



БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ФАКУЛЬТЕТ  
МГУ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА



teach-in  
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ

# ЗООСОЦИОЛОГИЯ

ИВАНИЦКИЙ  
ВЛАДИМИР ВИКТОРОВИЧ

БИОФАК МГУ

КОНСПЕКТ ПОДГОТОВЛЕН  
СТУДЕНТАМИ, НЕ ПРОХОДИЛ  
ПРОФ. РЕДАКТУРУ И МОЖЕТ  
СОДЕРЖАТЬ ОШИБКИ.  
СЛЕДИТЕ ЗА ОБНОВЛЕНИЯМИ  
НА [VK.COM/TEACHINMSU](https://VK.COM/TEACHINMSU).

ЕСЛИ ВЫ ОБНАРУЖИЛИ  
ОШИБКИ ИЛИ ОПЕЧАТКИ,  
ТО СООБЩИТЕ ОБ ЭТОМ,  
НАПИСАВ СООБЩЕСТВУ  
[VK.COM/TEACHINMSU](https://VK.COM/TEACHINMSU).



БЛАГОДАРИМ ЗА ПОДГОТОВКУ КОНСПЕКТА  
СТУДЕНТКУ ФИЛОСОФСКОГО ФАКУЛЬТЕТА МГУ  
**ТУМАНОВУ ДАРЬЮ ПЕТРОВНУ**

---

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Лекция 1. Социальность у животных и её соотношение с социальными процессами в человеческом обществе</b>	<b>6</b>
Введение .....	6
Словарь основных понятий зоосоциологии .....	7
Обзор тем, которые будут освещены в рамках текущего курса лекций...	9
Социология .....	13
Этология.....	16
Социальная этология .....	17
Развитие и особенности отечественной и зарубежной зоосоциологии ..	18
Социобиология .....	20
<b>Лекция 2. Пространственная структура у животных и человека</b>	<b>22</b>
Пространственная структура как основа организации социума .....	22
Проксемика .....	23
Принципы территориальности у млекопитающих .....	25
Групповая территориальность у хищников, приматов и птиц .....	27
Политериториальность .....	29
Функции территориальности как формы монополизации жизненного пространства и как регулятора плотности и численности популяции ..	31
<b>Лекция 3. Аффилиация</b>	<b>33</b>
Агрегации и их виды.....	33
Колонии.....	34
Отрицательные последствия переуплотнения.....	36
Пространственная структура колонии .....	38
<b>Лекция 4. Агрегации животных: стаи и стада</b>	<b>40</b>
Основные типы социальных групп у животных .....	40
Стая или стадо и их особенности .....	41
Синхронизация поведения и физиологических реакций в многочисленных и плотных скоплениях животных.....	43
Самоорганизующиеся системы.....	44
Толпа как форма социальной патологии .....	46
<b>Лекция 5. Доминирование</b>	<b>49</b>
Иерархия доминирования.....	49
Социальная роль и её основные детерминанты .....	51
Системы доминирования у приматов: патриархальная и патрилинейная, матриархальная и матрилинейная социальная организация.....	53
Системы доминирования у копытных .....	57

<b>Лекция 6. Конкуренция и кооперация</b>	<b>58</b>
Словарь основных понятий к теме лекции .....	58
Коммунально кооперативные формы размножения птиц, сочетание колониальности и коммунального размножения у птиц.....	60
Биологический смысл явления "помощничества" - основного критерия коммунально кооперативного размножения .....	65
Коммунально кооперативное размножение у млекопитающих .....	67
<b>Лекция 7. Тока и арены</b>	<b>70</b>
Основные особенности тока как типа социальной организации и как системы спаривания у животных .....	71
Система токов и половой диморфизм у животных.....	72
Дополнительное устройство токовых территорий .....	73
Система токов у насекомых .....	74
Основные особенности структуры и парадокс тока .....	75
<b>Лекция 8. Социальная организация между водой и сушей</b>	<b>79</b>
Таксономическая структура млекопитающих, приспособленных к водной среде .....	79
Киты.....	80
Трансформации системы токов в социальной эволюции околоводных или почти исключительно водных позвоночных .....	82
Выдры.....	83
Гиппопотамы .....	84
Тюлени .....	85
Рептилии.....	89
<b>Лекция 9. Семья и брак в мире животных и в обществе людей</b>	<b>90</b>
Основные типы социо-сексуальных связей в сообществе раздельнополых организмов .....	90
Брачные отношения в обществах людей .....	92
Моногамный тип брачных отношений у животных .....	96
Моногамия у рыб и амфибий .....	97
Моногамия у птиц .....	98
Разные типы брака у приматов .....	101
Полигамия у птиц.....	102
<b>Лекция 10. Социально-этологические аспекты межвидовых отношений</b>	<b>105</b>
Генеалогически родственные виды, экологически близкие виды и многовидовые сообщества .....	105
Конкуренция эксплуатационная и интерференционная.....	108
Особенности организации взаимоотношений между близкими видами в сообществах: территориальность и межвидовая иерархия.....	109
Ранжирование видов и территориальное поведение в популяции	

---

Птиц.....	110
Характерные особенности многовидового сообщества	
растительноядных рыб.....	114
Межвидовые этологические отношения грызунов.....	115
Информационное (сигнальное) воздействие хищников.....	118
Межвидовые взаимоотношения хищников .....	118
<b>Лекция 11. Межвидовые ассоциации</b>	<b>121</b>
Временные межвидовые ассоциации.....	121
Экстерриториальные межвидовые ассоциации и пример	
пространственной компактности многовидовых ассоциаций .....	122
Основные проблемы, которые интересуют этологов, биологов и	
экологов при изучении межвидовых ассоциаций .....	124
Межвидовые ассоциации небольших приматов .....	125
Межвидовые ассоциации птиц .....	127

## Лекция 1. Социальность у животных и её соотношение с социальными процессами в человеческом обществе

«Желание общаться при любом случае с другими особями того же вида или даже другого вида является проявлением общительности и отличительной чертой любого живого существа».

**Уильям Генри Хадсон**, «Натуралист на Ла-Плате», Нью-Йорк, 1985

Чтобы не изучал человек - он всегда, в конечном итоге, изучает самого себя.

Разные предметы изучения обладают этой способностью в разной степени и как раз социальное поведение животных — это предмет, который наиболее увязан с данным тезисом: исследуя поведение животных, мы изучаем своё поведение.

Сложная социальная организация, слаженная деятельность сотен и даже тысяч индивидов (каждый из которых действует по своей индивидуальной программе) это не есть прерогатива только человека и человеческого общества. В качестве примера можно привести организацию жизнедеятельности муравейника, сообщества доступного наблюдению одним взором.

А в сообществах позвоночных животных, скажем млекопитающих, присутствуют такие формы взаимоотношений и поведения как: нежная привязанность, необузданная жестокость, обман, разнообразные формы борьбы за власть или жизненное пространство.

Поведение животных, в том числе высших позвоночных, в большой мере контролируется инстинктами, то есть врожденными программами, которые зафиксированы на генетическом уровне.

Ученые задаются вопросом: являются ли люди рабами данных программ, не унаследовали ли они от животных инстинкты, инстинкты лжи, агрессии, любви. Все наши чувства, в виде аналогии, могут быть найдены и у животных. Другая точка зрения исследователей заключается в том, что это не аналогии, а прямая преемственность, обусловленная общими генами.

Большинство и зоологов, и социологов, которые изучают поведение животных, склоняются к мысли, что практически всё поведение человека контролируется не генетическими программами, а культурными моделями (канонами общественной жизни, которые в данном сообществе, нации, государстве приняты в качестве стандартов).

## Словарь основных понятий зоосоциологии

Основное понятие «Зоосоциологии» как науки - это универсальное понятие биосоциальности, свойственное всем животным:

**Биосоциальность** - фундаментальное и универсальное свойство живых организмов, которое проявляется в их способности и потребности к разнообразным взаимодействиям друг с другом на основе использования тех или иных средств общения (коммуникации).

Понятие биосоциальности относится не только к подвижным животным, индивидуальность которых нам очевидна, но и к животным, которые больше напоминают растения (модульные организмы).

Таким образом к сфере биосоциальности в её широком понимании принято относить также и взаимодействия между живыми существами, у которых поведения как такового не имеется (в том числе по причине прикрепленного образа жизни) и/или отсутствует полная физическая обособленность отдельных индивидов. Например, взаимоотношения отдельных зооидов и, связывающих их ценосарка, в колониях кораллов, губок, мшанок, гидроидных полипов и других беспозвоночных.

**Рассмотрим различия между модульными и унитарными организмами:**

### Модульные организмы (кормусы):

- Отдельные индивиды в течении всей жизни сохраняют между собой постоянный физический контакт, постоянную анатомическую связь и физиологическую зависимость друг от друга.
- Высокая степень дублирования жизненных функций и развитая способность к отчуждению отдельных индивидов и их совокупностей (частей организма)
- Организмы ведут прикрепленный образ жизни.
- Основная форма приспособления к среде обитания - рост и дифференциация отдельных индивидов и их совокупностей.
- Область исследований – сравнительная анатомия, морфология.

### Унитарные организмы:

- Отдельные индивиды анатомически и физиологически абсолютно автономны друг от друга.
- Все части организма отдельного индивида образуют единое целое (систему органов) и не способны к отчуждению без ущерба для жизнеспособности организма.
- Организмы свободно перемещаются в пространстве.
- Основная форма приспособления к среде обитания - поведение (движение).
- Область исследований - этология.

**Зоосоциология** - область зоологии, изучающая разнообразие сообществ животных, принципы их построения, механизмы эволюционирования и пути эволюции.

**Социум (сообщество)** - группа индивидов, связанных общностью жизненного пространства и регулярно взаимодействующих друг с другом на уровне физиологии (обмен пищей, феромонами) или на уровне поведения (обмен информацией).

**Социальная организация (социальная система)** - свойственная данному виду животных система межиндивидуальных и межгрупповых (главным образом поведенческих) взаимоотношений в популяции, обладающая относительной устойчивостью во времени и упорядоченная в пространстве.

В понятие социальной организации входят:

1. Система использования пространства (участки обитания, территориальность, индивидуальное пространство).
2. Базовые демографические параметры (продолжительность жизни, плодовитость, процессы дисперсии, социо-демографическая система).
3. Система спаривания (социо-сексуальная система).
4. Способы заботы о потомстве и родственные связи (родительское и «псевдородительское поведение», системы родства - матрилинейность, патрилинейность, матрилокальность, патрилокальность).
5. Система поведенческого ранжирования особей (доминирование, иерархия, эгалитарные и деспотические сообщества, ролевая структура).
6. Система обмена информацией (коммуникация).

**Социальное поведение** - всё разнообразие поведенческих актов, которое можно наблюдать в ходе общения друг с другом отдельных животных (индивидуумов) или их группировок. Сюда же относятся и те поведенческие акты, которые выполняются вне ситуации непосредственного общения, но явно направлены на его обеспечение (пение птиц, выделение феромонов насекомыми, ольфакторное мечтание у млекопитающих).

**Аффилиация** - взаимное притяжение особей одного вида, группы, семьи друг к другу, стремление находиться поблизости друг от друга.

**Дистанцирование** - активное поддержание свойственных данному виду дистанций между особями (агрессия, территориальность, индивидуальная дистанция, взаимное избегание).

**Кооперация** - объединение двух или более особей ради выполнения той или иной биологической задачи (коллективная охота, размножение, забота о потомстве).

**Разделение функций** - разделение обязанностей (социальных ролей), между индивидами в процессе жизнедеятельности группы (семьи, колонии, коммуны).

## Темы, которые будут освещены в рамках текущего курса лекций

**Система использования пространства** - главные рамки, в которые заключен любой социум.

Механизмы рассредоточения особей и группировок: участки обитания, территориальность, индивидуальная дистанция, персонализация среды.

Отметим разнообразие и полярность данных механизмов, например, осваиваемая территория уссурийского тигра составляет 150-200 километров, а у колоний фламинго, капской олуши, черноголового хохотуна плотность населения и расположения гнезд огромна.

### Агрегации животных: стаи, стада, колонии.

Агрегации животных можно назвать «парадной вывеской» зоосоциологии, насчитывается большое количество вариантов социального устройства у животных, живущих в условиях экстремального переуплотнения.

Коллективное маневрирование животных в стае можно рассмотреть на примере поведения тихоокеанской скумбрии при нападении дельфинов. Расстояние при движении в океане для рыб в обычном состоянии 5-10 метров, при нападении хищника стая сбивается в огромную вращающуюся по кругу плотную массу (саморегулирующуюся систему), уменьшая расстояние между особями до нескольких сантиметров.

Синхронное маневрирование многотысячной стаи скворцов перед ночевкой является предметом изучения этологов, пытающихся понять законы этого коллективного действия.

Сообщества животных, внешне выглядящих одинаково, могут иметь совершенно разную внутреннюю (социальную структуру).

В скоплении антилоп гну в саваннах Восточной Африки каждый гну - абсолютный индивид, который живет как бы сам по себе, но при этом он демонстрирует нежелание удаляться от своих сородичей, поддерживая с ними небольшую дистанцию.

Табун одичавших лошадей на одном из островов Маныча Ростовской области России (также стадо копытных) устроено принципиально иначе и имеет иную жесткую структуру, состоит из отдельных косяков, во главе которых находится косячный жеребец и между этими жеребцами часто происходят жестокие поединки.

### Социо-сексуальные системы у животных тоже очень разнообразны.

Тока и арены - компактные группировки самцов, занимающие фиксированные в пространстве территории, на которых они выполняют поведенческие ритуалы с целью

привлечения самок.

Тетеревиные тока - пример полигамной системы взаимоотношений полов, когда самцы абсолютно не принимают участие в заботе о потомстве, а устраивают «рыцарские турниры» на токах.

Некоторые группы животных в процессе эволюции переживают настоящий взрыв разнообразия систем спаривания. Однако система взаимоотношения полов иногда бывает очень универсальной, например, 90% процентов всех из 10 000 видов птиц – классически моногамны: самец и самка строят гнездо и выращивают общее потомство.

Но у куликов мы видим практически весь спектр систем спаривания: моногамия, полигиния, полиандрия, система сдвоенных кладок и так далее.

Ещё один очень интересный объект зоосоциологии - это лежбища ластоногих морских животных, в которых кипит бурная социальная жизнь.

Самец павиана-геллады, выглядят довольно брутально со своими гигантскими клыками и имеет гарем, но судьба его зависит от воли многочисленных жен, именно они в сообществе геллад контролируют состояние социума, который имеет матриархальную систему взаимоотношений.

**Доминирование** - одно из проявлений этолого-физиологической дифференциации (разнокачественности) особей в составе социальной группы, которое приводит к её расслоению на доминантов, занимающих господствующее положение, и субдоминантов, занимающих подчиненное положение.

В результате в сообществе формируется иерархическая система межиндивидуальных взаимоотношений (иерархия доминирования).

### **Чадолюбие как средство борьбы за власть.**

Как отмечалось выше, среди позвоночных животных существует множество примеров сложнейших социальных отношений - стратегий. Примером такой изощренной стратегии борьбы за повышение собственного социального ранга (положения в иерархии) является поведение самца павиана анубиса, который нянчит детёныша, к рождению которого он, скорее всего, не имеет никакого отношения. Среди самцов в данном патриархальном обществе очень жесткая иерархия и сложная система взаимоотношений с образованием коалиций, члены которых поддерживают друг друга в борьбе за ранги. Самцы, имеющие низкий ранг заботятся о создании такой коалиции заранее, отбирая на время (довольно длительное) детёнышей у самок для заботы и игр, так между ними происходит формирование социальной связи - социальной привязанности. Через год-два, таким образом, самец получает лояльного члена своей коалиции.

## Чадолюбие как средство борьбы за территорию.

Примером стратегии борьбы за жизненное пространство является поведение удодов. Зеленый лесной удод обитает в африканских саваннах. В семейной группе до 12 особей, но размножается всегда только одна пара. Остальные члены группы выступают в качестве помощников и не размножаются. Насиживает только одна самка, её в это время кормят самец и помощники. После вылупления самка стремится не допустить помощников к выкармливанию её птенцов, тогда как они всячески пытаются это делать. После вылета птенцов из гнезда помощники начинают интенсивно кормить слетков, пытаясь вовлечь их в коалицию. Коалиция формируется внутри группы из трех-четырех особей (всегда однополых), которые в дальнейшем отправляются на поиски свободной территории. Если таковой не обнаруживается, то они вступают в бой с хозяевами занятой территории и, пользуясь численным превосходством, иногда её занимают.

## Коммунальное размножение птиц и млекопитающих.

Зеленый лесной удод является примером и коммунального размножения у птиц, когда в заботе о потомстве участвуют не только самец и самка, которые его производят, но и так называемые помощники.

Такие отношения есть и у млекопитающих, в частности у сурикат. Бескомпромиссная борьба за власть и/или жизненное пространство составляет главное содержание социальной жизни многих животных. В социальной жизни сурикат происходит постоянная борьба за социальные ранги внутри группы и между группами. Гибель в драках с сородичами - одна из главных причин смертности сурикат (социально-обусловленная смертность).

## Голый землекоп: чудо природы и чудо зоосоциологии.

Голый землекоп, небольшой роющий грызун семейства землекоповых, подземный житель без шерсти - удивительное существо, целое созвездие уникальных биологических особенностей, среди которых: невероятная продолжительность жизни – до 40 лет (для сравнения – продолжительность жизни суслика 1-2 года), отсутствие болевой чувствительности, обладание иммунитетом к раку.

Группа голых землекопов имеет уникальную социальную организацию со сложной дифференциацией социальных ролей и функций, включает в себя до сотни особей (иногда более) которая образует подземный город.

## Общественные насекомые.

«Человекообразные обезьяны, без сомнения, больше других животных приближаются к человеку по строению тела; но, рассматривая жизнь муравьев, их общественную организацию, их обширные сообщества, тщательно устроенные жилища и дороги, их владение домашними животными, а в некоторых случаях даже и рабами,

нельзя не признать, что по своей разумности они имеют право занимать место сразу же после человека» (Дж. Леббок, «Муравьи пчелы и осы», 1898).

### **Межвидовые поведенческие отношения.**

Многие социальные системы включают в себя особей разных видов. Иногда это эволюционно близкие виды, в других случаях родство может быть более удаленным. Высшие позвоночные животные всё пропускают через свой интеллект, через свое поведение и даже взаимоотношения хищников и жертв могут быть сопряжены с достаточно сложными социальными процессами.

Две группы, львы и буйволы, условно говоря хищники и жертвы по сути равные противники и льву добыть буйвола – дело непростое. Львы знают на каких буйволов лучше не нападать, так как они могут оказать жестокий отпор, буйволы знают каких львов надо особенно опасаться и данные взаимоотношения уже глубоко персонифицированы или индивидуализированы.

### **Сходство социального поведения человека и животных (ЗОО-СОЦИО).**

В рамках концепции происхождения человека от обезьяны нашим ближайшим родичем является шимпанзе (к роду шимпанзе относятся два вида обыкновенный шимпанзе (*Pan troglodytes*) и карликовый шимпанзе (*Pan paniscus*)).

### **Такие разные шимпанзе**

#### **Обыкновенный шимпанзе**

- общество суровых мужчин, борьба за ранги, охрана территории группы;
- драки, войны, убийства, охота на других обезьян;
- борьба за власть и угнетение женщин.

#### **Бонобо**

("карликовый" шимпанзе)

- общество любви и миролюбия;
- безоговорочный матриархат;
- секс в роли главного регулятора общественной жизни.

### **Такие разные нилоты**

(группа родственных народов (динка, календжин, луо, шиллук, нуэр, бари, масаи, самбуру, датога, карамоджонг и др.) в Южном Судане. Основное занятие - разведение крупного рогатого скота. До настоящего времени сохраняется родоплеменная социальная организация.

Нуэры	Динка
<ul style="list-style-type: none"><li>• мрачные, воинственные, высокомерные, смелые, всегда настороженные, никогда не прощающие обид и потому почти всегда вовлеченные в бесконечные цепи внутри - и межплеменной кроваво вражды;</li><li>• вопросы чести решаются за счет кровной мести - повседневной практики жизни;</li><li>• излюбленное занятие мужчин: вооруженные нападения на стойбища динка с целью увода скота и физического уничтожения конкурентов за пастбища.</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>• жизнерадостные, миролюбивые, беззаботные, неконфликтные, не склонные ни к каким насильственным действиям;</li><li>• никогда не воруют чужой скот;</li><li>• не воины;</li><li>• главная забота мужчин - постоянное увеличение числа жен (бывает до 100).</li></ul>

## Социология

Мост между зоосоциологией и социологией построен учеными давно.

«Социология животных или изучение общественной жизни животных — это специальный раздел зоологии. Но выводы ее не безразличны для изучения общественной жизни людей. Прежде всего мы видим, что многие явления, происходящие в совместной жизни людей, наблюдаются также и в совместной жизни животных, так как имеют свои основы в конституции организма, в физиологических процессах, в импульсах и биологических потребностях. Поэтому результаты исследований общественной жизни животных важны и для изучения природных основ общественной жизни людей» (**Ян Щепаньский**, польский социолог, президент Международной социологической ассоциации в 1966-1970гг.).

**Огюст Конт** (1798-1857) - французский философ, основоположник позитивизма. создатель социологии как науки об устройстве и организации общества (автор термина «социология»).

По Конту общество - органическое единство всего человечества или какой-либо его части, объединённых идеей «всеобщего согласия». Оно представляет собой органическую систему, порождённую необходимостью в поддержании общего порядка и состоящую из множества подсистем. Между обществом и индивидом находится семья, которая представляет собой «истинное единство» в отличие от самого общества, которое выступает как «внешняя», принудительная сила.

О. Конт делит социологию на два раздела:

- **социальная статика** - раздел позитивной науки об обществе — изучает условия его стабильного существования, конкретный состав и взаимосвязь частей, а также основные общественные институты — семью, религию, государство; имеет дело с устойчивыми («естественными») условиями существования любого общественного строя; институты и условия - семья, разделение труда, кооперация..., которые общи и одинаковы для обществ любой эпохи; основной закон социальной статики состоит в том, что он исследует взаимосвязь различных аспектов жизни (экономической, политической, культурной); изучает законы порядка.
- **социальная динамика** - теория исторического социального развития, базирующаяся на вере в прогресс умственного развития человечества и признании закономерного прохождения стадий его развития; изучает законы развития общества - законы прогресса, смены эволюционных стадий.

**Герберт Спенсер** (1820-1903) - английский философ и социолог, последователь философского и социологического позитивизма Огюста Конта.

Спенсер разделял представления О.Конта о социальной статике и социальной динамике. Является основоположником доктрины "организмизма" ("холизма" в социологии и биологии). По Спенсеру общество похоже на биологический механизм и его можно представить, как некое целое, состоящее из взаимосвязанных и взаимозависимых частей. Подобно тому как человеческое тело состоит из органов - почек, легких, сердца и т.д., общество состоит из различных институтов, таких как - семья, религия, право. Каждый элемент незаменим, поскольку выполняет свою собственную социально-необходимую функцию.

Большое внимание Спенсер уделил уточнению и разработке понятийного аппарата социологии. Он первым стал широко использовать такие социологические категории как: "**социальная система**", "**социальная функция**", "**социальный институт**" и др.

Ему принадлежит приоритет в обосновании взаимосвязи изменения социальной структуры и дифференциации функций составляющих её элементов, необходимости координации этого процесса в рамках специальной регулирующей системы.

Выдвинув на первый план изучение структуры общества и функций её элементов, Спенсер заложил **основы структурно-функционального метода**, получившего в дальнейшем широкое распространение в социологии и биологии.

**Альфред Эспинас** (1844-1922), французский философ, историк и социолог, профессор университета в Бордо, последователь О. Конта и Г. Спенсера. Автор книг "Социальная жизнь животных. Опыт сравнительной психологии", "Сообщества животных", "История политico-экономических доктрин" и пр.

Социальная концепция А. Эспинаса содержит идеи о том, что рождение социологии было подготовлено изучением связей между животными, а общество - это комплексное живое существо, подверженное в своих изменениях естественным законам.

По мысли ученого вполне возможно создание всеобщей социологии, предметом которой должны стать все типы сообществ, организуемых биологическими индивидами.

Эспинас выступал с позиций "организмизма" и первым сформулировал идею о том, что главное - это сообщество, которое контролирует поведение индивида. Целое контролирует поведение частей: "...не индивиды создают общество, а общество создает индивидов, потому что они существуют только в обществе и для общества", при этом понятие индивида сугубо относительно и подчас весьма условно. Абсолютной индивидуальностью обладает лишь отдельная клетка. Индивидуальность многоклеточного животного — это уже коллективная индивидуальность. В семье муравьев индивиды автономны морфологически, но в социальном и функциональном плане неотделимы друг от друга.

Во времена Эспинаса позвоночные животные были изучены плохо, поэтому он проводил анализ на примере беспозвоночных животных - модульных организмов. Единственная группа животных, которые в то время были изучены достаточно хорошо с точки зрения социального поведения стали общественные насекомые: муравьи, осы, пчелы, шмели, шершни и т.д. Учёным, который подвел итоги этой работы был энтомолог и врач-психиатр О. Форель.

**Огюст Форель** (1848 - 1931), область деятельности: психиатрия, социология, медицина, нейропатология, энтомология (мирмекология), автор книг "Социальная жизнь муравьев" и "Половой вопрос", был первым и до сих пор одним из немногих исследователей, которые на профессиональном уровне занимались изучением социального поведения животных и поведения человека.

**Уильям Мортон Уилер** (1865 - 1937), выдающийся американский энтомолог, основоположник науки о муравьях (термин мирмекология был предложен им). Специализировался не только на описании новых видов (Уилер был одним из выдающихся таксономистов, описавшим более 600 новых видов муравьев), но также работал в области эмбриологии и этиологии насекомых.

Уилеру принадлежит авторство термина **этология** в современном его понимании и который он популяризировал в своей статье, опубликованной в английском журнале *Science* в 1902 года. Также ученый предложил термин **трофалаксис**.

Его исследования поведения муравьев и других общественных насекомых стали классическими. Говоря о «сообществе» муравьев, он предложил считать муравейники

живыми организмами в полной мере, которые он называет **суперорганизмами**. В 1911 году Уилер опубликовал знаменитую статью "Колония муравьев как организм", в которой развел концепцию суперорганизма. В ней он сравнивал отдельных муравьев с клетками организма, ведь все они делятся по строению и функциям на разные группы, передают информацию, рождаются, живут и погибают. И именно он - муравейник (муравьиная семья) - является единицей естественного отбора. В начале XX века подобные взгляды были очень популярны среди ученых.

Эта концепция приобрела очень большую популярность и в зоосоциологии в том числе. **Берт Холлдебер** (род. в 1936), немецкий мирмеколог и социобиолог, специалист по эволюционной биологии и поведению муравьев и **Эдвард Уилсон** (род. в 1929), американский биолог, социобиолог, мирмеколог авторы новой монографии "Суперорганизм".

## Этология

Одним из главных переломных моментов в зоосоциологии стало появление на арене европейской науки классической этологии - науки о поведении животных,

В середине 50-х годов прошлого века классическая этология открыла новую эпоху в изучении социального поведения животных как одно из направлений, наряду с бихевиоризмом, когнитивной этологией и т.д.

Родоначальниками этого течения были лауреаты Нобелевской премии **Конрад Лоренц** (1903- 1989), австрийский зоолог и зоопсихолог **Николас Тинберген** (1907 - 1988), нидерландский этолог и орнитолог, а также **Хайнд Роберт** (род. в 1923), английский ученый.

60-е - 70-е года - золотая пора зоосоциологии, период лавинообразного накопления сведений о социальных системах позвоночных животных и общественных насекомых, поведения животных в условиях естественного обитания.

- **Джордж Шаллер** (род. 1933), американский этолог и писатель, автор монографий, важнейшим источником информации о социальном поведении тигров, львов, горилл и пр., активно занимается вопросами сохранения дикой природы.
- **Гордон Ориенс** (род. 1933), американский орнитолог, этолог и эколог. В 1961 американских году опубликовал результаты своих исследований социальной организации разных видов болотных трупиалов, где одним из первых обосновал идею о социальной организации как важном средстве приспособления к среде обитания.

Обезьяны обладают очень сложным социальным поведением, и организация сообществ приматов являются вершину сложности в животном мире, но есть один вид,

который может поспорить с приматами в этом отношении - это пятнистые африканские гиены.

Ученому, которому удалось распутать сложнейшую вязь социальных процессов сообщества пятнистых гиен - **Ханс Круук**, голландский этолог, автор книги, которая стала настоящей Библией зоосоциологов и зоопсихологов, за 30 лет монография была процитирована свыше 500 раз.

Гиеновым собакам, обладающим своим типом социальной организации (живут жестко-структурированными и довольно большими группами - до 30 особей, со сложной системой распределения социальных ролей) посвятили свою книгу «Невинные убийцы» британские натуралисты **Джейн и Гуго ван Лавик-Гудолл**.

- **Ханс Клингель** (1932 - 2019), немецкий зоолог специализировался на копытных животных, изучал зебр, гиппопотамов, лесных свиней, живущих в африканских джунглях, верблюдов и лам.
- **Теодор Шнейрла** (1902 - 1968), американский зоопсихолог, автор фундаментальных руководств зоопсихологии. Заслужил широкую известность своими многолетними исследованиями организации и поведения тропических бродячих муравьёв (хищников, не строящих муравейников) в Мексике, Панаме, Таиланде и на Филиппинах.

Самая большая семья: в семье южноамериканских муравьев-листорезов насчитывается до 6 млн. особей. Каждый муравей в этом огромном суперколлективе знает свое место и свои обязанности, а все вместе они действуют с невообразимой слаженностью и эффективностью. Научившись выращивать грибы на пережеванной массе срезанных листьев, эти муравьи освоили растениеводство за много миллионов лет до человека. По результатам раскопок одного давно оставленного муравьями листорезами "городка" было установлено, что при его сооружении муравьи вынули и переместили около 35 тонн грунта.

Накопление фактов из сферы социального поведения животных шло очень быстро, 60-е - 70-е годы не было другой темы, которая могла бы конкурировать с интересом к поведению животных. был накоплен колоссальный материал о поведении животных, особенно позвоночных, появилась потребность в выработке теоретических постулатов и обобщений.

Одной из первых таких попыток стала концепция **социальной этологии**, автором которой был **Джон Гарри Крук** (1930 - 2011), английский этолог, зоолог, сначала орнитолог, затем приматолог, впоследствии этнограф и знаток буддизма

## Социальная этология

**Социальная этология (социоэтология)** - раздел зоологии, изучающий принципы организации, механизмы функционирования и пути эволюции социального,

поведения животных на основе подходов и представлений, выработанных в процессе развития в зоологии, классической (сравнительной) этологии и популярной экологии.

Популяция рассматривается как целостная социально-демографическая система, в которой социальные паттерны (состав группировок, уровень агрессии, характер использования пространства) находятся в неразрывном единстве с демографическими процессами (рождаемость, смертность, дисперсия) и эффективно обеспечивают приспособление к внешним факторам (пищевые ресурсы, жизненное пространство, хищники).

### Развитие и особенности отечественной и зарубежной зоосоциологии

В советское время понятие "социальное" применять в отношении животных было запрещено. Интерес к изучению социального поведения животных способствовал созданию термина "Пространственно-этологическая организация популяционных систем позвоночных".

Автор концепции «пространственно-этологической организации» **Игорь Александрович Шилов** (1921 - 2001), Академик РАН, один из крупнейших в теоретиков популяционной экологии, один из основателей экологической физиологии. Заведующий кафедрой зоологии позвоночных/зоологии и сравнительной анатомии позвоночных МГУ (1998–2001).

**Николай Павлович Наумов** (1902 - 1987), один из создателей советской экологической школы, автор первого в России фундаментального учебника экологии. Известен своими работами в области охотоведения, популяционной экологии, медицинской зоологии. Заведующий кафедрой зоологии позвоночных/зоологии и сравнительной анатомии позвоночных МГУ (1951–1983).

**Станислав Семёнович Шварц** (1919 - 1976), Академик АН СССР (1970), разработал метод морфофизиологических индикаторов для определения состояния и прогноза развития популяций животных, новые представления об экологических механизмах эволюционного процесса в природе, метаболической регуляции скорости роста и развития в популяциях животных, внёс существенный вклад в развитие популяционной экологии животных.

В развитии зоосоциологии на первых этапах можно отметить два локомотива — это мирмекологи и приматологи.

Представители первой волны исследователей приматов работали в основном с животными в неволе, находящимися в клетках в зоопарках и специализированных питомниках:

- **Абрахам Маслоу** (1908-1970), американский психолог, основатель гуманистической психологии.

- **Солли Цукерман** (1904—1993), член королевского общества, известный британский государственный деятель, зоолог.
- **Гарри Харлоу** (1906 - 1981), американский психолог.

Со временем ученые начали осуществлять работу в полевых условиях.

Под руководством **Луиса Лики** (1903 - 1972), кенийского антрополога и археолога британского происхождения для изучения социальной жизни самок человекообразных обезьян была создана группа ученых "Ангелы Лики" в состав которой вошли:

- **Дайан Фосси** (1932 - 1985), американский приматолог, этолог и популяризатор охраны дикой природы, в составе группы занималась изучением горилл.
- **Бируте Галдикас** (род.1934), канадский антрополог, приматолог, этолог и эколог, в составе группы занималась изучением орангутангов.
- **Джейн Гудолл** (род. 1934), британский приматолог, этолог и антрополог, в составе группы занималась изучением горилл, 40 лет изучала шимпанзе.

В современной волне приматологов следует отметить следующих ученых: **Барбара Смэйтс** (род. 1994), американский антрополог и психолог; **Сара Харди** (род.1946), американский антрополог; **Дженни Элтманн** (род. 1944); **Ирвин Бернстайн** (род. 1944); **Дороти Чэйни** (род. 1949), американский антрополог, **Томас Стрэнсайкер** (род. 1940).

О том, насколько важно изучение приматов и о значении данного направления можно судить по перечню сообществ и журналов:

Приматологические сообщества:

- American Society of Primatologists (ASP)
- European Federation of Primatology (EFP)
- International Primatological Society (IPS)

Приматологические журналы:

- American Journal of Primatology
- Folia Primatologica
- International Journal of Primatology
- Journal of Medical Primatology
- Journal of Human Evolution
- Primates

В начале 50-ых годов прошлого века внимание орнитологов привлекли птицы гнездующиеся сплоченными группами с постоянным составом и разделением обязанностей в сфере воспитания потомства (кооперативное гнездование птиц, при котором потомство выкармливают не только прямые родители, но и помощники). Уже в 70-ых годах теме стратегии помощников были посвящены десятки, возможно сотни

статей, так данное явление крайне интересно как с точки зрения социального поведения птиц, так и с точки зрения генетики.

## Социобиология

В 1975 году вышла известная книга Эдварда Уилсона "Социобиология", в которой были обобщено не только огромное количество фактов, но и проведена их ранжировка в соответствии с теоретическими концепциями.

Два исследователя-теоретика создали генетические объяснительные модели поведения животных **Уильям Гамильтон** (1936 - 2000), британский эволюционный биолог, автор работ "Генетическая эволюция поведения в обществе" и "Эволюция и альтруистическое поведение" и **Роберт Трайверс** (род. 1943), американский эволюционный биолог и социобиолог, автор теории взаимного альтруизма, родительского вклада и конфликта родителей и потомства.

На основе работ данных ученых было создано особое направление - социобиология.

### Рассмотрим разницу между социоэтологией и социобиологией:

Социоэтология	Социобиология
<ul style="list-style-type: none"><li>• В центре внимания находится социум, популяция, группа, сообщество</li><li>• Социум рассматривается как целостная социально-демографическая система (состав группировок, уровень агрессии, характер использования пространства) находятся в неразрывном единстве с демографическими процессами (рождаемость, смертность, дисперсия) и эффективно обеспечивают приспособление к внешним факторам (пищевые ресурсы, жизненное пространство, хищники)</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>• В центре внимания находятся индивидуалистические (эгоистические) стратегии отдельных особей, целью которых является всемерное умножение копий их генов в генофонде популяции за счет собственного размножения и за счет размножения близких родичей, имеющих сходные генотипы</li><li>• Индивид рассматривается как средство для размножения генов и их конкуренции друг с другом за право быть наиболее полно представленными в генофонде следующих поколений</li></ul>

Идеология социобиологии имеет своих предшественников:

- "Я готов пожертвовать свою жизнь ради двух моих братьев или восьмерых кузенов", **Джон Холдейн**, создатель современной генетики.

- "Курица — это не более, чем орган, при посредстве которого одно яйцо производит множество яиц", Герберт Спенсер.
- "Организм — это машина, обеспечивающая размножение и распространение генов", Ричард Докинз, создатель современной социобиологии.

