

## **Современное состояние и перспективы развития эволюционной социобиологии<sup>1</sup>**

Эволюция органического мира — это процесс формирования многоуровневых системных объектов разной степени сложности. Эволюция популяции в каждый данный момент имеет своим результатом два неразрывно связанных, но принципиально различных явления: с одной стороны,— индивидуальную морфофизиологическую систему, воплощенную в организме каждой отдельно взятой особи; с другой,— систему межиндивидуальных связей, из которых складывается социальное поведение, поддерживающее этологическую структуру популяции. Поскольку социальное поведение выступает в роли одного из важнейших регуляторов демографического состава и пространственного размещения особей, оправданно рассматривать популяцию в качестве социо-демографической системы (Crook, 1970). Разнообразие в строении социо-демографических систем сопоставимо с видовым разнообразием животного населения Земли. Уже одного этого достаточно, чтобы причинный анализ путей долговременных преобразований социо-демографических систем и их эволюционной преемственности оказался одной из наиболее увлекательных и наиболее сложных задач, стоящих перед эволюционной биологией.

В первой части этой статьи мы коротко изложим суть наиболее популярных сегодня направлений в исследовании эволюции биосоциальности и дадим их критическую оценку. Во второй части будут рассмотрены возможности иных подходов к проблеме — с максимальным учетом широкого круга сведений, накопленных таксономией, зоогеографией и другими традиционными дисциплинами.

### **I. Основные понятия социобиологии: индивидуальный отбор, итоговая приспособленность и эволюция альтруизма**

Основные принципы и подходы к проблеме эволюции биосоциальности сформулированы в работах Гамильтона (Hamilton, 1964) и Уильсона (Wilson, 1975). Конспективно их взгляды сводятся к следующему.

1. Биосоциальность — продукт длительного эволюционного развития жизни. Это явление вторичное, отделенное от так называемого «одиночного» способа существования рядом промежуточных стадий, таких как «субсоциальность», «квазисоциальность» и «семисоциальность» – Wilson, 1975). Социальный образ

---

<sup>1</sup> Зоол. ж. 1982, LXI (7): 988-999

жизни — своего рода системная адаптация и, как всякая адаптация, дает определенные преимущества «социальным» видам по сравнению с «несоциальными».

2. Основным признаком, отличающим истинную социальность («эусоциальность») от предшествующих ей состояний, является так называемое репродуктивное разделение труда. Суть его в том, что степень заботы о потомстве со стороны разных членов социума связана обратной зависимостью с их репродуктивным вкладом в последующие поколения. Максимальное воплощение этого принципа мы находим, в частности, у общественных перепончатокрылых (пчелы, муравьи), у которых репродуктивные самки только воспроизводят потомство, а рабочие особи только опекают его, отказываясь при этом от размножения.

3. Такой отказ рассматривается как «жертвование» своими интересами в пользу других (размножающихся) членов социума, иными словами,— как проявление «альтруизма». Доводя эту мысль до логического конца, приходится приравнять эволюцию социальности к прогрессивному развитию альтруистического поведения.

4. Чтобы понять, почему поведение рабочих пчел, неразмножающихся «помощников» в коммунальных ячейках у ряда видов птиц (см. Brown, 1978) и другие подобные случаи трактуются как акты самопожертвования, приходится обратиться к господствующей в социобиологических исследованиях концепции «индивидуального отбора».

Поскольку социальность рассматривается с позиций прямолинейного адаптационизма, в рамках этого подхода ключевым становится вопрос, благоприятствует ли социальность особи, популяции или виду. Ответ дается однозначный: в результате развития социальности выигрывает особь, которая повышает свою приспособленность (fitness) за счет пребывания в составе социальной ячейки. Этот результат достигается индивидуальным отбором, оценивающим «качество» особи по числу оставленных ею потомков. Поскольку особь склонна действовать «эгоистически», этот тип поведения будет развиваться в популяции автоматически (за счет распространения «эгоистических генов», носителями которых является преуспевающая в плане репродуктивного успеха особь — Hamilton, 1971; Dawkins, 1976). Контрпроцесс накопления «генов альтруизма» представляет собой более сложную задачу, которая решается благодаря самопожертвованию части особей своими главными эгоистическими интересами —

оставить максимальное число потомков.

5. В этих условиях альтруизм может развиваться под действием родственного отбора (kin-selection), ведущего к повышению итоговой приспособленности особи-альтруиста. Если такой индивид, не производя собственных потомков, вносит существенный вклад в воспитание и опеку своих близких родственников, то он способен передать копии присущих ему «генов альтруизма» косвенным путем — через потомство своих близких родичей. Жертвуя собственными интересами сегодня, индивид может таким образом получить выигрыш в будущем, в форме итоговой (результатирующей) приспособленности (inclusive fitness). Таким образом, распространение «копий своих генов», которое есть главная задача особи в соревновании с себе подобными, осуществится не обычным, «эгоистическим», а обходным — «альтруистическим» путем.

6. Итак, единицей отбора в этих построениях оказывается не группа особей<sup>2</sup>, не индивид с его интегрированным фенотипом и даже не генотип в целом, а некие абстрактно понимаемые «гены», произвольно вырванные из целостного генома. Так, Бертрам (Bertram, 1976), ссылаясь, на работы Гамильтона, пишет: «Фактически это была модификация того предположительного способа, каким действует естественный отбор: путем селекции генов, а не индивидов, несущих эти гены».

