направленность классических этологов? На мой взгляд, в стремлении рассматривать социальное поведение как цепь дискретных событий, каждое из которых постоянно и устойчиво в своих проявлениях. Это постоянство отражено в жесткой типологизации некоторых главных типов взаимодействий — таких, например, как территориальный конфликт, выявление доминанта и подчиненного, образование пары, копуляция и т.д. Стереотипность взаимодействий внутри каждого их класса отражена уже в предложенном Лоренцем перечне пяти типов «компаньонов» по взаимодействию: компаньоны-родители, компаньоны-дети, компаньоны-супруги, социальные компаньоны.

По мнению этологов классической школы, взаимодействие каждого типа осуществляется как детерминированный двусторонний обмен стереотипными сигналами. Эти сигналы названы «фиксированными комплексами действий». Именно стандартные типы взаимодействий и стандартные коммуникативные знаки, жестко детерминированные генетически, и являются здесь теми далее неделимыми элементами, к которым сводится вся или почти вся жизнь в социуме.

Ничего похожего мы не находим у Олли, позиция которого, ориентированная на динамизм целого, выглядит гораздо более диалектичной, чем подход классических этологов, явно тяготеющий к механицизму. Важно однако то, что не являясь достаточно адекватным для анализа социальных отношений во всем их многообразии, этот подход — именно в силу своей типологичности, сыграл и продолжает играть огромную роль в таксономии поведения и в систематике вообще. Он дал также очень много для анализа индивидуального поведения.



Исследования этологов по организации индивидуального поведения имеют непреходящую ценность. Найденные здесь общие принципы неизбежно модифицируются с развитием наших знаний, но без них неосуществимы дальнейшие исследования по фундаментальной проблеме «индивид и социум». К сожалению, сегодня это нередко упускают из виду. Однако этологический подход, ориентированный на индивида и на его взаимодействия со своим окружением — в том числе с другими особями, был явно недостаточен для всестороннего изучения феномена биосоциальности. Время требовало того, чтобы в центре внимания исследователей поведения оказалась популяция, как целостная система надорганизменного уровня.

### **Веро Винни-Эдвардс и идея внутривидового гомеостаза**

Новый подход был наиболее последовательно (возможно, даже слишком последовательно) проведен в нашумевшей книге Веро Винни-Эдвардса «Размещение животных под воздействием социального поведения». В момент выхода ее в свет в 1962 г. ее автору, профессору университета в шотландском городе Абердине, было 56 лет. В литературе по поведению животных эта книга, на протяжении последующих 20 лет была одной из наиболее цитируемых работ. Это толстый том объемом около 650 страниц. Список использованной автором литературы включает свыше 840 источников (рис. 2).

Анализ цитированных источников интересен для нас в двух отношениях. Во-первых, мы видим, что автор широко использует зоологическую литературу прошлого, что свидетельствует о его широкой биологической образованности и, отчасти, возможно, о дефиците более современных специальных исследований по интересующей его теме. Например, работы, опубликованные в период с 1911 по 1940 гг. составляют в списке литературы около 34%. (В приведенном на рис. 2 анализе библиографии к статье А. Уотсона и Р. Мосса, посвященной близкой теме и написанной через 8 лет после выхода в свет книги Винни-Эдвардса, цитирования 1911-1940 гг. составляют менее 2%).