Отечественные социобиологи:

- **Евгений Николаевич Панов** (род. 1936), советский и российский зоолог, один из ведущих специалистов в области этологии.
- **Баскин Леонид Миронович** (род. 1932), зоолог, специалист по изучению копытных животных, механизмов поведения людей и животных (пастухов и стада).
- **Анатолий Александрович Захаров** (род. 1940), энтомолог, миринколог - ведущий в мире специалист по внутривидовым структурам и социальной организации у муравьёв.
- **Гольцман Михаил Ефимович** (род. 1942), зоолог позвоночных, этолог.
- **Сергей Владимирович Мараков** (1929 -1986), зоолог, специалист по исследованию ластоногих животных.
- **Леонид Александрович Фирсов (1920-2006)**, приматолог, этолог, руководил лабораторией физиологии поведения приматов.

## Лекция 2. Пространственная структура у животных и человека

Термин **популяция** включает важные параметры, такие как: демография, место обитания и пространственная структура.

### Пространственная структура как основа организации социума: территории, участки обитания, индивидуальные дистанции

Конфликты африканских самцов газели Томпсона на границе своих территорий происходят довольно часто (несколько десятков раз в день). Поединки самцов антилоп гну отличаются длительностью.

**Основные типы** пространственного размещения особей в популяции:

- случайное - животные распределяются, не обращая внимания друг на друга;
- равномерное - дистанцирование, распределение происходит таким образом, чтобы разместиться на максимально возможном расстоянии от других особей;
- контагиозное - животные тяготеют друг к другу, образуя кластеры.

**Основные понятия** пространственной структуры у животных:

- участок обитания - индивидуальный участок, индивидуальное пространство;
- индивидуальная дистанция - минимальное расстояние между особями в группе, дальнейшее сокращение которого расценивается как проявление дискомфорта и может послужить поводом для агрессии;
- территория - монопольно используемая часть индивидуального пространства, куда не допускаются другие особи, вторжение которых обычно вызывает агрессию хозяина территории.

Термин "**home range**" (домашний участок) был запущен в научный обиход американским зоологом, териологом **В. Бартом** (1943): "Участок обитания — это пространство, на котором сосредоточена практически вся жизнедеятельность данного индивида, где он собирает корм, спаривается и выращивает потомство. Эпизодические выходы далеко за пределы этого пространства, выполняющие функции исследования, не должны рассматриваться как участки обитания".

**Эрнест Сетон-Томпсон** (1860- 1946), канадский и американский натуралист, зоолог, писатель, художник, один из основоположников концепции "home range". В книге "Жизнь северных животных" (1909) на примере волков, медведей и койотов подчеркивает длительную приуроченность особей к постоянным участкам обитания и анализирует сложный характер их использования.

Выявление площади домашнего участка у млекопитающих (у которых они достаточно обширны) часто требует длительного наблюдения.

При наблюдении за жизнедеятельностью африканских обезьян - красноносых мангобеев в течении 10 дней можно сделать вывод, что участок обитания их сплоченного сообщества всего несколько гектаров. При наблюдении в течении месяца видно, что обезьяны используют территорию до 70 гектаров.

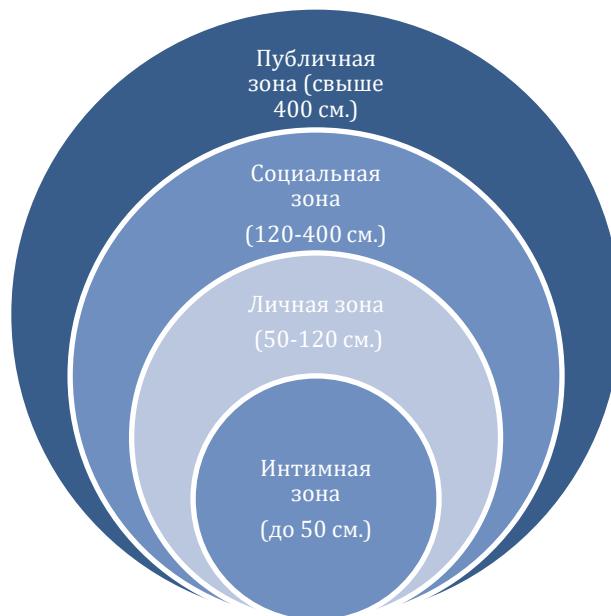
У птиц (особенно певчих) выявление индивидуальных участков менее трудоемко. Как правило они невелики по размерам. Американская воробышья овсянка имеет изолированные друг от друга участки обитания на протяжении всего гнездового цикла. Каждая пара живет на строго обособленной территории.

## Проксемика

Изучением пространственного поведения животных и человека занимается особая область науки, которая называется **проксемика**.

**Эдвард Холл** (1914-2009), американский антрополог, лингвист, создатель **проксемики**, науки о пространственных взаимоотношениях людей в процессе коммуникации.

Э. Холл разработал систему пространственных радиусов (зоны общения и дистанционную близость в процессе общения).



**Публичная зона** - общение с большой группой людей (лекционная аудитория, митинг).

**Социальная зона** - во время встреч в кабинетах и др. служебных помещениях с малознакомыми и незнакомыми людьми.

**Личная зона:**

- для обыденной беседы с друзьями и коллегами;
- визуально-зрительный контакт между партнерами, поддерживающими разговор.

**Интимная зона:**

- допускаются лишь близкие, хорошо знакомые люди;
- доверительность, негромкий голос в общении, тактильный контакт.

**Хайнрих Хедигер** (1980-1992), швейцарский зоолог, зоопсихолог, автор концепций "индивидуальная дистанция" и "дистанция бегства". Один из создателей науки о пространственных взаимоотношениях индивидов в сообществах животных и человека - **проксемики**, а также науки о содержании диких животных в зоопарках.

**Главным постулатом проксемики** служит следующая идея: все перемещения людей (животных) в процессе взаимодействия друг с другом не случайны, а обусловлены отношением друг к другу и принадлежностью к конкретной культуре (определенному биологическому виду).

В качестве классического примера культурных различий приведем общение между скандинавами и между итальянцами, у которых личное пространство очень мало, при разговоре наличествует тяготение к тактильному контакту с собеседником. У шведов, наоборот - стремление соблюдать довольно значительную дистанцию.

Примером социально организованного пространства у людей является "круглый стол", при использовании которого наблюдаются такие проявления пространственного поведения как: ракурс наблюдения, индивидуальные дистанции и микротерритории.

Индивидуальная дистанция в стаях ласточек варьирует в зависимости от стадии годового цикла и, в особенности, от температуры воздуха, влияющей на обилие летающих насекомых - "воздушного планктона". В случае похолодания ласточки плотно сбиваются, экономя тепло.

У животных может отсутствовать индивидуальная дистанция. Двустворчатые моллюски - мидии образуют колонии (мидиевые друзья, до нескольких сотен особей) как средство закрепления на субстрате и для сохранения влаги в отлив.

Позвоночные также демонстрируют отсутствие индивидуальной дистанции - как выражение социальной привязанности и как регулятор иерархических взаимоотношений в сообществе.

Моржи всегда находятся в тесном контакте друг с другом формируя многотысячные скопления, несмотря на наличие свободного пространства (как и фламинго).

В противоположность им существуют территориальные виды, которые живут на обособленных участках и активно их охраняют.

**Элиот Говард** (1873-1940), глава крупной сталелитейной фирмы в Англии, орнитолог-любитель, автор книг о птицах, его труд "Территория в жизни птиц" (1920) считается первой сводкой научных фактов и полевых наблюдений о территориальном поведении птиц.

**Маргарет Найс** (1883-1974), также считается основоположником концепции территориального поведения животных, в конце 20-х годов прошлого века начала свои многочисленные наблюдения за поведением овсянок, меченых цветными кольцами, на своем ранчо в Массачусетсе, США. Это была одна из первых успешных программ по долгосрочному изучению паспортизованных природных популяций животных.

Маргарет Найс разработала классификацию основных типов территориальности у птиц:

**Территория** - это та часть участка обитания, которая активно защищается его владельцем от проникновения других особей своего вида (иногда и близких видов).

- Тип А. - обширные территории, используемые для сбора корма и гнездования.
- Тип В. - территория служит для расположения гнезда, но не используется для сбора корма.
- Тип С. - территория используется только как место для образования пары и спаривания.
- Тип Д. - территория используется только как место для расположения гнезда и не имеет связи с образованием пар или охраной пищевых ресурсов.
- Тип Е. - территория используется только как место зимовки.
- Тип F. - территория используется только как место отдыха и ночлега.

### Размеры территорий.

Размер охраняемой территории американской черноголовой гаички закономерно меняется в зависимости от стадий репродуктивного цикла. Участок охраняют в основном самцы. Такое поведение максимально выражено в период прилета и распределения территории, самцы дерутся, демонстрируют различные позы. После формирования пары данный вид поведения птиц редуцируется.

Размеры охраняемой территории у птиц пропорциональны весу тела для всех трофических групп.

### Принципы территориальности (наличия охраняемой территории) у млекопитающих

1. Пространственное взаимоисключение соседних участков обитания.
2. Обозначение своего присутствия на территории акустическими сигналами.
3. Обозначение своего присутствия на территории запаховыми метками.
4. Наиболее активное запаховое мечание сосредоточено на рубежах соседних территорий.

Размер личной территории бенгальского тигра сильно зависят от местообитания, обилия добычи и, в случае самцов (250-300 кг.), от наличия на данной местности самок. Тигрица может иметь территорию размером около 20 км<sup>2</sup>, в то время как территория самцов обычно намного больше - 60-100 км<sup>2</sup>. На территории обитания взрослого самца могут находиться индивидуальные участки обитания нескольких самок, в соотношении 1:2 или 1:4. Маршруты перемещений тигров по своей территории постоянны.

При таких перемещениях тигры регулярно метят свою территорию в различных её участках, устраивают множественные временные и длительные лёжки. Суточные перемещения по своей территории весьма различны и зависят от ряда факторов. Среднее суточное перемещение взрослого самца составляет 9,6 км, максимальное - 41 км. Среднее суточное перемещение самки - 7 км, максимальное - 22 км. Несмотря на то, что тигрицы время от времени проявляют агрессию в отношении друг друга, их территориальные участки могут частично совпадать, и в этой ситуации они мирно сосуществуют; самцы же никогда не позволяют другим самцам постоянно находиться на своей территории и даже временно проходить через неё. Биомасса копытных - до 15000 кг/км<sup>2</sup>, плотность тигров - 12 экз/100 км<sup>2</sup>.

Уссурийский (амурский) тигр использует ещё более обширные территории площадью до 600 км<sup>2</sup> у самок и до 800 км<sup>2</sup> у самцов. Биомасса копытных - до 400 кг/км<sup>2</sup>, плотность тигров - 0,6 экз/100 км<sup>2</sup>.

Тигры, особенно самцы, очень много времени тратят на патрулирование своей территории, помечая её, царапая деревья, вступая в жесточайшие, часто смертельные драки.

У леопардов в оптимальных местообитаниях площадь территории самцов (70-80 кг.) 30-40 км., самок - 10-15 км. У самцов при определенных обстоятельствах (людоеды) размер территории бывает выше 500 км. Леопард использует свою территорию более равномерно, чем тигр. У тигров маршруты перемещений постоянны, обычно это горные гребни, дающие широкий обзор. Леопард движется в пространстве непредсказуемо. Вследствие чего - убить леопарда-людоеда значительно сложнее, чем тигра-людоеда.

Бурый медведь-отшельник, избегает общества сородичей, не склонен к экстремальной агрессии при защите территории, но крайне агрессивен при охране крупной добычи (олень, лось и пр.). Некоторая редуцированная территориальность и агрессивность у медведей часто приводит к тому, что в кормовых местах они образуют многочисленные скопления, например, на реках Камчатки, Сахалина и Аляски в период нерестовой миграции лососей.

Ещё более миролюбивы белые медведи (самый крупный хищник нашей планеты - до тонны весом), типичные бродяги, непрерывно странствующие по льдам, не

имеющие постоянных участков обитания и обычно не проявляющие агрессии к сородичам.

**Территориальность у животных, живущих под землей.** Несколько десятком видов млекопитающих ведут подземный образ жизни и практически никогда не выходят на поверхность.

Обыкновенный слепыш обладает высокой территориальной агрессивностью, у каждой пары имеется четко определенный участок (структура ходов), между особями происходят драки со смертельным исходом.

У обыкновенной слепушонки сложная семейная организация (до 20 особей, в том числе несколько половозрелых самок и самцов), при этом размножается только одна самка, необычайно большая, с продолжительностью жизни более 6 лет. Каждая семья обитает в изолированной норе сложного устройства. Жесткие проявления агрессивности отсутствуют. Основной механизм пространственного рассредоточения особей - избегание заселенных нор.

Африканская бамбуковая кротовая крыса при очень высокой территориальной агрессивности, находясь под землей, издает различные виды дроби и данные акустические сигналы помогают им не вклиниваться на территорию соседей, не соединять ходы.

Примером того, как взаимное избегание может упорядочивать пространственную структуру поселения, являются личинки короеда-тиографа, которые прокладывают ходы в коре дерева так, чтобы не пересекаться с другими личинками.

### Групповая территориальность у хищников и приматов

Размер территории прайда львов (группа родственных самок) варьирует от 20 до 400км<sup>2</sup> (в среднем около 100 км<sup>2</sup>) в зависимости от обилия добычи, численности прайда и давления со стороны соседних прайдов (плотности популяции).

Стая гиеновых собак в саваннах Кении за полгода наблюдений использовала участок общей площадью не менее 650 км<sup>2</sup>, месячный участок - 250км<sup>2</sup>. В дельте Окованго (Ботсвана), где в настоящее время наблюдается самая высокая численность данного вида, площадь участков обитания разных стай варьировала от 230 до 760км<sup>2</sup>, при этом половина всех участков сосредоточена на площади от 80 до 270 км<sup>2</sup>.

Территории соседних стай нередко перекрываются, однако встречи случаются очень редко. Запаховые метки на территории размещены равномерно по всей площади, а не сосредоточены вдоль границ. Выделения анальных желез - ещё один эффективный способ ольфакторного и визуального мечения.

Пятнистые гиены, умелые охотники, участки обитания которых в зависимости от наличия добычи составляют в Нгоронгоро - 40км<sup>2</sup>, а в Калахари - 1000км<sup>2</sup>. Общественные туалеты пятнистой гиены - часть сигнального поля, средство защиты территории клана (состоящие почти исключительно из раздробленных костей экскременты на солнце белеют, становясь хорошо заметными, сохраняются долго, маркируют границу).

Обитание группами присуща приматам, которые являются общественными животными, территории защищаются всеми членами группы.

#### Пять наиболее многочисленных групп африканских приматов (мартышек)

	Типичный размер группы	Приблизительный размер территории (гаектар)	Наличие пересечений с соседними группами	Характер взаимодействия между соседними группами
<b>Серощекий мангобей</b>	6-28	400	широкое	Кратковременное избегание, независимо от локации
<b>Красный колобус</b>	12-80	35-50	широкое	Межгрупповые дополнения независимо от локации
<b>Черно-белый колобус</b>	3-15	15	среднее	Дистанционная аудио коммуникация, взаимодействие на близких дистанциях
<b>Голубая мартышка</b>	10-28	100	небольшое	Дистанционная аудио коммуникация, редкие взаимодействия на близких дистанциях
<b>Краснохвостая мартышка</b>	15-35	25	минимальное	Постоянные кратковременные коммуникации

Коммуна шимпанзе насчитывает от 20 до 80 особей и занимает территорию от 8км<sup>2</sup> до 50 км<sup>2</sup>. Особи проживают вместе по 40-50 лет. Перемещаясь по территории, держатся группами по 2-10, чаще не более 5 шимпанзе. При формировании групп (коалиций) ярко выражены индивидуальные предпочтения. Групповые территории

активно защищаются самцами. Шимпанзе (40-50 кг.) - сильные животные с очень жесткими формами территориальности: высокая агрессивность, импульсивность, непредсказуемость, постоянное соперничество за социальные ранги, склонность к деструктивным действиям - главные черты характера и поведения самцов, которые занимают в коммуне главные социальные позиции.

Особое поведение: группы самцов шимпанзе патрулируют территорию (передвигаясь незаметно и внимательно осматриваясь), продолжительность одного маршрута составляет от 15 до 350 мин. (в среднем 90 мин. и 2,5 км.). Периодичность 8-9 дней.

Шимпанзе ведут между собой территориальные войны. При встрече на границе двух групп самцов возникают поединки. Второй вариант конфликта - вторжение на чужую территорию. Самцы одной группы выискивают и с большой вероятностью убивают шимпанзе соседней группы, описаны случаи полного уничтожения соседней группы и захвата территории и самок.

Паукообразные обезьяны живут в Южной Америке - это древесные животные, тем не менее, время от времени 3-4 самца проводят рейды на территории соседних групп (действуя по аналогии с шимпанзе), причем передвигаются при этом исключительно по земле.

### **Групповая территориальность у птиц**

У певчих птиц территорией принято называть пространство, используемое самцом для пения, которое является основной формой саморекламирования с целью охраны территории и привлечения самки. У большинства видов и пение и территориальное (агрессивное поведение) контролируется одними и теми же гормональными факторами (тестостерон).

Наиболее интенсивное пение и территориальное поведение наблюдается у холостых самцов, после образования пары самцы уделяют этим формам активности намного меньше времени (некоторые виды совсем перестают петь и охранять территорию). У полициклических видов данное поведение возобновляется с началом подготовки к следующему раунду размножения.

Парцеллярная структура поселения зябликов (типично территориальный вид), территории самцов образуют кластеры, тяготея друг к другу, выбирая возможность поселиться рядом с поющим самцом. Таким образом эти птицы совмещают два вида поведения, защищая свою территорию - тяготеют к обществу других особей своего вида.

### **Политерриториальность**

**Политерриториальность** - особый тип пространственных отношений в популяциях певчих птиц, при котором один самец занимает одновременно две

пространственно разделенные территории, охраняет и рекламирует их с целью привлечения самки на каждую территорию. Таким образом политерриториальность ведет к полигинии.

При истинной политерриториальности самец регулярно посещает обе свои территории, но обычно в каждый данный момент времени чаще бывает на только на одной из них. Во многих случаях территории одного самца бывают отделены друг от друга территориями других самцов.

Политерриториальность впервые описана у мухоловки-пеструшки	Политерриториальность широко распространена у пеночки-трещотки
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Весной самцы защищают небольшие территории в радиусе 10-15 метров от дупла.</li> <li>• В день откладки самкой первого яйца самец отправляется на поиски новой территории и может занять её на удалении 3500 км. от первой.</li> <li>• Если на новой территории самец долго не может привлечь самку, он отправляется далее.</li> <li>• Вскоре он возвращается на исходную территорию и кормит насиживающую самку, а затем и птенцов.</li> <li>• Самка на вторичном участке выкармливает выводок, как правило в одиночку, но иногда самец после вылета птенцов из первого гнезда успевает принять участие в выкармливании второго выводка</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Весной самцы занимают и рекламируют небольшие территории около 250 метров.</li> <li>• Образование пары всегда происходит на территории, однако место для гнезда самка может выбрать и за его пределами.</li> <li>• После того как самка начинает насиживание, поведение самца зависит от места расположения гнезда относительно территории: <ul style="list-style-type: none"> <li>a. Если гнездо устроено поодаль, самец возвращается на свою территорию и возобновляет его охрану и пение.</li> <li>b. Если гнездо построено на территории, самец смещается на 300-400 метров в сторону от неё и занимает новую. В обоих случаях дело может закончиться вторым браком.</li> </ul> </li> </ul>

Территориальность в зимний период. Многие перелетные виды птиц, улетая на зимовку, занимают на новом месте территории также, как и в гнездовое время.

Например, воронки весной прилетают в Россию, создают пары и выводят потомство. Улетая на зиму в Европу, птица создают там новую пару, а каждую весну возвращаются на старую территорию (гнездовой консерватизм) год за годом возобновляя предыдущий брачный союз.

Самые большие территории у птиц-хищников. Беркут, самый большой орел (8кг.), расстояние между соседними гнездами составляют 5-8 км.

Самые маленькие, но полноценные территории у рыб-фермеров (тип А), несколько квадратных метров, на который они выращивают водоросли и активно охраняют их от других рыб. Этого сада водорослей рыбке хватает для существования в течении 10-12 лет.

У наземных животных самые небольшие территории у американских лесных (безлёточных) саламандр, наземных амфибий (длина тела 5-10 см.), плотность населения в оптимальных условиях до 2000 экз./га. Самцы и самки годами живут на постоянных охраняемых участках площадью 10-20 м<sup>2</sup>. Продолжительность жизни - до 10 лет на одной территории.

Территориальное поведение саламандр включает прямую агрессию (нередки ожесточенные схватки, ведущие к травмам, к аутотомии хвостов) и мечение убежищ феромонами.

### **Функции территориальности как формы монополизации жизненного пространства:**

1. Обладание территорией гарантирует её владельцу (группе владельцев) необходимый запас пищевых ресурсов, недоступный для других особей.
2. Обладание территорией является необходимым условием участия в размножении и в большей мере способствует его успешному протеканию.
  - 2.1. ТERRITORIЯ выполняет роль "брачного посредника".
  - 2.2. ТERRITORIЯ создает определенную степень изоляции для обитающей здесь социальной ячейки (семьи, группы), которая обычно бывает необходима для нормального протекания процесса размножения.

### **Функции территориальности как регулятора плотности и численности популяции**

Впервые в 60-х годах прошлого века были проведены эксперименты с певчим воробьем и шотландским гаусом (белая куропатка). Представителя данных видов - хозяина территории ловили и перемещали. Опустевший участок моментально занимался другим самцом. Что доказало существования в популяциях птиц ранее невидимого "теневого" контингента, который выявляется при появлении свободной территории. Опыт с пеночками-весничками повторялся 10 раз подряд и 10 раз данную территорию занимал новый самец, подтверждая факт, что количество самцов, не имеющих своего участка, очень велико.

Ни одна форма поведения животных не вызвала такого резонанса в среде антропологов, этнографов и социологов, как агрессивное и социальное поведение.

**Конрад Лоренц** (1903-1989), создатель этологии (особого направления исследований поведения животных, которое акцентирует значение инстинктивных (врожденных) программ действий, закрепленных генетически) выступил с идеей:

"Губительная энергия агрессивного инстинкта досталась человеку по наследству, а сегодня она пронизывает его до мозга костей; скорее всего, эта агрессивность была обусловлена процессом внутривидового отбора, который длился многие тысячелетия (в частности, прошел через весь раннекаменный век) и оказал серьезное влияние на наших предков. Когда люди достигли такого уровня, что сумели благодаря своему оружию, одежде и социальной организации избавиться в какой-то мере от внешней угрозы погибнуть от голода, холода или диких зверей, т.е. когда эти факторы перестали выполнять свою селективную функцию, тогда, вероятно, вступила в свои права злая и жестокая внутривидовая селекция. Наиболее значимым фактором стала война между враждующими ордами людей, живущими по соседству."

Данная точка зрения в свое время приобрела широкое распространение и популярность, несмотря на то что игнорировала массу материала исследований и специальной литературы, описывающих жизни примитивных обществ.

Пигмеи экваториальных лесов Западной Африки - типичные охотники-собиратели. Среди всех ныне живущих народов наиболее полно сохранили черты древнейших жизненных укладов. Не имеют скотоводства и земледелия, не умели добывать огонь и железо, ведут кочевой образ жизни.

Бушмены полупустынь и засушливых саванн Южной Африки, также типичные охотники-собиратели, сохранившие черты древнейших укладов без скотоводства и земледелия, генетически - самый древний народ на Земле, отделившийся от остального человечества около 600 лет назад.

**Колин Тернбул** (1924-1994), антрополог отмечал об изучаемых им племенах пигмеев и бушменов: "У двух известных мне групп почти полностью отсутствует физическая или эмоциональная агрессивность, что объясняется отсутствием войн, вражды, наветов, колдовства или шаманства".

**Эрих Фромм** (1900-1980), немецкий социолог, философ, социальный психолог писал:

"...не было причин для того, чтобы одно племя вынуждено было ввязаться в массовую войну против других. Эти племена не знали, что такое рабство, что такое движимое или недвижимое имущество; завоевание новой территории было только обузой для победителя, ибо все духовные узы племени были связаны с определенной территорией. В первобытных культурах низкого уровня не было ни централизованной организации, ни постоянных командиров. Войны были большой редкостью, а о захватнических войнах не могло быть и речи".

## Лекция 3. Аффилиация

Рассмотрим тип социальных систем в основе которых находится аффилиация - взаимное притяжение особей одного вида, группы, семьи друг к другу, стремление находиться поблизости друг от друга, иногда соблюдая некую индивидуальную дистанцию.

Существование в условиях высокой плотности чревато разнообразными коллизиями. Как выжить и вырастить детей в условиях переуплотнения?

### Агрегации и их виды

**Агрегация** - компактное скопление индивидов или их равноценных групп (пар, семей, гаремов) в условиях постоянного сенсорного контакта (визуального, акустического, ольфакторного, тактильного).

Люди также живут в агрегации и понятие толпы нам хорошо знакомо. Самым ярким примером непрекращающихся контактов людей являются поселения, которые называются "трущёбы". Кибера, район в Найроби, столице Кении - третий по величине трущебный массив мира (около 1 млн. человек, 40 000 носителей ВИЧ-инфекции, десятки уличных банд и ни одного полицейского, одноэтажная застройка, теплый климат, при котором существует слабое разделение дом-улица, нет электричества, нет транспорта, среднее расстояние от дома до воды - 200 м.).

### Агрегации-семьи у животных

Агрегации-семьи возникают, формируются и растут благодаря собственному размножению, своим репродуктивным ресурсам.

Пчелиный рой - пример компактной и многочисленной агрегации (до 60 000 тыс. пчел, вес роя достигает 8 кг.), полноценная новая семья, отделившаяся от старой семьи, которую называют материнской. Каждый пчелиный рой состоит из матки (иногда из нескольких маток), нескольких сотен трутней и десятков тысяч рабочих пчёл. Пчелиный рой может улететь от материнской семьи на 20 км. и более.

Живой муравейник бродячих муравьев - 150-700 тыс. муравьев сцепляются между собой при помощи коготков на лапках, образуя "живое гнездо" диаметром до 1 м., принимающее цилиндрическую или яйцевидную форму. В центре гнезда располагаются "царица" и расплод.

### Виды агрегации:

1. **Пассивные агрегации**, возникающие волею судеб, классическим примером являются большие синицы (в гнезде пары бывает до 12 птенцов. Нередко в тесном пространстве гнезда им приходится сидеть в два слоя: внизу - временно сытые, сверху - на данный момент голодные. Каждые 10-15 мин. птенцы меняются местами).

2. **Активные вынужденные агрегации**, например, скопления птиц-санитаров, падальщиков на добыче в количестве до нескольких десятков особей и до пяти видов.
3. **Активные добровольные агрегации** образуют особи направленно, следя друг за другом в течении длительного времени:
  - 3.1. Мобильные - стада, стаи
  - 3.2. Стационарные, фиксированные в пространстве, - колонии, тока, лежбища.

## Колонии

**Колония** - это скопление животных, сосредоточенных в одном месте и занимающихся размножением.

В колониях одиночных пчёл-андрен, не образующих больших семей (в отличии от медоносных пчел), каждая особь живет отдельно, выкапывая норку с постоянным расстоянием с соседними.

Колония леопардовых угрей в Карибском море — это агрегация одиночек, не связанных узами родства, где особи располагаются на устойчивом среднестатистическом расстоянии.

У пауков также бывают обширные колонии, рекордная из них находится на станции просеивания песка в Балтиморе, США, где паутина достигает общей площади 9 000 м<sup>2</sup>, а общая численность пауков всех возрастов около 100 млн. экземпляров.

Двусторчатые моллюски - мидии образуют колонии (мидиевые друзы), которые первоначально возникают как добровольное объединение нескольких десятков особей. Со временем колония может разрастись до сотен тысяч особей и распространиться на большой территории (десятки гектаров).

Морские желуди - усоногие раки образуют огромные колонии с высокой плотностью размещения. Это истинные колонии, сформированные особями, не состоящими в родстве. Личинки предпочитают оседать рядом с другими особями, чтобы иметь возможность перекрестного оплодотворения (гермафродиты). За два месяца на днище крупного судна может обосноваться колония белянусов общим весом до 200 тонн.

Наиболее распространены и разнообразны колонии у птиц, так как подобный способ существования требует освоения большой территории для пропитания, а перемещение в пространстве у птиц более эффективно. Некоторые группы птиц исключительно колониальны (голенастые, вислоногие и др.) Птиц в мире приблизительно 10 тыс. видов, из них 8-9% живут колониями.

Колония обыкновенной гаги - агрегация одиночных насиживающих самок, пример, когда разреженная колония представляет из себя скопление одиночных особей.

Трехцветный трупиал имеет самые многочисленные колонии из всех не морских птиц Северной Америки (десятки тыс. особей, на одном гектаре умещается до 8 000 тыс. гнезд с минимальным расстоянием 50 см.). Полигамный вид, вся колония-гарем разбита на активно охраняемые небольшие ( $1,5 \text{ м}^2$ ) территории самцов, имеющих до четырех самок.

Другой пример колонии-гарема у деревенских ткачиков, самец за сезон успевает построить до 10-12 гнезд и привлечь в них до 6 самок, на одном дереве бывает несколько десятков гнезд.

Колония общественного ткачика/воробья — это скопление моногамных семей. Входы в гнездовые камеры располагаются на нижней поверхности коллективного гнезда. Колония растет, непрерывно увеличиваясь, пока не обрушивается на землю, так как ветки дерева не выдерживают такой колоссальный вес. Колония чернобровых альбатросов на Фолклендских островах - также плотная агрегация моногамных семей.

**Моногамия - непременный атрибут истинной колониальности у птиц**, что позволяет наладить очень упорядоченную смену партнеров у гнезда при насиживании и уходе за птенцами.

Колония африканских рубиновых щурок – это скопление моногамных пар, каждая из которых озабочена устройством своего собственного гнезда и выращиванием птенцов, а колония белолобых африканских щурок - агрегация семейных групп сложного состава (кланы со сложными долгосрочными родственными отношениями).

Стрижи салангены гнездятся в пещерах, где ориентируются в полной темноте с помощью эхолокации (выкрикивая в секунду от 3 до 5 сигналов, которые отражаются от стен пещер). Колонии достигают размера до нескольких сотен гнезд и, несмотря на обширность пещер, стрижи предпочитают располагать их на минимальном расстоянии друг от друга. Некоторые виды стрижей лепят гнезда из чистой слюны, другие используют её как "цемент" для скрепления растительных стройматериалов.

Зоологи уже более 100 лет задаются вопросами: каковы биологические функции колониального гнездования у птиц, почему оно так широко распространено и разнообразно?

Отечественные орнитологи **Модестов Владимир Михайлович** (1912-1941), **Кафтановский Юрий Михайлович** (1912-1942) и **Белопольский Лев Осипович** (1907 - 1990), которые много изучали поведение колониальных птиц, разработали несколько гипотез:

1. Агрегация обеспечивает защиту от хищников (за счет активных действий или за счет создания локального избытка жертв).
2. Агрегация обеспечивает условия для поиска корма (гипотеза колонии как "информационного центра").

3. Агрегация обеспечивает необходимый уровень социальной стимуляции (эффект Дарлинга).

### **Скопление животных как реакция на поведение хищников.**

Особенно хорошо эта практика видна у рыб: типичная "ходовая" стая скумбрии при появлении дельфинов образуют агрегацию в виде плотного шара.

Северные олени, защищаясь от гнуза - сбиваются в стадо, часами (иногда несколько дней) медленно врачаются по кругу, не принимая пищу. Пастухи выработали определенные методы, чтобы разбить такое скопление.

Скопление крабов Majasquínado в виде шара происходит для защиты во время линьки. Крабы (как и все членистоногие) линяют, сбрасывая панцирь, в это время они растут (пока покровы мягкие), далее опять окостеневают, становясь неуязвимыми для хищников.

Примером скопления как средства пережидания неблагоприятных климатических условий является скопления Императорских пингвинов, которые размножаются в период антарктической зимы (в самое холодное время), когда бушуют снежные бураны. Для защиты пингвины встают спиной к ветрам вплотную друг к другу.

## **Отрицательные последствия переуплотнения**

### **1. Риск физического повреждения.**

Отрицательные последствия ярче всего можно показать на примере моржей, которые образуют очень плотные лежбища. Лежбища моржей посещает белый медведь. Морж, обладая бивнями и не прокусываемой шкурой - не является добычей, а до детенышей, обычно лежащих на спинах матерей, медведь добраться не может. Внезапно кидаясь на массу моржей (до нескольких тысяч) медведь пугает животных, начинается лавинообразный сход в воду всего стада. Добычей медведя становятся, задавленные в процессе детеныши.

### **2. Привлечение хищников.**

Колонии морских птиц обычно располагаются в местах (острова, скалы), недоступных для четвероногих хищников (волков, медведей, песцов), что не спасает птиц от пернатых хищников. Некоторые виды птиц специализируются на хищничестве в колониях:

Южный и северный поморники (самые большие чайки, сильные и агрессивные птицы, грабят колонии пингвинов, буревестников, альбатросов). Южные поморники в Антарктиде живут непосредственно в колонии пингвинов, деля её на территории - охотничьи угодья.

Ещё один хищник в Южной Америке - каракары, живут в колониях альбатросов. Большая морская чайка промышляет на птичьих базарах в Арктике, опасна не только для яиц и птенцов, но и для взрослых чистиков, кайр и тупиков.

На юге (в Ростовской области, в Калмыкии, в Казахстане) бок о бок гнездятся два вида, образуя общие колонии: черноголовые хохотуны (крупные и сильные птицы, не имеют стереотипа активной защиты гнезд с кладками) и серебристые чайки хохотуны (хищники, истребляющие кладки и птенцов хохотунов).

На Острове Врангеля в Арктике находятся огромные колонии белых гусей, главным врагом которых является песец. Песцы делят колонию на территории.

Капская кобра залезает в коллективное гнездо общественного ткачика и может находиться там несколько месяцев, питаясь птенцами.

Тонкохвостый полоз ползает по стенам пещер, поджиная стрижей прямо в колонии.

### **3. Концентрация кровососущих паразитов (блох, клопов, клещей).**

В условиях высокой концентрации птиц паразиты размножаются в большом количестве. Бичём ласточек-береговушек, которые гнездятся колониями в норах речных обрывов, являются клопы. В одной норе ласточки может быть до 800 клопов, что крайне неблагоприятно влияет на состояние (отставание в росте и потеря веса) птенцов.

### **4. Социальная стимуляция, которую птицы оказывают друг на друга в скоплениях.**

Мощная социальная стимуляция вызывает массовое продуцирование яиц у самок в период размножения. Развитие яиц в организме птиц идет настолько быстро, что они не успевают построить собственное гнездо и стремятся подложить яйца в чужие. В итоге, количество яиц становится слишком большим и их бросают на произвол судьбы (типичная ситуация для колонии белых гусей на Острове Врангеля).

Одна из самых привлекательных колониальных птиц — это фламинго (живут и в Африке, и в Центральной Азии, и в Южной Америке). Фламинго - облигатные колониальные птицы, живут только колониями, как правило большими. В зоопарках долго пытались размножать фламинго, но это не удавалось, пока не пришли к выводу, что размножение возможно только в том случае, когда существует их некоторая критическая численность (20-30 особей для формирования пар). Для успешного размножения этих птиц необходим высокий фон социальной стимуляции, создаваемый одновременным присутствием в поле зрения множества особей, а также участием в коллективных демонстрациях, повторяющихся снова и снова. Прилетая на только формирующуюся колонию фламинго собираются в стаи и

начинают синхронно, строем маршировать по мелководью в одном направлении, резко поворачивая и продолжая движение в другом. Длительность этих действий может составлять 2-3 недели, смысл состоит в том, чтобы разные особи настраивали свои физиологические ритмы друг на друга, создавались пары и синхронно размножались. Неорганизованная толпа превращается в марширующие пары.

У всех птиц, гнездящихся открытым способом в плотных колониях, насиживание является самым благостным и бесконфликтным периодом. Но с вылуплением птенцов агрессивность взрослых птиц резко возрастает. У фламинго всегда только один птенец. Родители с ожесточением нападают на любого чужого птенца, который приблизится к их гнезду, что служит причиной высокого травматизма и смертности птенцов. Поэтому птенцам воздраняется удаляться от своего гнезда и родителя.

В огромной колонии фламинго (до нескольких тысяч пар) вылупление занимает 2-3 дня и у всех особей птенцы появляются синхронно, что резко снижает их смертность. Подрастающие птенцы отправляются в "ясли" - средство безопасности перед лицом высокой агрессивности взрослых птиц в условиях переуплотнения. Далее сбиваются в табуны - компактные агрегации и кормятся на мелководье.

## Пространственная структура колонии может быть разной

Например, живущие рядом в Калифорнии Чайки Германа и элегантные крачки - колонии с очень разной плотностью гнезд.