7. Отсюда вытекает и еще одна господствующая точка зрения, суть которой в том, что социо-демографическая система складывается в эволюции не путем изменения сложнейших коррелятивных отношений между ее составляющими, а как мозаика отдельных признаков (traits), каждый из которых унифункционален и находится под своим собственным, независимым генетическим контролем. Важнейшая категория ненаследственных фенотипических модификаций вообще не рассматривается.

8. Расчленение социальной системы на некие дискретные элементы, или признаки, однозначно детерминированные генетически, производится таким способом, чтобы можно было в дальнейшем рассматривать полезность каждого из них для отдельной особи (Clutton-Brock, Harvey, 1976: 225).

---

<sup>2</sup> Идеологи социобиологии отрицают даже гипотетическую возможность группового, междемоного и межпопуляционного отбора. Между тем их основополагающая концепция «итоговой приспособленности особи» базируется на анализе процессов, которые охватывают множество особей, относящихся к

Эволюционная судьба этих признаков определяется, в основном, их взаимной конкурентоспособностью, описываемой в экономических понятиях «платы» и «выигрыша», которые трактуются совершенно произвольно. Согласно этой точке зрения, развитие в эволюции данного поведенческого признака обеспечено в том случае, если обладающие им особи теряют меньше, а выигрывают больше (в плане дальнейшего репродуктивного успеха), чем при каком-либо альтернативном типе их поведения. Суть этого подхода наиболее ярко иллюстрируется следующим высказыванием: «Другие особи (родичи или неродичи) обычно должны получать выигрыш, дезориентируя потенциального альтруиста таким образом, чтобы он расценивал их как более близких ему родственников, чем это есть на самом деле. Отбор на эту способность обманывать делает более трудной задачу точного определения степени своего родства к другим особям» (Clutton-Brock, Harvey, 1976: 295). Абиологизм, вульгарно-антропоморфический и схоластический характер такого типа построений не требует дальнейших комментариев.

Анализируя эту систему взглядов, следует в первую очередь отметить ее редуccionистский характер, стремление к все большему атомизму, элементаризму, который характерен для механистической картины жизни, берущей начало от Демокрита и получившей максимальное выражение в концепциях ньютоновской физики. Эта модель реальности находится в явной конфронтации с организмической моделью, идущей от Гегеля и послужившей отправной точкой в развитии классического дарвинизма (Mason, 1979). Дарвин (1939: 624) видел суть исторических преобразований живого в «...последовательных слабых изменениях, из *которых каждое до известной степени полезно* изменяющейся форме, но часто обуславливается корреляцией с другими частями организации» (разрядка моя – Е. П.). Идея об относительном характере наблюдаемой в природе целесообразности и о сложности коррелятивных связей между составляющими любой биологической системы является одной из самых принципиальных основ дарвиновского видения мира. Эти мысли приобретают особенно актуальное звучание сегодня, когда важнейшей задачей науки становится выяснение законов, лежащих в основе процессов организации и управления.

Сводя идею индивидуальной приспособленности к одной лишь дифференциальной размножаемости, Гамильтон и его последователи фактически отказываются от самой содержательной стороны теории естественного отбора. Многоплановая сущность процесса борьбы за существование сведена к чисто антропоморфической категории «эгоистического поведения», которое, однажды появившись, будет неизбежно прогрессировать в популяции, не подвластное действию каких-либо внешних по отношению к популяции селективных сил. Иными словами, дарвиновская приспособленность как некое соответствие реального фенотипа реальной среде уже не рассматривается (см. Грант, 1980: 74-77). Вместо нее вероятностная перетасовка абстрактных генетических детерминантов, изолированных не только друг от друга, но по существу и от фенотипа, если, разумеется, не воспринимать фенотип как простую механическую сумму «признаков», каждым из которых руководит «свой собственный» ген. Но для идеологов рассматриваемого направления фенотип представляется именно таким образом – в соответствии с архаическими принципами «генетики мешка с бобами» (Майр, 1974: 182, 205). Именно это дает социобиологам возможность редуцировать интегральный процесс эволюции социального поведения к неким мутациям мифических «генов альтруизма» и «генов эгоизма» (Alexander, 1974) и к их последующей механической перетасовке.

Обещая противопоставить «анализ точных путей распространения гена» «беглым и праздным замечаниям о полезности того или иного типа поведения для популяции и вида», Гамильтон (Hamilton, 1972) уповает на всеислие математического аппарата в деле решения вековых загадок биологии. Однако здесь легко забыть о том, что лишь глубокое понимание сущности анализируемого объекта способно удержать математику в рамках биологической реальности (см. Коли, 1979: 13).