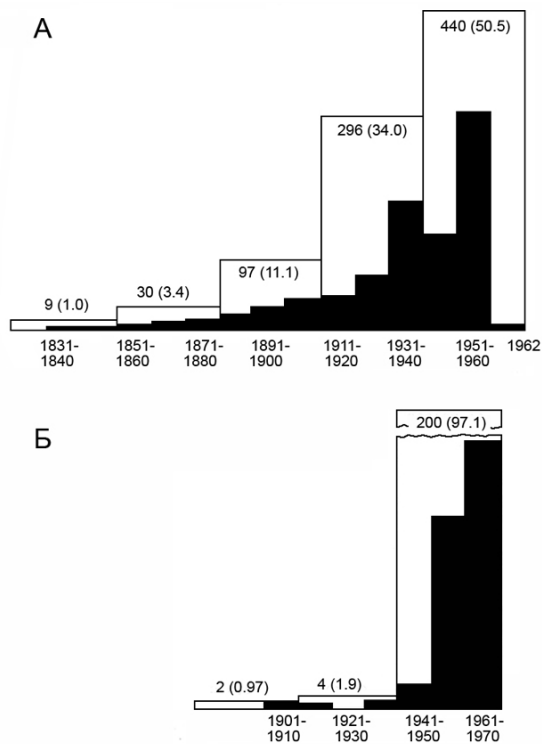


Рис.2. Распределение по десятилетиям (зачерчено) и по тридцати- и двадцатилетиям (контурная линия) литературных источников, цитированных в книге В. Винни-Эдвардса (Wynne-Edwards, 1962) — А; А. Уотсона и Р.Мосса (Watson, Moss, 1970) — Б. Цифры — количество источников, в скобках — проценты.

Во-вторых, анализ литературы, использованной Винни-Эдвардсом, позволяет уяснить себе, в какой степени более ранние авторы оказали влияние на развитие его взглядов. Можно видеть, что Винни-Эдвардс широко цитирует работы экологов — таких как Ч.Элтон, Х.Клюйвер, Д.Лэк, А.Николсон. Знакомы ему исследования Г.Селье, обосновавшего концепцию стресса, точнее — общего адаптационного синдрома, и работы Дж.Кристина и Д.Читти, попытавшихся обосновать в 50-х годах идею о влиянии социального стресса на плотность и на генетический состав популяции.

Основная идея Винни-Эдвардса состоит в том, что все формы и типы социального поведения выполняют по существу одну и ту же главную, если не единственную функцию. Эта функция — *обеспечения* популяционного гомеостаза, иными словами — поддержания плотности и численности популяции на некоем оптимальном уровне. Именно за счет этого, по мнению автора, популяция, как организованная система, сама предохраняет свою среду от переэксплуатации.

Один из механизмов, устранивающих опасность переэксплуатации среды, Винни-Эдвардс усматривает в явлении территориальности. Особи, сумевшие захватить и удержать территорию, оказываются обладателями избыточных ресурсов, которые они не в состоянии использовать полностью. Другие, лишенные собственных участков, остаются на положении аутсайдеров,

подверженных гибели от голода, хищников и т.д. Этот неравный доступ к ресурсам служит основой так называемого социального отбора.

Важно и то, что переход части особей в разряд аутсайдеров не обязательно осуществляется насильственным путем. По мнению Винни-Эдвардса, особь обладает способностью оценивать плотность популяции. Если эта плотность высока, индивид сам отказывается от попыток захвата территории и от последующего размножения.

Эта способность адекватно оценивать плотность популяции названа эпидеиктическим поведением, что в переводе с греческого означает нечто вроде «представления и анализа выборки» (эти понятия заимствованы из статистики).

Постулировав такую способность, Винни-Эдвардс пытается уяснить возможные механизмы ее эволюционного становления. Это трудно сделать, ставя во главу угла индивидуальный успех особи, поскольку особи-аутсайдеры своими руками обрекают себя на неуспех и даже на гибель. Винни-Эдвардс приходит к выводу, что биологический успех группы — именно, гарантия ее будущего выживания, и есть тот выигрыш, который дает социальное поведение. В рамках его концепции единицей эволюции оказываются не особи, а группы. Вместо отбора особей для объяснения становления социального поведения вводится групповой отбор.

Не останавливаясь на спорных местах и недостатках этой модели, подчеркну лишь, что в нашей схеме она выступает как сугубо организмическая концепция, основанная на холистическом подходе к пониманию социума. Во главу угла ставятся процессы, происходящие в группах особей, а поведение индивида выводится из особенностей групповой структуры. Важно отметить также, что акцент у Винни-Эдвардса в значительной степени смещен с анализа групповых структур, как таковых, на попытки объяснения их эволюционного становления.

