

## **Лекция 5**

### **Тема: Социальная организация животных**

#### **Вопросы:**

- 1. Характеристика организованных сообществ**
- 2. Эволюции агрессивного поведения**
- 3. Основные типы сообществ**

Социальное, или общественное, поведение животных составляет обширный раздел этологии. Изучение характера иерархических взаимоотношений животных и развитие социального поведения в онтогенезе играет важную роль для понимания их поведения.

В настоящий момент достаточно подробно описаны внутригрупповые отношения у большого числа видов практически всех таксономических групп животных. Традиционно принято делить все виды животных на одиночных и живущих группами. На деле такой взгляд достаточно далек от истины.

Как показывают многочисленные наблюдения, строго одиночных видов практически не существует. В определенные периоды жизни все животные, так, или иначе, контактируют с представителями своего и чужих видов, а часто образуют более или менее устойчивые и организованные сообщества.

Биологические преимущества группового образа жизни несомненны. Животные, образующие стада или стаи, легче обеспечивают себя кормом и затрачивают меньше энергии на пищедобывательную деятельность. Чрезвычайно велико значение группового образа жизни в защите от хищников. Своевременное обнаружение опасности и сигнализация о ней обеспечивает эффективное избегание нападения хищника (рассредоточение, убежание и пр.), а в ряде случаев вызывает и активно-оборонительное поведение. При этом возможности непосредственной обороны в составе стаи, несомненно, выше.

Одиночные особи часто просто не в состоянии защититься от хищника, от которого стадо (стая) обороняется вполне успешно. Это широко известно в отношении рыб, птиц, копытных млекопитающих и многих других животных. Для того, чтобы группа животных была названа организованным сообществом, должны выполняться пять правил. Характеристика организованных сообществ:

1. Все организованные сообщества обладают сложной системой коммуникаций (то есть системой непосредственного общения путем передачи друг другу различных сигналов - звуков, жестов, мимики, положения тела и др.).
2. Разделение функций, основанное на специализации (имеется вожак, на поведение которого ориентируются все остальные животные).
3. В поведении членов организованных сообществ наблюдается когезия - стремление особей держаться в более или менее тесной близости друг к другу.
4. Постоянство состава. Миграции в сообществах почти не происходят. «Уважительной причиной» для миграций служит периодическая смена самцов, оставляющих больше всего потомства. Особи, составляющие

сообщество, знают друг друга «в лицо», т.е. индивидуально распознают друг друга.

5. Затрудненный доступ для особей того же вида, не являющихся членами данной группы. Сообщество сопротивляется иммиграции «чужаков».

*Сообщества организованы по двум главным факторам - доминированию и территориальности.* Во всех случаях, когда особь в своем поведении не ориентируется на других особей, а остальные на неё ориентируются, можно сказать, что первая особь является доминантом.

Выделяют две системы иерархии:

а) относительная иерархия - основана на закреплении территории, за какой - либо особью. Особь, которая находится на своей территории, всегда является доминантом, даже если «чужак» (своего вида) физически сильнее. Территорию можно определить как область, в пределах которой ее постоянный обитатель пользуется в отношении права доступа к ограниченным ресурсам преимуществом, не принадлежащим ему в других областях.

На границах территориальных участков две соседские особи испытывают противоречивые стремления - борьбы и бегства. По мере продвижения вглубь своей территории особь-хозяин проявляет агрессивные реакции, а «чужак» - реакции подчинения и убегания. Такое поведение обеспечивает лучшее распределение ограниченных ресурсов - пищи, мест отдыха, поэтому территориальное поведение и закреплялось в процессе эволюции как высокоадаптивное. Животные очень редко применяют насилие к особям своего вида, чаще всего дело заканчивается демонстрациями угроз и демонстрациями подчинения.