Формальные модели, столь популярные в сегодняшних исследованиях по биосоциальности, несут на себе печать двух фатальных пороков. Это, во-первых, чрезмерный априоризм, в основе которого лежит биологическая неадекватность, нереальность главных исходных допущений; во-вторых, тенденциозность в отборе эмпирических данных, призванных подтвердить справедливость, биологическую «работоспособность» и прогностическую ценность модели. Характеризуя общее состояние этой системы взглядов, один из видных орнитологов отмечает «...отсутствие точности в проведении полевых исследований, нехватку ясных и

широких подходов, путаницу в терминах и понятиях и засилье антропоморфизма — этого камня преткновения современной социобиологии» (Brown, 1978: 145). Если упрек в несовершенстве эмпирических методов сбора материала нельзя считать вполне справедливым, то замечание об антропоморфическом характере основополагающих построений в социобиологии кажется чересчур мягким, ибо эта тенденция представляется нам поистине угрожающей и разрушительной.

## **II. Перспективы формирования адекватных подходов к изучению эволюции социальных систем**

В этом разделе мы коротко остановимся на некоторых перспективных подходах, которые можно противопоставить известной узости и общей антропоморфической направленности современной западной социобиологии, чтобы вернуть эту дисциплину в общее русло насущной эволюционно-биологической проблематики.

### **Социальность как необходимый атрибут жизни**

Учитывая всю противоречивость явления позитивного и негативного взаимодействия организмов, едва ли можно зафиксировать некий этап в постепенном ходе органического развития, когда исчезает антиномия «пользы — вреда» и формируется некая «социальность», которую можно описывать преимущественно в понятиях взаимной выгоды. Уже древнейшие и наиболее просто организованные существа — бактерии и цианобактерии обладали и обладают свойством «социальности», что выражается в их способности к формированию локальных систем надорганизменного уровня, функционирующих как биологически целостные образования. Это своеобразные «колонии», известные под названием зооглей и консорциев (Козо-Полянский, 1924).

Очевидно, нет резкой грани между мутуализмом, при котором осуществляется общий принцип разделения труда между элементами надорганизменной кооперативной системы, и паразитизмом в его крайнем выражении, когда один из участников взаимодействия только выигрывает, а другой — только теряет (например, паразитизм, приводящий к гибели хозяина). Отсутствие грани между кооперацией и паразитизмом даже в пределах одной и той же системы хорошо иллюстрируется на примере коммунального гнездования у кукушек *Crotophaga sulcirostris* (см. Vehrencamp, 1977, 1978). Доминантная самка, откладывающая свои яйца в общее гнездо в последнюю очередь, но почти не насиживающая

коммунальную кладку, ведет себя как внутривидовой паразит (Vehrencamp р, 1977: 405). Такого рода паразитизм, имеющий и другие формы проявления у *C. sulcirostris*, можно рассматривать как предпосылку к облигатному межвидовому паразитизму у других видов кукушек.

Если рассматривать феномен биосоциальности с более широких позиций, не сводя его к антропоморфической категории «альтруизма», то для понимания путей и принципов эволюционного преобразования социо-демографических систем нам понадобится привлечь максимум данных, накопленных в рамках традиционных биологических дисциплин. В этом смысле первая задача состоит в том, чтобы попытаться совместить наши знания об этологической структуре современных видов и популяций с существующими данными по филогении интересующих нас таксонов.

### **Филогенетические данные как необходимая руководящая нить в изучении эволюции социальности**

В современной социобиологии существует явная тенденция рассматривать идеализированные феноменологические и функциональные ряды, вектор развития которых задан априорно. Явно или неявно предполагается, что эволюция биосоциальности идет в сторону увеличения размеров групп и, соответственно, приводит к усложнению их внутренней структуры. Рассмотрим эту традиционную точку зрения на одном примере, пытаясь противопоставить ей возможность иных трактовок.

Хотя вопрос о критериях «сложности» социальной системы нигде специально не обсуждается, интуитивно можно считать сложными так называемые «полигинно-полиандрические» системы репродукции у птиц (Wittenberger, 1979). Если, следуя этому автору, взять в качестве эталона «просто организованных» систем территориальность в сочетании с «сериальной» моногамией, то способы репродукции у таких видов, как нанду (*Rhea americana*) и некоторые тинаму (Tinamiformes), действительно представляются необъяснимо усложненными.

Так, у нанду в начале периода размножения большие стаи самок распадаются на группы из 2-15 особей. Среди самцов формируется порядок ранжирования. Выделяются доминантные самцы, каждый из которых присоединяется к группе самок и формирует собственный гарем. Самец строит гнездо, и все самки откладывают яйца на его край. После этого самец закатывает яйца в гнездо,

прогоняет от него самок и начинает насиживать. Изгнанные самки переходят к другому самцу, и каждая их группа последовательно взаимодействует с 10-12 самцами. Участие в яйцекладке одновременно многих особей, вынужденных синхронизировать свою активность, неизбежно влечет за собой определенные элементы дезорганизации. Из-за асинхронности яйцекладки в начале каждого цикла гнезда с яйцами слишком рано несущихся самок часто бывают брошены. Самец нередко бросает инкубируемую кладку, содержащую несколько десятков (до 50) яиц, если хотя бы одно из них портится от жары и «взрывается». От высокой температуры гибнет много поздних кладок, которые самец должен время от времени покидать при уходе на кормежку. Конкуренция самцов на почве обладания уже готовыми кладками не может не приводить к дополнительной гибели яиц (Bruning, 1973; Бевольская, 1976).