### **Социобиология Уильяма Гамильтона и Эдварда Вильсона**

В противовес организмической концепции Винни-Эдвардса и почти одновременно с ней, всего лишь двумя годами позже, в 1964 г., была выдвинута другая доктрина, которая в рамках нашей схемы может рассматриваться как предельно элементаристская. Это так называемая «генетическая теория эволюции социального поведения», построенная английским натуралистом Уильямом Гамильтоном. Также, как и Винни-Эдвардс, Гамильтон поглощен не

столько анализом сегодняшних событий в группировках животных, сколько историей их становления в эволюции. У него эта тема становится главной и самодавяющей. Однако в отличие от Винни-Эдвардса Гамильтон считает, что нет никакой необходимости в постулировании группового отбора, поскольку все можно объяснить через индивидуальный успех особи. Если у Винни-Эдвардса специфика поведения особей обеспечивает успех группы, как единого целого, то по Гамильтону все происходит как раз наоборот: существование в составе группы способствует в основном успеху особи.

В отличие от других неodarвинистских концепций, успех индивида оценивается здесь даже не столько числом оставленных им потомков, сколько числом особей, которые так или иначе станут носителями генов, свойственных данному индивиду. Он может увеличивать долю носителей своих генов эгоистическим путем, размножаясь максимально возможными темпами, либо обходным, «альтруистическим» путем, способствуя выживанию своих близких и дальних родственников. Итак, по мнению Гамильтона, можно провести резкую линию между несоциальными и социальными видами. С этой точки зрения становление истинной социальности происходит в тот момент когда в популяции появляются абсолютные альтруисты — т.е. такие индивиды, которые вообще не размножаются сами, а лишь заботятся о своих родичах, сохраняя в них для потомства свой собственный «ген альтруизма». В этом суть введенных Гамильтоном представлений о совокупной (или итоговой) приспособленности индивида и о родственном отборе (см. Панов, 1983).

Вся концепция построена по аксиоматическому принципу, на базе теорем математической генетики, некогда созданной на основе и для анализа существенно иных сфер биологической действительности. Это обстоятельство делает ненужным для данной гипотезы почти все то, что было сделано ранее в области зоологического изучения социального поведения. Автоматически исчезает интереснейшая проблема органической индивидуальности. Граница между социальностью и несоциальностью проводится абсолютно однозначно. От классических этологов взята лишь идея наследственно детерминированного поведения и оставлена практически без внимания одна из самых интересных и перспективных тем — именно, изучение закономерностей динамики поведения во времени (в частности, в ходе онтогенеза) и его изменений под влиянием смены социальной обстановки.

Почти все связи с богатейшими прошлыми достижениями биологии оказываются обрубленными. Целостный феномен биосоциальности со всем богатством его внутренних связей исчезает, он распадается на некие поведенческие «признаки», каждый из которых управляется своим собственным генетическим детерминантом. Создается впечатление, что эта концепция узка, в целом абиологична и обладает малыми объяснительными возможностями. Правда, она поставила много вопросов, сформулированных в большом числе гипотез. Тем самым было стимулировано накопление обширного эмпирического материала. Однако этот материал, как правило, оказывается губительным для самих гипотез, находясь в явном противоречии с ним. И это не удивительно, принимая во внимание оторванный от реальности формалистический характер большинства социобиологических построений.

В 1975 г. вышла книга Эдварда Вильсона «Социобиология. Новый синтез». Это обзорная сводка объемом около 700 страниц. Если список цитированных источников у Олли составляет всего лишь 129 названий, у Винни-Эдвардса — 870, то у Вильсона он включает около 2500 источников.