Из приматов территориальными являются многие полуобезьяны (лемуры), игрунки и мармозетки (обезьяны Южной Америки), гиббоны и орангутанги. Территориальные полуобезьяны метят свои территории запахом. Территориальные игрунки и гиббоны «защищают» территории пронзительным криком, отпугивающим чужаков;

б) абсолютная иерархия - это иерархия в группе. Формы абсолютной иерархии:

1) деспотическая иерархия (тонкотелы, лангуры, долгопяты). Есть только один доминант - единственный половозрелый самец;

2) семейная иерархия - кроме самца-доминанта у самок также имеется линейная иерархическая структура. Доминируют более старшие самки в «гареме». Самец-доминант не позволяет подчиненным самкам удаляться, если они отходят, например, за пищей, самец сначала угрожает им, а затем их кусает. Как правило, до укусов дело не доходит, самки возвращаются, стоит только самцу «пристально» посмотреть на них. Также самец кусает «ссорящихся» самок.

3) линейная иерархия. В случае линейной иерархии, кроме *доминанта* имеется вторая по иерархическому уровню особь - *субдоминант*, который ориентируется только на доминанта, а на поведение остальных особей не обращает внимания. Третья особь - *субсубдоминант* - ориентируется на доминанта и субдоминанта и т.д. Такой строгий иерархический порядок

описан у берберийских макаков, обитающих в Марокко.

Агрессия доминанта распространяется, как правило, только на субдоминанта и т.д. В линейную иерархию макаков включены все особи, кроме младенцев-сосунков, им никто не угрожает;

4) круговая иерархия встречается в животном мире только у куриных птиц, но наблюдается иногда в замкнутых группировках людей. Особь А доминирует над особью В, В - над С, а С - над А. Имеется также особь, которую клюют все;

5) сквозная иерархия: доминант доминирует над всей группой у павианов, гамадрилов, мандрилов, толстотелов и др. приматов. Кроме обезьян этот тип иерархии встречается у грызунов, у волков, у антилоп и др.;

6) ролевая иерархия: самка, имеющая детеныша, у приматов доминирует над самкой, не имеющей детеныша. У павианов самец низкого ранга, который начинает исполнять роль няни, сразу повышает свой ранг. Роль няни часто у приматов выполняют неразмножающиеся самки - «тётушки»;

7) доминирование по определенному поведенческому акту - одна особь первая пьет, вторая - первая ест, третья - первая размножается. (Встречается, например, у собак. У этих животных главное поведение - пищевое, поэтому пищевой доминант будет «основным» доминантом).

Образование сообществ животных происходит на основе взаимодействия следующих факторов:

1) общественного инстинкта, побуждающего их объединяться с сородичами и поддерживать с ними постоянные контакты;

2) внутривидовой агрессивности, которая позволяет установить и поддерживать определенный порядок в сообществе.

Индивидуальная дистанция между отдельными особями в сообществе представляет собой некоторый отдаленный аналог охраняемой территории одиночного животного. Будучи членом стаи, каждая особь пытается оградить себя от всяческих случайностей, например, от неожиданного нападения одного из своих братьев. Поэтому она сохраняет вокруг себя некоторый вакуум пространства. Величина индивидуальной дистанции изменяется в зависимости от разных факторов:

- Во-первых, она минимальна в период совместной жизни выводка. Мать обогревает своих детенышей и кормит их молоком. Детеныши, с еще не совершенной терморегуляцией, держатся вплотную друг к другу, создавая тем самым для себя более постоянную температуру. То же самое происходит и в семье одиночных птиц. Однако по мере того как птенцы вырастают, в семье возникают явные признаки взаимного антагонизма, который позднее приводит к ее распаду и к восстановлению типичного для вида одиночного способа существования.

- Второй период, когда животные пренебрегают индивидуальными дистанциями, охватывает время образования пар. У многих видов самец и самка вступают в телесный контакт только в моменты совокупления. Все остальное время они держатся поодаль друг от друга, и всякая попытка со стороны одного из супругов нарушить индивидуальную дистанцию

наталкивается на недвусмысленную угрозу.

- В разных ситуациях дистанции между особями определенного вида могут быть неодинаковыми, но у каждого вида существует некоторая минимальная дистанция, попытка нарушить которую всегда вызывает явное противодействие. Между отдельными особями в группе всегда устанавливается определенная дистанция, которая необходима для их нормального взаимодействия.