Как полагает Орайенс (Orians, 1978), отношения подобного рода могли развиваться из моногамной системы с равным распределением родительских обязанностей. Отказ самок от ухода за потомством квалифицируется как «дезертирование» (Trivers, 1972; Wittenberger, 1979), которому в эволюции должно было предшествовать типичное для большинства птиц родительское поведение самок.

Однако можно представить себе совсем иной путь становления полигинно-полиандрических систем, предположив, что начальным этапом явился такой тип репродукции, который мы находим у примитивных курообразных из семейства Megarodidae. У них наблюдаются все типы переходов от полного отсутствия заботы о потомстве (отложенные яйца развиваются под действием неорганических источников тепла — роды *Megacephalon* и *Eulipoa*) до специализированного ухода за кладкой со стороны одного лишь самца, регулирующего температуру в куче растительного мусора, куда самка периодически откладывает новые яйца (*Leipoa ocellata* из полупустынь Австралии). Вполне очевидно, что такая стратегия наиболее близка к исходному, «рептильному» типу взаимоотношений полов и минимальной заботы о потомстве.

Таким образом, «реверсия» половых ролей, имеющая естественным следствием системы, свойственные нанду и тинаму, может быть первичным, а не вторичным явлением у птиц. Насиживание кладок самцами характерно для всех современных страусов и тинаму (в том числе и моногамных), а также для киви *Apteryx*. Как известно, тинаму и страусоподобные – это наиболее древние и примитивные из всех ныне живущих птиц. Тинаму морфологически наиболее близки к нанду, а киви – к



казуарам (Карташев, 1974). Таким образом, преимущественная роль самца в уходе за потомством (гнездостроение, насиживание, вождение выводка) – черта, несомненно, общая для предковых форм той филогенетической ветви птиц, к которым относятся куриные, журавлеобразные и куликообразные. Заметим, что в этих и только в этих группах описаны различные формы полиандрии, в основе которой как раз и лежит преимущественная забота самца о потомстве.

Все это совершенно не учитывается в многочисленных попытках вывести полиандрические и полигинно-полиандрические системы из моногамно-территориальных. В работах такого плана конкретные биологические данные подменяются формальной апелляцией к соотношению платы и выигрыша при использовании животными тех или иных индивидуальных стратегий (Graul et al., 1977; Orians, 1978; Wittenberger, 1979; и др.). Отсюда – неизбежный порочный круг в объяснениях и полная растерянность перед невозможностью понять причины наиболее важных особенностей анализируемых систем (см. Wittenberger, 1979: 306-307).

В рассматриваемом нами случае эволюционный ход событий гипотетически может быть описан следующим образом. Первая стадия – самка откладывает яйца, самец заботится о них. Вторая стадия – забота самца о потомстве сохраняется, но в гнездо откладывают яйца несколько самок, сразу же покидающих коммунальную кладку. Самки могут переходить затем к другим самцам, как у нанду и у некоторых видов тинаму (*Crypturellus boucardi*, *Nothoprocta cineracens*), но самки могут и оставаться с самцом, осуществляя тот или иной вклад в инкубацию, как у африканского страуса *Strutio camelus* (Frame, 1978) или тинаму *Nothocercus bonapartei* (Schafer, 1954). Частный случай – самки не объединяются в группы и держатся поодиночке. При этом самка может переходить от одного самца к другому (тинаму *Crypturellus variegatus* – Beebe, 1925) или же оставаться с самцом у гнезда (эму, казуары). Учитывая отсутствие резких граней между моногамией и полигинией (на что указывает широкая распространенность у птиц факультативной полигинии), легко представить себе постепенную эволюцию от чрезмерно усложненных полигинно-полиандрических систем с их высокими энергетическими затратами в сторону энергетически более выгодных территориально-моногамных отношений.

Если верны предположения, что полигинно-полиандрические системы были исходно свойственны всем страусоподобным птицам (включая эпиорнисов и моа)

или большинству из них и если этот тип отношений действительно энергетически невыгоден, то указанные обстоятельства могли способствовать эволюционному угасанию этой группы. Сейчас известно примерно 45—60 ископаемых видов из 6 отрядов страусоподобных и только 7 рецентных (примерно 10—13%). При исключительной редкости полигинно-полиандрических видов в классе Aves абсолютно доминирует моногамия (Crook, 1965). Это веский довод в пользу ее селективных преимуществ (Lack, 1978) над всевозможными полиандрическими системами, многие из которых, как мы полагаем, подвергаются постепенной элиминации.

Можно было бы возразить, что если вид обладает неким типом социальной системы, который был выгоден в прошлом, но оказался менее пригодным в сегодняшних условиях, то это не обязательно должно вести к вымиранию вида, если ему достаточно сменить мало эффективную стратегию на более эффективную. Однако ряд фактов показывает, что сложившаяся система обладает высокой консервативностью. Так называемая одновременная полиандрия — система не менее экзотическая, чем описанный тип полигинно-полиандрических связей. Она встречается по существу только у наиболее древних Куликовых, в семействе якановых (Jacanidae), включающем всего лишь семь видов, пять из которых относятся к монотипическим родам. При этом полиандрия описана у азиатских (*Metopidius indicus*, *Hydrophasianus chirurgus*), африканского (*Actophilornis africana*) и американских (*Jacana jacana*, *J. spinosa*) видов (Jenni, 1974). Предполагается, что часть видов моногамны (хотя и у них забота о потомстве может быть прерогативой одного лишь самца).