Что же представляет собой книга Вильсона по существу, каковы ее связи с предшествующими этапами развития зоосоциологии, и можно ли считать ее органическим синтезом прежних знаний, как полагает сам автор? Обратимся к фактам. В самом начале первой главы под несколько неожиданным названием «Мораль гена» мы читаем: «Основная теоретическая проблема социобиологии состоит в том, чтобы понять, каким образом альтруизм, снижающий индивидуальную приспособленность особи, мог развиваться в эволюции». Здесь же автор высказывает свое основное кредо: подобно тому, как цыпленок является для предшествующего ему яйца лишь средством произвести следующее яйцо, организм — это, по существу, не более, чем приспособление для сохранения и передачи генов. Из всего этого очевидно, что идеи Гамильтона — главенствующие в мировоззрении Вильсона.

В главе о коммуникации Вильсон аккуратно пересказывает также основы отоологической концепции, причем местами — в ее наиболее архаичной форме. Третий компонент вильсоновской социобиологии — современная популяционная экология, в разработку которой сам Вильсон внес заметный вклад — в частности, важной и интересной книгой «Островная биогеография», написанной в соавторстве с Р.МакАртуром. В соответствующих местах Вильсон

пересказывает свою книгу о социальных насекомых, которых он знает великолепно.

Итак, в эрудиции автору «Нового синтеза» отказать невозможно. Но действительно ли перед нами синтез предшествующих знаний? Складывается впечатление, что работа Вильсона скорее эклектична, нежели синтетична. Истинный синтез предполагает совмещение разных взглядов и концепций в такой форме, когда внутренне присущие им противоречия не только не затушевываются, но выявляются как можно более отчетливо. Именно это и дает науке стимул к дальнейшему развитию. Что касается книги Вильсона, то в ней мирно сосуществуют все предшествующие точки зрения — как атомистические по своей сути, так и организмические. Пожалуй, лишь взглядам Винни-Эдвардса, к которым Вильсон относится явно отрицательно, здесь не отведено достойного места. Интересно, что сам Вильсон называет себя холистом, с чем далеко не всегда можно согласиться. Очень многие его построения носят явно типологический характер, несомненно тяготея к элементаризму классической этологии и к генетическому атомизму Гамильтона.

#### **Программа изучения социо-демографических систем в социоэтологии**

Социобиология представляет собой сегодня достаточно влиятельное течение, хотя в самые последние годы наблюдается заметный спад его авторитетности. Но это не единственное сегодня направление. Ему идеологически противостоит иная концепция явно холистического толка. Это т.н. социоэтология, предмет и задачи которой были очерчены в начале 70-х годов оксфордским зоологом Джоном Круком.

И в отношении объекта своего исследования — популяции, и в отношении ее предмета (социальное поведение) социоэтология на первый взгляд мало чем отличается от социобиологии Гамильтона и Вильсона. Однако принципиальные подходы и общая расстановка акцентов там и тут во многом различны. Прежде всего, отношение к эволюционной проблематике у Крука более реалистично. Для него это не первая, а лишь вторая задача, выполняемая только после того, как достигнуто ясное понимание сущности систем, эволюцию которых предстоит изучать. Эти системы, построенные на сложнейших обоюдных связях между демографией и социальным поведением, обозначены Круком как социо-демографические системы. Для Крука

характерно понимание социума как процесса, в котором индивидуальное развитие особей под влиянием обучения и социализации требует самого пристального внимания.

По существу, речь здесь идет об одной из самых сложных и важных проблем биологии: каким образом генотип, представляющий собой не более чем программу индивидуального развития, под воздействием поступающей извне информации реализуется в фенотип. В целом Круку чуждо примитивное понимание наследственности, как простой механической передачи признаков, в том числе и поведенческих.

Отсюда естественно следует вывод о том, что роль генетических факторов в детерминации социального поведения и внутригрупповой структуры сильно переоценена социобиологами. Причина такой переоценки, по мнению Крука, коренится в ложном (и даже обывательском) представлении, согласно которому структурные характеристики социума уподобляются «фиксированным комплексам действий» в классической этологии. Эти заблуждения, как считает Крук, сформировались под несомненным влиянием ряда изданий, рассчитанных на широкую и околонуучную публику — таких, например, как книга К.Лоренца «Об агрессии», Д.Морриса «Голая обезьяна», Р.Одри «Территориальный императив» (сейчас к ним можно добавить и книгу Р.Докинса «Эгоистический ген»). Эти работы, положившие начало идеям, подобным идее о врожденной агрессивности человека, Крук называет «псевдобиологическими». Сегодня эта псевдобиология человеческого поведения пышно расцветает в адаптированных для элиты работах Вильсона и его единомышленников.