Колонии черноголовой чайки (вида с облигатной колониальностью и очень плотным расположением гнезд) разбиты на отдельные кластеры или фрагменты, которые называют **субколониями**. Колониальное поселение морского голубка также состоит из нескольких четко обособленных кластеров – субколоний.

"Суперколония" перуанских пеликанов состоит из нескольких поселений.

Одна из крупных чаек, живущих на юге России, черноголовый хохотун - облигатно колониальный вид, минимальный размер разбитой на кластеры колонии 15-20 пар, максимальный - до 1 000 пар, плотность расположения гнезд 5 м. У хохотунов много биологических особенностей, делающих этот краснокнижный вид уязвимым: плотное гнездование, они не умеют защищать гнезда с яйцами, яйца не имеют покровительственной окраски, взрослые птицы испражняются на край гнезда, демаскируя его. Вылупление птенцов влечет за собой резкий всплеск агрессивности взрослых, направленной на чужих (в том числе соседних) птенцов. Подросшие птенцы чайки (также, как и птенцы фламинго) образуют "ясли", сбиваясь в кучки, удаляясь от мест с гнездами.

Серебристые чайки, вид с факультативной колониальностью, никогда не селятся вплотную друг к другу, практикуя разреженное гнездование, отдельные пары находятся на удалении десятков метров друг от друга.

Новорожденные птенцы черноголового хохотуна покрыты серебристо-белым пухом и хорошо заметны издали (облигатная колониальность), пуховые птенцы хохотуны имеют покровительственную окраску (факультативная колониальность).

Пестроносая крачка имеет очень плотное гнездование (облигатная колониальность), речная крачка живет разреженными колониями, иногда гнездясь одиночными парами (факультативная колониальность).

Близкие родичи пеликанов - капские олуши, морские птицы, гнездятся колониями на островах. Бакланы, рыбоядные морские птицы образуют колонии, диалектика притяжения и отталкивания в которых создает в итоге четко упорядоченную картину взаимного размещения (прежде чем строится самим бакланы очень точно отмеряют расстояние до соседних гнезд).

На Земле самые многочисленные колонии птиц находятся на Западном Тихоокеанском побережье Южной Америки, прежде всего в Перу, богатым пищей для морских птиц. Перуанский пеликан, перуанская олуша и бакланы Бугенвилля на островах вдоль западного побережья Перу достигают численности в несколько миллионов особей и являются главным производителем знаменитого гуано - лучшего органического удобрения, добыча которого составляла в 19 веке основу экономики Чили и Перу (в начале добычи толщи гуано достигали 20-25 метров).

Самое крупное скопление млекопитающих находится в пещере Брекен Кейб в Техасе, где в течении весны и лета собирается около 20 млн. летучих мышей. В коллективных "яслях" летучих мышей плотность размещения детенышей до 5000 на м<sup>2</sup>.

## Лекция 4. Агрегации животных: стаи и стада

### Основные типы социальных групп у животных

Эквипотенциальная стая	Оседлая социальная группа с постоянным составом
<p>Общество равных возможностей и безликой анонимности - это тип сообщества, в котором социальное положение особей не зависит от их персональных особенностей, а определяется принадлежностью к определенной группе (самцы-самки) или положением в пространстве в данный момент времени</p>	<p>Оседлая социальная группа с постоянным составом - сообщество неповторимых личностей и торжествующей индивидуальности</p>
<ul style="list-style-type: none"><li>• проявления индивидуальности сведены к минимуму под прессом высокой численности и постоянных перемещений с места на место</li><li>• индивидуальное распознавание (паспортизация) отсутствует</li><li>• коллективные взаимодействия, которые приводят к упорядоченному результату</li><li>• численность группировок не лимитирована (некоторые насчитывают сотни тысяч и даже миллионы группировок)</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>• индивидуальное распознавание всех членов группы</li><li>• тип сообщества с четкой персонализацией между особями</li><li>• сложные социальные взаимоотношения (многоуровневые, иерархические, доминирования и подчинения и т.д.)</li><li>• численность группы ограничена наличием пищевых ресурсов на данной территории и способностью особей удерживать в памяти личные приметы членов группы</li></ul>

Семья африканских полосатых мангустов - пример замкнутой социальной группы, существующей на основе строгой территориальности, нетерпимости к чужакам, ограниченной эмиграции, четкой персонализации взаимоотношений. Группа (расширенная семья до 30 особей) имеет свою территорию и активно её защищает.

Волчья стая представляет собой замкнутую по составу группу особей, которые обитают на постоянной (активно защищаемой территории) и связаны друг с другом сложными взаимоотношениями. Поведение всех членов группы строится на беспрекословном подчинении особям, занимающим более высокий социальный ранг.

Самая многочисленная, научно зафиксированная и детально изученная волчья стая - стая "Друидов", Йеллустонский национальный парк, США. В 2001 году в парк была индуцирована семья из двух взрослых волков и трёх молодых дочерей, в 2010 стая достигла пика численности - 37 волков.

Многотысячная стая скворцов - типичный пример сверх многочисленной эквипотенциальной группировки, где поведение каждой особи всецело подчинено "воле толпы" и законам коллективного маневрирования. В местах массовых зимовок на юге Западной Европы скворцы, собираясь обширными стаями перед ночевкой, кружатся в течении длительного времени. Как и в любой эквипотенциальной группе у них нет лидера или вожака, однако непрерывное изменение формы и размера стаи, непредсказуемое и упорядоченное, происходит с поразительной синхронностью и скоординированностью.

### Стая или стадо и их особенности

**Стая или стадо** - подвижная в пространстве группа особей (обычно одного вида) которые:

1. Активно поддерживают взаимный контакт.
2. Находятся (все или большей частью) в одной фазе жизненного цикла.
3. Проявляют (или могут проявлять в любой момент) организованность/синхронизацию действий, биологически полезную, как правило, для всех особей группы.

Внешний облик стаи (размеры, конфигурация, плотность) и её положение в пространстве могут часто и сильно изменяться в зависимости от состояния особей и условий, в которых они находятся.

### Самые многочисленные стада и стаи:

В северной Атлантике с помощью эхолокации зафиксирована стая сельди объемом 4,8 км<sup>3</sup> со средней плотностью от 0,5 до 1,0 особей/м<sup>3</sup>, в общей сложности около 3 000 000 000 000 (три биллиона) рыб в одной стае.

Один из первых американских орнитологов **Александр Уилсон** (1766 - 1813) в 1810 году наблюдал и описал стаю странствующих голубей, которая пролетала над ним четыре часа и растянулась на 380 км. По приблизительным подсчетам Уилсона в ней было 1 115 135 000 птиц. Что означает, что в одной только стае голубей было больше, чем вообще всех пернатых, например, в Финляндии.

Вымерший странствующий голубь держался огромными стаями. Гнездовая колония, Висконсин, США, занимала все деревья в лесу на площади 2 200 м<sup>3</sup>. Общая численность колонии оценивалась в 160 млн. особей. На одном дереве иногда располагалось до сотни гнезд, за сезон пара странствующих голубей выводила только одного птенца.

В 1871 году в штате Канзас, США, отряд конных егерей наблюдал непрерывное движение (миграцию) бизонов, которые двигались сплошным потоком в течении шести суток.

В Восточной Африке можно наблюдать миграцию сотен тысяч антилоп гну. Наиболее зрелищно это выглядит при переправах животных через реку, например, переправа через реку Мара при переходе в Масайские степи. Антилопы гну демонстрируют характерную особенность скоплений - четкую аффилиацию, образуя узкую ленту особей.

Самое крупное скопление криля (главного звена пищевых цепей Южного океана) в водах Антарктиды занимало площадь около 100км<sup>2</sup> и, по приблизительным подсчетам, содержало 2 млн. тонн раков при средней плотности 2 000 экземпляров/м<sup>3</sup>.

**Борис Петрович Уваров** (1888 - 1970), русский и английский энтомолог, первооткрыватель **фазовой изменчивости** среднеазиатской саранчи, организатор борьбы с ней в Восточной Африке во времена катастрофических инвазий в 30-х и 50-х годах прошлого века. За свой вклад и заслуги в науке Уваров стал рыцарем-командором, шестого по значению звания в британской иерархии, в 1959-1961 - президентом Королевского энтомологического общества.

Азиатская перелетная саранча имеет оседлую (одиночную) фазу и мигрирующую (стадную) фазу. Стадная форма образует плотные скопления личинок (называемых кулигами) и взрослых особей (стаи), которые живут, питаются и движутся совместно. Кулиги в годы массового размножения могут занимать огромные площади (до нескольких тысяч гектаров) и преодолевать большие расстояния (порядка 50 км.), поедая все на своем пути. Особи стадной формы активнее и прожорливее особей одиночной, но главное отличие - изменение поведения, только стадная форма проявляет стремление пытаться и перемещаться в плотных скоплениях. Сотни тысяч личинок некоторое время держатся рассеяно (поедая всю зелень), далее синхронно начинают (сливаясь в колонны) неуклонное движение в одном направлении. Личинки обзаводятся крыльями и превращаются в имаго, объединяются в стаи. Синхронно взлетая, могут мигрировать на расстояния более 200-300 км. а, подхваченные сильными ветрами и более 1 000 км., перелетая далеко за пределы гнездилищ (места рождения).

### Основные типы стай пелагических рыб:

1. Ходовая стая - движение по прямой в одном направлении, поляризация выражена четко.
2. Оборонительная стая - рыбы собираются в группы.
3. Стая при кормежке - отсутствует поляризация.
4. Стая при нападении пелагических хищников - образование скоплений.

В стаях рыб отсутствуют вожаки и лидеры. В момент поворота стаи на 180 градусов положение передовых и замыкающих особей меняется на противоположное.

В некоторых случаях стаи рыб имеют очень важное биологическое значение. Одни из самых многочисленных рыб мировой фауны - анчоусы (например, черноморская хамса), добыча которых - ракчи. Благодаря особому строению конечностей планктонный ракок-копепода способен совершать стремительные прыжки в стороны на 50-80 см., расстояние в 500 раз, превышающее длину его тела (если бы человек обладал подобными способностями, то осуществлял бы прыжки высотой до 1 км.). Ракок может прыгать до 80 раз подряд с паузами около 60 мс., которые необходимы для того, чтобы после прыжка снова расправить усики, обеспечивающие восприятие давления воды при приближении рыбы. Один анчоус поймать одного рака не в состоянии, а ходовая стая анчоусов с открытыми ртами представляет собой мобильную ловчую сеть. Рыбы движутся строго параллельно, с одинаковой скоростью и с большой точностью поддерживают одинаковое расстояние до соседа по стае, которое примерно равно длине прыжка рака.

## Синхронизация поведения и физиологических реакций в многочисленных и плотных скоплениях животных

Нерест норвежской сельди - пример удивительной синхронизации поведения сотен тысяч особей, выметывающих икру и молоки в течении нескольких часов (до 6 млн. икринок/м<sup>2</sup>).

**Последовательные этапы формирования нерестовой стаи сельди:**

- Незадолго до захода солнца сельдь начинает скапливаться на глубине от 180 до 190 м. Поначалу плотность рыб растет медленно.
- В тот момент, когда плотность рыб достигает порогового значения (0,2 рыбы на м<sup>2</sup>), их поведение радикально меняется, рыбы устремляются навстречу друг другу и образуют плотное скопление до 2-5 особей на м<sup>2</sup>, которое становится центром кристаллизации гигантской стаи. От этого первичного скопления стремительно распространяется "волна" измененного поведения. Рыбы видят, что их сородичи поспешили на сбор и присоединяются.
- В результате скопление рыб разрастается лавинообразно со скоростью, на порядок превышающей ту скорость, с которой может плыть отдельная рыба. В итоге образуется плотная стая длинной до 20-30 км. и шириной 3-4 км., вытянувшаяся с запада на восток вдоль склона нерестовой отмели.

При нападении хищников многие рыбы сбиваются в шарообразные стаи, так как шар - фигура, имеющая минимальную поверхность (доступность для хищников) при максимальном объеме (число особей в стае).

Стая служит не только защитой от хищников, но и используется как средство охоты. Ходовая стая акулы-молота коллективно нападают на добычу. Дельфины атакуют стаю скомбрии, вытесняя её к поверхности, где и начинается охота, нередко с участием птиц, главным образом олуш.

Ходовые стаи кальмаров (моллюски) и рыб ( позвоночные животные) имеют сходную структуру.

Как и рыбы, птицы сбиваются в шар при нападении хищника, например, стая скворцов при нападении ястреба-перепелятника. А коллективное маневрирование стаи анчоусов, вышедших на мелководье на нерест, очень похоже на маневрирование скворцов перед ночлегом.

## Самоорганизующиеся системы

Стай птиц, рыб, насекомых, раков, насчитывающие сотни, тысячи и миллионы особей, представляют собой **самоорганизующиеся системы**.

**Самоорганизация** возникает за счет того, что каждая особь стремится:

- занимать определенное положение по отношению к другим особям, например, видеть их на определенном расстоянии и под определенным углом зрения;
- копировать поведение определенного числа ближайших особей, находящихся в поле зрения.

Важный момент, который руководит поведением особей в скоплении - **волна возбуждения** - очень быстрое(часто практически мгновенное) распространение по стае определенного состояния её участников: настороженности, готовности к действию, положения в пространстве и т.д. Скорость распространения волны многократно превосходит максимальную скорость передвижения данного вида (при появлении морского льва в стае анчоусов возникает волна возбуждения, распространяющаяся со скоростью, втрое превышающей скорость движения стаи).

Экспериментируя со стаями атериноморуса Д.В. Радаков установил, при помощи киносъемки, что в случае локального испуга у рыб, составляющих незначительную часть стаи, по всей стае пробегает «волна возбуждения». Это быстро перемещающаяся по стае сигнальная зона, в которой рыбы мгновенно реагируют на действия соседей измененном позы тела. Сами рыбы при этом почти не двигаются, но подгибают хвост, как бы готовясь к броску, а передвижение «волны возбуждения» достигает скорости 11,8 - 15,1 м/сек, т. е. она в 1 015 раз превышает максимальную (бросковую) скорость плавания атериноморусов. Таким образом, сигнал испуга обычно передается по стае быстрее, чем за секунду. Далее этот сигнал может или затухнуть, или вызовет «поток движения» всей стаи или ее части.

Измерить непосредственно распространение волны возбуждения невозможно, но, с помощью моделирования (на примере возбуждения в стае скворцов, атакованных соколом) было показано, что скорость распространения волны зависит от числа соседей, на которых ориентируется каждая птица и не зависит от расстояния до них. Максимальная скорость волны (25 м/с) наблюдается, если мы предполагаем (по условиям модели), что каждая, летящая в стае птица, координирует свои маневры с 6-7

ближайшими особями, независимо от расстояния до них. Вместе с тем, каждая птица в свою очередь влияет на поведение 7 ближайших соседей, влияние которых распространяется уже на 49 птиц, далее - на 343 и в результате возникает синхронная коллективная реакция.

Удивительная особенность стай птиц и рыб — это то, что особи никогда не сталкиваются друг с другом. Даже при взлете стаи белых гусей, взмахи сильных крыльев которых порождают мощные вихревые потоки воздуха внутри стаи.

Огромная мигрирующая стая исландских песочников демонстрирует синхронность и в полете, и на отдыхе. Когда стая присаживается передохнуть, тысячи особей садятся клювами в одну сторону и на минимальном расстоянии друг от друга.

Орнитологи до конца не понимают - почему крупные птицы во время сезонных и суточных перелетов летят клином? Существует несколько гипотез:

- **Гипотеза контроля за лидером** - построение клином обеспечивает каждому участнику строя наиболее полное наблюдение за группой (используется людьми при построении боевой эскадрильи истребителей). Данная гипотеза не всегда точна, т.к. в стае птиц нет лидера, птица, которая летит во главе клина все время меняется (с периодичностью в нескольких минут).
- **Аэродинамическая гипотеза** - суть которой состоит в том, что лететь сбоку от впереди летящей птицы - выгодно, т.к. она создает круговые токи воздуха, которые увеличивают подъемную силу соответствующего крыла птицы, летящей вслед.

Следование, подражание и копирование действий других особей приобретает иногда курьезные, иногда драматические формы. Это движение гусениц шелкопряда, которые стремятся поддерживать физический контакт друг с другом и двигаются непрерывной лентой, их можно замкнуть в круг. Пример социальной патологии - муравьиный "круг смерти" - непрерывное кружение на одном месте сотен, а иногда тысяч муравьев (некоторых видов) несколько дней подряд вплоть до полного истощения и гибели. Данное кружение захватывает новых особей, которые к нему примыкают. Северные олени подвергаются нападению тундрового гнуса. Учитывая количество особей в стаде и количество оленей во внешних (беспокойных) рядах сбившегося стада, подсчитано, что при 500 оленях в стаде защищено от кровососов 56%, при 700 оленях - 77%, при 4 000 оленей - 83%.

Белые гуси - пример экстремальной стайности в сочетании со сложной социальной структурой. В основе социальной организации этих птиц (как и лебедей) лежит пожизненная моногамия и длительная (иногда многолетняя) связь родителей и потомков. В плотных, больших и подвижных стаях пары поддерживаются в течении 10-12 лет. У белолобого гуся молодые особи держатся вместе с родителями иногда до 5-летнего возраста.

Стада крупных травоядных животных обычно представляют собой сообщества самок. Вожаком слонов почти всегда является старая самка (матриарх), которая является матерью, бабушкой, сестрой и тетей очень многих членов и контролирует всю повседневную жизнь стада.

Внутри многочисленных стад млекопитающих имеется несколько групп самок, каждая из которых социально ориентирована на какую-то определенную старшую самку (свою мать) и, в меньшей степени, на главную самку в стаде.

Микрогруппировки в стаде копытных животных обычно формируются на основе личной привязанности друг к другу, при спокойной пастьбе стадо быстро делится на подгруппы. Часто эти альянсы создаются помимо родственных отношений, исключительно на основе личных симпатий.

Африканские буйволы - мощные животные, типичное стадо которых составляет от 50 до 500 особей, в той или иной мере знакомых друг с другом. На появление незнакомого чужака реагируют агрессивно. Более крупные стада представляют собой нестабильные временные ассоциации нескольких стад и быстро распадаются. Африканские буйволы - главная добыча львов. Коллективная защита является для них эффективным средством выживания. В стаде могут подолгу жить даже ослабленные особи и инвалиды. Быки крайне вздорны, драчливы и беспокойны, поэтому до начала спаривания они держатся своими немногочисленными компаниями, поодаль от стада. При частых нападениях львов самцы живут в стаде. Старые самцы становятся раздражительны и опасны, держатся изолированно от сородичей.

**Размножение** в больших группах Северных оленей: в начале размножения самцы не покидают стадо, беспорядочно перемещаясь и пытаясь отделить себе группу самок для спаривания, вступая в конкуренцию с другими самцами. Постоянная активность энергоемка, за несколько дней самцы выдыхаются и уходят на периферию стада кормиться, а на их место приходят другие. После гона самцы сбрасывают рога, а самки сохраняют их всю зиму, поэтому зимой самки доминируют над безрогими самцами.

Более упорядочено выглядит ситуация у антилоп гну (одного из самых стадных животных на Земле), в период гона самцы занимают, рекламируют и охраняют небольшие территории, обычно в пределах стада. В Серенгети плотность территориальных самцов до  $270/\text{км}^2$ , площадь территории около  $1/3$  га. В оседлых популяциях территории больше - около 1 га (в кратере Нгоронгоро) и самцы опекают их практически в течении всего года, вопреки тому, что период спаривания продолжается не более трех недель.

## Толпа как форма социальной патологии

С.Н. Аннадурай был первым главным министром индийского штата Тамил-Наду в Индии, избранным не из Конгресса. Избиратели настолько любили его, что называли

"Анна", что означает "старший брат", на похороны Аннадурая в 1969 году собралось почти 15 млн. человек. Обычно, большое скопление людей мы называем толпой. Феномен толпы привлекает внимание социологов и психологов. При попытке сравнения толпы людей стада животных видно существенную разницу:

<b>Толпа людей -</b>	<b>Стадо животных, стая птиц или рыб -</b>
<p>представляет собой одну из форм социальных патологий, вызываемых колоссальной концентрацией людей в крупных населенных пунктах</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>● Поведение толпы непредсказуемо и чревато самыми опасными проявлениями (коллективная агрессия, вандализм, давка, подверженность внушению и т.д.).</li> <li>● Массовые скопления людей, соответствующие понятию толпы в историческом смысле, могли появиться относительно недавно и только после того, как численность и плотность населения достигли большой величины.</li> <li>● Условия для регулярного появления толпы сложились, вероятно, только в первых городах, около 8-10 тыс. лет назад.</li> </ul>	<p>представляет собой часть их нормальной социальной жизни</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>● Стадность - часть нормы реакции, сложившейся за миллионы лет эволюции данного вида и направленная на его максимально эффективное приспособление к условиям обитания (способ борьбы с хищниками, добычи корма и т.д.).</li> <li>● Имеются документальные (палеонтологические) свидетельства наличия многочисленных стад (стай) у наземных позвоночных животных уже в эпоху динозавров, т.е. в меловом периоде, почти 150 млн. лет назад: <ul style="list-style-type: none"> <li>- найдены массовые захоронения мелких хищных динозавров, которые погибли от какой-то катастрофической причины;</li> <li>- находки ископаемых следов динозавров (в Северной Америке по отпечаткам видно, что вместе шло несколько десятков особей разного размера).</li> </ul> </li> <li>● Стai рыб и кальмаров бороздили глубины первобытного океана уже (как минимум) 300 млн. лет назад.</li> </ul>

Психическое состояние индивида в толпе характеризуется резким усилением влияния следующих факторов:

- повышение эмоциональности восприятия всего, что он слышит и видит;
- повышение внушаемости и уменьшение степени критического отношения к самому себе и способности рациональной обработки воспринимаемой информации;
- подавление чувства ответственности за собственное поведение;
- появление чувства силы и сознания анонимности.

С 1990 по 2015 гг. во время хаджа - паломничества мусульман в Мекку, где ежегодно собирается до 3 млн. паломников, только в давке погибло не менее 4 500 человек и это без учета погибших во время пожаров и при столкновении с полицией.

Критическая плотность расположения людей в толпе - 6-7 человек на м<sup>2</sup>, при дальнейшем нарастании плотности сдавливается грудная клетка и затрудняется дыхание.

Пример лавинообразного распространения идеологии толпы: 9 ноября 2018 года, Париж, первые, пока мирные манифестации "Желтых жилетов". Через неделю, 17 ноября 2018 года, 287 100 человек участвует в акциях по всей Франции, 1 погибший, 409 раненых, 117 арестованных. Закономерный итог - классические уличные погромы.

## Лекция 5. Доминирование

### Иерархия доминирования

Доминирование - одно из системообразующих понятий зоосоциологии, которое, несмотря на длительность своего существования, не перестает вызывать интерес и споры о природе этого явления, его биологическом значении.

**Доминирование** - одно из проявлений этолого-физиологической дифференциации (разнокачественности) особей в составе социальной группы, которое приводит к её расслоению на **доминантов**, занимающих господствующее положение и диктующих свою волю, и **субдоминантов**, занимающих подчиненное положение.

В результате в сообществе формируется иерархическая система межиндивидуальных взаимоотношений - **иерархия доминирования**.

**Абрахам Маслоу** (1908-1970), американский психолог, основатель гуманистической психологии, один из первых исследователей, обративших внимание на феномен доминирования при изучении поведения обезьян в неволе.

Доминирование означает **способность и право доминирующего индивида**:

- действовать в данной ситуации исключительно по собственному усмотрению, по собственной инициативе и в собственных интересах;
- при желании подавлять аналогичные действия других членов группы, не встречая активного противодействия с их стороны;
- действия подчиненного индивида вызываются, ограничиваются и ингибируются действиями других индивидов;
- в очень многих сообществах иерархия держится на агрессивности, но в сложных сообществах статус доминанта и его высокий ранг обычно обеспечивается не только высокой агрессивностью, но и другими личными качествами особи, такими, например, как её способность к разного рода социальным манипуляциям (умением наблюдать за структурой группы, умением управлять поведением других особей не напрямую, что характерно для животных, имеющих высокий интеллектуальный уровень, прежде всего, приматов).

Что необходимо для **формирования и поддержания** иерархии доминирования?

1. Умение распознавать всех членов группы.
2. Умение оценивать и запоминать индивидуальные физические, физиологические и поведенческие особенности членов группы, имеющие значение в борьбе за высокий социальный ранг.
3. Умение оценивать взаимоотношения между членами группы и использовать их в собственных интересах

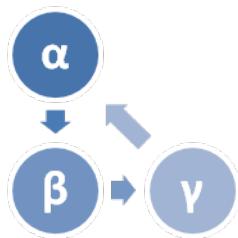
История изучения феномена доминирования началась с цыплят домашних кур - птиц, обладающих высоким уровнем агрессивности, проявляющейся с самого юного возраста. Во взрослом возрасте эта особенность поведения кур проявляется в полной мере, в том числе доставляя массу проблем птицеводам. Современное птицеводство - это содержание кур в клетках-боксах, в одной клетке, в тесноте содержится от 6 до 10 особей, что приводит к жестоким дракам. Для предотвращения этого самым агрессивным курам одевают специальное приспособление - "очки".

Высокая агрессивность кур (петухов) стала, возможно, главной причиной их одомашнивания человеком, которое произошло в Юго-Восточной Азии, где во Вьетнаме, Лаосе, Камбодже, Индонезии обитают дикие банкивские джунглевые курочки. В Великобритании пик увлечения бойцовыми породами пришелся на начало XIX века. В России "бойцовая лихорадка" проявилась в середине XIX века. Неслучайно в 1878 году на очередной выставке куроводов большую часть экземпляров представляли именно бойцовые куры. В 1880 году именно любители петушиных боев основали Московское общество любителей птицеводства. Позднее было основано Русское общество птицеводства.

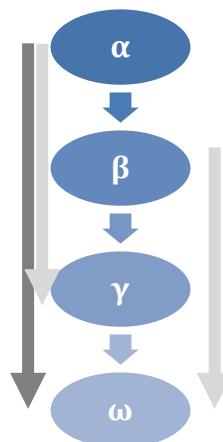
В итоге выведения бойцовых пород было обнаружено, что они обладают высокой мышечной массой (мясистостью) и началась селекция сначала мясных, а потом и яйценосных пород.

**Торлайф Шиндерлуп-Эббе** (1894 - 1976), норвежский зоолог и зоопсихолог, впервые описавший и изучивший иерархию у животных. С десяти лет исследователь начал вести дневник наблюдений за курами и обратил внимание на особенность кур - выстраивать систему доминирования и подчинения одних особей другим.

**Нелинейная (циклическая)  
иерархия  
без реверсий доминирования**



**Линейная (транзитивная)  
иерархия  
без реверсий доминирования**



- строго линейная иерархия у кур формируется в группах, включающих не более 10-15 особей, т.к. пределы интеллектуальных возможностей кур довольно ограничены (их головной мозг не способен хранить большое количество "портретов" сородичей, они перестают узнавать друг друга), соответственно в более многочисленных группах стабильная система взаимоотношений не складывается;
- доминирующие особи первыми подходят к кормушке, клевками отгоняют подчиненных, не опасаясь получить сдачи, такой порядок был назван "порядок клевка";
- доминант выбирает самое удачное место ночевки;
- стычки между пуховыми цыплятами начинаются в возрасте 2 недель, в группе курочек этот процесс занимает около 2 месяцев, петушки оспаривают ранги намного дольше.

Стадо африканских слонов представляет собой совокупность группировок (до нескольких десятков) матрилинейных групп, во главе которых стоят главные самки (матриархи), между которыми выстроены очень строгие иерархические линейные взаимоотношения.

### Социальная роль и её основные детерминанты

Наряду с понятием доминирования в зоосоциологии широкое распространение получило понятие **социальная роль** - стандартная модель индивидуального поведения, которая тиражируется во многих (часто во всех без исключения) социальных группах данного вида.

**Основные детерминанты:** возраст, пол, социальный статус (место в иерархии доминирования группы), а также другие особенности личности (нетерпимость к чужакам, любопытство, склонность к исследовательскому поведению).

В стаях одичавших бродячих собак, имеющих относительно стабильный состав, собственную территорию и постоянное место дневки, обычно складывается сложная ролевая структура. Имеется довольно стабильная линейная иерархия - отдельно для сук, отдельно для кобелей. Эта иерархия в большей мере соответствует физической мощи и агрессивности особей. Однако во главе стаи вожак (патриарх) - крупный кобель, доминирующее положение которого обеспечивается теми его свойствами, которые трудно назвать иначе, как авторитетом. Иногда это не самый крупный и сильный самец, но авторитетный. Кроме того, в стае имеются кобели, обеспечивающие охрану территории — это пограничники (активные молодые кобели), которые постоянно патрулируют территорию и первыми реагируют на вторжение неприятеля - любого, в том числе и человека. Разведчики - это кобели, которые много дней проводят вне постоянных дневок, собирая информацию об источниках пищи, а потом приводят к ним всю стаю.

Понятие "социальная роль" пришло в зоосоциологию из социологии, где она используется очень часто.

Любой школьный класс, начиная с 4-го, представляет собой богатую коллекцию социальных ролей: лидер, первая красавица, зубрила, ботаник, фрик (пофигист), серый кардинал (манипулятор) и т.д. Распределение ролей происходит наиболее гладко и наименее драматично в классах, состав которых сохраняется неизменным из года в год.

Социальная роль - это то, что навязано нам "свыше", что подтверждает ряд экспериментальных данных, полученных на обычных серых крысах. Крысы прекрасно плавают, в том числе под водой. В ходе эксперимента был установлен бассейн, закрытый сверху стеклом для того, чтобы плавать можно было только под водой. Слева располагали клетку с 6 крысами-самцами, в противоположном конце бассейна - справа находилась кормушка. Для добычи пищи крысе приходилось нырнуть, проплыть 1 метр под водой, схватить корм и вернуться обратно в клетку. С течением времени крысы разделились на три группы социальных ролей: работники - плавающие добывчики корма, подвергающиеся нападению грабителей, отнимающих корм и, как правило, одна крыса выделялась независимым характером (она плавала, добывая пищу, но не отдавала его, вступая в схватки). При повторах опыта с разными крысами практически всегда наблюдалось разделение на данные группы, за исключением роли "независимого" (которая проявлялась не всегда). Исследователи сделали предположение, что склонность быть грабителем или разбойником является имманентно присущей особенностью особи, например, генетической. Для проверки гипотезы были отобраны и помещены в те же условия 6 работников и 6 грабителей. В первой группе из бывших работников быстро выявились грабители, как и во второй группе появились работники, но с большим трудом, учитывая агрессивность особей.

Таким образом, система социальных ролей и доминирования воспроизводит себя во всех условиях.

### **Основные формы, при которых возникает система доминирования.**

Монопольное использование территории животным или парой на основе системы взаимоисключающих участков не предоставляет поводов для возникновения иерархических отношений.

В случае совместного использования территории, когда участки особей перекрываются, взаимоотношения животных неизбежно приводят к формированию системы доминирования.

Эти два варианта обитания на изолированных территориях (без иерархии и совместного обитания с иерархией) на изолированных территориях встречаются у близких форм, живущих в сходных условиях, но формирующих разный тип социальной организации. Например, у северного морского котика лежбище поделено на отдельные, строго охраняемые и неперекрывающиеся территории самцов, на которых проживают

самки (система "гаремов"), на лежбище морских слонов у самцов нет своей территории, они живут вместе, свободно перемещаются и выстраивают очень сложную иерархическую систему.

При низкой плотности самцы серой крысы занимают изолированные охраняемые территории в местах норения самок, количество контактов между самцами небольшое. При высокой - между самцами формируется иерархия, которая проявляется агрессивным поведением и оказывает влияние на участие самцов в спаривании.

Весной и летом большие синицы живут парами на больших охраняемых территориях, зимой они собираются в стаи, организация которых базируется на строгой линейной иерархии.

**Прямая агрессия или угроза агрессии** - одно из самых очевидных и частых проявлений доминирования.

В волчьей стае, как и в собачьей, имеются отдельные для самцов и самок системы доминирования. Внешние проявления агрессии у волков очень красноречивы.

### **Фатальное доминирование.**

Жесткие и агрессивные отношения у животных часто возникают среди членов одного выводка - братьев и сестер. Данное явление свойственно представителям рода кошачьих, например, у рысей поединки могут закончиться гибелью одного рысенка из выводка (в котором от 3 до 5 особей).

Белый журавль, самый крупный среди журавлей - стерх, обитающий в тундрах северной Якутии, находится под угрозой исчезновения. Пара стерхов всегда откладывает два яйца, вылупившийся первым птенец ждет вылупления второго для смертельной схватки, которая длится до летального исхода одного из них. Родители не принимают в процессе никакого участия, ожидая, когда у них останется только один птенец.

С биологической точки зрения эта ситуация бессмысленна (облигатный сибилицид присущ и хищникам, например, хищным птицам, цаплям), ранее её связывали с экологическими факторами, отсутствием корма. На данный момент времени от этой гипотезы отказались, данная ситуация обусловлена чисто внутренней, имманентно детерминированной агрессией - редукцией выводка.

### **Системы доминирования у приматов**

Иным проявлением доминирования является своеобразная форма поведения, особенно распространенная у приматов- аллогруминг, чистка меха одной особи другой особью. Начиная с шимпанзе и заканчивая африканскими мартышками - все готовы заниматься этим целыми днями, при этом, бесконечные чистки имеют определенную социальную ориентацию и выражают социальные отношения.

## **Патриархальная и патрилинейная социальная организация павиан-гамадрила**

Павианы (бабуины) - самые известные, многочисленные и вездесущие обезьяны Африки, живут большими сплоченными стадами с очень сложной социальной организацией, в основе которой лежат доминирование, родственные связи и личные симпатии. Днем павианы держаться почти исключительно на земле, на ночь забираются на деревья или на неприступные скалы. Наземный образ жизни в сочетании с тяготением к открытым ландшафтам (саванна) облегчает наблюдение и сделали бабуинов излюбленным объектом исследований приматологов.

Павианы-гамадрилы (священные животные древних египтян) имеют многоуровневую социальную организацию гаремного типа с жестким despoticичным доминированием самцов. Самец не позволяет своим самкам (которых в гареме бывает до 12) удаляться от себя, если отошедшая в сторону самка не слушается голосового предупреждения, самец кусает её и доставляет на то место, где она, по его мнению, должна находиться. Воровство самок из соседних гаремов - распространенная практика. Иерархия среди самок одного гарема отсутствует (конфликты "жен" жестко подавляются самцом), но неравенство всё же существует и проявляется в расстоянии, на котором самки держатся по отношению к самцу. Некоторые самки всегда располагаются близко, другие держатся поодаль, и эти "периферийные" самки являются главными кандидатами для попадания в чужой гарем. Таким образом, гарем состоит из неродственных случайных особей, при этом самки сохраняют социальные связи со своими родичами из других гаремов.

Обычно в многочисленном стаде павианов бывает до сотен гаремов. Во главе гарема стоит самец, иногда у него бывает самец-сателлит, которого самец терпит и не прогоняет, обычно это его сын или внук. Интересной особенностью, необычной для млекопитающих вообще и приматов в частности - это то, что данная система патрилокальная, т.е. самцы всегда остаются в одной группе/стаде. В результате формируется система кланов, которая объединяет до 10 гаремов. Все самцы обычно являются родичами и не очень агрессивны друг к другу, в отличии от самцов другого клана. Между самцами одного клана существует четкая линейная иерархия.

## **Матриархальная и матрилинейная социальная организация павиан-гелады**

Гелада - особый (монотипичный) род павианов, эндемик высокогорных травянистых плато в Эфиопии, самых холодных мест Африки, живут очень большими стадами до тысячи особей, практически исключительно травоядные животные, по образу жизни напоминают копытных

Социальная организация у павианов-гелады внешне очень напоминает организацию у павианов-гамадрилов, но суть её принципиально иная: самки являются родственными особями (действуют заодно сплоченной группой) и руководят в гаремах

всеми процессами, в общественной жизни царит типичный матриархат. Между самками в гареме и коалиции складывается четкая линейная иерархия, в основном возрастная, самые старшие самки занимают господствующее положение, чем младше особь, тем меньше у неё прав.

Спаянная группа родственных самок гелады - сила, с которой приходится считаться самцам- хозяевам гаремов, вынужденных во всем угодить своим "женам" под угрозой изгнания. Самки оценивают самца по тому, как он за ними ухаживает, выбирают его, в его функции входит охрана и, самое главное, чистка самок (аллогруминг). Самцы гелад весят почти вдвое больше самок (15-16 кг.), но занимают по отношению к ним занимает подчиненное положение. Группа молодых сильных самцов - главный источник беспокойства в стаде гелады, но их активность обеспечивает частую смену гаремных самцов (атаки на которых происходят до нескольких раз в день) и, в конечном итоге, способствует увеличению генетического разнообразия в стаде.