Трудно представить себе конвергентное развитие столь необычной системы репродукции. Проще допустить, что эта «сложная» система первична для якан, тогда как моногамия вторична. Аналогичную картину мы видим в примитивном семействе журавлеобразных – у трехперсток (подотряд Turnices, 3 рода, 15 видов). Вероятно, у большинства видов, населяющих Азию, Африку, Южную Европу и Австралию, имеет место полиандрия, но не одновременная, как у якан, а последовательная. При этом, по крайней мере у некоторых видов, самки собираются на коллективные тока, посещаемые самцами (*Turnix tanki blanfordi* – Панов, 1973). Самцы насиживают кладку и заботятся о выводке, самки не принимают участия в уходе за потомством.

Таким образом, мы видим, что в классе птиц наиболее необычные: (интуитивно

воспринимаемые как «сложные») системы репродукции встречаются в немногих, наиболее древних и примитивных отрядах, подотрядах и семействах. Эти таксоны, несмотря на их высокий иерархический ранг, включают в себя, как правило, небольшое число видов: от одного в отряде африканских страусов до 15 в подотряде трехперсток. Единственное исключение — отряд тинаму с 42 рецентными видами. Тот факт, что виды с ревертированными половыми ролями составляют не более 2—3% от общего числа видов птиц, может указывать на невысокую конкурентоспособность всевозможных полиандрических систем по сравнению с территориальной моногамией. Итак, можно предположить, что эволюция социальности у птиц могла идти в направлении от сложных ячеек, включающих более двух размножающихся особей (полигинно-полиандрическая система, территориальность с одновременной полиандрией) к структурно упрощенным (территориальная моногамия).

Однако вполне вероятно, что такое направление развития на одном этапе эволюции может смениться прямо противоположным на другом этапе. Иллюстрацией этому может служить подотряд Куликовых (*Charadrii*), таксономическая структура которого приведена в таблице. Из таблицы следует, что виды с поведенческой реверсией половых ролей распределены по семействам неравномерно. Они составляют от 50 до 100% всех видов в семействах *Jacaniidae*, *Rostratulidae* и *Phalaropidae*, содержащих малое число видов (от двух до семи). Здесь поведенческая реверсия половых ролей является полной и, как правило, сопровождается морфологической реверсией полового диморфизма (самки лишены наседного пятна, они ярче или значительно крупнее самцов<sup>3</sup>). Полное неучастие самок в заботе о потомстве служит одной из главных предпосылок полиандрии. Вторая необходимая предпосылка — способность самки откладывать более одной кладки за сезон. У трехцветного плавунчика *Phalaropus (Steganopus) tricolor* возможность повторных кладок не установлена, и полиандрия пока не описана (Howe, 1975).

---

<sup>3</sup> В отличие от большинства других таксонов птиц, куликам вообще свойственны более крупные размеры самок по сравнению с самцами. В частности, у моногамных песочников отношение средней длины крыла самцов и самок составляет 0,95—0,99. У песочников, как и у некоторых других куликов, самцы крупнее самок лишь у промискуитетных видов, в частности, у тех, для которых характерна мимолетная встреча половых партнеров на токах (Pitelka et al., 1974).

Учитывая несомненную примитивность семейств Jacanidae и Rostratulidae, а также определенную таксономическую изолированность семейства Phalaropidae (Козлова, 1961; Юдин, 1965), допустимо рассматривать характерные для них особенности полового диморфизма и репродуктивных систем как весьма древние признаки и в этом смысле как «первичные» для подотряда Charadrii.

В гораздо более богатых видами семейства Charadriidae и Scolopacidae известно всего лишь по одному случаю реверсии половых ролей, причем она не полная, а частичная. У хрустана *Charadrius (Eudromias) morinellus* самки немного ярче и крупнее самцов, у пятнистого улиты *Tringa (Actitis) macularia* — значительно крупнее. У этих видов некоторые самки откладывают за сезон одну кладку и принимают некоторое участие в ее насиживании, хотя и не всегда. Другие самки несутся дважды или трижды (до 5 раз) в сезон и более или менее регулярно насиживают некоторые из отложенных ими кладок (обычно последнюю). В промежутках между последовательными кладками самка может менять партнера (Pullianen, 1970; Hilden, 1975; Oring, Maxon 1978).

Неоднократно высказывалась мысль, что такого рода факультативная последовательная полиандрия может быть производной от моногамии (Jenni, 1974; Pitelka et al., 1974; Hilden, 1975; и др.). Это предположение выглядит достаточно правдоподобным. Считают, что переход от строгой моногамии к полиандрии рассматриваемого типа мог осуществляться через промежуточную стадию «множественных кладок». Феноменологический (не филогенетический) ряд, иллюстрирующий возможный ход событий, может быть построен на примере подсемейства песочниковых (Calidritinae, Scolopacidae – см. Pitelka et al., 1974). Из 24 видов этой группы 14 строго моногамны. Оба партнера поочередно насиживают кладку, а позже заботятся о выводке. Правда, по крайней мере у шести видов самка покидает выводок раньше, оставляя его на попечение самца (Myers, 1981).