- Разное поведение требует разного расстояния между животными. Опознавание матери и детеныша друг друга, ухаживание самца за самкой, угрозы двух соперников производятся с расстояния индивидуальной дистанции. А слежение за перемещением членов соседней стаи или чужаком, вторгающимся на территорию, занятую стаей, - с расстояния групповой дистанции.

- Существует и видовая дистанция - расстояние, на котором животное способно отличить представителя своего вида от других. Одним из важнейших факторов поддержания структуры сообществ является агрессия.

Изучению феномена агрессии уделял большое внимание К. Лоренц. Этой проблеме посвящена его книга «Агрессия - так называемое зло», написанная в 60-е гг. и переведенная на русский язык в 1994 г. Как указывает К. Лоренц, существование групп с тесными индивидуальными связями между особями возможно только у животных с достаточно развитой способностью к направленной агрессии, у которых объединение двух или большего числа особей способствует лучшему выживанию.

В процессе образования и поддержания стабильных общественных группировок, основная доля приходится на внутривидовую агрессию. Внутривидовая агрессия противодействует проникновению в данное сообщество чужих особей, а также ограничивает число производителей путем изгнания части самцов. Благодаря этому возникает резерв мигрирующих особей, за счет которого пополняется недостаток производителей в других популяциях.

Колоссальную роль играет внутривидовая агрессия в формировании и поддержании структуры индивидуализированных сообществ, поскольку способствует установлению упорядоченных иерархических отношений между животными. Одним из показателей общего уровня агрессивности у того или иного вида может служить минимальная величина индивидуальной дистанции. У видов более агрессивных отдельные особи обычно сохраняют между собой большие дистанции, нежели у видов менее агрессивных.

Таким образом, переход к общественному образу жизни неразрывно связан с уменьшением внутривидовой агрессивности, и одним из главных показателей такого ее уменьшения служит сокращение нормальных индивидуальных дистанций между отдельными особями.

У одиночных видов непосредственный телесный контакт является своего рода исключительным явлением и возможен лишь в некоторые моменты жизни, взаимоотношения между взрослыми особями одного пола построены в целом на взаимном антагонизме.

В то же время у социальных видов между собой легко могут тесно контактировать как особи разных, так и особи одного пола. Но тем не менее несмотря на относительное уменьшение уровня агрессивности у социальных видов, именно агрессия способствует упорядочению отношений в их сообществах и возникновению ритуализированных демонстраций.

## **2. Эволюция агрессивного поведения**

В эволюции агрессивного поведения можно отметить две основные тенденции:

- первая, более характерная для видов общественных, состоит в снижении общего уровня агрессивности или в повышении порога проявления агрессивных реакций;

- вторая, наблюдающаяся у тех видов, в жизни которых важную роль играют территориальные отношения, выражается преимущественно в ритуализации агрессивного поведения.

Ритуалы и демонстративные акты поведения, проявляемые животными в конфликтных ситуациях, можно разделить на две группы:

- ритуалы угрозы;
- ритуалы умиротворения, тормозящие агрессию со стороны более сильных сородичей.

К. Лоренц (1994) выделил несколько основных особенностей таких ритуалов.

*1. Демонстративное подставление наиболее уязвимой части тела.* Весьма интересно, что подобное поведение часто демонстрируют доминантные животные. Так, при встрече двух волков или собак, более сильное животное отворачивает голову и подставляет своему сопернику область сонной артерии, выгнутую навстречу укусу. У многих животных умиротворяющим сигналом служит приглашение к грумингу. Так, у многих видов грызунов подчиненное животное позволяет доминирующему вылизывать свой мех. Разрешая высокоранговой особи дотрагиваться до себя, низкоранговая тем самым проявляет свою покорность и переводит потенциальную агрессивность доминанта в другое русло.