Социальная организация гелады включает несколько уровней:

1. Гарем - главный самец (иногда при нем самец-сателлит) и до 12 самок.
2. Коалиция - объединение 2-3 гаремов с родственными самками.
3. "Банда" - объединение многих гаремов и групп холостых самцов, стремящихся время от времени находиться поблизости друг от друга (120-150 членов).
4. Стадо - несколько банд (до 1 000 особей), регулярно использующие общие пастбища и места ночевок на скалах.

### **Преимущественно матриархальная и матрилинейная социальная организация павиана-анубиса**

Павианы - анубисы (желтые павианы) живут сплоченными и многочисленными стадами (до 150 особей), самцы и самки живут в одном стаде, гаремов не образуют.

Каркас группы составляют матрилинейные группы родственных самок. Множество самок разделяется на группировки, в большом стаде бывает 10-12 матрилиний, каждая из которых восходит к одной прародительнице, не утрачивая собственного единства. Самки анубисов никогда не мигрируют/не покидают группу, в которой появились на свет. Система иерархии среди самок и самцов жесткая и практически линейная. Социальный ранг данной конкретной самки строго определен тем, в какой группе она родилась. Если её мать принадлежит к высокоранговой матрилинии, то и она будет всю жизнь занимать привилегированное господствующее положение, самки из других групп будут ей подчиняться.

Самцов в группе бывает обычно несколько, они очень сильны и агрессивны - это крупные животные (с весом тела у разных видов от 25 до 45 кг.). На марше самцы держаться по периферии группы, защищая стадо от хищников. Взаимоотношения

полов в целом строятся на принципах промискуитета. Каждая самка может спариваться с любым самцом, как и самец с любой самкой, но данная возможность не всегда реализуется, т.е. брачные отношения у обезьян пронизаны достаточно четкими личными взаимоотношениями и симпатиями. В этом сообществе благосклонность самки необходимо завоевывать.

Судьба самца зависит от собственных боевых способностей. Внутри группы 10-12 самцов поддерживают свой ранг в постоянных жестоких и травматических драках друг с другом, формируя строгую иерархию (но выбор самки не всегда определяется рангом самца в межсамцовой иерархии). Субдоминантные самцы в условиях постоянных преследований впадают в состояние стресса. Молодые самцы в возрасте 6-7 лет (в пору физического расцвета) всегда покидают родное стадо и после 2-3-ех месячного очень опасного одиночного путешествия пытаются внедриться в чужое стадо. Это возможно лишь путем насильтственного свержения местного главного самца - очень трудной задачей, несмотря на то что его сородичи не торопятся защищать своего лидера (схватка один на один). Прессинг молодых самцов очень велик и статус патриарха удается занимать да 5 лет. Внешние клыки бабуина по размерам - почти как у леопарда, главного врага всех обезьян. Для павианов, живущих исключительно на земле, леопард представляет еще большую опасность. От них страдали и наши далекие предки, будучи австралопитеками, в Индии и в настоящее время живут леопарды-людоеды. Присутствие в стаде павианов нескольких мощных взрослых самцов увеличивает степень защищенности от хищников всех членов данной группы.

Очень интересна стратегия самцов - манипуляции с детенышами - излюбленное и типичное поведение самцов павианов. Обычно самец выбирает самку с детенышем и становится его "воспитателем и покровителем" - заботясь о нем. Сначала нянчится, а в дальнейшем, если уже молодой павиан вступает в конфликт с кем-то из другой семьи - защищает его, являясь мощной поддержкой. Тем самым постепенно вырабатывая у детеныша привязанность к себе, а также устанавливая прочный социальный контакт с самкой и может надеяться на её благосклонность в сексуальном плане, когда она после окончания лактации (1-1,5 года) снова придет в состояние эструса.

Самец мандрила (вес около 40кг., рекордный 54 кг.) - самая крупная нечеловекообразная обезьяна с наиболее ярко выраженным половым диморфизмом в окраске шерсти и размерах тела, проживает в густейших, тропических экваториальных лесах Западной Африки, близкий родич бабуинов, имеет очень своеобразную социальную организацию, во многом напоминающую социальную организацию копытных.

Самки держаться сплоченными и многочисленными стадами, в которых почти никогда не бывает самцов. В Габоне насчитали 1 300 особей в одном стаде, переходящем лесную дорогу (самая многочисленная группа приматов, из когда-либо подсчитанной с достаточной точностью).

Самцы большую часть времени проводят в одиночестве, но контролируют состояние стада самок и присоединяются к нему, когда какая-либо из них приходит в этрус. Самец при этом меняет свой облик, что является его уникальной особенностью среди всех млекопитающих.

### Системы доминирования у копытных

В двухуровневой системе организации сообщества первый элементарный уровень — это гарем. Например, у крупных стад домашних лошадей "косяк" - группа кобыл, жестко опекаемая, отабуниваемая «косячным» жеребцом. Табун - скопление косяков на общем пастбище (несколько сотен). Иерархический статус косяков в составе табуна обычно значительно отличается соответственно статусу, возглавляющих их жеребцов. Жеребцы вступают в постоянные жестокие драки. Их взаимоотношения жестко ранжированы на уровне сообщества: существуют доминирующие и подчиненные косяки.

У самых многочисленных африканских зебр - равнинных, социальная организация принципиально такая же, как у одичавших лошадей, элементарная группировка - гарем (самец и несколько самок), объединяются в стадо, но присутствуют и группы холостяков, которые постоянно стремятся сменить гаремного самца.

У более редкой зебры Греви гаремов нет, половозрелые самцы держаться на постоянных охраняемых и обширных территориях, которые стараются занимать в местах, где регулярно бывают самки (водопои). Самки держатся группами, время от времени заходят на территории самцов, где и происходит спаривание.

## Лекция 6. Конкуренция и кооперация

Два очень важных явления общественной жизни животных и людей - конкуренция и кооперация - две ипостаси, которые всегда идут бок о бок с другом другом.

### Конкуренция или кооперация? Соперничество или сотрудничество?

В 1859 г. Чарльз Дарвин (1809-1882) опубликовал труд "Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь", в котором рассматривает различные формы конкуренции и сотрудничества между животными как главный фактор их эволюции.

**Внутривидовая борьба** протекает наиболее остро, так как у всех особей вида (агентов конкуренции) совпадают их потребности. В ходе внутривидовой борьбы организмы конкурируют за ограниченные ресурсы - пищевые, территориальные, самцы некоторых животных конкурируют между собой за оплодотворение самки, а также другие ресурсы.

**Кропоткин Петр Алексеевич** (1842 - 1921), выдающийся русский философ, историк, географ, путешественник, основоположник идеологии анархизма, создатель первой теории взаимопомощи и кооперации у животных, которые он рассматривал как предпосылки для формирования нравственности и этики у человека. Кропоткин совершил долгие и трудные странства, в том числе в неизученном Забайкалье, где кроме местных жителей - эвенков, никогда никого не было. Кропоткин был первым исследователем, изучавшим данные территории. Во время своих экспедиций он собрал множество биологических наблюдений. Ученый принял теорию Дарвина и глубоко ей симпатизировал, но в то же время он полагал, что Дарвин переоценивает негативный аспект взаимоотношений между отдельными особями.

"во всех ... сценах животной жизни, проходивших перед моими глазами, я видел **взаимную помощь и взаимную поддержку**, доведенные до таких размеров, что невольно приходилось задуматься над громадным значением, которое они должны иметь в экономии природы для поддержания существования каждого вида, его сохранения и его будущего развития".

Два великих ученых подчеркивали совершенно разные стороны жизни животных - соперничество и конкуренцию, сотрудничество и кооперацию.

**Кооперация** - совместная деятельность (поведение) животных, когда все участники получают полезный результат. Типичный пример — это коллективная охота хищников (волков, прайда африканских львов).

**Альтруизм** - деятельность (поведение) индивида, все полезные результаты которой достаются другим членам сообщества, тогда как сам альтруист от своих действий ничего хорошего не получает, а во многих случаях, напротив, подвергается опасности. Классический альтруизм демонстрируют копытные животные. Когда на

буивола нападают львы, все остальные особи идут на помощь, атакуя хищника и рискуя собой.

**Рецепрокный альтруизм** - кооперация, разделенная во времени. Сначала в роли "альtruиста" выступает один индивид, спустя время - другой. В группах японских макак формируются альянсы из 2-4 особей, которые дружны, поддерживают друг друга и в ситуации соперничества оказывают друг другу помощь.

**Концепция "отбора родичей" (kinselection)** - одна из ветвей зоосоциологии, была сформулирована Уильямом Гамильтоном (1936-2000), британским эволюционным биологом, энтомологом. Концепция была опубликована в 1964 году и до настоящего времени является наиболее цитируемой.

Если мы принимаем, что смыслом жизни любого живого существа (от инфузории до человека) является распространение собственных генов в череде поколений, то для этого теоретически возможны стратегии:

1. Собственное размножение.
2. Всемерное содействие размножению близких родичей, несущих те же самые гены (в том числе и за счет отказа от собственного размножения).

Гамильтон также ввел понятие "**итоговой приспособленности**" особи, которая оценивается как её совокупный вклад в генофонд следующих поколений за счет собственного размножения и/или помощи родственникам.

**Основной критерий коммунального (кооперативного) размножения** - постоянное присутствие в группе - наряду с размножающимися особями, также и взрослых (половозрелых) особей, не принимающих непосредственного участия в размножении, но активно участвующих в заботе о потомстве данной группы (так называемые "помощники" или "ассистенты").

Среди позвоночных кооперативное размножение отмечено у 9% всех видов птиц, среди певчих у 19% (особенно часто встречается у австралийских певчих), у 3% видов млекопитающих (8 000 тыс. видов), некоторых видов рыб и у всех общественных насекомых в несколько гипертрофированной форме (муравьи, пчёлы, осы, термиты).

<b>Колония -</b>	<b>Коммуна -</b>
компактное скопление индивидов или их равноценных групп (пар, семей, гаремов)	группа индивидов, которые:
<ul style="list-style-type: none"><li>• большинство колоний существует только в период размножения;</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>• постоянно и длительное время (часто всю жизнь) обитают бок о бок на общей территории (почти</li></ul>

	исключительно оседлые виды);
<ul style="list-style-type: none"><li>размеры охраняемых территорий сведены к минимуму (часто их не бывает вовсе), сбор корма осуществляется вне колонии;</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>практически вся жизнедеятельность особей сосредоточена внутри обширной территории, тщательно охраняемой всеми членами коммуны;</li></ul>
<ul style="list-style-type: none"><li>взаимоотношения особей преимущественно анонимны, долгосрочные родственные связи не характерны;</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>связаны друг с другом сложными и глубоко персонализированными поведенческими взаимоотношениями и долгосрочными родственными узами (задержка ювенильной дисперсии);</li></ul>
<ul style="list-style-type: none"><li>заботу о потомстве проявляют исключительно родители.</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>проявляют совместную заботу о потомстве вне зависимости от собственного участия в размножении.</li></ul>

## Коммунально кооперативные формы размножения птиц

Интерес к коммунальному гнездованию у птиц возник в результате работ известного американского орнитолога **Александра Скатча** (1904 - 2004), которой несколько десятилетий посвятил изучению неизвестных ранее птиц в труднодоступных джунглях Амазонии. В 1935 году натуралист опубликовал небольшую заметку об участии в выкармливании птенцов трех видов южноамериканских птиц дополнительных особей, явно не являющихся родителями птенцов. Так в орнитологии, а потом в этологии и социоэтологии появился термин "**helpers**" - помощники.

В конце 50-х годов прошлого века внимание орнитологов привлекли птицы, гнездящиеся сплоченными группами с постоянным составом и разделением обязанностей в сфере воспитания потомства (одни непосредственно размножаются, другие им помогают).

Американский орнитолог **Джерри Браун** начал изучать мексиканских соек, у которых явление "помощничества" распространено очень интересным и широким способом. С работ Брауна началась волна исследований, посвященных коммунальному и кооперативному размножению птиц и млекопитающих.

Птицы, практикующие подобное размножение и гнездование, как правило, очень доверчивы и легко привыкают к людям, что облегчает их изучение. Птиц ловят и

окольцовывают в разных комбинациях цветными кольцами. Это их паспорт, который позволяет в течении многих лет наблюдать и прослеживать историю отдельной особи и, соответственно, индивидуальные отношения.

В 60-70 годах на пике интереса к социальному поведению животных стартовал целый ряд проектов по многолетнему изучению популяционной биологии и социальной организации коммунально гнездящихся птиц (американские сойки, американский желудевый дятел, палестинская кустарница, кукушка-ани и др.). Все наблюдения проводятся в условиях естественного обитания животных при условии их надежного индивидуального распознавания.

**Амотц Захави** (1928 - 2017), израильский эволюционный биолог, профессор зоологического отделения Тель-Авивского Университета, автор широко известной теории "гандикапа". Зоолог в 1974 году начал изучение паспортизированной популяции палестинской кустарницы в Израиле. Это один из самых длительных (более 40 лет) и успешных проектов по наблюдению за группами индивидуально распознаваемых животных. Мониторинг популяции флоридской кустарниковой сойки исследователь **Георг Вулфендин** проводит с 1969 года.

Коммунально кооперативные формы размножения имеют место исключительно у оседлых видов птиц, потому что для существования сложной и разветвленной социальной структуры группа должна в течении долгого времени жить на одной территории. У видов, не обремененных необходимостью совершать ежегодные миграции, в основном обитающих в тропическом и субтропическом климате.

Численность размножающихся семейных групп у видов, проявляющих склонность к коммунальному гнездованию, прежде всего зависит от числа помощников в группе и сколько размножающихся пар находится в её составе (могут быть различные варианты, от очень простого - как у синего крапивника, до очень сложного - как у мексиканской сойки). У некоторых видов значительную долю в популяции составляют обычные моногамные пары, другие виды никогда (или почти никогда) не гнездятся отдельными парами. У большинства видов птиц (в отличии от млекопитающих) склонность к филантропии проявляют самцы, которые чаще всего становятся помощниками, тогда как самки расселяются. Это типично и для перелетных и для оседлых видов. У млекопитающих дело обстоит как раз наоборот.

**Отложенная дисперсия молодых птиц** - первый шаг на пути эволюции коммуны.

У кукши отсроченная дисперсия - стратегия, направленная на выживание шанса овладеть территорией в случае гибели одного из родителей. Птицы обитают в сибирской тайге, территориальные группы кукш включают пару взрослых размножающихся птиц и до 5 молодых особей разного возраста, которые постоянно живут на данной территории, но не участвуют в заботе о птенцах. Среди слетков из одного выводка быстро устанавливается иерархия. Доминанты обычно остаются с

родителями до трех лет, субдоминанты эмигрируют, но потом могут присоединиться к бездетным парам или войти в состав немногочисленных групп на субоптимальных территориях

У белолобых гусей отсроченная дисперсия - стратегия, направленная на повышение конкурентоспособности молодых птиц в условиях высокой напряженности взаимоотношений в зимних стаях. Птицы не обременены необходимостью выкармливать птенцов, которые самостоятельно добывают себе корм с первого дня жизни, но до пяти лет молодые птицы держатся с родителями, улетают на зимовку и возвращаются на места гнездования вместе с ними.

В семье кафрского рогатого ворона (наряду с абиссинским вороном - самого крупного наземного представителя птицы-носорога) размножается одна доминирующая пара, которой помогают в выкармливании птенцов, охране территории и, иногда, построению гнезд до 5 неразмножающихся особей (обычно дети данной пары). Территории птицы составляют до 100 км<sup>2</sup>, расстояние между ближайшими гнездами не менее 3-4 км. Самцы-помощники остаются на родной территории в течении всей жизни (до 20 лет), самки выселяются в возрасте 2-3 лет. В кладке рогатых воронов два яйца и младший птенец никогда не выживает из-за разницы в возрасте при вылуплении (даже при размножении в условиях избытка пищи, например, в зоопарке). Кафрские вороны - хищники, их добычей в саванне становятся ящерицы, змеи, крупные насекомые (саранча), сурчики и песчанки.

Мексиканские сойки - коммуны с множественным гнездованием. В группе соек 5-25 особей, среди них имеется до 5 моногамных пар, которые иногда могут размножаться одновременно - у каждой пары свое гнездо на общей территории, активно защищаемой всеми членами группы. В сооружении гнезда, насиживании и обогревании птенцов участвуют только непосредственные родители, помощники участвуют в выкармливании. Помощники являются потомками пары (как правило это самцы, самки расселяются чаще и на большее расстояние). Некоторые из них помогают исключительно своим родителям, другие могут кормить птенцов в разных гнездах, третий птенец не кормят и просто живут на данной территории. Размножающиеся самки часто спариваются не только со своими, но и другими самцами в группе, чтобы привлечь их в будущем к выкармливанию птенцов в своем гнезде.

Африканский трехцветный скворец - самые многочисленные группы среди коммунально гнездящихся птиц (от 15 до 43, в среднем 26 особей), размер охраняемой территории до 50 га, в группе обычно от 1 до 3-ех размножающихся пар, остальные особи - помощники. Трехцветный скворец никогда не гнездиться отдельными парами без помощников. У одного гнезда могут ассистировать до 14 помощников, чаще 3-4 птицы.

Кукушки-ани - коммунальные группы с 2-3 моногамными парами (микросемьями) с совместным проживанием, обитают в Центральной и Южной Африке

на общей территории от 1 до 10 гектаров, практикуют гнездование в одном гнезде при участии помощников - молодых птиц, родившихся на этой территории в прошлые годы. К концу гнездового сезона, после вылета молодых птиц, численность некоторых групп достигает 20 особей. Размножение у кукушки-ани очень своеобразное: все самки в группе откладывают свои яйца в общее гнездо, но перед откладкой первого обязательно выбрасывают одно из тех яиц, которые уже там находились (как и обыкновенная кукушка, проживающая в России, - представитель гнездового паразитизма). Яйца насиживаются совместно в общем гнезде и между самками возникает соперничество. В группах, где имеются три размножающиеся пары, самка, начиная кладку первой, рискует потерять два яйца, но имеется и выгода, так как птенцы вылупляются асинхронно и первые птенцы старше и сильнее. Хотя в группе обычно бывает не более 3 самок, в некоторых гнездах накапливается до 30 яиц (и птенцы, скорее всего, обречены на гибель). Причина этого - внутривидовой гнездовой паразитизм. Почти каждое четвертое гнездо содержит хотя бы одно яйцо, отложенное самкой, не являющейся членом данной группы.

**Система коммунальных кладок**, когда все самки откладывают яйца в одно гнездо и, чередуясь, совместно насиживают кладку и вместе выкармливают птенцов, тем не менее сопряжена с массой противоречий и отрицательных моментов.

Кукушка-гуира (близкий родич кукушки-ани со сходной социальной организацией), обитает в Новом Свете, в группе может быть до 8 моногамных пар, откладывающих яйца в одно гнездо. Данная система часто дает сбой, выбрасывание яиц в группе приводит к тому, что почти в 10% гнезд птицы так и не приступают к насиживанию. В одном гнезде были выброшены все 15 отложенных яиц. В отличии от кукушек-ани гуиры выбрасывают яйца и в период насиживания. Скорее всего, выбрасыванием на поздних стадиях занимаются неразмножающиеся на данный момент члены группы.

Социальная организация совершенно другого рода у султанских куриц, болотных птиц, которые всю жизнь бродят по колено в воде в зарослях тростника или папируса. В группе до 12 особей, защищающих общую территорию в течении всего года, 2-3 самца и 2-3 самки участвуют в размножении. Все самки откладывают яйца в общее гнездо, иногда гнезд два, но они расположены рядом. Все члены группы участвуют в строительстве гнезд, насиживании, обогревании и выкармливании птенцов. Линейная иерархия у птиц выражена очень четко, однако, главным образом проявляется лишь при стычках за корм. Сексуальное соперничество, напротив, практически не выражено, спаривание происходит по принципу промискуитета и начинается почти за два месяца до начала кладки, моногамных пар у птиц не бывает.

Желудевый дятел обитает в Калифорнии, США, птицы живут на одной территории в течении долгого времени. Сооружаемая коллективными усилиями нескольких поколений кладовая для желудей - главный центр активности группы и основа её существования. В стволе сухого дерева выдалбливаются тысячи дырочек, в

каждой из которых находится желудь. В одной кладовой может храниться до 60 000 желудей, это ценнейший ресурс, вокруг которого сплачивается социальная группа дятлов. Обычно в группе из 15 особей присутствуют 2 размножающиеся самки, часто откладывающие яйца в одно дупло. Каждая самка, прежде чем отложить первое яйцо, обязательно вынимает из гнезда все, ранее отложенные яйца другой самки, и раскладывает их на ветке, где они съедаются членами группы. После откладки первого яйца самка перестает выбрасывать яйца. Между самками возникает игра на время - необходимо угадать время для начала кладки, так как у дятлов особенно сильно выражена зависимость успешности развития птенцов от их возраста в гнезде (старшие могут затаптывать младших). Тип спаривания в группе - промискуитет, пары не выражены.

### Сочетание колониальности и коммунального размножения

Африканский пегий зимородок, живет на обширных территориях в приречных обрывах, гнездится колониями с расстоянием между норами соседних семей до 1м. Большинство семейных групп (помимо пары размножающихся особей) включает от 1 до 5 помощников (это всегда самцы).

У карминной щурки многие размножающиеся пары имеют 2-3 помощников, обычно это молодые самцы - потомки данной пары.

Африканские белолобые щурки обладают **самой сложной социальной организацией в мире птиц** (уровня приматов), гнездятся только колониями, в которых не менее 30 и до 170 особей, плотность - до 10 нор/м<sup>2</sup> обрыва, место расположения колонии меняют каждый год (при этом каждая птица сохраняет верность своей кормовой территории площадью около 1 га, что является редко встречающимся типом использования пространства). Если эта территория в пору выкармливания птенцов оказывается далее 1,5-2 км. от колонии, птицы перестают посещать её и ловят насекомых на свободных участках поблизости. После вылета птенцов хозяин кормовой территории снова начинает кормиться на ней и обычно проводит здесь практически весь день, на ночь все члены колонии собираются на коллективную ночь.

Основная социальная ячейка у африканских белолобых щурок - клан, включающий до 5 размножающихся пар и помощников (в общей сложности до 17 особей и до 4-ех поколений). Клан представляет собой многолетнюю патрилинейную семью, включающую несколько поколений особей, брак заключается на территории самца. Все члены клана узнают друг друга «в лицо». Их кормовые территории обычно располагаются рядом друг с другом и широко перекрываются. Самцы всю жизнь остаются в составе родного клана, самкам (для того, чтобы приступить к размножению) необходимо внедриться в другой клан (обычно в той же колонии). Это длительный процесс, по завершению которого самка перебирается в новый клан и большую часть времени проводит в обществе его членов. При этом самка остается "своей" и в прежнем (родном) клане, хотя и общается с его членами намного реже. Таким образом, круг

общения таких самок может включать свыше 20 индивидуально опознаваемых особей (при их общей численности в колонии до 170).

## **Биологический смысл явления "помощничества" - основного критерия коммунально кооперативного размножения**

Возникает вопрос о **биологическом смысле такого типа гнездования**: почему размножающиеся птицы, занимающие позицию доминантов, терпят на своей территории помощников, присутствие которых увеличивает нагрузку на пищевые ресурсы?

У американского пятнистого крапивника, обитающего в саваннах Венесуэлы, помощники присутствуют примерно в половине всех размножающихся групп. Средняя продуктивность групп без помощника - 1,5 слетка в сезон (неудачны 80% попыток размножения), у групп с 2-4 помощниками - 2,5 слетка (неудачны 30% попыток размножения).

В случае с австралийским расписным малюром (крапивником) деятельность помощников сокращает промежуток времени между вылетом птенцов первого выводка и началом второй кладки и в итоге повышает эффективность размножения гнездящейся пары. Деятельность помощников на 25% снижает число прилетов с кормом у размножающейся самки, в результате она экономит энергию и быстрее приступает к повторному циклу размножения, выводит в сезон больше птенцов и чаще доживает до следующего сезона.

У пегого зимородка деятельность помощников (только самцов) также способствует увеличению успешности размножения гнездящихся пар в местообитаниях с ограниченными пищевыми ресурсами (озеро Нэйваша, Кения), но не имеет большого значения там, где пищи в избытке (озеро Виктория, Кения). Первичные помощники (обычно потомки хотя бы одного партнера) присутствуют у гнезда пары с начала его постройки, вторичные помощники (обычно в родстве с ассирируемой парой не состоят) присоединяются спустя неделю после вылупления птенцов. На озере Нэйваша пара терпит у гнезда и тех и других, на озере Виктория вторичные помощники обычно к гнезду не допускаются.

Очень важный аспект жизни коммунально гнездящихся птиц - охрана территории, так как у них территориальное соперничество протекает очень остро. Помощники способны оказать и почти всегда оказывают действенную помощь при охране территории, что обычно является одной из наиболее важных задач, стоящих перед группами территориальных резидентов, имеющих собственные территории. Главным образом это происходит потому, что это тропические птицы, которые очень сильно отличаются от наших певчих птиц, прежде всего тем, что они долгожители. Крошечная птичка - австралийский расписной малюр, вес особи 10-12 г., продолжительность жизни 6-8 (до 12) лет, площадь групповых территорий 8-12 га.

Наши птицы такого же размера (пеночки, синички) живут максимум 3 года. Палестинские кустарницы, вес особи 80-100 г., продолжительность жизни 8-10 (до 17) лет, площадь групповых территорий 10-100 га. Дрозды живут 5-6 лет. Таким образом, тропические птицы живут в среднем в 3 раза дольше и связано это с тем, что однажды занятая размножающейся парой территория будет блокирована от заселения другими особями очень долго (при ежегодном размножении пары и росте популяции).

Одна из самых распространенных стратегий вселения на новую территорию в условиях, когда все занято и поделено на активно охраняемые участки - стратегия насильтственного захвата власти, как правило коллективного.

Зеленый лесной удод обитает в африканских саваннах, в семейной группе до 12 особей, но размножается всегда только одна пара, насиживает только самка, её в это время кормят самец и помощники. После вылупления самка старается не допустить помощников к выкармливанию птенцов, тогда как они всячески пытаются это делать. После вылета птенцов из гнезда помощники начинают интенсивно кормить слетков, пытаясь вовлечь в коалицию. Помощники активнейшим образом взаимодействуют, сплачиваясь в однополые группировки (3-4 особи), совершают в их составе "пиратские" вылеты за пределы своей территории, пытаются внедриться на чужие, что приводит к коллективным жестоким дракам. Задача захватчиков состоит в том, чтобы изгнать с чужой территории особей своего пола, целью является - избегание близкородственного скрещивания. Атакующие самцы изгоняют самцов-резидентов, спариваются с аборигенными самками и возникает новая группа.

Такой же стратегии придерживаются львы. Птицы и млекопитающие резко отличаются тем, какой пол склонен к путешествиям в молодом возрасте, у птиц всегда выселяются из родной группы самки, у млекопитающих - самцы. Группировки львов очень сплоченные, все львицы (до 15 особей) в прайде состоят в родстве друг другом и остаются в нем на всю жизнь, отношения эгалитарные - все имеют равные права и не проявляют доминирования ни в одной ситуации. Наступление течки и рождение львят у них синхронизировано, вскармливание потомства коммунальное (львицы кормят всех львят прайда). Во главе прайда стоит один или несколько самцов (между которыми не возникает соперничества за спаривание). Глава прайда изгоняет подросших 5-6-летних львят-самцов, которые, уходя, образуют альянсы (коалиция самцов африканского льва - обычно группа братьев, одновременно покинувших родной прайд и странствующих в надежде занять "вакансию" в прайде, лишившемся самца, или самим изгнать, или убить законного хозяина другого прайда). Это происходит часто, одиночный лев находится во главе прайда 4-5 лет, постоянно участвуя в драках. **Биологический смысл этого явления - борьба за гетерозиготность и генетическое разнообразие**, избегание инбридинга, близкородственного скрещивания (спаривания с дочерями). В природе все направлено к сведению к минимуму данного явления, когда родители являются родственниками и поэтому имеют много одинаковых аллелей, в результате чего гомозиготность увеличивается с каждым поколением.

## Коммунально кооперативное размножение среди млекопитающих

Коммунально кооперативное размножение среди млекопитающих встречается редко, в основном у хищников, что связано с эффективностью коллективной охоты. Стая африканских гиеновых собак, живущих в саванне, может включать до 17 взрослых особей, с учетом молодых особей, родившихся в этом году, может увеличиться до 50 особей. В стае собак жесткая линейная иерархия отдельно у самцов и у самок. В период течки самок между самцами происходят драки, все остальное время внутристайная агрессия минимальна. Охотничьи территории стаи 300-500км<sup>2</sup>. Размножается только альфа-самка, стоящая на вершине иерархии, попытки размножения других самок (бета, гамма и т.д.) жестко блокируются. Если это вдруг происходит, доминирующая самка чаще всего убивает щенков. Самка, оставшаяся без потомства, переключается на выкармливание щенков альфа-самки. В выводке до 17 (в среднем 10) щенков, самка остается с ними в норе около трех недель, получая корм от других членов стаи, но не позволяя им приближаться к щенкам. После выхода из норы в их выкармливании участвуют все члены стаи.

Социальные мангусты Африки (семейство виверовых, карликовый мангуст - вес 200-25- г., полосатый мангуст - вес 1,5-2 кг., суриката - вес 700-750 г.), мелкие хищные зверьки, напоминающие куниц и хорьков, в Африке, Южной Азии и Индии обитает более 60 видов. Почти все они ведут одиночный образ жизни, сложноорганизованные и многочисленные семейные группировки известны у трёх африканских видов. Мангустов приятно изучать, они ведут дневной образ жизни и легко приручаются. Для краткосрочного наблюдения их помечают краской, которая сходит во время линьки, для долгосрочного - надевают кольцо на ухо особи. У всех трех видов социальных мангустов наблюдается стремление собираться вместе в кучку, необычная и ярко выраженная форма поведения.

Жизнь у сурикат напряженная и тяжелая. Сплоченное сообщество действует заодно при охране общей территории (коллективные стычки на границах территорий проистекают с большим ожесточением и нередко ведут к гибели участников) от других группировок и встрече с врагом (капской кобрай, например). Повседневная жизнь сурикат - это непрерывное соперничество, драки друг с другом. Социальная система матрилокальная (иммигрируют преимущественно молодые самцы) и матриархальная (самки занимают доминирующую позицию). Клановая система на основе матрилинейности не развита (взрослые дочери и их матери отчуждаются друг от друга). Группа насчитывает до 35 взрослых особей, все они строят и используют общие норы и активно охраняют общую территорию до 1 км<sup>2</sup>. Взаимоотношения в группе строятся на основе жесточайшей иерархии, которая поддерживается постоянными драками. У самок своя иерархия, у самцов - своя, но обычно самки доминируют над самцами. Все особи постоянно задирают и провоцируют вышестоящих членов группы, в соперничестве за ранги сканируя их способность отстоять свой статус. Рано или поздно даже главную самку и главного самца свергают и, в итоге, изгоняют из группы.

Размножается как правило только главная самка, с которой спаривается главный самец. Наступление течки часто происходит синхронно у нескольких самок, но забеременеть им удается редко. Если они рожают, их щенков главная самка обычно убивает - жестокий стандарт социальной жизни хищных млекопитающих (распространенный и у собак). Самки-субдоминанты активно участвуют в заботе о потомстве, выполняя роль няньек, сторожей и кормилиц.

Группы карликовых мангуст обычно обитают в термитниках, в клане до 40 особей (чаще 12-15), он занимает участок около 1 га и время от времени перемещается в его пределах от одного убежища к другому по мере оскудения пищи в ближайших окрестностях. Социальная система матрилокальная и матриахальная, клановая система на основе матрилинейности не развита. Иерархия среди самок и самцов ярко выраженная и строго линейная, но агрессивность во внутригрупповых отношениях в целом невысокая. Размножается только главная самка и главный самец. Главная самка также определяет время и направление перекочевок группы, являясь доминантом-вожаком. В заботе о щенках участвуют все члены группы. Самки достигают половозрелости к 6 месяцам, но социальный запрет откладывает их вступление в размножение на несколько лет. Все половозрелые самки приходят в этрус одновременно, самки-субдоминанты спариваются с низкоранговыми самцами, но обычно не обзаводятся потомством (беременность блокируется). Если это происходит, щенков всегда убивает главная самка. Размножается только главная пара, альфа-самец (достигший своего положения в схватках с другими претендентами) и альфа-самка (ставшая таковой путем каких-то сложных интриг, с другими самками она не дерется, а доминирует психологически, стараясь во время совместного отдыха куче чаще оказываться сверху).

Полосатый мангуст имеет совершенно другой тип сообщества - преимущественно эгалитарный, равноправных членов. В коммунально кооперативном размножении могут одновременно участвовать несколько самок, которые рожают обычно в один день и в одной норе. После выхода щенков из норы их кормят и облизывают все члены группы, не различая своих и чужих, когда группа уходит на кормежку в норе обязательно остается нянька.

Феномен не только из области зоосоциологии, но и многих других - семейство землекоповых - эндемик Эфиопской области, включает 22 вида, у большинства из которых преобладает одиночный образ жизни, но у некоторых социальность развита в высокой степени. Строго подземное животное.

Голый землекоп имеет множество уникальных биологических свойств (являющихся таковыми для представителей всего живого мира). Критерии эусоциальности голого землекопа: разделение участия в размножении между плодовитыми особями и стерильными рабочими, перекрывание нескольких поколений, совместный уход за потомством. Семья состоит из 70-80 особей, занимает обширную сложно обустроенную территорию с массой тоннелей, гнездовых камер и кладовых,

которая активно охраняется. Иерархия выражена очень четко, в размножении участвует только главная самка - "царица", которая практически непрерывно размножается, и 2-3 главных самца. Царица возглавляет семью 11-18 лет и неизменно проявляет жесткую агрессию ко всем остальным самкам. Все неразмножающиеся особи (помощники) составляют контингент рабочих, среди которых наблюдается дифференциация ролей: одни копают тоннели, другие охраняют семью, третьи добывают пищу и кормят молодых особей. Широко распространена копрофагия, которая создает возможность распространения гормонов от царицы. Феромонное подавление развития репродуктивной функции у помощников не наблюдается у других позвоночных животных (хотя у карликовых мангустов, возможно, происходит обмен физиологическими агентами), но является основополагающим правилом у общественных насекомых (у муравьев, ос, шмелей и т.д.) выделения размножающихся самок определяют отсутствие потенции к размножению у рабочих особей.

Тоннели роют коллективно, как правило расширяют их после дождей, когда земля становится мягкой. Рабочая особь, идущая впереди, вгрызается резцами в твердую почву, которая затем отребается к выходу из тоннелей по "живому конвейеру" - цепочке из 5-6 животных. Периодически переднего рабочего подменяет один из задних. Общая длина тоннелей, занимаемых одной колонией, может достигать 3-5 км., а ежегодные выбросы земли 3-4 тонны. Обычный диаметр тоннеля - 4 см., пролегают они на глубине до 2 м. Питаются землекопы дикорастущими корнеплодами, которые бывают до 1 метра в длину и ширину, темп поедания почти равен темпу нарастания корнеплода - неисчерпаемого запаса пропитания (один экземпляр может целый год кормить группу).

## Лекция 7. Токи и арены

Рассмотрим под другим углом зрения агрегации - скопления особей, где они постоянно и в полной мере ощущают присутствие друг друга тем или иным образом: с помощью звука, зрения, обоняния и т.д. Интересные формы социальной организации, в которых самцы и самки отделены друг от друга и встречаются только ради спаривания и произведения потомства, после чего самки отделяются от самцов и воспитывают потомство самостоятельно.

**Токи и арены** - компактные группировки самцов, занимающих фиксированные в пространстве территории и выполняющих на них определенные поведенческие ритуалы (саморекламирование с помощью звуков, телодвижений и взаимодействий) с целью привлечения самок, покидающих ток сразу после спаривания.

Масаи являются одним из самых известных и многочисленных (около миллиона человек) племён Восточной Африки, полукочевой нилотский коренной народ, живущий в саванне в Кении и Танзании. В племени масаи ритуал перехода в категорию взрослых мужчин, имеющих право заводить жен, проводится посредством танца - состязания молодых воинов (моранов). Молодые масаи с десятилетнего возраста отделяются от своей семьи и живут обособленно, пасут скот (основу достояния племени). Раз в 10-12 лет происходит важное событие - все мальчики и юноши в возрасте от 10 до 25 лет одновременно проходят церемонию перехода и участвуют в соревновании, смысл которого состоит в том - кто выше прыгнет вертикально вверх (без разбега). Незамужние девушки собираются и не просто наблюдают за ходом ритуала, но и осуществляют голосовую поддержку, поют гимны. На первый взгляд европейца, смыслом данной процедуры является сватовство, невесты выбирают того, кто выше прыгнет, но брак у масаев - чисто экономическое предприятие, в котором нет места эмоциям и сексуальным отношениям (секс и брак у масаев разделены и являются разными сторонами жизни общины). Для того, чтобы произошел обряд бракосочетания, жених должен послать отцу невесты определенное количество скота (коров), после чего автоматически получает жену. Соревнование в прыжках - именно ритуал перехода в возрастную категорию мужчин, имеющих право на бракосочетание. С 10-12 лет девушки становятся объектом ухаживаний и свободно их принимают, но только до замужества, как только девушка меняет статус на замужний, "свободная любовь" прекращается со всеми партнерами, кроме тех молодых людей, с которыми её муж проходил церемонию перехода - обряд инициации (15-20 человек, с разницей в 10-12 лет). Женщина самостоятельно выбирает себе партнера, со стороны законных мужей ревность исключается. Все дети, которые появляются у женщины, вне зависимости от того, кто их реальный отец, всегда считаются потомками её мужа.