Таблица. Таксономия подотряда Charadrii с указанием числа родов и видов с поведенческой и морфологической реверсией полового диморфизма (по данным: Карташев, 1974; Jenni, 1974; Van Tyne, Berger, 1976; и др.)

Семейства	Общее число	Число родов, в которых описана реверсия половых ролей	Общее число в	Число изученных видов с поведенческой реверсией ролей	Число изученных видов, у которых самки окрашены самцов
-----------	-------------	---	---------------	---	--

Jacaniidae*	6	4	7	5 (полная)**	-***
Rostratulidae	2	1	2	1	1
Haematopidae	1	-	4	-	-
Charadriidae	9-32	1	60	1 (частичная)*	1
Scolopacidae	24-26	1	75	1	-
Phalaropidae	1-3	3	3	3 (полная)	3
Recurvirostridae	4	-	7	-	-
Dromadiidae*	1	-	1	-	-
Glareolidae*	7	-	16	-	-
Thinocoridae*	2	-	4	-	-
Chionidae*	1	-	2	-	-
Всего	58-85	10	181	11	4

\* Семейства из монотипических подотрядов.

\*\* полная реверсия половых ролей: самка вообще не принимает участия в заботе о потомстве; частичная реверсия: самка может насиживать свою последнюю кладку, тогда как предыдущие насиживает самец (самцы).

\*\*\* У ряда полиандрических видов самки значительно крупнее самцов (Jenni, Collier, 1972; Vernon, 1973; Maxon, Oring, 1980).

Совместное участие обоих партнеров в заботе об их общей кладке и о выводке описано у песчанки *Calidris (Crocethia) alba* в Гренландии (Pienkowski, Green, 1976). У этого вида в других районах самка, как полагают, поочередно откладывает две кладки, из которых первую насиживает самец, а вторую – она сама (Parmelee, Payne, 1973; другие источники см. в работе: Pitelka et al., 1974). Аналогичная ситуация возможна у кулика-воробья *Calidris minuta* (см., например, Кищинский, Флинт, 1973). Наконец, у белохвостого песочника *Calidris temmincki* самка в промежутках между последовательными кладками (двумя или тремя), как правило, меняет партнера (Hilden, 1975), хотя и не исключена моногамия с заботой каждого из партнеров об одной из кладок, отложенных самкой (Коханов, 1973). В Финляндии самцы этого вида несомненно склонны к полигинии и промискуитету (Hilden, 1975). Таким образом, полигинно-полиандрическая система белохвостого песочника в целом имеет много черт сходства с тем, что мы видели у хрустана и пятнистого улита. Однако, в отличие от них, у белохвостого песочника не наблюдается редукции родительского поведения самок и, кроме того, сохраняется тот же тип полового диморфизма, что и у типично моногамных песочников (самка немного крупнее самца и не отличается от него по окраске).

Многие авторы видят адаптивный смысл «экстренной системы множественных кладок» в ее лабильности, оппортунистичности. Временный характер связей между половыми партнерами и особенно отсутствие жесткого стереотипа в их отношениях допускают сиюминутную реализацию любой из возможных репродуктивных

стратегий: полигинию, полиандрию, промискуитет и даже возврат к факультативной моногамии. При избытке самцов в популяции самка может переходить от одного к другому, откладывая две или более кладок за сезон. При отсутствии свободных самцов она может оставаться со своим первым партнером, содействуя ему в насиживании кладки или гарантируя ее возобновление в случае гибели (Graul, 1973; Pitelka et al., 1974). В известной степени это относится и к плавунчикам с их более специализированной факультативно-полиандрической системой (Kistchinski, 1975; Shamel, Tracy, 1977).

Хотя сама гипотеза происхождения полигинно-полиандрических и полиандрических систем ржанок, улитов и песочников из моногамии не единственно возможная, а причины и механизмы становления этих систем требуют дальнейшего изучения (Myers, 1981), сейчас важно другое. Мы хотим подчеркнуть, что последовательная полиандрия этих видов принципиально отличается от гораздо более жестко детерминированных систем первичной полиандрии, которые именно в силу своей консервативности и стереотипности нередко страдают от непроизводительных затрат (например, у нанду *Rhea americana*).

Итак, не исключено, что две системы, обладающие заметным внешним сходством, могут оказаться весьма различными как по существу, так и по происхождению, будучи начальным и конечным этапами в гипотетическом ряду эволюционных событий.

Проблема эволюции социо-демографических систем (и их важнейшего звена – репродуктивных стратегий) в последние годы привлекает внимание многих социобиологов. В одной из недавних обобщающих работ на эту тему Виттенбергер (Wittenberger, 1979) приходит к выводу, что в основу общей теории эволюции репродуктивных стратегий может быть положен небольшой набор исходных общих принципов. «Неравномерность распределения критических ресурсов, возможность получения помощи в воспитании потомства со стороны самца и реализация им стратегии дезертирования представляются главными факторами, определяющими (тактический) выбор самки; социальность самок, их поиски ситуаций (удобных для размножения и реализация самками стратегии дезертирования – вот основные факторы, воздействующие на (тактический) выбор способа репродукции самцом». Нетрудно видеть, что шесть пунктов этого перечня в лучшем случае могут быть использованы для констатации свойств существующих социо-демографических систем и весьма мало пригодны для объяснения их эволюционного становления и

преемственности.