*2. Воспроизведение некоторых элементов детского поведения.* Распространенный вариант ритуала умиротворения у птиц - это имитация позы птенца, выпрашивающего корм. У представителей семейства собачьих часто встречается демонстрация, при которой подчиненное животное, издавая характерные звуки, стремится лизнуть доминанта в углы рта. Эта поза напоминает щенячьи действия, направленные на выпрашивание корма у взрослого животного. Описанная выше демонстрация «отдавания себя на волю сильного» у собак и волков также в большой степени является воспроизведением детского поведения. Подобные же демонстрации имеют весьма широкое распространение в брачных играх животных.

У общественных видов животных основной системой регулирования взаимоотношений внутри сообщества является система иерархии. Первая встреча животных редко обходится без некоторой напряженности, без

взаимного проявления агрессивности. Однако после того как отношения выяснены, драки возникают редко. Вновь встречаясь, животные беспрекословно уступают более сильному сопернику дорогу, корм или другой предмет конкуренции.

Порядок подчинения животных в группе называют *иерархией*. Подобная упорядоченность взаимоотношений в группе оказывается весьма функциональной, так как ведет к уменьшению энергетических и психических затрат, возникающих при постоянной конкуренции и выяснении отношений. Животные, находящиеся на нижних ступенях иерархии, подвергающиеся агрессии со стороны других членов группы, психически чувствуют себя угнетенными, что вызывает и важные физиологические изменения в их организме, в частности возникновение повышенной стресс-реакции.

Именно такие особи чаще всего становятся жертвами естественного отбора. Поддержание иерархической организации осуществляется, прежде всего, благодаря *феномену доминирования и подчинения*. В процессе установления иерархии, происходит выделение наиболее жизнеспособных особей, что обеспечивает преимущественный успех их потомства в процессе естественного отбора. Так, у большинства видов более крупные животные, как правило, доминируют над особями меньшего размера. Поэтому у многих видов с более крупными и активными самцами именно они являются доминантами. Впрочем, это связано и с половой активностью самцов.

Социальный статус животного в сильной степени зависит от его физиологических особенностей; сильное влияние, в частности, на него оказывает уровень гормонов в крови. Высокоранговые животные - всегда сильные, здоровые звери с высоким уровнем гормонов. Конечно, большое значение имеет и личный опыт животного, способность выходить самому и выводить группу из трудных ситуаций.

*Роль территориальности в установлении иерархии.* Каждая стабильная группа животных обитает обычно на более или менее четко очерченной территории. Владелец территории, находясь в ее пределах, пользуется полным доминированием. Граница территории означает место, начиная с которого он уступает доминирование своему соседу. Территории, занятые соседними группами, обычно перекрываются, образуя своего рода «нейтральные воды», в которых животные пользуются одинаковыми правами. Однако проникновение вглубь чужой территории чревато серьезным конфликтом.

*Альтруистическое поведение животных* складывается из разнообразных специфических особенностей поведения. В общем и целом его можно определить как поведение, приносящее пользу другим особям. Его диапазон очень широк — от поведения, благоприятствующего другим особям в умеренной степени, до подлинного самопожертвования, вплоть до самоубийства. Альтруистическое поведение может принести пользу потомкам, другим родичам или социальным группам. Рассмотрим три случая.

*Первый случай* — альтруистическое поведение родительских особей по отношению к своим потомкам. К этому типу альтруистического поведения

можно отнести общее явление заботы о потомстве у птиц и млекопитающих или особые виды поведения, характерные для чибисов, крикливых зуйков и других землегнездников, которые притворяются ранеными, отвлекая внимание хищника, или отводят его от гнезда.

Забота о потомстве — явно результат индивидуального отбора, поскольку индивидуальный отбор благоприятствует сохранению генов тех родительских особей, которые оставляют наибольшее число выживающих потомков. Индивидуальный отбор, благоприятствующий развитию заботы о потомстве, вероятно, очень интенсивен.

Второй случай - связанное с самопожертвованием оборонительное поведение рабочих особей у общественных пчел, таких, как *Apis mellifera*. Когда рабочая пчела использует жало, это равносильно для нее самоубийству, но полезно для колонии, так как предотвращает вторжение врага. Колонии, обороняющиеся лучше других, выживают и размножаются более успешно, чем колонии с менее эффективной защитой.