## Основные особенности тока как типа социальной организации и как системы спаривания у животных

1. Самцы не принимают участия в заботе о потомстве.
2. Имеется компактное пространство - арена (по размеру намного меньшее, чем обычный участок обитания особей данного вида), используемое исключительно для спаривания.
3. Пространство арены, на котором занимают территорию самцы, не содержит внутри себя никаких ресурсов, которые могли бы представлять интерес для самок (пища, убежища для потомства и т.д.).
4. Плотное расположение и высокая численность самцов на току создает самкам хорошие условия для выбора партнера для спаривания и потенциально создает идеальные условия для полового отбора.
5. Токующие на одном току самцы обычно резко дифференцированы по успешности размножения (числу успешных копуляций).

Тетерев, одна из самых известных российских птиц, ведет общественный образ жизни. Стайный образ жизни типичен для них на протяжении всего года, особенно многочисленны зимние стаи (30-40 особей, совместно самки и самцы). В самом начале весны самцы начинают токовать прямо в стаях, а как только сходит снег, начинают навещать свой ток (обычно открытое пространство, например, на болоте). Каждый самец имеет определенную территорию, небольшую, но активно охраняемую. Важно, что с помощью индивидуального мечения было показано, что самцы сохраняют верность своим территориям из года в год. Продолжительность жизни тетерева довольно велика - 10-15 лет. На току самцы патрулируют границы своих территорий, демонстрируют различные позы, на стыках границ возникают конфликты, переходящие в драки.

Стайный образ жизни на протяжении всего года типичен и для полинных (шалфейных) тетеревов, живущих в Северной Америке в американских безлесных прериях. В степи возникает плотная мозаика территорий самцов, куда для спаривания прилетают самки. Особенно необычны позы, которые принимает полинный тетерев для стимуляции самки к спариванию (резко отличающиеся от привычных для нас поз у птиц), самец разным способом топорщит оперение, раскрывает перья на груди и оголяет желтые или красные участки зоба (который надувает).

Турухтан образует еще более плотные тока, размер территории 1-2 м<sup>2</sup>. Многие птицы, практикующие систему токов, ведут стайный образ жизни. Так и турухтаны на весенний период образуют огромные стаи до нескольких сотен однополых особей. Опускаясь на землю стая самцов тут же превращается в ток. Тока и спаривания у турухтанов начинаются и происходят во время миграции.

Самые крупные нелетающие птицы, которые способны двигаться активно машущим полетом - это дрофа обыкновенная и дрофа кори (вес самцов до 16 кг.). Дрофа обыкновенная обитает на юге России в Краснодарском крае и в Ставрополье. Самцы занимают территории на токе, активно себя демонстрируют и привлекают самок, но держатся порознь. Тока дроф - диффузные. У небольшой дрофы - стрепета, также живущей на Ставрополье, преобладают небольшие территории размером около 5 га. Пространственное расположение территорий агрегированное, а не равномерное или случайное.

Обыкновенный глухарь - птица, которая получила своё название в связи с тем, что в момент токования (в силу особого устройства кровеносных сосудов в области уха, блокирующих барабанную перепонку) самец перестает воспринимать окружающие звуки (глохнет на несколько секунд). Этим явлением пользуются охотники для того, чтобы "подсакивать на слуху", пробегая некоторое необходимое расстояние, пока глухарь издает характерные звуки - течение. Самец глухаря - очень крупная и мощная птица (до 8 кг.), в отличии от тетеревов токует под пологом леса. В России проживает два вида глухарей, до Енисея - обыкновенный глухарь, в Подмосковье (на севере области) осталось всего 5-6 особей. Размеры охраняемого участка около 0,6 га (80-100 м. в диаметре, до 200 м. у самцов старше 5 лет). Границы четко выражены и строго охраняются, при этом часто происходят ожесточенные драки. Территория обитания напоминает ромашку, где лепестки - территории самцов, а центр - ток. В прошлом описаны тока, где собирались до сотни токующих самцов, а площадь тока составляла около 1,5 км<sup>2</sup>. Период спаривания и наиболее интенсивного токования длится не более 10 дней. Токование начинается в конце февраля, самец занимает территорию и активно её защищает. Самцы токуют в основном по ночам (до позднего утра), днем ток прекращается и птицы разлетаются на отдых и кормежку. Достаточно типичное явление - когда вокруг одного самца собирается несколько самок, желающих завести потомство именно от него. Другие самцы могут токовать, но популярностью у противоположного пола не пользоваться. Обычно самки устраивают гнёзда недалеко от тока.

Каменный глухарь проживает в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Несмотря на сходство с обыкновенным, каменный глухарь имеет свои особенности при токовании: он вытягивает голову вертикально вверх и у него хорошо заметен выступ на горлани.

### **Система токов и половой диморфизм у животных**

Система токов у очень многих видов позвоночных животных связана с существенными морфологическими различиями самцов и самок и ведет к усилению вторично-половых признаков у самцов.

Глухарь известен также тем, что это птица с наиболее резким размерным половым диморфизмом. Средний вес самцов - 4-4,5 кг. (максимальный 6,4 кг.), самок - около 2 кг.

Крылан-молотоглав, вид рукокрылых млекопитающих семейства крылановых, проживает в Африке, внешне очень похож на летучую мышь, но эволюционно независим от них, питаются крыланы не насекомыми (как летучие мыши), а разнообразными плодами (дикий инжир, манго, гуава и бананы), которые составляют их повседневный рацион. В течении дня крыланы висят вверх ногами, а ночью отправляются за пищей. Ток крыланов представляет собой несколько десятков самцов, которые занимают территории вдоль ручья на расстоянии 10-15 метров друг от друга. Токование сводится к тому, что весь день и всю ночь самец, вися вниз головой, издает очень характерные громкие звуки: "бум, бум, бум, бум". Это явление может длиться неделями. Для того, чтобы иметь возможность издавать такие громкие звуки (которые и привлекают самок), у самцов развиваются система резонаторов. У черепа самца, в отличии от черепа самок, огромная носовая полость - это первый резонатор. Второй - гипертрофированная гортань.

Райская птица, настолько красивая и необычная птица, что когда в конце XVIII века в Европу из Новой Гвинеи стали привозить их первые чучела и тушки, то ученые-орнитологи отказывались верить в их реальность, утверждая, что это искусственно спиленные из разных источников экземпляры. Самцы райской птицы токуют, как и крыланы - повисая вниз головой. У другого вида райской птицы самец разворачивает свое оперение, превращая его в подобие плоского веера.

Половой диморфизм является правилом практически для всех видов с системой токов, но имеются и исключения. Дупель - птица, живущая в России, русские писатели оставили много воспоминаний об этом популярном объекте охоты, которая проходила с подружейными собаками. "Мы с верным Фингалом грозу переждали и вышли искать дупелей", Н.А. Некрасов, "Крестьянские дети". Ток дупелей очень плотный, до нескольких десятков особей, имеющих свою территорию. Самцы собираются на ток поздно вечером и токуют всю ночь, а днем кормятся. Вполне возможно, что именно поэтому самцы и самки окрашены совершенно одинаково.

### Дополнительное устройство токовых территорий

Интересное дополнительное устройство токовых территорий у совиного попугая (какапо), который проживает в Новой Зеландии. Это крупная птица - нелетающий эндемик, крылья редуцированы, ходит исключительно по поверхности земли. Совиный попугай - строгочная птица, днем сидит в самодельных норах, ночью выходит кормиться или самцы выходят токовать. Птицы строят сложные сооружения, выкапывая лапами канавы-туннели. В этом углублении, которое служит для усиления звука, какапо, раздувая зоб, издает гулкий звук, привлекая самок.

Цихлиды - семейство рыб, имеющее разнообразные группы, у которых отличается социальное, брачное и родительское поведение. Дополнительное устройство токовой территории наблюдают у цихлид в озере Малави, Африка. Самцы сооружают брачные конусы (проводя огромную работу, ртом перемещая песок), длина самца *Cyrtocara eucinostomus* около 10 см., нижний диаметр конуса 85 см., верхний диаметр - 30 см., высота 18 см. Конус - это настоящий ток, конусы соседних самцов находятся неподалеку друг от друга. В озере Малави скопление конусов вдоль берега занимало около 4 км. ("цихлидовый ландшафт"), где обитало около 50 тыс. самцов. Самцы не принимают никакого участия в заботе о потомстве и конус (гигантское сооружение по меркам рыбки) исполнен только с целью привлечь самку. Самка откладывает икру на верху конуса, самец её оплодотворяет своими молоками, далее самка берет икру в ротовую полость и уплывает. Мальки вылупляются из икры во рту самки, где она и дальше их носит, выпуская время от времени для того, чтобы они могли покормиться планктоном. Полость рта самки представляет для мальков убежище от хищников. Бывают разные варианты брачных сооружений малавийских цихлид, некоторые виды цихлид вместо конусов строят углубления.

У вдовушки Джексона существует развитый половой диморфизм (самец имеет длинное оперение) и дополнительное обустройство токовой территории. Территории самцов находятся в густой и высокой траве, где они выщипывают себе зону, окруженнную тоннелем, по которому они бегают, призывая самку, время от времени подскакивая вверх, размахивая очень длинным хвостом.

Европейская лань, парковое животное, самцы в период спаривания (гона) занимают токовые территории около 100 м<sup>2</sup>. Особенность поведения оленей состоит в том, что (в пределах своей территории) для привлечения рецептивных самок самцы выкапывают 5-6 гонных ям глубиной до 50 см, обильно смачивая их выделениями.

### Система токов бывает у насекомых

Система токов бывает и у некоторых насекомых. Малая восковая моль - симбионт медоносных пчел (паразит, питающийся воском и разрушающий соты). Самцы издают высокочастотные акустические сигналы (которые не слышны человеку), чтобы привлечь самок, обычно при этом они собираются в группы по 8-10 особей, образуя подобие тока. Чем больше самцов собирается на току, тем выше их шансы на спаривание. В то же время их число не влияет на их подверженность нападению летучих мышей.

Более продвинутые тока у комаров-толкунчиков. У разных видов тока образуют либо только самцы, либо только самки. На одном току собирается от 5-6 до нескольких десятков особей одного пола. Гуляя вечером в парке или лесу, мы можем видеть "столбы" насекомых, как бы стоящих на одном месте - рои самцов комаров-толкунчиков. В безветренные вечера рои толкунчиков вытягиваются строго вверх, параллельно друг другу. Когда прилетают самки - происходит спаривание, затем самка

улетает откладывать яйца в водоем, а самцы продолжают кружение. Самцы некоторых видов толкунчиков (хищных насекомых) подносят самкам свою добычу, предварительно упаковав презент в оболочку из своей слюны (некоторые приносят одну оболочку без содержимого, обманывая самок).

Самые грандиозные токовища образуют хиромониды (комары-звонцы), которые, как и все комары, откладывают яйца в воду, где потом живут и оккукливаются личинки. Позднее из куколок вылетают взрослые особи. В начале массового вылета комаров на африканском озере Малави интересны два момента: совершенная синхронность - в течении нескольких часов все комары (миллионы и более), которые одновременно совершили цикл, вылетают. Второй момент: самки держатся дисперсно, распределяясь по всему водоему, а самцы образуют огромные столбы в небе, собираясь в облака, по существу - токи, где они кружатся, стараясь привлечь самок.

## Основные особенности структуры тока

Когда мы смотрим на картину тока - на первый взгляд может показаться, что все самцы токуют одинаково. Кто-то находится в середине, кто-то на периферии, ничем друг от друга не отличаешься. Оказывается, что различия есть и они очень значительны: те, кто токует в середине - это всегда доминирующие самцы, наиболее привлекательные для самок, вносящие наибольший вклад в генофонд следующих поколений.

Концентрическая организация тока полынного тетерева обладает четкой пространственной структурой, в основе которой лежит территориальность токующих самцов и их ярко выраженная неравноценность в плане привлекательности их территорий для самок. Наиболее привлекают самок территории в центре тока, за которые между самцами идет жестокая борьба. Самцы сохраняют многолетнюю привязанность к определенному току и по мере взросления, год за годом подбираются все ближе к его центру. При искусственном устраниении центральных самцов туда устремляются (претендую на его место) все ближайшие к центру, а иногда и периферийные самцы. В результате надолго воцаряется хаос (драки и схватки) и ток на время перестает функционировать нормально, пока его структура не восстановится.

## Парадокс тока

1. Самки не получают от самцов ничего кроме генов.
2. Резкая асимметрия генетических вкладов: один самец на току совершает большую часть копуляций.
3. Половая избирательность самок в ряду поколений должна приводить к снижению генетического разнообразия в популяции (главного параметра устойчивости и здоровья биологической популяции).

Как выйти из этой генетической ловушки в случае с полынным тетеревом до сих пор не очень понятно. С помощью мечения птиц показано, что центральные самцы

(доминанты на току) могут занимать свое место в течении 5-7 лет подряд, сохраняя устойчивость своей социальной роли и оплодотворяя множество самок. Тогда как остальные самцы на этом поприще не будут иметь успеха.

Тока турухтанов обычно немногочисленны (до 50 самцов), но зато обладают очень сложной социальной структурой. На одном току собирается обычно не более 30 самцов, взаимоотношения которых совмещают территориальность и доминирование. Многие (а иногда и большинство) самцов не участвуют в токовании, но успешно спариваются с самками вне тока. Различие между территориальными и не территориальными самцами, с точки зрения их участия в размножении - не абсолютное. Каждая самка за сезон спаривается с многими самцами.

У турухтанов три генотипа, три типа окраски и три стратегии поведения самцов на току. В брачном пере все самцы турухтана по окраске отличаются друг от друга, нет двух одинаково окрашенных самцов. Окраска птиц имеет очень большое значение, имеется три категории: темные самцы, светлые и самцы, которые не отличаются по окраске от самок (куроперые). Тип окраски детерминирован на уровне генов:

- Темные самцы-резиденты (доминанты) занимают небольшие территории (диаметром 1-3 м.) на определенном току, охраняют и рекламируют их с помощью интенсивного демонстративного поведения, активно спариваются с самками. Среди них имеется контингент "бродяг" - самцов, не имеющих постоянной территории, но участие в спаривании принимающих. Они часто перемещаются с одного тока на другой. Бродяги обычно держатся на окраине тока и занимают положение субдоминантов. При определенных условиях могут перейти в группу резидентов.
- Самцы с белыми воротниками (светлые) - сателлиты территориальных (темных) самцов, всячески демонстрируют своё подчиненное положение, но при случае не упускают возможность спариться с самками (привлеченными активно демонстрирующим самцом-доминантом, хозяином территории). Их облик и поведение закреплены на генетическом уровне. Стратегия светлых самцов заключена в поиске темного для проживания на его территории, они не способны перейти в группу территориальных самцов. Обычно сателлиты по размеру мельче самцов-доминантов.
- Куроперые самцы турухтана внешне почти неотличимы от самок и не вызывают агрессии у территориальных самцов (принимающих их за самок). Своей территории не имеют. Иногда они участвуют в спаривании и на зимовку улетают в стаях вместе с самцами, а не с самками.

Интенсивность и жесткость соперничества самцов на току может быть очень разной.

Примером **жесткого соперничества** является угандийский болотный козел - антилопа, которая обитает на полузатопленных территориях. В период гона самцы занимают небольшие территории рядом друг с другом, формируется что-то подобное току. На своих территориях самцы проводят практически все время, никогда не отлучаясь, так как территорию тут же займут другие конкурирующие самцы. Выражена крайне резкая дифференциация центральных и периферийных самцов. Все самки стремятся попасть в центр тока и спариться именно с центральным самцом (иногда он только один). К вопросу о парадоксе тока, которого у болотного козла в сущности не бывает: доминантному самцу удается продержаться в середине тока максимум в течении 2-3 дней, так как трава на току практически полностью выпотапана самими болотными козлами, а расход энергии у самцов огромен. Ему необходимо спариваться с большим количеством самок и постоянно отражать атаки со стороны соседей, которые пытаются внедриться на центральную территорию. Структура тока сохраняется неизменной иногда в течении нескольких месяцев, но индивидуальный состав самцов постоянно меняется.

Примером **мирного сосуществования** самцов на току является райская птица. Они не проявляют взаимной агрессии и территориального поведения, а токуют, повиснув вниз головой и демонстрируя оперение, предоставляя самке самостоятельно сделать выбор - с кем ей заводить потомство.

Манкины - мелкие птички тропических лесов Южной Америки. Длиннохвостый красношапочный манакин живет до 15-18 лет (возможно и дольше). Система токования: самцы подбираются по парам (альфа и бета) и одновременно токуют перед самками, но спаривается обычно только альфа-самец и лишь изредка бета, последовательная смена нескольких ювенильных нарядов занимает у птиц 4 года, главным компаньоном главного самца (статус  $\beta$ ) самец становится в 7 лет, главным на току (статус  $\alpha$ ) к 10-летнему возрасту. Токование длиннохвостого манакина представляет собой вертикальные взлеты вверх-вниз строго по очереди, поведение самцов четко координировано, как и вокализация, которая представляет собой "дуэтное пение" (самцы издают одинаковые сигналы с постоянными промежутками). На току собирается довольно много самцов - до 15 особей, которые устраивают перед самкой коллективные демонстрации. Совершенно другая система тока у белобородого манакина: самец занимает территорию рядом с другими самцами, на которой произрастает несколько тонких стволов, и токует, в течении всего дня перелетая с одного ствола на другой.

Обыкновенные лягушки также практикуют систему токов. К началу брачного сезона самцы остромордой лягушки меняют окраску (ставясь голубыми) и собираются все вместе к ближайшему водоему. Лягушки размножаются в лесных водоемах и лужах, скапливаясь в большом количестве. Социо-сексуальные стратегии самцов в брачных скоплениях лягушек практически полностью повторяют стратегии самцов турухтана:

1. Территориальные самцы, обитающие на постоянных, активно охраняемых территориях небольшого размера (обычно менее 3 м. в диаметре, находятся чаще в воде, чем на суше), создают каркас тока.
2. Самцы-сателлиты, постоянно обитающие на периферии участков территориальных самцов, способные к спариванию, которое иногда им удается осуществить.
3. Бродячие самцы, не имеющие постоянного места пребывания в скоплении и перемещающиеся по всему току.

У озерных лягушек (самого многочисленного и широко распространенного вида) системы токов нет и их брачная жизнь абсолютно неупорядочена. В начале размножения в скоплении особей все перемешано, самцы пытаются спариться с любой самкой, которая их выберет, территориальность отсутствует, а привлекательность самца определяется его физическими характеристиками, настойчивостью и умением распихать конкурентов.

## Лекция 8. Социальная организация между водой и сушей

Возвращение в океан: потребовалось более 50 млн. лет для того, чтобы среди млекопитающих появились жизненные формы, полностью приспособленные к водному образу жизни.

В историческом прошлом формирование высших позвоночных животных (млекопитающих) проходило как сугубо наземных, позднее случилось их вторичное возвращение в водную среду и её освоение (когда-то все позвоночные животные вышли на сушу, будучи изначально водными и пройдя эволюционный путь: рыбы - амфибии и т.д.).

### Таксономическая структура млекопитающих, приспособленных к водному образу жизни

Бегемоты, китообразные, каланы, настоящие и ушастые тюлени - животные, которые совершили этот экологический подвиг и смогли в полной мере приспособиться к совершенно особой среде обитания - водной. В истории эволюции млекопитающих было несколько таких успешных попыток (сейчас точно мы знаем о двух). В этих случаях все начиналось с разного старта и закончилось разными итогами:

- Бегемоты всегда трактовались специалистами по систематике млекопитающих как группа, очень близкая к китам, так оно и есть, видимо они произошли от одного корня и предками их были древние копытные животные -protoungulaty. За 30 млн. лет (или более) киты полностью преобразовались из сухопутного травоядного млекопитающего в морское млекопитающее.
- Тюлени начали с совершенно другого старта - их предками были древние и очень примитивные хищники - креодонты, далее они развивались по двум ветвям:



Современные взгляды на эволюцию водных животных трактуют происхождение тюленей от разных корней - древних куньих и древних медвежьих, ранее полагали, что эта группа происходит от одного единого корня.

Степень приспособленности к водному образу жизни у животных разная. В этом плане выделяются две группы: киты и каланы (морские выдры, относящиеся к семейству куньих), которые абсолютно приспособлены, все жизненные отправления (спаривание, рождение детеныша и его выкармливание) происходят на воде/на плаву. Все остальные группы: и бегемоты, и тюлени - животные, демонстрирующие прекрасную приспособленность к среде, за одним исключением - все процессы размножения у них должны происходить на твердом субстрате (на прибрежных скалах или пляжах, на поверхности льда).

## Киты

Киты делятся на два больших царства (подотряда), которые отличаются строением ротового аппарата:

- **киты усатые**, имеют огромную ротовую полость, которая помогает заглатывать большое количество планктона (основного объекта питания), который кит мощным движением нижней части глотки процеживает через усы. За одно наполнение кит-горбач отцеживает около 8 кг. криля, за минуту он успевает проделать это дважды. С точки зрения социальной организации усатые киты не очень интересны, среди них много одиночных животных, которые всю свою жизнь проводят, плавая в одиночестве. Со своими сородичами они встречаются только в брачный период, когда приходит время спаривания. После этого самки отделяются от самцов, рожают детенышей и проводят с ними длительный период времени (10-12 лет). Продолжительность жизни усатых китов примерно равна продолжительности жизни человека. Самка с детенышем - это, по существу, единственная социальная единица, которую можно наблюдать у этих китов;
- **киты зубатые** (дельфины, гринды, белухи, касатки). Дельфины - "гуляки праздные" Мирового океана, обладают довольно сложной социальной организацией: это общественные животные, которые путешествуют вместе в стаде месяцами и даже годами, не разлучаясь. Кроме того, между отдельными особями в скоплениях формируются сугубо индивидуальные связи. У самцов возникают постоянные альянсы, которые включают до 5 самцов, которые всегда держатся вместе и помогают друг другу при всяком рода жизненных коллизиях, например, при стычках за самку (в многочисленных стадах дельфинов каждая рецептивная самка становится объектом коллективных ухаживаний многих самцов). В обстановке жесткой сексуальной конкуренции крайне полезной и уместной является помощь со стороны членов альянса для

получения доступа к самке. У самок постоянных межиндивидуальных связей обычно не возникает, они просто держаться все вместе в стае.

Самая интересная социальная организация среди китообразных у касатки - интеллектуальной убийцы, "топ хищника" Мирового океана. Длина тела касатки достигает 10 м. при массе около 8 тонн. Это "кит-убийца", главный хищник в водах Антарктики и Арктики, длина зубов которого достигает 13 см. Касатки держаться сплоченными группами и без труда расправляются с белой акулой (самым опасным жителем Мирового океана), которая плавает в одиночестве. Среди касаток различают два биологических вида, имеющих разную социальную организацию:

- рыбоядные (специализированы на питании крупной рыбой: тунцом, сельдью и т.д.), живут очень большими сплоченными группами от нескольких десятков до нескольких сотен особей, межиндивидуальные взаимоотношения в группах не слишком сложны и развиты, это почти эквипотенциальная стая;
- плотоядные (охотники за тюленями, дельфинами, пингвинами и даже китами - теплокровными животными):

Касатки живут небольшими семейными группами не более 10-12 особей, держатся вместе и практически не разлучаются, во главе семьи стоит старая самка, которая является матерью практически всех касаток в группе (все её дети растут и достигают зрелости в составе семьи - замкнутой единице, которую они не покидают). В период размножения самцы отправляются на поиск самок из другой семьи (в целях избегания близкородственного скрещивания). Каждая семья касаток имеет свой вокальный диалект, они определенным образом переговариваются и имеют набор сигналов, отличный от набора сигналов другой группы. Когда разные семьи охотятся в одной акватории (например, в Авачинском заливе на Камчатке) они не перемешиваются и не теряют друг друга благодаря уникальным вокальным сигналам. Интересной особенностью касаток является то, что они могут очень высоко выныривать из воды и осматриваться в поисках добычи. Касатки не совершают нападение на тюленей, лежащих на льдине, они добиваются того, чтобы добыча оказалась в воде. Так как касатки интеллектуально очень развитые животные, то прибегают к следующей стратегии: отплывают в сторону от льдины и формируют ряд, далее с нарастающей скоростью плывут в её сторону, создавая переди ряда мощную волну, которая переворачивает льдину, и тюлень оказывается в воде.

Кашалот имеет значительную продолжительность жизни - до 70 лет, кашалот-самец вырастает до 20 м. в длину. 2-3 неродственных самца образуют альянс и плавают вместе, наблюдение с помощью мечения показало, что подобные альянсы могут длиться до 12 лет - настоящая мужская дружба. Для кашалотов характерны длительные контакты

матери и детеныша: молочное вскармливание продолжается до 4-5 лет, детеныш становится самостоятельным в 16-18 лет.

Тюлени - животные, которые великолепно приспособлены к водной стихии и не ограничены в своем перемещении по Мировому океану: они могут плавать неограниченно долго (за исключением моржей, которым время от времени необходим отдых), самцы некоторых настоящих тюленей после своего рождения никогда не выходят на сушу, спаривание также происходит в воде).

Ушастые тюлени 8 месяцев в году проводят в свободном плавании в Тихом океане, а спариваются на лежбищах, где сосредоточена их бурная и сложная социальная жизнь. Все тюлени для рождения детенышей (а некоторые и для спаривания) выходят на сушу. Лежбища ушастых тюленей (морских котиков и морских львов) - типичные агрегации, которые имеют большую плотность. Агрегация - компактное скопление индивидов или их равноценных групп (пар, семей, гаремов) в условиях постоянного сенсорного контакта (визуального, акустического, ольфакторного, тактильного).

## **Трансформации системы токов в социальной эволюции околоводных или почти исключительно водных позвоночных**

Лежбища - одна из наиболее интересных и зрелищных структур, которые только могут наблюдать зоологи и интерес специалистов к ним традиционен и велик. И котики, и сивучи всегда были в прошлом объектом интенсивного промысла, что также способствовало повышенному вниманию, но нам важна социальная организация лежбищ, которая в большой мере повторяет систему токов (социальная система у некоторых ластоногих называется "гаремно-токовой").

Тока и арены - компактные группировки самцов, занимающих фиксированные в пространстве территории и выполняющих на них определенные поведенческие ритуалы (саморекламирование с помощью звуков, телодвижений и взаимодействий) с целью привлечения самок, покидающих ток сразу после спаривания.

**Дисперсный (рассредоточенный) ток** - система спаривания, в которой самцы охраняют и рекламируют территории, но держаться поодаль друг от друга.

Скопления ластоногих бывают разных типов, выделяют два основных:

- Залежки, свойственны не только ластоногим, но и практически всем околоводным животным (крокодилам, бегемотам) - специфическая форма нерепродуктивных агрегаций с очень плотным расположением особей и зачастую очень многочисленных (десятки и сотни тысяч особей). Особи на лежках ничем не занимаются, пребывая в лежачем состоянии.
- Лежбище ластоногих, специфическая форма репродуктивных агрегаций с очень плотным и многочисленным расположением особей - место, где происходит

размножение. Это структура, которая объединяет в себе основные признаки залежки и тока. Уникальной особенностью всех тюленей (связанной с водным образом жизни) является то, что у самок рождение детенышей и наступление момента рецептивности (восприимчивости к спариванию) возникают практически одновременно, с разницей в несколько дней. Это ни что иное, как биологическая адаптация, которая направлена на формирование системы токов. У других млекопитающих обычно такого явления не происходит, как только самка рожает детеныша, она начинает его кормить молоком и у неё резко снижается уровень половых гормонов и последующее спаривание возможно только через длительный период после окончания выкармливания. У тюленей залежка + ток = система гаремов. Самки рожают и сразу после этого спариваются на территории самца и затем живут на ней пока не выкормят потомство.

## Выдры

Калан (морская выдра) - представитель высоко социальных млекопитающих с почти абсолютно водным образом жизни, включая питание, сон, спаривание, рождение и вскармливание детенышей (в некоторых популяциях), самый крупный представитель куньих, самцы весят до 45 кг. и вырастают до 1,5 м. Калан - носитель одного из самых теплых, прочных и мягких вариантов меха, из-за чего они находились на грани истребления, в наши дни животные охраняются и их численность восстанавливается. Ареал обитания каланов - Северная Пацифика, Курильские и Алеутские острова. Особи, которые в данный момент не участвуют в размножении, образуют на воде многочисленные и почти исключительно однополые скопления (максимально до 2 тыс.). Они лежат на воде на спине, так как каждый волосок шерсти калана содержит длинный пузырек воздуха, благодаря чему животные не тонут. Иногда образуются залежки на суше, на которых находятся молодые неполовозрелые самцы, которые относятся друг к другу довольно индифферентно, реализуя потребность в неспецифическом социальном общении. В период спаривания самцы занимают территорию среди зарослей водорослей площадью 20-50 га и по мере возможностей их охраняют: патрулируют периферию территории, которая представляет собой часть акватории, находящуюся довольно далеко от берега, ориентируясь в границах и изгоняя чужаков, драки случаются редко.

Репродуктивное поведение у каланов довольно необычное: самец хватает самку и погружается с ней в воду, где происходит спаривание, во время которого самец жестококусает самку за нос (у взрослых самок весь нос изборожден шрамами). Отмечаются случаи, когда самки захлебываются из-за слишком интенсивного удерживания их под водой самцом. Молочное вскармливание занимает от 4 до 6 месяцев. Первый месяц самка почти не кормится и всё время держит детеныша у себя на груди, со второго она начинает активно добывать себе пропитание, оставляя его плавать на поверхности воды.

Прочие выдры живут в пресноводных водоемах и ведут строго одиночный образ жизни, самец на своей территории, самка на своей. Территории охраняются, встречаются животные только во время спаривания. Но американская речная выдра часто селится на морских побережьях (обычно у источника пресной воды), самцы держатся сплоченными группами до 15-18 особей, причем эта, пока необъяснимая тенденция к групповому существованию, наблюдается даже в разгар сезона размножения. Самки предпочитают держаться поодиночке в течении всего года. Представители американской выдры, проживающие в материковых местообитаниях, ведут одиночный образ жизни.

Бразильская выдра - самая крупная из пресноводных, достигает размера до 2 м. (калан не длиннее, но тяжелее), активна днем. Типичный пример коммунально кооперативной социальной организации: живет на охраняемых территориях скоплениями и дружными семьями до 20 особей, ядро семьи - моногамная пара взрослых размножающихся особей, молодые выдры остаются в родной семье до 4 лет и ассициируют родителям в заботе о потомстве. Иерархия и доминирование в группе отсутствуют, пищу поедают все вместе, без конфликтов. Выдры принимают в воде вертикальное положение (столбиком), демонстрируя окраску шеи и груди - желтые пятна, которые уникальны для каждой особи.

## Гиппопотамы

Африканские гиппопотамы или бегемоты большую часть жизни проводят в воде, и причина этого явления во многом состоит в том, что они абсолютно не переносят высыхания. Кожа бегемота лишена многих желез (потовых, жировых и т.д.), которые обеспечивают её эластичность и устойчивость к воздействию ультрафиолета у других млекопитающих. Если бегемот в течении дня окажется без воды, то его кожа начинает трескаться. Кормятся эти животные только на суше, поодиночке, преимущественно по ночам, удаляясь от воды на расстояние до 1,5 км. Это мероприятие довольно опасно, так как именно в это время на бегемотов (особенно молодых) нападают львы. Кормовые участки постоянны иногда в течении нескольких лет, но не охраняются, а метятся. Территории взрослых самцов вдоль береговой линии рек варьируют от 50 до 100 м., озер - от 250 до 500 м. Самцы активно патрулируют границы своих территорий в воде, они крайне агрессивны и в воде, и на суше (на долю бегемотов приходится большая часть фатальных инцидентов с людьми в Африке (кроме ядовитых змей), больше, чем со слонами, носорогами, львами, леопардами и крокодилами вместе взятыми). Нападения на людей происходят и ночью, и на воде, когда люди находятся в лодках. Спаривание происходит в воде. Территориальные резиденты терпят на своих территориях молодых самцов-субдоминантов, однако только если они не проявляют сексуальных амбиций, в противном случае смельчаков ждет немедленная атака и весьма жестокое нападение. После отделения от матери молодые самцы обычно образуют коллективные залежки. На коллективных лежбищах, где собираются десятки особей, самцы обычно лежат отдельно от самок. Перед родами

самка покидает стадо, рожает в одиночестве и возвращается в компанию спустя 2-2,5 недели после того, как детеныш пройдет период запечатления на маму (научается узнавать её по запаху, внешнему виду и звукам, которые она издает). После запечатления самка возвращается без боязни потерять его в многочисленном стаде сородичей, где бывает несколько десятков детенышей, но это также очень опасный момент, так как самцы стараются напасть на него и убить (один из парадоксов природы). Самкам приходится проявлять изобретательность и производить некие маневры, чтобы внедриться с новорожденным детенышем в эту агрессивную среду.

Крокодилы и бегемоты по всей Африке живут вместе и враждуют. Нильский крокодил - один из самых крупных и агрессивных из крокодилов мировой фауны на взрослого бегемота нападать не смеет, но маленькие бегемотики представляют собой излюбленную добычу любого крупного крокодила. Бегемоты стараются освободить водоемы от этих хищных рептилий. Социальная организация крокодилов довольно проста: у большинства видов не наблюдается территориальности, большую часть дня крокодилы лежат на берегу в коллективных залежках и греются. Как и все рептилии крокодилы хладнокровные и очень нуждаются в солнечном тепле, дающем главную энергию жизни. Скопления особей очень плотная.

Гребнистый крокодил - самый большой, агрессивный и опасный для человека имеет отличную социальную организацию, обитает в Юго-Восточной Азии на довольно большом ареале от Малайзии до Австралии. Взрослые самцы до 7 м. в длину круглогодично живут на обширных, тщательно охраняемых территориях, откуда изгоняют всех прочих половозрелых самцов. Это единственный вид крокодилов у которых имеется столь развитое территориальное поведение. По количеству нападений на людей гребнистый крокодил занимает первое место среди других крокодилов, некоторые особи бывают настоящими людоедами. Самцы обычно живут в одиночку.

## Тюлени

Тюленями называют представителей семейств ушастых тюленей (Otariidae) и настоящих тюленей (Phocidae), которые довольно сильно различаются, в первую очередь по строению:

- Настоящий тюлень (нерпа, гренландский тюлень и т.д.) отличается тем, что задние конечности у него преобразованы в ласты и для передвижения по твердому субстрату не используются. Животные могут только ползать, опираясь на передние конечности - передние ласты, по поверхности земли и льда передвижение очень медленное.
- Ушастый тюлень имеет другое строение, он обладает передними и задними лапами, которые достаточно функциональны. На обе пары лап возможно опираться и передвижение животных по земле достаточно уверенное.

Две версии происхождения современных тюленей:

- **монофилетическая**, когда все современные тюлени - ушастые, настоящие и моржи, ведут свое начало от одного предка;
- **полифилетическая**, когда настоящие тюлени родственны куньим, ушастые тюлени и моржи родственны медведям.

Нерпа - некрупный вид настоящего тюленя, который не опирается на задние конечности, поэтому нерпы могут только лежать. Как правило, на передних лапах животных имеются внушительные коготки. Большинство настоящих тюленей - это обитатели арктических и антарктических вод, где им приходится постоянно прочищать во льду лунки для дыхания. Главным образом нерпе необходимы когти с этой целью. Интересно, что при разного образа жизненных коллизиях и стычках эти тюлени используют когти достаточно активно. Манера замахиваться лапой с когтями свойственна даже маленьким тюленятам. Когда приходит время рожать детенышей самки настоящих тюленей уходят, большинство из них типичные пагофилы, рожают на поверхности плавучих льдов. Так называемый "родильный дом" самок гренландского тюленя (только родивших или собирающихся рожать) - это скопление особей, размещенных/дистанцированных на льду на определенном расстоянии друг от друга.