Чтобы убедиться в правоте этого утверждения, рассмотрим аргументацию Виттенбергера (1979) в его попытках объяснить адаптивный смысл полигинно-полиандрической системы у *Rhea*. С точки зрения оптимизации индивидуальной стратегии самки ее уход от кладки может быть выгоден, поскольку она получает возможность отложить яйца в гнезда других самцов. Что же касается самца, то его выигрыш далеко не столь очевиден, «Центральный и пока еще не решенный вопрос состоит в том, – пишет Виттенбергер, – почему самец должен изгнать всех самок и выполнять все отцовские обязанности самостоятельно» (стр. 306). Точно так же Виттенбергеру не удастся дать что-либо большее, чем описания других полиандрических систем с апелляцией к их полезности для особей того или иного пола. Однако такой подход не дает ни малейшей надежды понять, почему, например, в одних и тех же условиях некоторые виды куликов придерживаются моногамии, тогда как таксономически близкие им формы склонны к полиандрии или промискуитету.

Мы видим причину этого неуспеха не только в недостатке эмпирических данных, которые, как полагает автор, прояснят картину в дальнейшем, а прежде всего в том, что предлагаемая им исследовательская стратегия основана на порочном круге. Задача теории – дать систему операциональных принципов (гипотез), указывающих возможные пути для объяснения тех или иных явлений реальности. «Принципы», предлагаемые Виттенбергером, – это перечень как раз тех самых явлений, которые он считает нужным объяснить. Тот факт, что ему не удастся это сделать, указывает на недостаточность предлагаемых им категорий, на их односторонность и несовершенство как инструмента причинного анализа.

Мы видим главный дефект схемы Виттенбергера и аналогичных ей построений в том, что при таком подходе анализируемые системы рассматриваются как самостоятельные, изолированные сущности, вырванные из временной канвы эволюционного развития и сопоставляемые друг с другом в любых возможных произвольных сочетаниях. Здесь «принцип преемственности» с самого начала заменен «принципом полезности».

Трюизм, согласно которому способ существования вида и есть оптимальная реализация свойств данного вида, незаметно превращается в главный объяснительный принцип, что сразу же отрезает все пути самой идее эволюционного преобразования и развития. Этому направлению должна быть противопоставлена

иная позиция, согласно которой консервативные структуры, унаследованные системой от предковых систем, – это важнейший компонент, который и заслуживает всестороннего анализа. Будучи своеобразными атавизмами, эти компоненты социодемографической системы требуют для своего объяснения гораздо более широкого биологического подхода, чем тот, в основе которого лежит утилитаристский принцип максимальной «полезности». Стремление видеть в строении любой биологической системы одни лишь позитивные моменты ведет к отрицанию идеи внутренней борьбы противоположностей и тем самым лишает систему основного диалектического стимула к саморазвитию.

### **Библиография**

*Бевольская М. В.*, 1976. Роль стадных отношений при воспроизведении нанду (*Rhea americana*) в условиях зоопарка «Аскания-Нова». В кн.: Групповое поведение животных: 21-22. .: Наука.

*Грант В.*, 1980. Эволюция организмов. М.: Мир. 407 с.

*Дарвин Ч.*, 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., 3 М-Л Изд. АН СССР, 253-667.

*Карташев Н. Н.*, 1974. Систематика птиц. М.: Высш. Школа. 367 с.

*Кищинский А. А., Флинт В. Е.*, 1973. Случай сдвоенного гнездования у кулика-воробья. В кн.: Фауна и экология куликов: 56-57. М.: Изд. МГУ

*Козо-Полянский Б. М.*, 1924. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза М. 147 с.

*Козлова Е. В.*, 1961. Ржанкообразные. Подотряд кулики. Фауна СССР. Птицы. 2(1) ч. 2. Л.: Изд. Н СССР. 500 с.

*Коли Г.*, 1979. Анализ биологических популяций. М.: Мир. 359 с.

*Коханов В. Д.*, 1973. Материалы по экологии белохвостого песочника в Кандалакшском заливе Белого моря. В кн.: Фауна и экология куликов: 66-71. М.: Изд. МГУ.

*Майр Э.*, 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.

*Панов Е. Н.*, 1973. Птицы южного Приморья. Новосибирск: Наука. 376 с.

*Юдин К. А.*, 1965. Филогения и классификация ржанкообразных.. В кн.: Фауна СССР. Птицы, 2, 1, ч. I. М.-Л.: Наука. 261 с.

*Alexander R. D.*, 1974. The evolution of social behaviour. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-373.



