

БИОЛОГИЯ

ПОДПИСНАЯ НАУЧНО-ПОПУЛЯРНАЯ СЕРИЯ



1985/4

В.Е.Кипятков
ПРОИСХОЖДЕНИЕ
ОБЩЕСТВЕННЫХ
НАСЕКОМЫХ



ЗНАНИЕ

НОВОЕ В ЖИЗНИ, НАУКЕ, ТЕХНИКЕ

НОВОЕ В ЖИЗНИ, НАУКЕ, ТЕХНИКЕ

ПОДПИСНАЯ НАУЧНО-ПОПУЛЯРНАЯ СЕРИЯ

БИОЛОГИЯ

4/1985

Издается ежемесячно с 1967 г.

В. Е. Кипятков,
кандидат биологических наук

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОБЩЕСТВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ

Издательство «Знание» Москва 1985

ББК 28.691.89

К 42

КИПЯТКОВ Владилен Евгеньевич — кандидат биологических наук, сотрудник кафедры энтомологии Ленинградского государственного университета. Занимается поведением, экологией, физиологией и эволюцией муравьев и других общественных насекомых. Читает курсы «Общественные насекомые» и «Методы экологических исследований», Автор более 30 научных работ.

Рецензенты: Лопатина Н. Г. — доктор биологических наук; Тобиас В. И. — доктор биологических наук.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
I. Эволюция материнского поведения — путь к возникновению социальности	8
II. В поисках причин	19
III. Альтруизм и эволюция социального поведения	30
IV. Родительское влияние и происхождение общественных насекомых	49
Заключение	60
Рекомендуемая литература	61
В конце номера	62

Кипятков В. Е.

К 42 Происхождение общественных насекомых. — М.: Знание, 1985. — 64 с. — (Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология»; № 4).

11 к.

Брошюра посвящена проблеме происхождения социального поведения у насекомых. Рассматриваются основные этапы эволюции родительского поведения у насекомых и возникновение на его основе истинно социального поведения. Изложена история формирования современных научных представлений о причинах социальности, критически рассмотрены основные теории, претендующие на решение этой проблемы, предпринята попытка создания синтетической теории.

2005000000

ББК 28.691.89

592

© Издательство «Знание», 1985 г.



Введение

Пожалуй, каждый из нас в детстве или уже будучи взрослым бывал поражен кипучей деятельностью муравьев. Можно часами с интересом наблюдать как бы кипящую массу муравьев на куполе муравейника, разглядывать среди травы их уходящие в разные стороны от гнезда тропы, похожие на улицы города в часы пик,— так заполнены они движущимися в обе стороны муравьями, или следить за тем, как они тащат по тропинке какую-нибудь гусеницу или крупного жука. Некоторым довелось побывать на пасеке и увидеть завораживающее зрелище: мерно гудящая масса пчел на восковых сотах, построенных из правильных шестигранных ячеек, суета и толкотня у летка, где встречаются два потока пчел — те, что вылетают из улья за взятком, и возвращающиеся назад с тяжелым грузом нектара или желтыми шариками — обножками пыльцы.

И возможно, кое-кто задумывался: почему муравьи и пчелы живут вместе, большой общиной, сообща трудятся и обороняются от врагов, а другие насекомые — бабочки, жуки, мухи и прочие — не проявляют особого стремления к общению с себе подобными и проводят жизнь в одиночестве? Как сложился у насекомых общественный уклад жизни?

Ответить на этот вопрос нелегко. Науке потребовалось пройти долгий путь в поисках правильных подходов к ответу на него, и только в последнее десятилетие проблема происхождения общественных насекомых прояснилась настолько, что перестала быть достоянием узкого круга специалистов.

Общественные насекомые — это не только пчелы да муравьи. К ним относят еще всем известных шмелей, так называемых бумажных ос, термитов и некоторых мало известных насекомых — пчел-галиктов и тропиче-

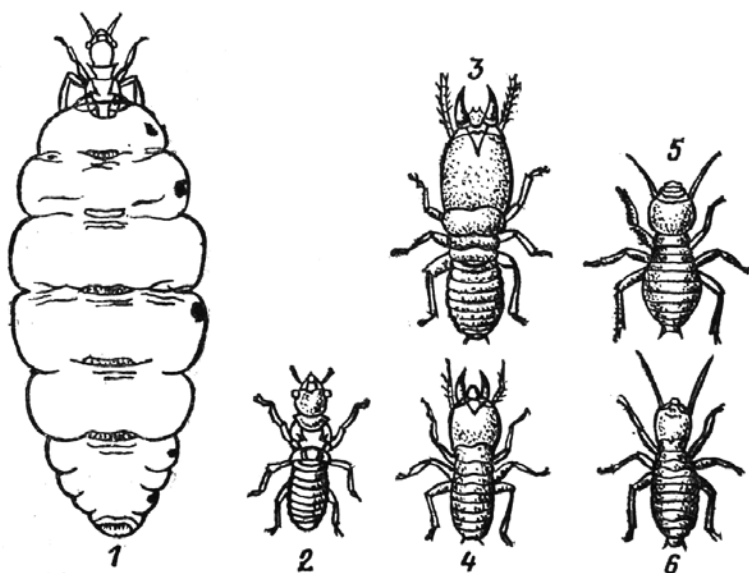
ских безжальных пчел. Многие другие насекомые нередко обитают большими скоплениями, стаями, но их не называют общественными. Это, например, африканская и азиатская перелетная саранча, мигрирующая огромными стаями на большие расстояния и оставляющая после себя оголенные поля и сады. Или высасывающие сок растений тли, обычно обитающие группами на стеблях и листьях. Или божьи коровки и некоторые бабочки, нередко собирающиеся для дальних перелетов в большие стаи. Многие насекомые образуют скопления при питании или в укрытиях: стайка жуков-вертячек на поверхности пруда, группа гусениц, объедающих листья на одной ветке, жуки-жужелицы, прячущиеся под одним камнем. Однако организация всех этих групп, стай и скоплений совершенно иная, чем у колоний общественных насекомых. Поэтому прежде, чем говорить о происхождении социального поведения у насекомых, нужно дать ему точное определение.