Самопожертвование рабочих пчел, наряду с другими характеристиками касты рабочих, можно адекватно объяснить как результат социально- группового отбора, поскольку оно выгодно колонии пчел в целом.

Третий случай — группы находящихся на стадии охоты, эти сообщества представляют собой организованные группы, в которые входят члены семьи, другие родственники, а иногда случайные гости из других групп. В них глубоко укоренен обычай разделения пищи. Если убито крупное животное, его мясо раздается всем членам группы независимо от того, родственники это или случайные посетители. В таких группах развиваются также другие типы кооперативного поведения. Возможно, что распределение корма и другие аналогичные типы социального поведения имеют какую-то генетическую основу.

Приматам, ведущим общественный образ жизни, не свойственны жесткие и строго направленные типы поведения. Группа в целом зависит от объединения её членов в действиях, связанных с добыванием пищи, которые, в сущности обеспечивают выживание, и она должна выигрывать от распределения пищи на широкой основе. Тенденция делиться пищей, усиливаемая социально-групповым отбором, должна распространяться на всех членов группы в равной мере. Распределение пищи можно было бы адекватно объяснить как результат совместного действия индивидуального и социально-группового отбора, направленного на создание пластичных культурных традиций.

### **3. Основные типы сообществ**

*Сообществом* называется такой тип взаимоотношений животных, при котором особи образуют стабильные группировки, занимающие и защищающие определенную территорию. Они поддерживают постоянный обмен информацией, находятся в некоторых относительно постоянных отношениях и скрещиваются преимущественно друг с другом. В зависимости от типа сообщество может включать в себя большее или меньшее число особей. Как правило, сообщество представляет собой более мелкую, чем

основная популяция, группу особей данного вида, которую иногда называют *микрорпопуляцией*.

Для сравнительного изучения поведенческих и структурных особенностей сообществ животных, необходимо выделить конкретные признаки, по которым могут различаться между собой группировки особей разных видов. Такими признаками могут служить:

- длительность существования группировок;
- взаимная координация действий особей в группе;
- прочность связей между особями; • поддержание целостности группы (агрессия по отношению к «чужакам» своего вида).

Изучение сообществ показывает наличие широкого диапазона типов, социальной организации животных, начиная от одиночного образа жизни и кончая очень сложными сообществами приматов и общественных насекомых. Рассматривая различные типы социальных структур, К. Лоренц пришел к выводу, что все сообщества животных можно разделить на два коренным образом различающиеся класса:

- анонимные, не имеющие структуры;
- персонифицированные, основанные на личных контактах, в которых возможно распределение ролей.

Классификация сообществ животных строится, таким образом, на оценке прочности контактов и индивидуального узнавания друг друга отдельными особями.

Анонимные сообщества. Анонимными принято называть такие сообщества животных, в которых отсутствует сложная структура взаимоотношений между отдельными особями. К таким анонимным сообществам относятся перелетные стаи, скопления многих видов птиц на ночевках или животных разных видов у водопоев, хотя последние могут состоять из более мелких групп, члены которых персонально знают друг друга. Выделяют три типа анонимных сообществ:

- скопления, или агрегации;
- открытое сообщество;
- закрытое сообщество.

Организация поведения в анонимном сообществе. Наряду с несомненными преимуществами, групповой образ жизни таит в себе и определенные «экологические опасности». Тесное скопление большого числа особей одного вида, не исключает, а скорее подразумевает возможность возникновения внутривидовой конкуренции. Естественно, что это биологически невыгодно для популяции в целом. Поэтому фактическая реализация преимущества группового образа жизни возможна лишь при определенных биологических условиях.

Одним из важных условий является наличие достаточно устойчивых и обильных источников пищи. В силу этого групповой образ жизни чаще всего ведут животные, питающиеся массовыми видами корма: планктоном, травянистой растительностью, стайными видами рыб и т.п. Но даже и в этом случае образование многочисленных оседлых групп на сколько-нибудь



длительное время практически невозможно.