Очень своеобразно выглядит социальная организация и брачное поведение у моржей, которые являются особым подсемейством тюленей. Самки образуют скопления на поверхности льда, как правило у самой воды (далеко от воды они никогда не уходят), самцы плавают вдоль кромки этой льдины и всячески себя рекламируют. Демонстративное поведение территориального самца моржа представляет собой последовательность действий на поверхности и под водой (при этом он издает интересные звуки). Если самке понравится представление, она ныряет со льдины к самцу и происходит спаривание.

Тюлень, который обитает в Антарктиде - тюлень Уэдделла имеет несколько иное брачное поведение. Животные обитают в акватории, практически полностью покрытой льдом. Единственная возможность набрать воздух для очередного ныряния - это лунки. Самцы занимают позицию возле неё и дожидаются, когда туда приплывет самка и тогда под водой происходит спаривание.

Также своеобразно выглядит система семейных отношений и других антарктических тюленей-крабоедов, которые питаются раками (крилем): как только самец замечает самку с маленьким детенышем, он тут же к ней присоединяется, и они образуют псевдосемью. В дальнейшем он повсюду за ней следует, довольно долго дожидаясь, пока вырастет детеныш. У тюленей-крабоедов готовность самки к спариванию наступает в тот момент, когда она практически перестает кормить молоком потомство. Когда самцу наскучивает ожидание, он начинает преследовать детеныша. Как правило такая агрессивность появляется тогда, когда тот становится относительно взрослым и может пуститься в самостоятельное плавание (т.е.

его изгоняют). После чего самец спаривается с самкой и их семейная жизнь завершается.

Переместившись в мир ушастых тюленей, рассмотрим лежбища морских львов и морских котиков - животных, которые чувствуют себя уверенно на твердом субстрате. Социальная организация у них значительно более сложная.

На лежбищах ластоногих можно наблюдать много умильтельных сцен и в области взаимоотношений супружеских пар и мам с детенышами. И даже взаимоотношения разных видов ластоногих зачастую вполне дружелюбны. После заплыва в холодной морской воде небольшой калифорнийский морской лев может прилечь отдохнуть и погреться на спине огромного морского слона. Но реальная жизнь на лежбище бесконечно далека от идиллии: часты конфликты и кровавые драки, а также сексуальные преступления.

Морские слоны относятся к настоящим тюленям, крупный самец южного морского слона весит до 4 тыс. кг. при длине тела до 6 м., самка - не более 900 кг. (обычно 600-800), животные передвигаются по лежбищу как гигантские гусеницы. Свообразна их социальная организация: у морских слонов совсем нет территориальности, все самцы (до нескольких десятков), которые собираются на лежбище, жестоко дерутся друг с другом и, в результате поединков между ними, формируется четкая иерархия (иногда линейная, иногда имеющая более сложные возвратные компоненты). Во главе лежбища стоит его безраздельный хозяин - суперсамец, который держит всех в повиновении. Самки очень четко дифференцируют самцов по их социальному рангу и стремятся расположиться на лежбище как можно ближе к центру активности доминирующего альфа-самца. На этой почве между ними существует жесткая конкуренция, постоянно возникают стычки, в которых побеждают самые крупные, подвижные и агрессивные особи.

Калифорнийский морской слон, проживающий в Северной Америке, крупное животное почти 500 кг. весом, с помощью мощного прибоя выбирается на сушу. Пока не прибыли самцы на лежбище самок тишь да гладь. Для детенышей главное - не потеряться на лежбище. У тюленей существует довольно эффективная система акустической коммуникации, они способны различать десятки особей только по звуку голоса, в том числе самки великолепно распознают именно своих детенышей и кормят только их. Калифорнийский слон обитает в жарком климате и территории самцов находятся в непосредственной близости к воде, чтобы можно было в любой момент охладиться.

Репродуктивное лежбище морских котиков и сивучей (северных морских львов) на Командорских островах - многослойное, многие территории самцов находятся вдали от воды. Самкам для того, чтобы добраться до воды необходимо пройти всё лежбище. Так как все территории охраняются - это занятие небезопасно. Сивучи и морские котики образуют смешанные лежбища, на которых случаются межвидовые стычки, в

которых доминируют морские львы, более крупные и сильные животные. Выход на сушу и начало размножения у морских львов начинается почти на месяц раньше, чем у котиков. К тому времени, когда прибывают котики, у морских львов мотивация идет на убыль и это является самым благоприятным обстоятельством для размещающихся между территориями морских львов котиков. Лежбище имеет сложную макроструктуру: основное лежбище, где господствуют мощные гаремные секачи (старше 5 лет); у самой воды располагаются самцы-полусекачи (3-4 лет), недостаточно сильные, чтобы пробиться в самые престижные районы лежбища; самые молодые самцы, не способные конкурировать с секачами, обычно держаться у уреза воды, поджиная самок. Самки вынуждены регулярно спускаться в море для поиска пропитания, в это время они кормят потомство и расход энергии у них довольно велик, один раз в 2-3 дня им необходимо ловить рыбу. В это время на них нападают молодые самцы и пытаются с ними спариться. Система территорий котиков имеет плотное расположение, размеры территорий очень различны у разных самцов, структура четко выражена (в отличии от территорий морских слонов). И у котиков, и у сивучей имеет место гаремная система, при которой самец проживает вместе с несколькими самками, но взаимоотношения между особями совершенно разные.

- Гарем котиков: деспотическая власть самцов, атмосфера насилия, жесткий контроль за передвижением своих самок, умыкание самок из других гаремов и насилиственное удержание в своем. Самец поджидает момент, когда хозяин соседней территории куда-либо отвернулся или отлучился (что происходит весьма редко) и хватает одну из самок зубами. Такая манера обращения и насилиственное перетягивание самок из одного гарема в другой ведут к их частому травмированию. Интересной особенностью котиков является то, что иногда они формируют коллективные коммунальные гаремы, где по периферии располагаются несколько самцов, которые вместе охраняют несколько десятков самок. Они вместе спариваются и не особенно враждуют между собой.
- Гарем сивучей: свобода выбора отношений и перемещений, слабые связи самок с гаремными самцами, отсутствие принудительного удержания и умыкания. Индивидуальная привлекательность самца играет решающую роль. Если самец кажется таковым самкам, то он собирает большой гарем. На пляже самки более подвижны и часто широко перемещаются, на камнях состав гаремов более стабилен, поскольку самкам в этих условиях перемещаться затруднительно.

Жизнь детенышней на лежбище довольно сложна и во многих случаях опасна. Когда начинаются драки самцов, которые не обращают внимание ни на что, кроме своего соперника, они могут передавить детенышней. Иногда самки возвращаются на свои прошлогодние территории и рожают детенышней от того самца, на чьей территории они находятся, но в большинстве случаев происходит перемешивание. Детеныши собираются в небольшие группы на тех местах лежбища, которые кажутся им наиболее безопасными. У каждого из них свой особый голос, по которому их находят самки.

- Гарем южного морского льва: полигиния гаремно-территориального типа с деспотическим доминированием самцов, умыкание чужих самок, самцы весят до 300 кг., самки до 140 кг., самки между собой никогда не дерутся. Очень активной силой на лежбище (практически у всех ластоногих) являются молодые самцы, которые не имеют своих гаремов. Они недостаточно сильны, чтобы соперничать с секачами, но уже переполнены амбициями и всячески преследуют самок. Холостые самцы производят набеги на лежбища, что особенно характерно для южного морского льва. Часть из них находится в воде параллельно берегу, часть на берегу в небольших группах, они всё время наблюдают и контролируют друг друга. В определенный момент несколько десятков особей, вместе (проявление синхронизации) совершают рейд, внося хаос в жизнь лежбища. Самки теряют гаремных самцов и в этой социальной мешанине молодые самцы могут похитить их и утащить за пределы лежбища, положив начало своему собственному гарему.
- У австралийских морских львов не бывает гаремов и территорий, самцы и самки свободно перемещаются по лежбищу, при этом у самцов наблюдается система гона (как у копытных): встретив рецептивную самку, самец начинает её гонять до тех пор, пока она не уступит его притязаниям. Погоня может продолжаться несколько дней. Конкуренции между самцами обычно не бывает.  
Галапагосский морской котик - самый маленький представитель ушастых тюленей, вес самца около 65 кг.

## Рептилии

Среди рептилий имеются представители, которые ведут практически совершенно водный образ жизни - морские черепахи, морские змеи. Про их социальную жизнь мало что известно. Морская игуана, обитающая на Галапагосских островах - единственный вид ящериц, освоивший технику подводного плавания, питается исключительно под водой водорослями. Это одна из самых крупных ящериц с весом самцов до 12-13 кг. (крупнее только некоторые вараны). Несмотря на то, что Галапагосские острова находятся возле экватора, вода там довольно холодная (так как проходит течение Гумбольдта), но хладнокровные игуаны чувствуют себя достаточно комфортно. Период спаривания длится всего 3 недели, однако самцы охраняют свои территории почти 4 месяца и за это время теряют существенную часть своего веса (голодают до 12 суток, не покидая территории). Диаметр охраняемых территорий - от 1 до 10 м. Характерны плотные агломерации территорий (до 20), напоминающие ток. Некоторые самцы занимают территории поодаль от тока, который размещается в месте постоянного скопления самок. Особенно привлекательны для территориальных самцов постоянные места переходов самок между морем и дневками. Число копуляций у разных самцов - от 0 до 45 за сезон. Во время размножения они приобретают яркий брачный наряд. Самки ведут индифферентный в социальном отношении образ жизни - весь день лежат на камнях многочисленными группами и греются.

## Лекция 9. Семья и брак в мире животных и в обществе людей

Колониальное гнездование птиц, будучи само по себе очень занятным явлением, имеет довольно мало аналогий с нашей жизнью. Семья и брак - это то, что присуще людям в той же самой мере, что и животным. И у людей, и у животных имеются семейные и брачные отношения между полами.

Среди животных существует большое разнообразие половых стратегий, вплоть до того, что у некоторых видов беспозвоночных животных само понятие пола не существует, одна и та же особь может в разные периоды своей жизни функционировать то как самец, то как самка. Такие изменения половой роли могут происходить на очень коротких отрезках времени, например, у дождевых червей или у моллюсков (виноградная улитка - типичный гермафродит, который меняет пол в зависимости от обстоятельств и условий среды). Среди позвоночных животных такое явление встречается довольно редко и только у рыб, но этот процесс занимает довольно длительный период времени, такое превращение может проходить несколько месяцев, а иногда и несколько лет. У беспозвоночных оно не требует дополнительных изменений, потому что у одной и той же особи имеется всё анатомическое оснащение, типичное для самца или самки.

Существуют животные, у которых вообще имеются особи только одного пола (обычно самки) - это партеногенетические виды, которые не нуждаются в присутствие самцов. Среди позвоночных животных это большая редкость, которая имеет место у некоторых видов рыб и у кавказских ящурок (из наземных позвоночных) - небольших ящериц, живущих на скальном субстрате, существующих в течение многих миллионов лет при помощи размножения только самок, без всякого участия самцов.

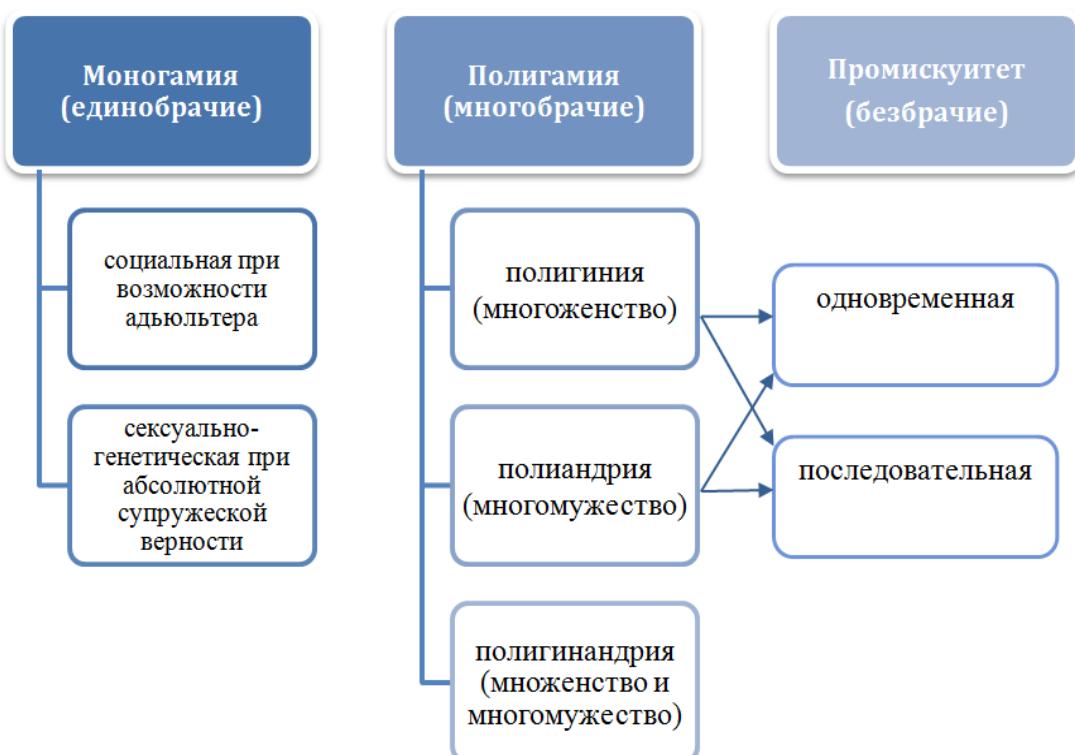
В основном позвоночные животные - существа разнополые и им приходится решать разные проблемы, связанные с этим фактом.

### Основные типы социо-сексуальных связей в сообществе раздельнополых организмов

- **Моногамия (единобрачие)** - тип брачных отношений, который нам хорошо знаком и доминирует в европейском обществе (но не очень понятно, если человек три или четыре раза вступает в брак, он моногамен или полигамен). Приблизительно 30 лет тому назад (когда зоологи и специалисты, интересующиеся проблемой социального поведения животных, стали использовать генетические методы для изучения их родства) открылась поразительная картина: все орнитологи были абсолютно уверены, что среди птиц доминирует моногамная семья, но оказалось, что генетическими отцами птенцов далеко не всегда являются те самцы, которые их выкармливают. Зачастую самцы принимают на себя заботу о чужом потомстве. Выяснилось, что среди социально моногамных видов птиц практикуется значительная доля

супружеской неверности, то есть самки спариваются с самцами на стороне. Это и является социальной моногамией при возможности адюльтера. Среди животных и среди людей имеется и абсолютная моногамия, когда супруги верны друг другу в сексуальном плане и живут одной семьей.

- **Полигамия (многобрачие)** бывает различных форм:
  - Последовательная полигиния - это когда самец сначала спаривается с одной самкой и она приступает к размножению, а самец направляется в другое место к другой самке и спаривается с ней. Точно также ведут себя самки при полиандрии.
  - В случае одновременной полигинии или полиандрии самец проживает на одной территории с несколькими самками, это полигамная семья, все члены которой регулярно взаимодействуют друг с другом на социальном уровне, представляя собой более менее спаянный коллектив
- **Промискуитет (безбрачие)** - тип отношений, при котором браков как таковых не имеется, встречи партнеров мимолетны и ограничиваются только тем, что необходимо для оплодотворения.



## Брачные отношения в обществах людей

Согласно Этнографическому Атласу Дж. П. Мердока (1998):

- из 1231 современных обществ (этносов, народностей, племенных групп);
- в 588 (почти половине) имеет место регулярное многоженство (полигиния);
- в 453 многоженство практикуется время от времени (факультативно), но в целом не является экзотикой;
- в 4 обществах на относительно регулярной основе практикуется многомужество (полиандрия);
- и только в 186 обществах безраздельно господствует моногамный брак - статистически минорная группа.

### Распространение полигинии в современном мире неравномерно:

- имеются страны, где она запрещена законодательно и уголовно преследуется. Например, в Южной Америке, не в Аргентине, не в Чили, не в Перу, не в Бразилии многоженство не поощряется, но там имеются десятки (а может и более) племен индейцев в амазонской сельве, которые не знают о существовании этого закона (а подчас и того, что где-то существуют другие люди, например, белые; там до сих пор существуют племена, которые ничего не знают о мире за пределами своей деревни). Эти племена живут своей жизнью, где присутствует и полигиния, и полиандрия;
- страны, где полигиния не только законодательно разрешена и широко распространена, но и поощряется, а для многих народностей является идеалом семейной жизни, к которому нужно стремиться (в том случае, если имеется возможность);
- полигамия разрешена в Индии, но только для мусульман, индузы многоженство не практикуют;
- страны, где полигиния законодательно запрещена, но уголовно не преследуется. В их состав входит и Россия, где многоженство не поощряется, но в последнее время мусульмане активизировали деятельность в области получения официального разрешения полигамных браков.

Народность Динка проживает в Южном Судане, ещё до недавнего времени они обходились без всякой одежды. Смысл и существо их жизни составляет разведение крупного рогатого скота. Динка свойственна полигиния, брак у представителей нилотского народа имеет чисто экономическую основу и чем больше жен - тем лучше. Но для приобретения жены необходим выкуп - одна жена стоит 30-40 коров, которые являются универсальной валютой. Число жен определяется численностью стада коров у мужчины и его умением наладить эффективное производство дочерей (каждая из которых по выдаче её замуж добавляет в стадо отца те же 30-40 коров). Стадо растет, давая возможность приобретать всё новых жен. Но если будут рождаться сыновья, то

недолго и разориться - их надо женить и платить родителям невесты 30-40 коров. Успех мужчины в обществе Динка в значительной мере зависит от данного фактора.

В своей статье 2003 года в International Herald Tribune исследователь Томас Крамптон таким образом описывает представителя племени Динка: 76-летний Майак Малок Акот явный любитель жениться, имея 76 жен, он создал нуклеарную семью размером с маленькую деревню. У него 65 сыновей и 86 дочерей, а 38 из его жен и сейчас беременны. Это не рекорд, максимальное количество жен у представителя племени в настоящее время составляет 100, обычное количество не превышает 10 женщин. Ученые-этнографы спорят, почему у Динка такой расцвет полигинии, предлагаются разные гипотезы, в том числе и то, что на территории Южного Судана на протяжении последних трех десятилетий шла кровопролитная гражданская война между севером и югом (общее количество перемещенных и убитых лиц исчисляется миллионами), что привело к недостатку мужчин в обществе.

В другом полушарии, в Северной Бразилии проживают индейцы яномамо - племя, которое известно своей воинственностью и жестокостью, крайней агрессивностью по отношению к белым и внутри самих себя. Жизнь яномамо - это непрерывные кровопролитные войны с массовыми убийствами, которые возникают по разным причинам, но это не спор за территорию и охотничьи угодья, и не за территории, которые пригодны для подсечно-огневого земледелия (которое является основой экономики племени). Грубо говоря, эти войны возникают по различным первобытным причинам: кому-то что-то показалось, кто-то на кого-то не так посмотрел или не то подарил, что хотелось. На почве обменов (дарений) в таких сегментарных обществах обычно возникает масса коллизий.

Брак яномамо имеет преимущественно ритуальную основу и часто заключается при возрасте невесты 5-6 лет. Нормативно брак моногамный, но в реальности число жен у мужчины определяется сложной конъюнктурой бесконечных войн и конфликтов между соседними группами. Женщины составляют главную и по существу единственную военную добычу, хотя никогда не являются причиной для междоусобиц. Женщина может переходить из семьи одного победителя к другому победителю многократно. Несмотря на то, что институционально у яномамо моногамия, образ их жизни приводит к полигинии, у каждого мужчины оказывается несколько жен: одна своя законная (которая не испытывает ревности, а напротив - рада новым работницам в семье) и захваченные женщины. Полигиния у яномамо возникает на совершенно иной почве, чем у Динка и не имеет никакого экономического значения ещё и потому, что женщины у индейцев не принимают участия в сельскохозяйственных работах. Они занимаются исключительно обеспечением домашнего хозяйства: готовят пищу, заботятся о детях и т.д. Мужчины рубят лес, выжигают его, сажают маниок и маис, собирают урожай. Имеются очень интересные воспоминания бельгийки, которую мужчины яномамо выкрали из туристического лагеря в конце 60-ых годов прошлого века. Женщина провела почти 20 лет в качестве "переходящей" жены из одного

племени в другое. После своего освобождения она описала устройство жизни своеобразного сообщества индейцев яномамо. Формально мы видим у разных народностей один и тот же тип отношений - полигинию, а подоплека их возникновения может быть совершенно разной, как экономической, так и психологической или другой.

### **Полиандрия среди людей встречается крайне редко.**

В очень суровых условиях тибетского нагорья, примерно 3,5-4 км. над уровнем моря, на засушливых и очень холодных равнинах живут тибетцы. Типичная семья имеет состав из одной женщины и двух братьев. Первым женится старший брат, если у него имеются младшие братья, то все они по мере достижения брачного возраста становятся мужьями этой же женщины. Семьи не очень многочисленные и число мужей редко достигает 5, детей также небольшое количество. Все родные братья всегда имеют одну жену. Ещё одна неожиданная и своеобразная особенность организации семейной жизни тибетцев - это то, что старший член семьи (обычно это отец братьев) имеет такие же права на их жену, как и они сами. Но тогда получается, что у него две жены. Странная конфигурация, которая, похоже, самим тибетцем таковой не кажется. Об отцовстве детей речи не идет, так как установить его невозможно, дети считаются общими. Полагают, что экономический смысл такой системы брака - это способ предотвращения раздела имущества - земельных наделов. Земель, которые пригодны для скотоводства и земледелия в Тибете очень мало, это большой дефицит.

**Льюис Генри Морган** (1818-1881), американский этнограф, социолог и историк, внёс крупный вклад в теорию социальной эволюции, науки о родстве, семье. Пионер в области изучения первобытных обществ и создатель научной теории первобытного общества, один из основоположников эволюционизма в социальных науках. Ученый предполагал, что брачные отношения сначала представляли собой чистый промискуитет, подобный тому, что мы сейчас наблюдаем в коммунах шимпанзе - наших ближайших родичей, с которыми у нас 98% общих генов. Но затем возник так называемый **групповой брак**, который представлял собой разделение исходного сообщества на две группы, каждая из которых поставляла либо мужчин, либо женщин. Они находили друг друга в соседней группе и никаких ограничений на половые отношения не существовало.

В современных обществах ничего подобного мы не встречаем. Классического промискуитета, когда все могут заниматься любовью со всеми, как естественного хода событий не наблюдается. Но в новейшей истории было несколько социальных экспериментов, которые абсолютно точно моделировали групповой брак по Л. Моргану:

- **"Онейда"** (Oneida Community) - община, воплотившая в жизнь идеи группового брака и свободной любви, появилась в США в 1848 г., просуществовала 30 лет и разрослась до 300 жителей. Коммуна имела свое поместье и прочные

экономические корни - члены сообщества занимались изготовлением столового серебра и очень преуспевали на этой почве. Взаимоотношения полов внутри "Онайды" практически точно соответствовали принципам группового брака. Общими для членов коммуны были жены, мужья, дети, имущество и одежда, а основатель сообщества **Джон Хамфри Нойес** считал его раем на земле. Привязанность к людям и вещам считалась греховной, моногамия и ревность рассматривались как формы духовной тирании, длительные связи между мужчинами и женщинами не приветствовались, дети считались общими. Нойес полагал, что традиционная парная семья противоречит божественной идее бескорыстной любви, что секс - это священное выражение любви, которое приближает людей к Богу и позволяет построить рай на земле.

- Сексуальная революция в России началась практически сразу же после Октябрьской революции и достигла апогея во второй половине 20-х годов прошлого века (опередив культуру "хиппи" почти на 40 лет). Две женщины стали активными идеологами этого процесса в стране: **Александра Колонтай** (1872-1952), профессиональная революционерка, ближайший соратник В.И. Ленина, член правительства, посол СССР, и **Инесса Арманд** (1874-1920), активная участница революции, ближайший сподвижник В.И. Ленина. Владимир Ильич тоже был склонен считать, что свободный групповой брак является передовым и его следует поощрять (прямо не высказывался об этом, но и активно не спорил). Типичными лозунгами того времени были: "Каждая комсомолка обязана идти ему навстречу, иначе она мещанка" и "Каждый комсомолец может и должен удовлетворять свои половые стремления".

Сексуальная революция поддерживалась даже на уровне государственной политики. В середине 20-х годов в Москве и Ленинграде были построены специальные здания, по тем временам очень благоустроенные, в которых формировались коммуны - сообщества людей обоего пола, которые обычно работали вместе, сообща вели домашнее хозяйство, и между которыми существовало нечто подобное групповому браку и промискуитету. Это явление продолжалось до начала 30-х годов, после укрепления власти Иосифа Виссарионовича Сталина (который, будучи восточным человеком, не одобрял подобные практики) существование коммун прекратилось, но не потому, что их запретили. Они распались самостоительно - начали формироваться пары, которые старались обособиться, и этот социальный эксперимент завершился возвращением положения дел на круги своя.

- Коммуны в Израиле - **кибуцы**, возникли практически в то же время - в конце позапрошлого - в начале прошлого столетия. Это были времена первой алии - массовой волны эмиграции именно молодых еврейских юношей и девушек в возрасте от 16 до 20 лет (жизнь на территории будущего Израиля была очень тяжела - старики не выживали). Молодежь ехала в Палестину в надежде всё в жизни начать заново. Как форма общественной организации и

сельскохозяйственного производства кибуцы оказались очень эффективны. Однако провозглашенные основоположниками движения принципы: отказ от семьи, свобода половых отношений, коллективное воспитание детей и тотальное обобществление всего - испытания временем не выдержали. Как и в случае с советскими коммунами, кибуцы распались по причине образования пар. Эксперимент имел долгосрочные последствия, кибуцы как способ добровольного и совместного сельскохозяйственного производства существуют в Израиле и поныне, но без экстремистских принципов. Но интересно, что степень обобществления всего очень велика, у большинства жителей кибуцев нет личного автотранспорта, но они в любой момент могут воспользоваться общим автопарком. Эта своеобразная форма общественной жизни обеспечила Израилю сверхсовременное сельское хозяйство, несмотря на совершенно неподходящие для этого условия - треть страны занимает пустыня Негев. И эта страна сейчас экспортирует значительное количество продукции по всему миру. Один израильский житель кибуца кормит 16 человек, один российский фермер - 4-ёх.

## Моногамный тип брачных отношений у животных

Мокрицы - очень древние животные, которые возникли еще за 1,5 млн. лет до возникновения динозавров, существуют на земле как минимум 300-400 млн. лет. Эти представители группы ракообразных, возможно, первые на земле изобретатели моногамного брака, пожизненной верности супругов, семьи и заботы о потомстве. Сохранив жаберный тип питания, доставшийся им от водных предков, мокрицы сумели приспособиться к жизни в экстрааридных пустынях и утвердились здесь в роли важнейшего компонента экосистемы. Жабры у раков находятся в задней паре конечностей, они могут добывать кислород только из достаточно влажной среды (как и все ракообразные), но эти крошечные животные вышли из положения и живут в пустыне благодаря тому, что копают довольно глубокие норки до 1 м.

Мокрица Реомюра - многочисленный обитатель Сахары, пустынь Аравии и Ближнего Востока. Плотность популяции мокриц в пустыне достигает 480 тыс. особей на гектар.

Мокрица пустынная (*Hemilepistus reaumuri*), приспособившаяся жить в пустыне, строит наиболее совершенные норы. В пустыне Каракумы норы достигают глубины 60-100 см. Температура в них круглый год не падает ниже 10° и не поднимается выше 26°C, относительная влажность воздуха близка к 100%. На поверхности почвы днем температура достигает 60°C, а влажность уменьшается до 15%. Летом мокрицы покидают норы только утром и вечером, а зимой впадают в спячку и совсем не выходят из нор. Мокрицы - моногамные животные, они образуют пожизненные пары, самец и самка живут вместе в течении многих лет (5-6 лет). Весной в норке самка откладывает яички, там же в конце мая самки рождают по 60-80 молодых раков. Родители не выпускают их из норы и защищают от врагов, закрывая вход в нору своими передними

грудными сегментами. Для питания детей родители затащивают в нору растительный детрит (выполняя биоценотическую функцию в пустынях). Через 2,5 месяца молодь вырастает, но продолжает жить в норе до следующей весны, и только в марте раки выходят на поверхность и приступают к строительству собственных жилищ (вынужденно, так как их выгоняют родители). В старой норе остаются самец и самка, обзаводящиеся снова детьми. Таким образом, в каждой норе всегда живет одна семья.

## Моногамия у рыб и амфибий

У рыб и амфибий (например, лягушек) преобладает наружное оплодотворение, поэтому, как правило, практикуется промискуитет. У рыб одновременный колективный нерест, у сельди десятки тысяч самцов выметывают молоки, а десятки тысяч самок откладывают икру в одном и том же месте. У наших озерных лягушек спаривание происходит абсолютно беспорядочно - всех со всеми.

Но древолазы, некрупные древесные лягушки, живущие в тропических лесах Южной Америки, практикуют совершенно другой тип взаимоотношений - моногамию с ведущей ролью самцов в заботе о потомстве. Древолазы - носители самого смертоносного яда среди животных. Слизь, которой они покрыты, содержит нервонапаралитический яд, именно его используют индейцы для оснащения своих стрел. Самцы занимают небольшие территории в несколько кубических метров вкроне дерева (на высоте до 15 м. над землей), активно их охраняют и рекламируют, между ними происходят стычки и драки. Самка приходит на территорию самца для спаривания и откладывания яиц. Самец охраняет кладку приблизительно 10 дней, после вылупления головастики взбираются на спину отца. Головастиков необходимо доставить в воду и самец отправляется в путешествие к ближайшему водоему. Обычно ему даже не надо спускаться с дерева на землю, он находит дупло, где застоялась вода. Так как в амазонской сельве дожди идут практически каждый день, то для этой цели подходят и микроводоемы в воронковидных, плотно сложенных листвах растений-эпифитов (бромелиевых). В таком "аквариуме" корма мало, поэтому среди головастиков процветает каннибализм, так что нередко из 10-20 головастиков выживает только один - самый крупный и сильный. Некоторые виды древолазов нашли определенную форму борьбы с этим злом: самки, после того как самец переносит головастиков в бромелию, откладывает туда же неоплодотворенные икринки, которые служат им кормом и способствуют редукции каннибализма.

Стеклянные лягушки тоже живут в Южной Америке в кронах деревьев, присоски на лапах помогают им лазать по листьям. Эти лягушки абсолютно прозрачные - когда мы на них смотрим, то видим все, что происходит у них внутри. В течении нескольких недель самец охраняет (в основном от хищных насекомых) кладку, которую самка слизью прилепляет к поверхности листа.

У многих амфибий первую скрипку в заботе о потомстве играют самцы, самки занимаются только откладыванием яиц. У ринодермы Дарвина самцы занимают

территории и рекламируют их особыми криками. Самка посещает территорию, откладывает 30-40 яиц, после чего отправляется искать других самцов, готовых взять на себя продолжение рода (последовательная полиандрия). Самец после оплодотворения полученной кладки охраняет её около 3-х недель. Когда эмбрионы достигают определенной степени зрелости (головастики просвечивают сквозь оболочку икринок), самец забирает всю кладку в рот, где она размещается 2,5 месяца в особом горловом мешке и не препятствует питанию. У ринодермы Дарвина имеется что-то, подобное плаценты у млекопитающих, каждый головастик прирастает определенным местом своего тела к внутренней поверхности горлового мешка и налаживается общее кровообращение, в результате которого он получает питательные вещества из крови своего родителя (как у млекопитающих эмбрионы питаются материнской кровью). В общей сложности самец отдает воспитанию потомства около 3 месяцев. Когда головастики вырастают, они отсоединяются от горлового мешка и отправляются в самостоятельное свободное плавание.

### **Распространение разных типов брака у высших позвоночных животных:**

- 90% всех видов птиц (из 10 тыс. видов) привержены моногамному браку (социальная моногамия) и совместной заботе о потомстве (практически для всех видов птиц для этого необходимо участие обоих партнеров);
- среди 6 тыс. видов млекопитающих преобладает промискуитет и полигиния, моногамия описана менее, чем у 5% видов (самка несет всю ответственность за потомство: вскармливает детенышей и доводит их до взрослого состояния).

### **Моногамия у птиц**

Самым впечатляющим примером моногамии у птиц являются альбатросы, самые долгоживущие представители вида, колониальные морские жители Южного полушария, которые гнездятся на островах. Продолжительность жизни альбатроса сопоставима с продолжительностью жизни человека (50-60 лет) и характер индивидуального типа развития тоже приблизительно такой же. Обоюдная привязанность к общей территории - залог многолетней супружеской верности в моногамных семейных союзах альбатросов.

Странствующий альбатрос - одна из самых крупных летающих птиц с размахом крыльев почти 3,5 м., вес самцов до 10 кг., средняя продолжительность жизни составляет 10-30 лет (иногда до 50), достигает половой зрелости в возрасте 14-15 лет. Образ жизни альбатросов после созревания включает путешествие, которое может длиться до 10-12 лет. Они покидают колонию, но по достижении половой зрелости альбатрос, где бы он не находился в Мировом океане, "вспоминает" координаты острова и родной колонии и возвращается туда. Там он с большим трудом занимает территорию и поджидает самку. Образование пары представляет собой длительный и сложный процесс (до 2-3 недель), который сопровождается всевозможными

демонстрациями разных поз (задиранием клюва, разворачиванием крыльев, издаванием необычных звуков, направленными на подбор партнера). Но как только самец и самка решают, что они подходят друг другу, с этого момента они подписывают брачный контракт на всю свою долгую, но своеобразную жизнь (пока один из партнеров не погибает). Все альбатросы - сугубые индивидуалисты, они проводят большую часть времени в свободном полете по всему Мировому океану в одиночестве, не образуя стай. Как только заканчивается размножение, самец и самка до следующего года покидают остров и порознь отправляются в свободное плавание. У странствующих альбатросов выращивание потомства занимает долгое время, поэтому они размножаются раз в два года и расстаются на два года. Разлука не влияет на их способность по возвращении узнавать друг друга, даже если партнер занял новую территорию. До 30 лет самец и самка могут возобновлять брачный альянс. Если у течение длительного времени у партнеров не появляются птенцы, птицы расходятся в поиске других партнеров. Инкубация яйца продолжается долго - 75-82 дня. Родители сменяют друг друга раз в две недели. Забота о птенце (обычно только одном) длится 275 дней, родители кормят птенца в течение всей зимы, первые 20 дней ежедневно, позже с большими разрывами, зато птенец получает больше пищи.

Обоюдная взаимная привязанность и способность узнавать своего партнера "в лицо" среди десятков и сотен особей - залог многолетней супружеской верности в моногамных союзах лебедей, стайных птиц с большой продолжительностью жизни. Малый или тундровый лебедь - крупная красивая птица, как у всех гусеобразных (уток, гусей) у лебедей образование пар происходит в стаях на зимовках. В массе они зимуют в Англии, собираясь туда со всей тундры в большие стаи до нескольких сотен особей. Ближе к весне начинается большое оживление и 3-4-летние молодые лебеди стараются сформировать пару. Брачный контракт пожизненный, только в случае потери партнера, лебедь может через 2-3 года образовать новую пару. Лебеди гнездятся отдельными парами, улетая в тундру, например, на остров Таймыр. Защищают обширные территории (гнезда не располагаются ближе 1 км.). Дружелюбные к друг другу в стаях на зимовках, в тундре лебеди враждуют. Ряд экспериментов показал, что у лебедей очень интересный паспорт - это окраска клюва, которая у всех птиц немного различается (соотношение черного и желтого цветов, пятна и полосы и т.д.). Не существует двух птиц с одинаковой окраской клюва.

Журавли, которых мы каждую осень и весну видим, летящих клином, как и лебеди гнездятся отдельными парами. Осенью птицы образуют большие скопления. Рекомендую посетить "Журавлинью родину" - государственный природный заказник в Талдомском районе Московской области, где осенью останавливаются тысячные стаи мигрирующих журавлей. В национальном парке Хула на севере Израиля наблюдается большое скопление журавлей в зимнее время. В больших стаях самец и самка никогда не теряют друг друга и поддерживают свою моногамную семью в течение многих лет. А также доказывают, что когнитивные способности птиц могут быть достаточно высокими, чтобы различать большое количество особей.

Экстремальный пример моногамии демонстрируют императорские пингвины, самые крупные представители вида достигают до 70 кг. веса, гнездятся у самой Антарктиды в Южном полушарии с самым холодным климатом. Типичная колония императорских пингвинов на припайном льду формируется местной осенью (в середине марта - начале апреля, когда еще довольно тепло). У тех особей, которые впервые приступают к размножению, брачные игры и формирование пар занимают несколько месяцев. Но к размножению птицы приступают в разгар антарктической зимы. В мае - начале июля самка откладывает единственное яйцо, с помощью клюва перекатывает его на лапы и накрывает сверху кожной складкой на нижней стороне брюха, которая называется наследной сумкой. Через несколько часов заботы о яйце берёт на себя самец, у которого также есть наследная сумка. Самка же, проголодав 45-50 дней и потратив много сил на производство и снесение крупного яйца, почти на 2 месяца отправляется на кормёжку в море. Продолжительность пестования яйца самцом составляет 62-66 дней, иногда и до 100 дней. Условия для жизни живых существ при этом абсолютно экстремальны: температура воздуха опускается ниже  $-50^{\circ}\text{C}$ , а ветер может дуть со скоростью до 200 км/ч. Но температура насиживаемого яйца держится на уровне  $+31\text{-}32^{\circ}\text{C}$ .