Специализируясь на изучении дивергенции социо-демографических систем у приматов, Крук считает, что в их эволюции основную роль играли фенотипические адаптации, обязанные индивидуальному обучению и внутригрупповым традициям — тому, что в нашей литературе называют сигнальной преемственностью. Эти факторы стали поистине решающими на ранних стадиях антропогенеза. Генетический фактор в том прямолинейном виде, как его подает Гамильтон, играет, по мнению Крука, подчиненную роль.

Это совсем не значит, что мы должны игнорировать генетические аспекты социальной эволюции. Но здесь требуется развитие экспериментальной генетики поведения — взамен словесному жонглированию генетическими терминами - такими, например, как «мутации» неких абстрактных генов эгоизма

и альтруизма.

Не останавливаясь более подробно на системе взглядов социозтологии, я проиллюстрирую ее основные задачи, подходы и методы схемой из работы канадского исследователя Чарлза Кребса, посвященной многолетнему изучению социо-демографических систем полевки *Microtus townsendii* (рис. 3). Из этой схемы следует, что социозтология таит в себе богатые перспективы, давая надежду на возможность глубокого понимания внутривидовых процессов на основе комплексного применения эволюционных, экологических и генетических методов исследования.

Рис. 3. Стратегия и методы исследования социо-демографической системы (из Krebs, 1979). Объяснения в тексте.



xxx

В кратком обзоре более чем столетней истории научных поисков, открытий и разочарований трудно избежать известного схематизма и декларативности. Остается лишь надеяться, что мне хотя бы отчасти удалось показать, какое важное место занимает зоосоциология в общей системе биологических знаний. Эти твердые позиции уходят своими корнями в период начала бурного развития биологии, датируемого серединой прошлого столетия. Не удивительно ли, что проблематика, связанная с изучением социального поведения животных, которая кажется возникшей совсем недавно, почти что на наших глазах, имеет в действительности столь давнюю и непростую историю? Важно также подчеркнуть, что исследования социального поведения и



групповых структур ни в коей мере не являются боковой тропинкой биологии. Эта тема прямо и непосредственно связана с такими фундаментальными проблемами биологии, как становление многоклеточности в филогенезе, формирование фенотипа в онтогенезе, саморегуляция сложнейших систем надорганизменного уровня.

**Литература:**

*Панов Е.Н.* 1975. Этология - ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М., Знание, 63 с.

*Панов Е.Н.* 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., Мир, 423 с-

*Эспинас А.* (1878) 1898. Социальная жизнь животных. Опыт сравнительной психологии с прибавлением краткой истоши пптг.™™™, Спб, 319 с.

*Allee W.C.* 1938. The social life of animals. N.Y., 293 p.

*Crook J.H.* 1970. Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. Anim. Behav., v. 18, pp. 197-209.

*Hamilton W.D.* 1964. The genetic evolution of social behavior. I, II. J.Theor. Biol., v. 7, pp. 1-16, 17-52.

*Krebs Ch.J.* 1979. Dispersal, spacing behaviour, and genetics in relation to population fluctuations in the vole *Microtus townsendii*, Fortschz. Zool., v. 25, pp. 61-77.

*Lorenz K.* 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J.Ornithol., 83, SS. 137-413.

*Tinbergen N.* (1951) 1969, The study of instinct. Oxf., 228 p.

*Watson A., Moss R.* 1970 Dominance, spacing behaviour, and agres-sion in relation to population limitation in vertebrates. In: "Animal populations in relation to their food resources", ed. A.Watson. Oxf., pp. 167-222.

*Wilson E.O.* 1975. Sociobiology: the new synthesis. Cambr., 697 p.

*Wynne-Edwards V.C.* 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh - Lnd., 650 pp.