Скопление сколько-нибудь значительного числа особей в ограниченном пространстве постоянно перемещающейся группы может быть устойчивым и жизнеспособным лишь в том случае, если взаимное расположение и жизнедеятельность их имеют упорядоченный характер, который достигается четкой регуляцией взаимного расположения особей в стае и хорошей синхронизацией действий всех составляющих группу животных.

Важность устойчивого поддержания информативных контактов как одного из условий не только сохранения адаптивного «строя» стада, но и обеспечения его целостности, крайне велика. Стереотип поведения, связанный с поддержанием взаимной ориентации особей, направлен, по сути дела, на постоянный обмен информацией внутри группы. Особи, утратившие информативные связи с группой, немедленно проявляют усиленную двигательную поисковую активность, которая снижается лишь по восстановлению контактов. Это характерно для всех стадных животных, в том числе и таких, как, например, обезьяны, у которых структура стада весьма сложна.

В условиях сохранения информативных контактов возможна даже определенная степень свободы в поведении и передвижениях отдельных особей, не нарушающая деятельности всего стада в целом.

*Агрегации, или скопления.* Это такие объединения животных, которые формируются под действием какого-то физического фактора среды (пищи, температуры и т.п.). Примером агрегации могут служить стайки головастиков в прогретых солнцем местах водоема. Скопления характерны для многих видов беспозвоночных. Из скопления животных часто возникает стадо, поведение членов которого обычно взаимосвязано. Причиной скопления, как правило, бывает сходство их потребностей.

*Анонимное сообщество открытого типа.* В отличие от случайных скоплений животных в экстремальных условиях, устойчивые стада и стаи характеризуются определенной упорядоченностью взаимного расположения и жизнедеятельности отдельных особей входящих в их состав. Это условие определяет собой принципиальные особенности структуры популяций стадных животных и механизмов, поддерживающих эту структуру. Целостность такой группировки может быть обеспечена лишь при четкой регуляции взаимного расположения особей в стаде и высокой степени синхронизации действий всех составляющих группу животных.

*Анонимное сообщество закрытого типа.* В сообществах такого типа отсутствует персональное узнавание друг друга, однако уже намечается некоторая разнo функциональность особей. Главным отличительным признаком, по которому его члены различают своих и чужих, является какой-либо признак, характерный для данной группы. Чаще всего этим признаком является характерный групповой запах, формирующийся под воздействием целого ряда обстоятельств.

Анонимные сообщества закрытого типа фактически являются переходной формой к индивидуализированным сообществам, также в

основном закрытым для посторонних особей.

Индивидуализированные сообщества. Стабильные замкнутые группировки, обитающие на одном месте или совершающие периодические кочевки как правило, представляют собой сообщества с упорядоченной структурой взаимоотношений между особями. Такие сообщества называются «индивидуализированными» или «персонифицированными», поскольку каждый член сообщества знает всех остальных «персонально».

Структура взаимоотношений животных в индивидуализированных сообществах основана на системе иерархии и ритуализации агрессии. Сообщества подобного типа, с большей или меньшей сложностью взаимоотношений в них, характерны для множества видов. Сложные индивидуализированные сообщества имеют многие виды хищных млекопитающих, добывающие пищу коллективной охотой.

Иерархия ролей и «разделение труда» в социальных группировках. Усложнение схемы иерархического строения сообщества связано и с «распределением ролей» (или «разделением труда») животных в группе. В целом, «разделение труда» в сообществах животных, несомненно, делает их социальные отношения более сложными и многообразными. В разных ситуациях на первый план могут выходить особи, более способные к тому или иному виду деятельности. Такие отношения называют *«ролевой иерархией»*.

Анализируя проблему взаимопомощи и сотрудничества у высших позвоночных, Л.В. Крушинский (1986) приходит к выводу, что основным механизмом, обеспечивающим возможность таких взаимоотношений между членами сообщества, может быть только достаточно развитая рассудочная деятельность.