За время насиживания голодающие самцы теряют до 40% веса. Зима прогрессирует и место колонии все дальше и дальше отодвигается от воды, возвращающиеся самки преодолевают путь в 10-15 км. по льду, прежде чем добираются до самцов и вылупившихся птенцов. Самки безошибочно, по голосу находят на ограниченной территории, где толкуются несколько сотен, а иногда и тысяч самцов, именно своих самца и птенца и перенимают вахту заботы о потомстве. Самец отправляется кормиться к морю тем же путем, что и самка, те же 10-15 км. Самка приносит в желудок корм для птенцов, и расходовать эту пищу она будет очень экономно в течение длительного времени. Полупереваренная кашица из мелких рыбок и криля наиболее удобный корм для птенцов. Пингвины кормятся на глубине 10-20 м, но они одни из лучших ныряльщиков из всех позвоночных животных (могут погружаться на глубину до 600 м. под водой), глубже ныряют только кашалоты. Императорские пингвины - это пример, когда моногамия является залогом успешного существования в экстремальных условиях.

Система спаривания глухаря: промискуитет у вида с большой продолжительностью жизни. Самец сохраняет способность весной занимать свою постоянную территорию и охранять её от конкурентов в течении 5-6 лет, а самка сохраняет способность к размножению в течении 8-10 лет. Участки обитания самки и гнезда обычно располагаются поблизости от того тока, который они весной посещают для спаривания. За один сезон самец на току спаривается со многими самками (полигиния). Самка спаривается только один раз и только с одним самцом (моногамия). Ежегодно каждая самка предпочитает спариваться на одной и той же территории, хозяином которой с большой долей вероятности может из года в год оказываться один самец. Таким образом, хотя в целом система спаривания у глухарей может быть

названа промискуитетом, но она содержит в себе и некоторое элементы моногамии - по крайней мере со стороны самок.

## Разные типы брака у приматов

Моногамия у млекопитающих крайне редко встречается, но иногда некоторые виды приматов практикуют этот способ брачной жизни. Ночные южноамериканские обезьяны, обладатели больших глаз с прекрасным зрением, очень активны именно по ночам. Живут моногамными парами.

Из человекаобразных обезьян - шимпанзе живут большими коммунами до 80 особей, там всем заправляют самцы, спаривание относительно свободное, с некоторыми оговорками группа шимпанзе может служить моделью группового брака, но в общем довлеет промискуитет. Шимпанзе - высокоорганизованное животное со сложной психикой и у них бывают индивидуальные склонности и пристрастия. Между самцами существует жесткое доминирование, которое тоже очень влияет на распределение брачных партнеров. У бонобо (малого шимпанзе) сексуальная жизнь абсолютно свободная, единственным запретом является инцест. Никакой агрессии и ревности при этом не возникает.

У горилл все очень зарегулировано: гаремная система, во главе гарема стоит мощный самец, у которого до 15 самок на активно защищаемой территории.

Орангутаны - древесные животные, в основном одиночные, не склонны образовывать союзы и общаться друг с другом, обычно на одной большой территории живет несколько самцов и самок, которые расходятся сразу после спаривания.

Гиббоны - эндемичное семейство, представители до 15 видов которого проживают в тропических лесах Юго-Восточной Азии, в Индокитае, Малакке и на Больших Зондских островах. Гиббоны - наименее человекообразные из всех человекообразных обезьян. Брачные отношения гиббонов - классическая долгосрочная моногамия: самец и самка образуют союз, почти все время проводят вместе, вместе воспитывают потомство. Пары сохраняются пожизненно и при этом они строго охраняют свою территорию в 40-50 га. Это пример наибольшей аналогии с тем браком, который мы считаем привычным для себя. Гиббоны интересны своей вокальной активностью, они все время кричат или "поют", издавая переливчатые трели оглушительной громкости, у них очень сложный голос. Самец и самка вокализируют совместно, начинает самка, самец подхватывает партию. Дuetное пение гиббонов - это типичный звуковой компонент среди тропических лесов Юго-Восточной Азии.

Тамарины и игрунки - обитатели тропических лесов Южной Америки, самые маленькие представители приматов, живут исключительно на деревьях, у них нет ногтей как у всех прочих обезьян, а на лапках, как у белок - коготки. Очень ярко окрашенные животные, у самцов украшением являются бородки, усы и кисточки на ушах. Самая маленькая обезьяна на нашей планете - карликовая игрунка, относится к

этому же семейству. Приверженцы моногамных браков, хотя и с некоторыми особенностями.

Белохвостые тамарины, небольшие южноамериканские обезьяны, которые живут в трогательных моногамных союзах с довольно сложной и интересной семейной организацией. В составе группы (типичной коммуны) обычно 2-9 взрослых особей, но размножается только одна самка и один самец, образующие моногамную семейную пару, причем главенствующее положение занимает самка. Прочие особи являются носильщиками для детей пары. Доминирующая самка активно метит территорию группы выделениями, которые содержат феромон, блокирующий наступление половой зрелости у прочих самок сообщества. Физиологическое подавление репродуктивного развития у млекопитающих встречается, пожалуй, только у голых землекопов, только у них оно еще более развито. Но с возрастом выделение феромона становится недостаточным, созревание самок-субдоминанток активизируется, и одна из них в процессе жесткой конкуренции смещает прежнюю госпожу и занимает ее место, т.е. вступает в брак с собственным отцом.

### Полигамия у птиц

У страусов нанду, обитающих в Южной Америке, полигиния самцов и полиандрия самок. Самки держатся группами до 10-12 особей, самцы - поодиночке, когда приходит время размножения, самец начинает копать ямку. После он отправляется к группе самок и начинает их завлекать поближе к ямке, которая является заготовкой для гнезда, в которую самки откладывают до 80 яиц, после чего удаляются и не поддерживают с самцом никаких отношений. Насиживать такое количество невозможно и часть яиц пропадает. Насиживает исключительно самец, он же потом водит выводок, то есть именно самец берет на себя все заботы о потомстве.

У африканских страусов с началом размножения самцы (которые очень агрессивны) занимают и охраняют обширные территории до 2 км., между ними часто возникают драки. Далее самец устраивает примитивное гнездо-ямку. Обычно он привлекает на свою территорию несколько самок, которые образуют гарем. Но при этом самые тесные и постоянные отношения налаживаются только с одной из них. Она становится главной самкой и может размещать свои яйца в центре гнезда, где их удобнее и выгоднее всего насиживать (страусы прекрасно различают именно свои яйца по фактуре скорлупы). Возникает что-то типа полигамной семьи: самец, несколько самок и главная самка, которая регулирует жизнь этого сообщества. В насиживании принимают участие все члены коллектива, но самки всегда насиживают днем, а самец - ночью. Водят птенцов и самец, и самки, иногда они делят выводок.

Очень интересны взаимоотношения, которые иногда называют "войной полов", у яканов - водяных птиц, которые распространены в тропических странах по всему свету: в Южной Америке и Австралии, в Юго-Восточной Азии и Африке. Яканы обладают самыми длинными пальчиками среди всех птиц, площадь опоры от этого

становится большой и за счет этого птицы могут, не проваливаясь, бегать по плавающим водным растениям. Это свойственно и самым маленьким птенцам, даже только вылупившимся.

Социальная организация яканы фантастически сложная и интересная: все виды якан практикуют одновременную полиандрию, самки крупнее самцов, ярче окрашены и более агрессивны (полная реверсия половых ролей - самки выглядят и ведут себя как самцы). Самка занимает большую территорию, главным ресурсом, которым она дорожит и охраняет, являются самцы. В пределах этой огромной территории самки находятся небольшие территории 3-4 самцов. Самка почти ежедневно обходит свои владения и посещает самцов, чтобы они не ощущали с её стороны дефицита внимания. Когда приходит сезон размножения - она спаривается со своими самцами и каждому откладывает по 4 яйца. У куликов (пегасов, вальдшнепов и т.д.), близким родственником которого является якан, в кладке всегда 4 яйца. Все дальнейшие обязанности по выращиванию потомства возлагаются на самцов, они высиживают птенцов и заботятся о них. Птенцы якана выводковые и с первого дня жизни достаточно самостоятельны, их не надо кормить, но необходимо охранять. Самка спаривается в течение относительно короткого периода времени со многими самцами, следовательно, яйца, которые она сносит каждому данному самцу, могут содержать гены других самцов. Что крайне невыгодно для того самца, который заботится не о своем потомстве. Поэтому самка внушает самцу, что он у неё - единственный, для этого и производятся ежедневные посещения с обихаживаниями: принимаются позы, издаются специальные звуки. В противном случае самец разбивает яйца. Это первый элемент "войны полов", второй - самка может пропасть. Её может съесть хищник, например, кайман (крокодилы очень активный хищник), и территория освобождается. При очень острой конкуренции самок (у якан довольно много бродячих самок без своей территории), в результате ожесточенной битвы сильнейшая особь тут же её занимает. Дальше эта самка ведет себя строго по законам генетики, полностью избавляясь от наследства предыдущей самки: разбивает все яйца, которые были отложены и насиживаются самцами; маленькие птенцы - убиваются, подросшие - изгоняются с территории. Это типичное поведение захватчика в животном мире, точно также ведут себя самцы львов, которые изгоняют из прайда старика-льва - хозяина прайда. Победив в битве и заняв прайд, молодой лев первым делом убивает детенышей побежденного. Аналогичная ситуация наблюдается и у некоторых приматов (у индийских лангуроў).

Ещё одна полиандрическая социальная ячейка - семейство плавунчиковых, тундрового куличка, эндемика Голарктики, самки ярко окрашены и крупнее самцов. Таких драматических событий, как у якан, у плавунчиков не бывает, так как полиандрия у них не одновременная, а последовательная. Весной самцы занимают территории, к ним прилетают самки, откладывают 4 яйца, самец начинает насиживать, а самка находит нового самца, перемещается к нему и откладывает ещё 4 яйца, а иногда и третью кладку. Со своим последним самцом она обычно остается и они вдвоем воспитывают птенцов. Предыдущие самцы занимаются потомством в одиночку. Эта система более экономна, не возникает никакого соперничества.

Лесная завишка - мелкая птица (с воробья), обитает в хвойных и смешанных лесах по всей Европе, обычна, хотя и довольно скрытная птица лесов Подмосковья. У завишек известны практически все основные формы семейно-брачных отношений: моногамия, полигандрия, полигиния и полигинандрия. По данным трехлетних наблюдений за английской популяцией птиц (которые в массе гнездятся в живых изгородях) зафиксированы: моногамия в 34 случаях, полигандрия в 26 случаях, полигиния - в 2-ух. Брачные отношения у завишек невероятно запутанные. Самки живут поодиночке на обособленных территориях. На территории одной самки могут жить 1-2, редко 3 самца. Самка перемещается, а самцы пытаются её сопровождать, нарушая территории друг друга. На этой почве возникают конфликты и драки. В итоге, если самцов 2 или 3, между ними складываются четкие отношения доминирования, один становится доминантом, остальные субдоминантами. Спариваться разрешается только доминанту. Но самка зачастую ему отказывает (несмотря на его плотную опеку), но всячески благосклонна к субдоминанту. Причина этого довольна проста - самец-субдоминант будет активно участвовать в выкармливании птенцов этой самки только в том случае, если ему удалось в период её fertильности добиться благосклонности. Он надеется, что в гнезде окажутся птенцы, несущие его гены. Уникальное половое поведение этих птиц: самка демонстрирует готовность к спариванию (как обычно у мелких птиц: характерная поза и обнаженная клоака - припухшая и ярко красного цвета), самец непосредственно перед спариванием клевет самку в область клоаки (иногда в течение минуты), что вызывает её сокращение и эвакуацию содержимого, в том числе и спермы, полученной при последнем спаривании. Только после этой экзекуции самец спаривается с самкой. Таким образом, подобное клевание - система обеспечения отцовства, форма специфической конкуренции самцов за возможность оплодотворения - особенно острая при полигандрии.

Альпийская завишка - мелкая птица, обитающая высоко в субальпийской зоне ледников, в суровых холодных условиях, где снег полностью не тает даже летом (Альпы, Тянь-Шань, Кавказ), красивая и ярко окрашенная, живет большими обществами на обширных территориях. Социальная организация сходна с лесной завишкой, но полигинандрия распространена намного шире: в одной группе 3-5 самок и 4-6 самцов. Все они активно защищают свою общую территорию. Как между самками, так и между самцами - четкая линейная иерархия. Самки не имеют изолированных охраняемых территорий. По участку обитания группы самки перемещаются свободно, но конкурируют друг с другом за внимание самцов, постоянно демонстрируя им свою готовность к спариванию (которое практически всегда происходит по инициативе самки). Стратегия самки - спариваться со всеми самцами группы, чтобы заручиться их участием в выкармливании птенцов. Стратегия самца - обеспечить своё отцовство, для чего не допускать к участию в спаривании других самцов.

## Лекция 10. Социально-этологические аспекты межвидовых отношений

До настоящего времени мы рассматривали исключительно внутривидовые отношения животных, то есть социальные взаимоотношения внутри одного вида, не считая сравнения с человеком, который представляет собой, конечно, другой биологический вид.

### Генеалогически родственные виды, экологически близкие виды и многовидовые сообщества

Взаимоотношения разных видов в биологических сообществах - интересная, но своеобразная тема. Особенный интерес вызывают взаимоотношения близких видов, с которыми мы уже в той или иной мере сталкивались. Например, обыкновенный шимпанзе и бонобо (карликовый шимпанзе) - классические человекообразные обезьяны, виды одного рода. С точки зрения систематики они очень похожи друг на друга и внешним обликом и, отчасти, поведением. Разные виды бабуинов или павианов: гелада, гамадрил, анубис, которые в чем-то отличаются, но эволюционно это близкие виды. Это одно из пониманий близких видов, которые считаются таковыми с точки зрения их генеалогии, эволюционного родства. Но есть ещё очень интересные близкие виды, которые близки только экологически, таким образом это понятие очень широкое и включает в себя сходство и по генеалогии, и по экологии.

Важно то, что зачастую в природные экологические сообщества входят несколько близких видов.

**Сообщества** (*communiti*) - это произвольное множество симпатических видов, обладающих той мерой сходства во внешнем облике, в питании, распространении и поведении, которая обеспечивает (или по крайней мере позволяет предполагать) наличие взаимного влияния или регулярных взаимодействий между ними. Эти взаимодействия будут сегодня рассмотрены главным образом с точки зрения социального поведения.

**Основные параметры**, которые позволяют нам говорить о близких видах и о том, что их взаимоотношения интересны именно с точки зрения этологии и зоосоциологии:

- Экологическая и информационная структура многовидовых сообществ позвоночных животных формируется, прежде всего, на основе их поведения.
- Поведенческие контакты возникают наиболее часто и бывают в особенности разнообразны при совместном обитании видов, обладающих чертами сходства в отношении ключевых особенностей своего внешнего облика, коммуникативных сигналов и социальной организации.

- Таким сходством, в силу общности происхождения, в полной мере наделены близкие виды. При этом полезно бывает различать два понятия - генеалогически родственные и экологически близкие виды.
- И генеалогически родственные и экологически близкие виды представляют интерес с точки зрения центральной проблемы. Эта проблема сосуществования экологически и этологически сходных видов на одной территории и в составе одного сообщества.

### Примеры близких видов и многовидовых сообществ.

В зимнем лесу или парке, если установить кормушку и постоять около неё несколько минут, можно наблюдать целое сообщество зимующих мелких птичек. Например, синиц, причем два вида: больших синиц (самых многочисленных) и лазоревок (совершенно другой вид). Кроме того, бывают и другие виды мелких насекомоядных птиц, зимующих в России постоянно, которые входят в постоянный состав смешанных синичьих стай. Довольно полный реестр включает в себя: буроголовую гаечку, хохлатую синицу, московку, длиннохвостую синицу, большую синицу, лазоревку, к ним же примыкают желтоголовые корольки и пищухи. Эти птички очень часто формируют смешанные стаи, в которых у них довольно сложные взаимоотношения. Это типичный пример сообщества, образованного близкими и генеалогически, и экологически видами. Далеко не в каждой стае мы можем увидеть все эти виды птиц одновременно, так как вместе им собраться проблематично, но 5-6 видов - вполне возможно.

На подстилке нашего среднерусского хвойно-широколиственного леса обитают мышки-полевки, которых насчитывают несколько видов: рыжая полевка, темная полевка, лесная мышь, полевая мышь и желтогорлая мышь. Между ними выстраивается определенная система социальных взаимоотношений и внутривидовых, и межвидовых.

Саванны Восточной Африки - замечательная экосистема, где проживает огромное количество копытных животных, потребителей растительной биомассы. Насчитывается более чем 70 видов травоядных: антилопы, зебры, жирафы, слоны. Такая значительная численность травоядных животных не могла не вызвать такого же большого разнообразия хищников. Газель Томсона, самое многочисленное животное африканской саванны и одна из самых маленьких газелей, весит 25-28 кг. и потенциально является объектом охоты не менее чем для 10 видов хищников, включая крокодилов и питонов (удавов).

**Хищники саванны - представители самых разных генеалогических ветвей:**

	Вес самок (в среднем и максимум в кг.)	Вес самцов (в среднем и максимум в кг.)	Образ жизни
Львы	120 до 180	190 до 250	в прайде бывает до 30 особей, чаще 5-6 самок и 1-2 самца
Пятнистая гиена	70 до 90	60 до 70	в клане до 80 особей
Леопард	40 до 55	60 до 80	одиночный
Гепард	30 до 50	40 до 65	самки держаться поодиночке, самцы часто образуют коалиции из 2-5 особей, как правило это родные братья, иногда к ним присоединяются одиночные бродячие самцы
Гиеновая собака	20 до 25	30 до 32	в стае бывает до 30 особей, чаще 5-6 самок и 1-2 самца
Каракал	12-20		одиночный
Сервал	8-12		одиночный

Представители семейств кошачьих, псовых (собачьих) и гиеновых - все они хищники, которые питаются примерно одним и тем же (антилопами, зебрами и т.д.), поэтому на этой основе между ними возникают постоянные коллизии. Интересная и в известной степени уникальная особенность этого многовидового сообщества - это то, что в его состав входят животные, ведущие коллективный образ жизни: львы, гиены, гиеновые собаки и гепарды. Четыре вида в той или иной мере привержены социально-общественному образу жизни и все они живут вместе в одной саванне, где их можно встретить на одной территории.

Видовое богатство и общее обилие рыб на коралловых рифах представляет собой один из самых поразительных феноменов живой природы. Только на одной южной оконечности Большого Барьерного рифа, лежащего в Тихом океане к востоку от

Австралии, обитает свыше 800 видов костистых рыб (высшие рыбы), если считать без скатов и акул (которых ещё несколько десятков). Плотность упаковки рыб: за несколько дней на фрагменте рифа диаметром 3 м. и высотой около 1,5 м. отмечено 75 видов, из которых 53 вида держались на данной территории постоянно. В другом месте на площади около 50 м<sup>2</sup> за тот же срок отмечено 150 видов. По частоте, разнообразию и напряженности межвидовые отношения рыб на коралловых рифах не уступают их внутривидовым отношениям, а зачастую даже превосходят.

**Поводы и причины**, которые делают многовидовые сообщества очень интересными для изучения с разных точек зрения - это и упаковка экологических ниш, и то, как они добывают себе корм насущный, как конкурируют друг с другом и, конечно, главным образом их поведенческие отношения.

### Конкуренция эксплуатационная и интерференционная

Прежде чем заняться этологией, вспомним и об экологии. Когда мы говорим о межвидовых отношениях, рано или поздно нам придется вспомнить и о таком явлении, как конкуренция. О конкуренции экологи говорят в двух смыслах:

- **Эксплуатационная конкуренция** - свободная конкуренция за общие ресурсы, не включающая в себя какие-либо непосредственные взаимодействия между особями разных видов. Это отношения, которые складываются в сфере чистого и безмятежного потребления (кто кого объест). Это почти всегда конкуренция за пищу (трофическая конкуренция). В эксплуатационной конкуренции побеждает тот, кто более эффективно использует ограниченные ресурсы. Рассмотрим знаменитые опыты **Георгия Францевича Гаузе** (1910 - 1986), советского микробиолога, эволюциониста, одного из основоположников экологии, который сажал в одну пробирку два вида инфузорий, давал им питательный раствор и смотрел, что получится. Оказалось, что в конце концов обязательно оставался только один вид, хотя между ними не было никаких взаимодействий, просто один вид потребляет пищу и размножается быстрее другого. Происходит конкурентное вытеснение.
- **Интерференционная конкуренция** - отношения одностороннего или взаимного подавления между особями разных видов за счет поведенческих, химических и иных воздействий, возможных в условиях общего жизненного пространства, которое в большинстве случаев выступает в роли "ограниченного ресурса". В конкуренции этого типа побеждают более агрессивные, более ядовитые или же те, кто способен более эффективно захватывать и удерживать жизненное пространство. Виды, которые снабжены всем необходимым для жизни, тем не менее вступают в какое-то очень жесткое соперничество. Даже в среде растений есть некоторые формы взаимного химического подавления, которые называются аллелопатией. Растения способны выделять в почву вещества, которые являются вредными для других видов растений и не дают им

расти. В среде животных тоже встречается подобное явление, чаще всего у водных организмов, потому что вода - это идеальная среда для того, чтобы вмещать всяческие химические агенты.

Эти два типа конкуренции очень разные и совершенно не зависят друг от друга, хотя могут существовать одновременно. Для нас особенно важно именно то, что жесткая конкуренция за пищу, по крайней мере теоретически, возможна на фоне абсолютной взаимной лояльности или строгого нейтралитета в сфере непосредственного межвидового общения. В свою очередь не менее жесткая интерференция может происходить вопреки очевидному избытку пищи. Животные ни в чем не нуждаются, но их поведенческая конституция устроена таким образом, что они не могут не конфликтовать друг с другом. Как африканские хищники, которые постоянно пытаются друг друга уязвить тем или иным способом, иногда насмерть.

## **Особенности организации взаимоотношений между близкими видами в сообществах: территориальность и межвидовая иерархия**

**Поведение** - это тот главный субстрат, на основе которого формируются механизмы коммуникации, сплетается сеть межиндивидуальных взаимоотношений и возникает социальная организация у позвоночных животных. Главный, но не единственный.

Достаточно сложная организация сообщества может складываться и у организмов, которые поведением в его привычном для нас виде вовсе не обладают. Но межвидовые и внутривидовые отношения у них представляют очень забавную модель, которая предвосхищает то, что мы далее увидим у более сложных животных.

Всем известные организмы - накипные лишайники. На коре деревьев или на камнях и скалах, особенно в горах, разрастаются узоры. Лишайники - это уникальный организмы, их выделяют в отдельное царство, так как они соединяют в себе растения и грибы. Лишайников огромное количество видов, особенно высоко в горах, где все скалы покрыты ими в стиле Василия Кандинского, художника, стоявшего у истоков абстракционизма, автора бесформенных и очень красочных полотен. Точно такие же полотна рисуют лишайники на скалах, очень красивые и разнообразные. Растут они на одном месте (как и растения), разрастаются кругами (в идеализированной форме). Плоская лепешка - слоевище (тело лишайника, толщина которого составляет несколько миллиметров) разрастается равномерно по поверхности скалы в разные стороны.

- Когда встречаются лишайники одного вида - у них возникает нечто, абсолютно аналогичное уже известному нам территориальному поведению: два слоевища встречаются и прекращают расти, между ними возникает граница.
- Когда встречаются лишайники разных видов - все обстоит совершенно иначе: один из них обязательно начинает перерастать через другой вид, то есть он воспринимает особь другого вида как субстрат, на котором можно расти.

Возникает некоторая интрига. Оказывается, что при встрече двух разных видов лишайников, один из них всегда перерастает другой, тенденция к доминированию четко зависит от видовой принадлежности лишайника.

На примере лишайников мы познакомились сразу с **двумя важнейшими особенностями организации взаимоотношений между близкими видами в сообществах**, которые мы увидим и на примере поведенческих взаимоотношений:

- Взаимоотношения особей, пар, групп одного вида, как правило, строятся на жесткой территориальности. Они взаимоисключают друг друга в пространстве, не конкурируют за пространство.
- Разные виды каким-то образом выстраивают межвидовую иерархию.

### **Ранжирование видов и территориальное поведение в популяции птиц**

Обыкновенная каменка - это птичка, которая обитает в России в тех местах, где имеются развалы камней, на старых заброшенных развалинах полуразрушенных домов, оправдывая тем самым свое название. Для изучения поведенческих взаимоотношений в сообществе каменок на третьем курсе я поехал в Южную Туву - интереснейшее место (также и с ландшафтной точки зрения). Палатки лагеря большой экспедиции стояли рядом с безлесными склонами, на которых довольно легко было наблюдать за животными, в том числе и за птицами.

Моя первая любовь - каменки, очень красивые, элегантные небольшие птицы, которые живут на открытой местности. В Южной Туве бок о бок обитают четыре вида каменок: обыкновенная каменка, каменка плясунья, каменка плещанка и пустынная каменка. У них имеются довольно четкие экологические различия, тем не менее во многих местах эти птицы живут вместе. У каменки плясуньи самцы и самки окрашены одинаково, у обыкновенной каменки окрас пары довольно похожий, у остальных 2-ух видов отличия очень явные. Каменки - это ярко выраженные территориальные птицы, каждая пара в гнездовой период защищает четко выраженную территорию размером с двор Биологического факультета МГУ. Защита территории очень жесткая на внутривидовом уровне. Отношения между разными видами строятся иерархически. Я провел подсчет количества агрессивных конфликтов и нападений, которые оказались практически односторонними:

- во главе межвидовой иерархии стояла каменка плясунья (чуть-чуть покрупнее других видов и самая агрессивная), которая 99 раз нападала на обыкновенную каменку, обратного нападения не было ни разу;
- на пустынную каменку нападали все кому не лень: плясунья 81 раз, обыкновенная каменка 111 раз;
- обыкновенная каменка никогда не нападала на плясунью;

- далее на полюсе бесправия находилась плещанка (которой достается от всех), но она более других видов была отгорожена экологически, места её обитания были совершенно специфические (где она всегда жила практически в одиночестве).

В какой-то степени мы видим здесь повторение картины с лишайниками - четкая межвидовая иерархия и доминирование. Внутривидовая территориальность - это вещь полезная, так как является гарантией запаса пищевых ресурсов и, что более важно, имея свою территорию, вы отгорожены от назойливого влияния соседей. В случае с каменками территории разных видов свободно перекрываются и птицы общаются постоянно, что выглядит довольно забавно, курьезно и в какой-то степени необъяснимо. Например, перекрываются сплошь и рядом территории пустынной и обыкновенной каменки: на своей территории прыгает, кормится и взаимодействует с самкой самец обыкновенной каменки, увидев пустынную каменку, он начинает её гонять и делает это довольно долго (до 10 мин.), потом забывает про неё и переходит к нормальной жизнедеятельности, проходит 10 мин., он вспоминает про конкурента и опять начинает его гонять. Это совершенно необъяснимое поведение продолжается целый день, день за днем. Второй момент: пустынная каменка на эти гонения внимания практически не обращает, погоняет - отстанет. Субдоминанты прекрасно мирятся со своей ролью и особых неудобств от постоянного преследования доминантов не испытывают, а принимают жизнь такой, какова она есть. Мне так и не удалось найти глубокий биологический смысл у такой очень высокой и безрезультатной межвидовой агрессивности у каменок.

Самым "безответным" видом в сообществе каменок была плещанка, но ещё более "безответной" птичкой являлась горихвостка-чернушка, которая относится к гильдии мелких, насекомоядных, наземных птиц. Её гоняют абсолютно все, даже каменка плещанка (иногда по 10-15 мин.). Тем не менее горихвостки как-то пытаются выживать в таких условиях. Самым главным доминантом в данном сообществе был очень красивый каменный дрозд, который намного крупнее всех остальных участников иерархии, и на него никто нападать не осмеливался.

Бадхыз - заповедник в Туркмении в городе Кушка - самой южной точки СССР на границе с Ираном и Афганистаном. Фисташковая саванна заповедника - царство сорокопутов, почти хищных птиц (воробынных), которые иногда ловят и съедают мышей, мелких птичек и ящериц. Виды: пустынный, индийский, чернолобый сорокопуты и туркестанский жулан. Взаимоотношения сорокопутов тоже довольно своеобразные, по результатам моих подсчетов картина их взаимоотношений выглядит следующим образом:

- на вершине иерархии - пустынный сорокопут, который всем остальным диктует свою волю;
- интересны практически равные отношения индийского и чернолобого сорокопутов, которые строятся на паритетных основаниях (24 и 28 нападений

соответственно), что приводит к тому, что территории пар этих видов практически никогда не перекрываются, то есть на внутривидовом уровне в конечном итоге они как-то делят общую территорию на мозаику неперекрывающихся территорий.

В данном случае мы видим совершенно другую картину по сравнению, например, с каменками, где территории всех видов перекрывались, и самая жесткая межвидовая агрессия не приводила к взаимоисключению территорий разных видов.

Примеры такого взаимоисключения описаны в литературе - это уточки гоголи, которые проживают в Северной Америке и России (обыкновенный гоголь зимует на Москве реке среди бесчисленных крякв). В Америке проживает три вида гоголей: исландский, обыкновенный и малый гоголь. Эти птицы интересны тем, что они очень жестко территориальны, что совершенно не типично для уток. Каждая пара занимает участок акватории озера и самым решительным образом охраняет её от других особей:

- у исландского и обыкновенного гоголя отмечаются жесткие отношения - виды взаимоисключают друг друга;
- малый гоголь в этом сообществе абсолютно бесправен - на него нападают оба других вида и его территории перекрываются с их территориями.

В Восточной Африке в саванне, среди антилоп, зебр и буйволов живут африканские чибисы (кулички), ярко окрашенные небольшие птицы. Каждая пара из двух видов чибисов удерживает совершенно определенную, довольно обширную территорию, которые никогда не перекрываются ни на внутривидовом, ни на межвидовом уровне, то есть у них существует ярко выраженное взаимное отталкивание.

Межвидовая иерархия существует не только у птиц, которые в данный момент ведут одиничный территориальный образ жизни, но и в стаях. Если понаблюдать за взаимоотношения синиц на кормушках, то довольно быстро можно установить, что в их сообществе существует четкое ранжирование. В сообществе зимующих мелких насекомоядных птиц на верху иерархии находится большая синица, затем лазоревка, хохлатая синица, буроголовая гаечка. Мелкие птички: московка, ополовник и королек - занимают самое подчиненное положение.

Четкое ранжирование взаимоотношений складывается даже между видами, которые не всякий орнитолог способен различить внешне. Классический пример таких видов-двойников - это буроголовая гаечка и черноголовая гаечка, которые зачастую живут бок о бок. Друг друга они различают абсолютно четко и взаимоотношения между этими видами построены на очень строгой межвидовой иерархии. При стычках в стае доминантом всегда бывает буроголовая гаечка, черноголовая занимает починенное положение. Красноголовый королек и желтоголовый королек отличаются немного лучше, но между ними также установлена жесткая иерархия во взаимоотношениях.

## **Комплекс поведенческих и этологических факторов, которые объясняют определенное и жесткое ранжирование видов в популяции перелетных птиц:**

1. В определенной степени можно утверждать, что более крупные виды доминируют над более мелкими.
2. Относительный ранг вида в межвидовой социальной иерархии обычно бывает тем выше, чем раньше этот вид весной прибывает к местам гнездования. Он успевает освоиться, чувствует себя в своем праве. Когда попозже прилетает другой вид, то он оказывается в положении "гостя".
3. Ранг вида в межвидовой иерархии тем выше, чем более жесткой выглядит его внутривидовая территориальность (общая величина охраняемых гнездовых территорий, степень четкости границ между соседними территориями, регулярность их патрулирования, частота пограничных конфликтов с соседями, их насыщенность яркими демонстративными позами и актами прямой агрессии).
4. К доминированию склонны виды с сильным типом нервной системы и ярко выраженным темпераментом.

Вид, занимающий доминирующее положение - каменка плясунья, очень агрессивен. Мне приходилось их ловить, чтобы пометить (надеть колечки на лапки). Когда поймаешь птичку и держишь её в руках - каменка плясунья в этой ситуации бьется как истеричная, орет диким голосом, клюется, царапает лапами, то есть активнейшим образом борется за свою жизнь. Её трудно удерживать. Если вы ловите пустынную каменку или плещанку, то птичка смотрит на вас грустно-грустно и никаких поползновений, чтобы выбраться из рук и улететь, не производит. Более того, у них (как и у многих птиц) развита тенденция к замиранию. Если поймать птичку, положить на спину и зафиксировать, то она некоторое время будет лежать недвижимо. Пустынная каменка или плещанка могут так лежать минут 5-6, потом встрепенуться и улететь. Это совершенно другой вид нервной деятельности (темперамента).

Совершенно разное поведение у этих разных видов и при охране гнезда. Если подойти к гнезду плясуньи с птенцами, то родители истошно кричат, активно зависают прямо над человеком, пикируют, то есть активно выражают свое неудовольствие. Пустынная каменка в этой ситуации садится поодаль и опять очень грустно будет за вами наблюдать, не предпринимая никаких акций, чтобы изгнать со своей территории незваного гостя.

Постоянная межвидовая агрессия зачастую не приводит к значимым последствиям. Примером этого могут послужить взаимоотношения черношейной каменки и каменки плещанки на меловых каньонах полуострова Манышлак в западном Казахстане. Эти птицы постоянно нападают друг на друга. Птички с белой головой, грудкой и черным ошейником - очень похожи. Черношейная каменка всегда доминирует и всегда нападает на безответную плещанку.

Структура поселения этих двух видов на склоне ущелья:

- черношнейная каменка до начала прилета пещанок проводит большую часть времени на полянках в нижних частях склона, границы территорий четко соблюдаются именно там, верхняя часть склона посещается птицами довольно редко;
- пещанки прилетают на 2 недели позже, когда у черношнейной каменки территории заняты, границы определены, пары образовались и самки приступили к строительству гнёзд. При появлении пещанки на неё тут же со страшной злобой нападает самец черношнейной каменки и начинает её гнать. И прогоняет на самый верх склона (на малокормные места), после чего успокаивается, а каменка там оседает. Первые пещанки неизменно оттесняются на самый верх склона и здесь мы видим картину, которая оправдывает высокую агрессивность доминанта, - на данном этапе ему удается отстоять свою территорию от пришельцев.
- Но пещанок почти в три раза больше, чем черношнейных каменок и их нашествие продолжается, в конце концов они занимают почти всю верхнюю поверхность склона и на долю высокоагрессивных каменок остаются только их небольшие центры активности. Наблюдается тенденция к взаимоисключению.

Взаимоотношения испанской каменки и каменки пещанки при их совместном обитании в меловых каньонах Мангышлака строятся на взаимоисключении. Это эволюционно близкие виды (прежде подвиды), гибридизирующие в зонах вторичного контакта. Несмотря на заметные различия в окрасе (испанская каменка почти вся белая, а каменка - черная) самцы этих видов рассматривают друг друга как территориальных конкурентов. Хотя птицы занимают одно местообитание, территории пар разных видов не перекрываются.

## Особенности многовидового сообщества рыб

На коралловых рифах обитают помацентры - это небольшие рыбы, активно охраняемые незначительные территории занимают только самцы, которые живут на них очень долго и выращивают там садики водорослей, которые могут обеспечивать их питанием до 10-12 лет. Их главные враги - рыбы попугай, довольно крупные растительноядные формы, которые могут элементарно истребить садики помацентров. Одна рыба-попугай может съесть сразу несколько садиков за один присест. Крошечные помацентры вступают в драку с любой рыбой, которая заплынет на их территорию, независимо от её размера. Довольно курьезно выглядит зрелище, когда помацентр нападет на крупного попугая, который, тем не менее - отступает. Отстаивать свои территории помацентрам удаётся достаточно эффективно и в итоге многовидовое сообщество рыб на рифе делится на два контингента:

- многовидовое сообщество территориальных резидентов, которые перемешаны друг с другом и защищают свои территории абсолютно от всех. Деятельность территориальных резидентов по охране своей территории очень существенным

образом ограничивает численность рыб, которые занимают территории на рифе и рыб, которые участвуют в размножении;

- многочисленные номадные стаи особей, не имеющих территорий, либо по причине отсутствия такового желания (как у рыбы-попугая), либо это рыбы, которым в следствие жесткой конкуренции не посчастливилось занять территорию на рифе, и они вынуждены вести бродячий образ жизни (в надежде, что территория на рифе освободится).