- Beebe W.*, 1925. The variegated tinamou, *Crypturus variegatus variegatus* (Gmelin). *Zoologica* 6: 195-227.
- Bertram, B. C. R.*, 1976. Kin selection in lions and evolution. In: Growing points in ethology: 281-301. Lnd - N.Y.- Melb. Eds P.P.G. Bateson, R.A. Hinde.
- Brown J. L.*, 1978. Avian communal breeding systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 123-155.
- Bruning D. F.*, 1973. The greater *Rhea* chick and egg delivery route. *Natur. Hist.* 82(3): 68-75.
- Glutton-Brock T. H., Harvey P. H.*, 1976. Evolutionary rules and primate societies. In: Growing points in ethology: 195—237. Lnd.- N.Y.- Melb. Eds P.P.G., Bateson, R. A. Hinde.
- Crook J. H.*, 1965. The adaptive significance of avian social organization. In: Social organization of animal communities. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 14: 181-218.
- Crook J. H.*, 1970. Social organization and environment: aspects of temporary social ethology. *Animal Behav.* 18(2): 197-209.
- Dawkins R.*, 1976. The selfish gene. N. Y.: Oxf. Univ. Press.
- Frame G.*, 1978. The ostrich. *Pacif. Discov.* 28(3): 25-30.
- Graul W. D.*, 1973. Adaptive aspects of the mountain plover social system. *Living Birds* 12: 69-95.
- Graul W. D., Derrickson S. R., Mock D. W.*, 1977. The evolution of avian polyandry. *Amer. Nat.* 3: 812-816.
- Hamilton W. D.*, 1964. The genetical evolution of social behaviour, I, II. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- Hamilton W. D.*, 1971. Selection of selfish and altruistic behaviour in some extreme models. In: Man and beasts: comparative social behavior: 57-91. Wash. Eds. J.F. Eisenberg, W.S. Dillon
- Hamilton W. D.*, 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Anim. Rev. Ecol. Syst.* 3: 193-232.
- Hilden O.*, 1975. Breeding system of Temminck's stint *Calidris temmincki*. *Ornis Fenn.*, 52(4): 117-146.
- Howe M. A.*, 1975. Behavioral aspects of the pair bond in Wilson's phalarope. *Wilson Bull.* 87(2): 248—270.
- Jenni D. A.*, 1974. Evolution of polyandry in birds. — *Amer. Zoologist* 14(1): 129-144.
- Jenni D. A., Collier G.*, 1972. Polyandry in the American iacana *Jacana spinosa*. *Auk* 89(4): 743-756.

- Kistchinski A. A.*, 1975. Breeding biology and behavior of the grey phalarope, *Phalaropus fulicarius* in East Siberia. *Ibis* 117(3): 285-301.
- Lack D.*, 1978. The significance of the pair bond and sexual selection in birds. In: *Reading Sociobiol.*: 328-341. S. Fr.
- Mason W.*, 1979. Ontogeny of social behavior. In: *Handbook of behavioral neurobiology*, V. 3. Social behavior and communication: 2-28. N.Y.- London. Eds P. Marler, J. Q. Vanderberg.
- Maxon S. J., Oring L. W.*, 1980. Breeding season time and energy budgets of the polyandrous spotted sandpiper. *Behaviour* 74(3-4): 200—263.
- Myers J. P.*, 1981. Cross-seasonal interactions in the evolution of sandpiper social systems. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8(3): 195—202.
- Orians G. H.*, 1978. On the evolution of mating systems in birds and mammals. In: *Reading Sociobiol.*: 115-132. S. Fr.
- Oring L. M., Maxon S. J.*, 1978. Instances of simultaneous polyandry by a spotted sandpiper *Actitis macularia*. *Ibis*, 120(3): 349-353.
- Parmelee D. F., Payne R. B.*, 1973. On multiple brood and the breeding strategy of arctic sanderlings. *Behaviour* 115: 218-226.
- Pienkowski M. V., Green G. H.*, 1976. Breeding biology of sanderlings in North-East Greenland. *Brit. Birds*, 69:165-177.
- Pitelka F. A., Holmes R. T., MacLean S. F., Jr.*, 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. *Amer. Zoologist* 14(1):185-204.
- Pullianen E.*, 1970. On the breeding biology of the dotterel *Charadrius morinellus*. *Ornis Fenn.* 47(2): 69-73.
- Schafer E.*, 1954. Les conotos. *Bonn. Zool. Beitr.* 5: 1-148.
- Schamel D., Tracy D.*, 1977. Polyandry, replacement clutches and site tenacity in the red phalarope (*Phalaropus fulicarius*) at Barrow, Alaska. *Bird-Band* 48(4): 314-324.
- Trivers R. L.*, 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man, 1871—1971*: 135—179. Chicago. Ed. B. Campbel,
- Van Tyne J., Berger A. J.*, 1976. *Fundamentals of ornithology*. N.Y.-London-Sydney-Toronto 808 p..
- Vehrencamp S. L.*, 1977. Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris* — *Science*, 757, 4301: 403-405.
- Vehrencamp S. L.*, 1978. The adaptive significance of communal nesting in groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 4, 1, 1—53.

*Vernon C. J.*, 1973. Polyandrous *Actophilornis africana*. — *Ostrich*, 44, 1, 85.

*Wilson E. O.*, 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge.

*Wittenberger J. P.*, 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. In: *Handbook of behavioral neurobiology v 3: 271-350. Social behavior and communication*. N.Y.-Lnd. Plenum Press.