**Характерные особенности** многовидового сообщества растительноядных рыб на коралловом рифе:

1. Огромное видовое разнообразие (до нескольких десятков видов) и численность рыб при очень широком перекрывании экологических ниш разных видов.
2. Исключительная оседлость территориальных резидентов (по данным мечения установлена возможность 6-8-летнего практически безотлучного пребывания особей на постоянных территориях).
3. Очень маленькие размеры территорий, зачастую они в сущности сопоставимы с размером тела владельца.
4. Предельная неспецифичность территориальной агрессивности, готовность отстаивать их перед любым соперником.
5. Высокая численность популяционного резерва - особей, не имеющих возможность занять собственные территории в переуплотненных поселениях на рифе. Освободившаяся территория в течение нескольких часов занимается новым владельцем, причем его видовая принадлежность может быть разной.

## Межвидовые этологические отношения грызунов

Межвидовые этологические отношения и их влияние на динамику популяций и сообществ грызунов изучают в основном экспериментальными методами, применяя их и в полевых, и в лабораторных условиях:

- в лаборатории - это эксперименты по саживанию особей разных видов на общей территории;
- в поле - это изучение популяционных последствий экспериментального изменения численности одного из существующих видов.

У грызунов бывают довольно сложные взаимоотношения, которые оказывают влияние на пространственное размещение разных видов. Представим, что два вида грызунов обитают вместе: серые и рыжие. Для эксперимента поставим на территории живоловки и отловим всех рыжих особей. Проходит несколько месяцев и выясняется, что численность серых грызунов резко возросла. Из этого наблюдения легко сделать вывод, что в данном случае присутствие рыжих оказывает угнетающее действие на серых и не дает им размножаться в той мере, в какой они размножаются в отсутствии конкурентов. Таких опытов на грызунах было проведено очень много.

В случае, если мы имеем два местообитания серых и рыжих грызунов (например, хвойный и лиственный лес рядом), проводим ту же процедуру по отлову рыжих особей. Далее может произойти два исхода:

- либо ничего не изменяется, что означает, что присутствие рыжих грызунов никоим образом на использование биотока серыми не влияет;
- но зачастую серые совершают экспансию в другой биоток - туда, где при наличии рыжих особей их ранее не было. Вывод очевиден - присутствие рыжих грызунов ограничивает распространение серых.

Межвидовая иерархия у мышевидных грызунов выражена очень четко. Это хорошо видно на примере очень четкой линейной иерархии разных видов кавказских мышей (которых на Кавказе очень много): самая крупная и доминирующая представительница - это горная мышь, далее следует желтогорлая мышь, внизу иерархической лестницы самые небольшие мышки - лесная и полевая. Принципы изучения грызунов и птиц совершенно разные: взаимоотношения птиц мы наблюдаем визуально (например, с помощью бинокля), сведения о грызунах получаются в основном путем саживания (помещения их вместе в аквариум или вольер, где довольно быстро определяется, кто из них является доминантом).

Взаимоотношения экзоантропных домовых мышей и полуденных песчанок в Калмыкии имеют дополнительные усложняющие факторы. Домовая мышь не совсем обычна, потому что она проживает не только в домах, но и в дикой природе по берегам многочисленных озер и в полупустыне, где они роют норки и живут рядом с коренными обитателями этих мест - песчанками. Взаимоотношения этих видов довольно сложны:

- при саживании на нейтральной территории взрослые песчанки обоего пола неизменно доминировали над всеми мышами;
- при этом самцы песчанок бывали в особенности агрессивны при контактах с самцами мышей, будучи в большей степени лояльными по отношению к самкам;
- самки песчанок таких различий не делали и гоняли мышей без различия к их полу;
- молодые песчанки всегда доминировали над молодыми мышами;
- если на нейтральной территории встречались молодые песчанки и взрослые мыши, проявления агрессии носили обоюдный характер, правда нападать на песчанок отваживались лишь мышиные самцы;
- агрессивность мышей по отношению к песчанкам заметно возрастала по мере знакомства с территорией;
- если песчанок "на новеньком" помещали в вольер, где уже давно жили мыши, последние обычно встречали новых поселенцев весьма неласково, в особенности самцов.

Совместимость особей разных видов грызунов может быть очень разной. Взаимоотношения между разными видами полевок бывают довольно сложными. Некоторые виды в достаточной степени совместимы друг с другом и могут формировать устойчивые смешанные группы. Желтогорлые и лесные мыши очень агрессивны и всегда однозначно доминируют над полевками. Это представители разных семейств мышиных, которые отличаются в том числе тем, что у полевок хвостики всегда короткие, а мышей - длинные. Если в вольер с полевками подселить мышей, то за короткое время они изживут полевок разными способами, но с роковой неотвратимостью. Создать долгосрочную смешанную популяцию между ними невозможно.

Разные виды полевок достаточно хорошо и мирно сосуществуют между собой. В частности, обычные полевки наших лесов: рыжая, красная, темная и красно-серая полевки. Это разные виды, которые отличаются многими признаками. Если их поместить вместе, то сформируется смешанное сообщество, где будет сформирована иерархия и доминирование, но предугадать, какой вид станет во главе этого сообщества невозможно. Ранг особи в этой межвидовой иерархии зависит не столько от его вида, сколько от его личных качеств: агрессивности, размеров тела и других физических признаков, от социального опыта и т.д. Это смешанное сообщество в общем вольере может благоденствовать довольно долго и прекрасно при этом размножаться. Спаривание разных видов полевок в экспериментальных группах возможно только при отсутствии конспецифических партнеров. При этом число потомков при скрещивании красных самок и рыжих самцов было большим, чем в противоположной комбинации. Тем не менее, в природных смешанных популяциях многие рыжие полевки несут митохондриальную ДНК красных полевок (в некоторых популяциях у всех особей). Обратного носительства чужеродного ДНК не отмечается. Размах современной гибридизации этих видов в живой природе ничтожен - в природе они не рассматривают друг друга как потенциальных половых партнеров. Скорее всего, носительство чужеродной ДНК - результат гибридизации, происходившей в далеком прошлом.

Существенно значение социального опыта в формировании межвидовых отношений у грызунов. Млекопитающие в основном живут в мире запахов, которые являются главным в их картине мира. В зависимости от социального опыта у животных может быть очень разная реакция на запахи: домовые мыши из природных популяций Калмыкии, которые знакомы с полуденными песчанками и знают, как они себя ведут, явственно сторонились предметов, источавших их запах. В то же время московские домовые мыши не только не проявляли такого избегания, но и интересовались этим запахом. Точно так же, по-разному вели себя рыжие полевки по отношению к запаху лесных мышей. Полевки, располагавшие некоторым опытом общения с этими субъектами, избегали всего, от чего исходил мышиный запах. Неопытные полевки особого беспокойства не выказывали и также проявляли к запаху интерес.

## Информационное (сигнальное) воздействие хищников

К числу активно разрабатываемых направлений изучения информационных взаимоотношений в природных сообществах животных относятся исследования так называемого нелетального (non-lethal) воздействия хищников. Имеется в виду, что хищники воздействуют на популяции своих жертв не только путем их прямого истребления ("выедания"), но и оказывают на них специфическое коммуникативное (информационное) воздействие. Головастики лягушек и жаб снижают интенсивность питания и общий уровень активности, если в воде содержатся химические вещества, выделяемые личинками водных хищников.

Воздействие хищников и переуплотнение: весьма широкий фронт исследований информационного воздействия хищников на грызунов. У серых крыс и домовых мышей экспозиция запаха хищника в период беременности вызывает: сокращение размера выводка на 40%, сдвиг в отношении полов в сторону самцов, удлинение беременности. Впервые такие же эффекты были установлены для запаха собственного вида при условии, что источником мочи были особи, содержащиеся в условиях переуплотнения. При этом крысы теряют в весе настолько быстро, что у них начинается распад белков, в результате чего их моча по своим химическим качествам становится очень похожа на мочу хищников. Проведены эксперименты по имплантации крысам эндотоксинов, стимулирующих повышение уровня альфа-простагладинов, усиливающих катаболизм мышц. Моча таких животных по своему воздействию на размножение крыс неотличима от мочи хищников. Установлено, что чувствительным периодом для эффективного воздействия хемосигналов хищника или конспецифичных особей, обитающих в условиях переуплотнения, являются ранние стадии беременности (период имплантации эмбрионов).

Феромонная регуляция у грызунов на межвидовом уровне. Химические сигналы домовой мыши подавляют рост и развитие детенышей хомячка Кэмпбелла. С 12-суточного возраста их содержали на подстилке из-под семейных групп домовых мышей. В 30-суточном возрасте проводится контроль состояния репродуктивной системы. Отмечено ярко выраженное отставание в росте (масса тела) и репродуктивном развитии (масса репродуктивных органов) экспериментальных животных по сравнению с контрольными. Ингибирующее воздействие запаха домовых мышей выражено даже сильнее, чем аналогичное воздействие запаха хищника (мочи кошки), который тоже вызывает задержку полового созревания самцов хомячка. Таким образом, в местах совместного обитания ольфакторные сигналы домовых мышей могут эффективно влиять на демографические процессы других грызунов.

## Межвидовые взаимоотношения хищников

В зависимости от своих физических возможностей африканские хищники при каждом удобном случае стремятся друг друга убивать: львы могут убивать гиен, леопардов и собак, гиены могут убивать старых львов, изгнанных из прайда. По-

видимому, ни один лев в африканской саванне не кончает свои дни безмятежно, они становятся беспомощны, голодают и становятся жертвами гиен. Леопард - это одиночный хищник, индивидуалист, который выходит из положения тем, что прекрасно лазает по деревьям. Они побаиваются львов и гиен (которых очень не любят) и на дневное время леопарды устраиваются на дереве. Убив антилопу, леопарды затащивают её на дерево (держа в зубах), на высоту 5-6 метров, что говорит о силе этого животного (вес самца леопарда в среднем - 60 кг., антилопы -100).

Львы и гиены - два главных хищника африканской саванны. Во-первых, в силу своих размеров, а во-вторых, в силу того, что они живут многочисленными и очень сплоченными сообществами (гиены до 80 особей, львы до 30). При схватке один на один лев несомненно победит гиену, но дело это непростое, так как сила укуса пятнистой гиены (давление на поверхности зубов) максимальна среди всех хищных млекопитающих. Хищные зубы гиены больше хищных зубов льва. Гиены съедают добычу целиком вместе с костями (говорят, что гиена способна раздробить даже бедренные кости жирафа). Поэтому львы побаиваются гиен, способных нанести калечащие укусы. Тем не менее львы и гиены - вечные враги, которые постоянно преследуют друг друга и конкурируют за пищу. Не потому что её мало в саванне, интрига состоит в том, что как только один из соперников убивает антилопу и разносится запах крови - появляется желающий её отобрать. Вопреки обычному мнению пятнистые гиены - не падальщики, они великолепные охотники. Поскольку клан гиен и прайд львов занимают одну территорию, они часто вступают в конфликты.

Если сравнивать физические кондиции льва и гиены, нужно отметить, что лев бегает намного быстрее. Скорость рывка льва на коротких дистанциях почти 80 км. в час, он может догнать любую антилопу, но долго так бегать он не может. Вне конкуренции по этому параметру гепард, который развивает скорость более 100 км. в час. Скорость бега гиены порядка 50 км. в час. Успех гиен в соперничестве с львом состоит в том, что у них очень развита акустическая сигнализация, как только возникает конфликтная ситуация, они начинают очень своеобразно гомерически хохочать. Эти оглушительные звуки разносятся по всей саванне и сородичи собираются на помощь. Исход драки в большой степени зависит от численного превосходства львиц (обычно охотятся именно они) или самок гиен (которые крупнее самцов) - соперников почти равного веса и равных возможностей. Психологический поединок льва и альфа-самки гиены (даже при отсутствии добычи) может иметь трагический исход. Самка демонстрирует льву своё неуважение и метит территорию, лев крайне раздражается и когда решает с ней покончить, ему это довольно быстро удается. Лев поступает очень мудро - он почти всегда убивает именно альфа-самку и клан гиен лишается особи, которая руководит всей их жизнью, в стае возникает ожесточенная борьба за власть. В итоге гиены начинают драться друг с другом, количество особей, живущих на данной территории уменьшается, что выгодно львам в конкурентной борьбе. Если бы лев убил всех гиен, то на их место в течение нескольких недель пришли бы новые кланы, которые не обладают своей территорией.

**Пространственные взаимоотношения** этих видов могут быть разными. Использование одной и той же территории кланом гиен и прайдом львов при их низкой численности характеризуется дистанцированием. В национальном парке Малави в Восточной Африке центры активности животных обособлены: в северной части парка живут львы, в южной - гиены.

Взаимоотношения двух видов муравьев, которые тоже являются хищниками, отражены в экспериментальной работе, результаты которой оказались похожими. Были изучены две пары муравьев: черноголовый муравей (абсолютный доминант) и черный блестящий муравей (субдоминант), луговой муравей (абсолютный доминант) и прыткий муравей (субдоминант). В ходе эксперимента огораживалась некоторая территория и на ней субдоминанту в муравейник подкладывали куколок, взятых из муравейников, находящихся на другой территории. Куколки для муравьев - величайшая ценность, они пестовали их до вылупления особей, которые включались в семью. В результате численность семей субдоминантов резко возросла, поведение доминанта тут же изменилось в худшую сторону - они стали убивать субдоминантов в большом количестве в ходе жесточайших войн. Но в тот момент, когда численность субдоминанта сравнялась с той, которая была до начала эксперимента, война прекратилась. Доминанты довели численность субдоминантов до приемлемого для себя уровня и остановились (как и в случае львов и гиен). Близкие виды, которые сосуществуют на одной территории, отслеживают друг друга и осуществляют подчас очень сложные взаимодействия.

## Лекция 11. Межвидовые ассоциации

Межвидовые отношения в большой мере строятся на принципах неравенства, на принципах асимметрии. В отношении межвидовой агрессивности, межвидовой территориальности это имеет своим следствием то, что из взаимодействующих видов формируется некая межвидовая иерархия, когда один вид занимает господствующее положение по отношению ко всем прочим. Во многих случаях эта иерархия имеет четкий линейный характер.

Сегодня мы будем говорить не об агрессивности, а наоборот: **о взаимном тяготении, о взаимной лояльности** и о межвидовых ассоциациях - устойчивых во времени и пространстве объединениях особей разных видов.

### Временные межвидовые ассоциации

Африканская саванна – это экосистема с огромной концентрацией крупных травоядных и хищных животных. Круговорот жизни для всех её жителей имеет свой закономерный финал – каждый из них завершает свой жизненный путь и превращается в некую субстанцию, которую экологи изящно называют мортмасса. Представим, что мортмасса скапливается и никуда не пропадает, в этом случае, лет через 10 саванна представляла бы собой крайне непривлекательное кладбище. Но этого не происходит и самыми первыми, кто об этом заботится, являются очень крупные птицы, которые интересуются этой мортмассой. В Африке их очень много, представлены самые разные виды птиц: грифы, сипы, гигантский аист Марабу, стервятники. Как только всходит солнце, и земля чуть-чуть прогревается его приветливыми лучами, от неё начинают подниматься восходящие потоки теплого воздуха. Это как раз то, что необходимо грифам, потому что они могут пользоваться только парящим полетом и для того, чтобы парить на недвижимых крыльях, им нужно поймать термик (термический поток), дальше они могут парить часами, практически не затрачивая никакой энергии. Над саванной, иногда на высоте нескольких километров, парят десятки видов птиц. Между ними существует достаточно четкое взаимодействие, они друг друга не только видят, но и наблюдают друг за другом (зрение у этих птиц великолепное, труп зайца гриф видит с высоты 5 км.). Как только одна из птиц начинает пикировать вниз, что означает, что она заметила добычу, тут же со всех сторон к ней слетаются остальные падальщики и начинается пиршество.

Между санитарами саванны формируется строгая иерархия. Размер - это первый значимый фактор статуса в иерархии, на верху которой находится африканский ушастый гриф (название основывается на том, что у этих птиц по бокам шеи с каждой стороны имеются большие кожные складки), далее располагается африканский гриф, гриф Рюппеля, на самом нижнем уровне находится стервятник. Конкуренция за удобные места у добычи жесточайшая. Стычки между особями одного и разных видов происходят ежеминутно, смысл стычек - добраться до мягких тканей туши, за эти небольшие участки идет самая ожесточенная драка.

В сообществах пернатых падальщиков ушаственный гриф занимает ранг доминанта. С одной стороны, в какой-то степени грифы затрудняют кормление для более мелких и слабых видов, но с другой стороны, их присутствие полезно для субдоминантов, так как эти птицы выполняют очень важную функцию - разрывают шкуру туши.

Гиены и шакалы создают неудобства для грифов, но в то же время облегчают им доступ к падали. Зубы гиены - инструмент более мощный, чем клювы грифов, а шкура у антилоп, зебр, а тем более буйволов очень прочная. Гиены начинают разделку, быстро насыщаются, освобождают место и тогда уже прилетают грифы.

Мы видим довольно сложное сообщество, в котором играют свою роль и экологические и поведенческие факторы, но для нас важно то, что это сообщество существует ограниченное количество времени. Как только зебра или антилопа съедены - все его участники разлетаются и разбегаются в разные стороны и практически забывают друг о друге. Вся межвидовая ассоциация распадается и прекращает свое существование.

### Экстерриториальные межвидовые ассоциации

Значительно более интересны те межвидовые ассоциации, которые существуют довольно долго как единое целое и те ассоциации, которые могут передвигаться как единое целое.

**Межвидовые ассоциации** - смешанные группы, которые возникают не под давлением внешних обстоятельств, а благодаря **активному стремлению особей разных видов к обществу друг друга**.

К числу важнейших признаков межвидовых ассоциаций можно отнести также их **экстерриториальность**, то есть способность поддерживать свою монолитность вопреки достаточно широким перемещениям в пространстве.

### Межвидовые ассоциации = Смешанные стаи

**Эквипотенциальная стая** -  
сообщество равных возможностей и  
безликой анонимности

- Тип сообщества, в котором социальное положение особей не зависит от их персональных особенностей, а определяется принадлежностью к определенной группе (самцы-самки) или

**Оседлая социальная группа с  
постоянным составом** --

сообщество неповторимых личностей и  
торжествующей индивидуальности

- Тип сообщества с четкой персонализацией взаимоотношений между особями.
- Индивидуальное распознавание всех членов группы, независимо от их видовой принадлежности.

положением в пространстве в данный момент времени.

- Проявления индивидуальности сведены к минимуму под прессом высокой численности и постоянных перемещений с места на место.

Стая скворцов - типичный пример сверхмногочисленной эквипотенциальной группировки, где поведение каждой особи всецело подчинено "воле толпы" и законам коллективного маневрирования.

Одной из главных достопримечательностей Африки и её национальных парков является знаменитая великая африканская миграция двух видов - антилоп гну и зебр в Восточной Африке, участие в которой принимает более 2 млн. особей. Грандиозная миграция происходит практически по кругу, по часовой стрелке, включая территории нескольких заповедников мировой известности: Национального парка Серенгети, заповедника Нгоронгоро, заповедника Масаи-Мара. Общая протяженность маршрута порядка 1 000 км., длительность его прохождения - год. Где-то по пути следования животные обзаводятся потомством.

Такая миграция вызвана тем, что зебры и антилопы гну - это травоядные животные, они питаются травой (но не кустарниками), а трава в Африке довольно быстро высыхает. В сухой сезон, когда нет дождей, трава лишается малейших следов влаги, но остается очень питательной, по сути - это сено. Насыщаться ею зебры и антилопы могут сколько угодно долго, но при этом им необходима вода, они обязательно должны пить, а в сухой сезон во многих местах в Африке с водой дела обстоят плохо - её просто нет. Животные вынуждены постоянно мигрировать вслед за движением атмосферных фронтов, которые несут с собой влагу.

2 млн. животных движутся как одна стая, которая растягивается на десятки километров, осуществляя безостановочное совместное движение. Несмотря на совместное движение, в этом сообществе присутствует некоторая микроструктура, зебры и гну не перемешиваются в форме броуновского движения, а держаться несколько обособлено друг от друга. Что является следствием совершенно разной социальной организации в сообществах этих животных: у гну межперсональных связей обычно не бывает, каждая антилопа живет своей жизнью, но всегда рядом с другими особями, далеко друг от друга они не удаляются; у зебры имеются гаремы, в составе которых обычно 5-6 кобыл, во главе которых стоит мощный и агрессивный жеребец, рядом находится неполовозрелая молодежь. Во время миграции гаремы зебр каким-то образом сохраняются, возможно потому, что животные прекрасно распознают друг друга.

## Пример пространственной компактности многовидовых ассоциаций.

Альтернативный пример межвидовой ассоциации в предельном своем выражении - это небольшие коралловые рыбы помацентры. Семья трехточечного помацентра включает 10-15 особей разного размера, которые живут вместе в течении долгого периода времени. Трехполосый помацентр формирует семью, единое целое - это гарем, который возглавляет крупный самец, в семью входят до 12 самок и молодые рыбки. У некоторых, даже позвоночных животных происходит смена пола у одних и тех же особей. У самок трехполосого помацентра существует практически линейная иерархия, но что происходит, если из семьи убрать самца, допустим он погиб, его съела барракуда или мурена. Происходит очень интересная вещь - главная самка тут же начинает превращаться в самца, то есть внутри её организма происходят гистологические изменения, смена пола, которая происходит довольно быстро (занимает максимум несколько месяцев). Самка превращается в самца и группа продолжает существовать в привычном виде и режиме.

Стационарная смешанная стая трехполосых и золотистых помацентров - **предельный случай пространственной компактности** многовидовых ассоциаций. На одной колонии кораллов неотлучно в течение многих лет держится смешанная семья помацентров. Площадь охраняемой территории составляет несколько квадратных метров, состав группы от 2 до 25 особей. Степень оседлости и малоподвижности группы удивительны. Кормятся эти рыбы планктоном, мельчайшими раками, которых приносит течением в большом количестве. Это замкнутое сообщество со сложной социальной структурой, между видами помацентров существует иерархия (как и в случае с красными, серыми и рыжими полевками), которая охватывает обе группировки. Во главе иерархии в разных случаях может находиться самец или того, или другого вида. Это достаточно интегрированная социальная организация.

## Основные проблемы, которые интересуют этологов, биологов и экологов, когда они изучают межвидовые ассоциации

Что хочется узнать о тех или иных видах животных?

1. Почему группы или стаи разных видов движутся в пространстве сообща, а не порознь? Почему они присоединяются друг к другу, каковы причины?
2. Инициатива какого вида лежит в основе формирования многовидовых смешанных стай? Является ли эта инициатива односторонней или взаимной?
3. Каким образом присутствие одного вида влияет на поведение другого?
4. Какую пользу и какой ущерб приносит видам их участия именно в многовидовых стаях?
5. Насколько регулярно возникают ассоциации между данными видами и какая доля их населения вовлечена в смешанные группы?

## Межвидовые ассоциации небольших приматов

В Африке обитает около 30 видов мелких приматов: мартышек, колобусов и мангобеев. Многовидовые ассоциации являются нормой их жизни. Типичный облик этих мартышкообразных обезьян отличается от павианов, это почти исключительно древесные обезьяны, которые проводят на деревьях почти всё своё время. Самые многочисленные африканские обезьяны (по крайней мере в Восточной Африке) - это зеленые мартышки. Мартышки довольно забавные существа, многие из них очень ярко окрашены и имеют пятнышки на мордочках.

Концентрация видов тоже довольно высока - в тропическом лесу Камеруна на 1 км<sup>2</sup> можно встретить от 5 до 7 представителей только рода настоящих мартышек, плюс мангобеев и колобусов. В этих условиях практически все группы являются смешанными (до 5 видов, но чаще только 2 вида). Межвидовые ассоциации являются для этих животных очень характерными и типичными. Во многих случаях встретить одновидовую группу обезьян возможности не представится, даже если искать её по лесу целый день. Возникает вопрос: что собственно их побуждает к объединению? Одна из гипотез состоит в том, что это выгодно с точки зрения противостояния хищником. Мелкие обезьяны являются добычей немалого количества хищных животных, например, хохлатого орла - очень крупной и сильной птицы, главного врага древесных обезьян в тропических лесах Западной Африки. Достается обезьянам и от леопардов, которые легко и непринужденно передвигаются в кронах деревьев. Несмотря на тонкость суков, леопард может как птица перелетать с ветки на ветку, независимо от того, что вес даже самки леопарда составляет около 40 кг. Неудивительно, что они ловят маленьких и очень проворных обезьян довольно легко и часто. На этом перечень охотников на мартышек не заканчивается: есть ещё африканский питон, который с удовольствием ими пообедает; колобусы и мартышки служат излюбленным объектом охоты для нашего ближайшего родича - шимпанзе. Поэтому гипотеза о том, что обезьянам выгодно объединяться в многовидовые группировки в какой-то мере правдоподобна и оправдана.

**По каким причинам разные виды объединяются** в многовидовые ассоциации, а не наращивают численность своего вида?

- В случае с обезьянами в первую очередь дело в конкуренции за пищу, обезьяны разных видов питаются по-разному: одни интересуются листьями, другие потребляют плоды, третьи едят насекомых. Поэтому, когда объединяются группы разных видов, то они не вступают в конкуренцию за пропитание.
- Второй причиной является увеличение количества глаз, которые сканируют окружающее пространство и, следовательно, увеличивается шанс заметить хищника.

Один из хорошо изученных примеров межвидовых ассоциаций - это два вида мартышек: голубая мартышка - доминант и лидер смешанной группы, определяющий

вид и направление всех передвижений, это крупный вид мартышек, самцы которого достигают до 15 кг.; краснохвостая мартышка - субдоминант и сателлит, повсюду следующий за голубыми мартышками.

Оба вида живут семьями от 10 до 30 особей на охраняемых обособленных территориях площадью от 25 до 50 га. Состав группы: 2-3 самца, 5-6 самок и молодежь, которая держится вместе с половозрелыми особями. Дневной переход группы составляет около 1,5 км. За день группа обследует примерно треть своего участка. Практически везде, где эти виды обитают совместно, они всегда держаться смешанными стаями, но при этом роли у них разные. Инициатором образования смешанных группировок всегда является краснохвостая мартышка, а лидером - всегда голубая мартышка. Ночуют они в разных местах, каждая обезьянка устраивается в своем излюбленном месте. Проснувшись утром, они первым делом начинают кричать. Во-первых, они кричат для того, чтобы заявить свои права на территорию и уведомить окружающих особей своего вида о том, что данная территория ещё занята. Кроме того, по этим крикам они находят друг друга, определяя местоположение другой группировки. Красные мартышки приходят к голубым и весь день следуют за ними как тень. Голубые мартышки живут сами по себе, не обращая внимание на своих сателлитов. Роли участников многовидовой ассоциации четко расписаны.

В тропических лесах по другую сторону Атлантического океана, в Южной Америке живут тамарины или игрунки, которые тоже образуют многовидовые ассоциации (иногда до 3-ех видов вместе). Основное их отличие от африканских мартышек состоит в том, что семейные группы тамаринов малочисленны (5-6 особей максимум): самка и 2 самца - это полигандрия. Второе отличие состоит в том, что тамарины обычно не защищают свои территории, то есть у них семейные участки обитания сильно перекрываются, что приводит к тому, что на одном участке местности живут несколько групп одного вида и несколько групп другого вида. Группы одного вида путешествуют относительно независимо друг от друга, группы разных видов, как правило, тяготеют к совместному дневному передвижению. Картина та же, что и у мартышек: nocturne виды отдельно, утром кричат и по крику находят друг друга.

Интересно, что у тамаринов существуют альянсы между группами разных видов, то есть группа вида А всегда связана с группой вида В, другая группа вида А всегда связана с группой вида С и т.д. Тамарины каждый раз находят именно ту группу противоположного соседнего вида, с которой они связаны. За счет того, что обезьяны перемешаны в пространстве - возникает очень сложная конструкция.

Эти группировки обезьян ведут оседлый образ жизни, приурочены к определенной территории, участку обитания, на котором проводят всю свою жизнь.

## Межвидовые ассоциации видов, свободно перемещающихся в пространстве

Зимующие в массе в Англии чибисы и бурокрылые ржанки (северный тундровый кулик, который зимует в Западной Европе) практически всегда держатся на зимовках смешанными стаями. Оказалось, что образование смешанных стай у этих птиц происходит достаточно упорядоченным способом: инициатором всегда выступают ржанки, лидером стай всегда являются чибисы. Утром птицы находят друг друга, ржанки подлетают к чибисам, вливаются в их стаю, дальше они весь день летают вместе - чибисы сами по себе, ржанки вслед за ними.

Также массово зимующие в Западной Европе птицы - это наши дрозд-рябинник и белобровик, которые являются стайными видами. Между ними также формируется асимметричная система взаимоотношений, то есть стаи белобровиков всегда присоединяются к стае рябинников и далее следуют за ними, являясь их сателлитами. Рябинники напрямую белобровиками никак не интересуются и ведут себя совершенно автономно и независимо.

### В чем биологический смысл подобных альянсов?

Авторы работ по их изучению полагают, что дело в различной степени возбудимости особей. Действительно, чибисы более возбудимы, чем ржанки. Рябинники тоже возбудимей белобровиков. Это выражается в том, что если подойти к стае чибисов, то они срываются и улетают на расстояние не менее 100 метров. Ржанки более доверчивые и спокойные птицы, они подпускают человека на 50 метров и ближе. Авторы работ считают, что и белобровики, и ржанки ощущают дефицит собственной бдительности. Это объяснение в достаточной степени антропоморфно, но оно было предложено и в данном случае имеет место быть.

Смешанные зимние стаи мелких насекомоядных птиц - один из наиболее удобных и популярных объектов при изучении структуры межвидовых объединений. По зимним стаям синиц существует множество интересных работ.

Между зимующими синицами всегда существуют довольно четкая линейная иерархия. В наших европейских лесах на вершине иерархии стоит самая крупная большая синица, потом идут лазоревка, хохлатая синица, буроголовая гаичка, московка, ополовник и желтоголовый королек. Но на Дальнем Востоке, где также живет большая синица, над ней доминирует тиссовая синица, которая чуть-чуть покрупнее.

Буроголовые гаички и хохлатые синицы (grenadierki) - эталон абсолютной оседлости. Вся жизнь этих птиц проходит в лесу, который они не покидают и зимой, и летом (в отличие от большой синицы, которая на зиму стремится перебраться поближе к человеку). Зимуют эти птицы на своих, довольно обширных гнездовых участках, размер которых составляет 8-10 га. Основу питания для них в это время составляют собственные запасы (семена хвойных: ели и сосны), которые позволяют им безбедно

существовать в суровых условиях среди холода и снега. Их неутомимая запасательная деятельность длится весь год. Каждая гаичка запасает до 500 тыс. семечек за год, что составляет 15-16 кг. Самец и самка образуют постоянную пару на всю жизнь, смена партнера возможна только по причине гибели одной из птиц (что происходит довольно часто, птицы короткоживущие, 2-3 года). Буроголовые гаички и хохлатые синицы зимой почти всегда живут вместе и держатся смешанными стаями. Полная аналогия с обезьянами: центром и лидером смешанной стаи являются хохлатые синицы, они же доминанты в сфере агрессивного поведения, инициатором образования стаи являются подчиненные им гаички. Ночуют птицы порознь, каждая в своем отдельном дупле, утром они находят друг друга по попискиванию и в течении всего дня гаички бесконечно следуют за синицами.

За океаном, в Северной Америке, тоже есть несколько видов синиц, включая гаичку и свою хохлатую синицу (несколько отличный от нашего вид). Интересно, что распределение социальных ролей между гаичками и хохлыми синицами в США и Канаде осуществляется точно также, как и в России.

Оседлые синички стаи формируются следующим образом: на каждой отдельной территории живет пара особей - самец и самка, далее у них появляются птенцы, пара их кормит и выращивает, когда птенцы становятся более-менее самостоятельными, то в середине лета они покидают родные территории и родителей, сбиваются в стаи и отправляются в странствие (последнездовая дисперсия). Это не миграция, они просто кочуют по территории, не выказывая никакого определенного направления. Далее молодые птицы оседают на новых территориях, найдя на них взрослых особей, к которым можно присоединиться. Но практически всегда эти, вновь присоединившиеся молодые особи, не являются потомками взрослых особей - хозяев данной территории. Происходит своеобразное перемешивание и получившиеся группировки далее зимуют вместе.

Социальная организация квазисемейной зимней группировки оседлых синиц выглядит следующим образом: пара взрослых птиц - владельцев территории; пара сетолетков (особей, появившихся в этом году, самец и самка, которые нежно друг к другу привязаны, формирующаяся пара), постоянно живущая на территории (молодые птицы не являются потомками хозяев участка обитания); сеголетки - путешественники, кочующие с одной территории на другую, живя то с одной, то с другой группой. Что происходит, если в условиях суровой зимы погибает одна из птиц основной пары, допустим, самец - хозяин территории. Тут же формирующаяся пара сеголетков распадается, и самец занимает роль в основной паре со взрослой самкой, передвигается по иерархии и становится хозяином территории. Весной молодых птиц сразу сгоняют с территории, и они отправляются на поиски своих участков, а основная пара приступает к новому раунду размножения.

Существуют некоторые различия между социальной организацией базовой стаи оседлых синиц в зимний период, проживающих в России и в Америке. У наших гаичек

и хохлатых синиц зимой всё-таки сохраняется семейная структура: каждая пара, вместе с присоединившимися к ним молодыми особями, всегда держится на обособленной территории. Американские синицы, как правило, объединяются вместе в составные стаи - расширенные группировки из 2-3 пар взрослых особей и плюс к ним молодежь, которые объединяют свои территории и совместно их используют. С приходом весны группировки распадаются, пары обособляются на своих участках, а молодежь изгоняется. В европейских лесах России, в зимний период можно довольно часто наблюдать как объединяются участки обитания оседлых групп хохлатых синиц и гаичек. На одном участке обитает по паре синиц и гаичек, выбор пути осуществляют хохлатые синицы, а гаички следуют за ними. Интересная ситуация возникает тогда, когда синицы обладают более крупным участком, на котором размещается пара синиц - хозяев и несколько территорий гаичек. Хохлатая синица может передвигаться по всей территории, гаички - только в пределах своих участков, которые охраняются в течении всего года. Если наблюдать за немеченными птицами, то мы увидим такую картину: летят хохлатые синицы, за ними летят гаички. Если птицы помечены, то мы поймем, что гаички сопровождают синиц только в пределах своей территории - доведя синицу до границы, они возвращаются обратно, а синицу встречает другая пара гаичек.

### **К чему приводит жизнь в смешанных стаях?**

Лучше всего это можно проиллюстрировать на примере тех же синиц. В местах сбора корма (в том числе и во время зимовки) самые мелкие синички - московки и желтоголовые корольки обычно кормятся или на самом верху кроны дерева, или на её периферии. Большая синица, буроголовая гаичка и хохлатая синица используют с этой целью центральную часть кроны дерева.

Что происходит в стаях разного состава? Когда совместно кормятся московки, корольки, хохлатые синицы и буроголовые гаички, распределение их кормовых ниш выглядит следующим образом: в ситуации отсутствия мелких видов, на периферию кроны перемещается и кормится там хохлатая синица, если отсутствуют и хохлатые синицы, то тогда там начинают кормиться буроголовые гаички. Поведение гаички зависит от размещения доминирующих видов: большой и хохлатой синиц. Если кормятся гаички и большие синицы, то большие синицы используют в качестве кормовых ниш центральную часть кроны, а гаички - периферию. Если вместе ищут пропитание гаички и хохлатые синицы (которые чаще всего сосуществуют друг с другом), то хохлатая синица окажется на периферии, а в центре кроны - гаичка. Это достаточно лабильная структура, которая меняется в зависимости от того, какие виды там присутствуют. Таким образом, состав смешанной стаи синиц очень сильно влияет на выбор мест кормежки разными участниками этих стай.

Смешанные стаи мелких птиц в тропических лесах - очень характерное явление. По тропическому лесу можно идти в течении часа и не увидеть ни одной птички, только орут цикады. Вдруг вы попадаете в скопление десятков видов мелких птиц,

которые летают вокруг, явно держась вместе. Пройдя эту стаю, опять можно идти по лесу, часами не встречая его пернатых жителей, а потом снова попасть в новую стаю.

Изменение численности и состава смешанной стаи. Трехполосая муравьеволовка является ядром смешанной стаи, к которой все время присоединяются разные птицы. Но присоединяются они точно также как гаички, то есть каждая из этих птичек сопровождает муравьеволовок только в пределах своей территории, как только та уходит за пределы территории, они оставляют смешанную стаю.



БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ФАКУЛЬТЕТ  
МГУ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА



*teach-in*  
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