В современной науке принято называть истинно общественными, или *эусоциальными*, насекомых, живущих группами, если организация группы удовлетворяет следующим трем критериям. Во-первых, вместе живут насекомые не менее чем двух последовательных поколений — материнского и дочернего. Во-вторых, между членами группы наблюдается *кооперация*, т. е. совместное добывание пищи, выкармливание потомства, строительство, защита гнезда и т. п. В-третьих, в группе существует так называемая *репродуктивная дифференциация*, или, иначе, разделение репродуктивных функций: одни насекомые размножаются, а другие (их, как правило, большинство) бесплодны и выкармливают потомство плодовитых особей. Наиболее удивительно здесь именно разделение на плодовитых и бесплодных особей. Эта особенность не встречается более нигде в мире животных и, как мы увидим в дальнейшем, именно в ней и кроется ключ к пониманию причин возникновения социального поведения у насекомых.

Плодовитых и бесплодных особей у общественных насекомых издавна принято относить к разным *кастам*. Термин этот был заимствован из человеческого лексикона еще в те далекие времена, когда в науке господствовал антропоморфизм (т. е. отождествление психики животных и человека) и особенности устройства человеческого общества целиком переносились на насеко-

мых. Уже давно стало ясно, что касты у насекомых и у человека не имеют между собой ничего общего, так же как и «общество» насекомых организовано совершенно иначе, чем человеческое. Поэтому-то его и называют не обществом, а колонией (иногда еще используют термин «семья», но он не совсем точен, поскольку нередко колония насекомых не является потомством одной матери, т. е. семьей в генетическом смысле, и родственные отношения в ней сложнее). Термин «каста» сохраняется в науке по традиции, из соображений удобства, точно так же, как и некоторые другие названия. Например, насекомых *плодовитой касты* принято называть «царицами», если это самки, и «царями», если это самцы, поскольку когда-то полагали, что «царица» или «царь» действительно правят «государством» насекомых.

У термитов касты есть и у самцов, и у самок. В каждом гнезде у них есть и «царица», и «царь» или даже по несколько плодовитых насекомых обоих полов. У других общественных насекомых, которые все, за исключением термитов, принадлежат к отряду перепончатокрылых, касты существуют только среди самок; естествен-



Касты термита: 1 — самка («царица»); 2 — самец («царь»); 3 — крупный солдат; 4 — мелкий солдат; 5 — крупный рабочий; 6 — мелкий рабочий

но, что у них имеются только «царицы». Если в наличии только одна «царица», то такую колонию именуют *моногинной*, если их несколько — *полигинной*. Для каждого вида общественных насекомых характерна или моногиния, или полигиния. Виды медоносных пчел, например, всегда моногинны, а рыжих лесных муравьев — полигинны.

Насекомых *бесплодной касты* по традиции называют рабочими: они выполняют в гнезде все необходимые работы и выкармливают потомство «царицы», которая сама занята только откладкой яиц. У всех термитов и многих муравьев бесплодные особи значительно различаются по размерам. Наиболее крупных из них с большой головой и мощными челюстями называют *солдатами* и выделяют в отдельную субкасту. Солдаты прежде всего охраняют гнездо и выполняют иные наиболее трудоемкие работы. У термитов рабочие и солдаты могут быть и самцами, и самками, а у общественных перепончатокрылых все они — бесплодные самки.

Только у самых примитивных общественных насекомых «царицы» и рабочие совершенно одинаковы. Обычно же «царица» крупнее, нередко значительно крупнее рабочих. Между особями, принадлежащими к разным кастам, есть существенные различия и в строении тела. Рабочие термитов и муравьев не имеют крыльев и иногда в десятки раз меньше «цариц». Все это удивительное разнообразие форм в колониях общественных насекомых принято называть *социальным полиморфизмом*.

В основе полиморфизма лежит разделение функций между членами колонии. Это прежде всего разделение репродуктивных функций между кастами (т. е. третий критерий эусоциальности): плодовые самки размножаются, а бесплодные рабочие посвящают себя заботам об их потомстве. Среди насекомых бесплодной касты тоже существует распределение обязанностей. Оно может определяться размерами и строением тела (солдаты и рабочие), их возрастом (более молодые пчелы и муравьи ухаживают за личинками, а с возрастом переходят к сбору корма) или иными причинами. В результате в колонии общественных насекомых наблюдается довольно рациональное разделение труда: одни насекомые выкармливают личинок, другие строят гнездо, третьи его охраняют, четвертые добывают пищу и т. д. Такое

разделение функций между особями называется *полиэтизмом*. Без него немислимо существование достаточно обширного сообщества насекомых. А ведь у многих видов число насекомых в колонии достигает сотен тысяч и даже миллионов. У таких общественных насекомых всегда очень хорошо выражены и полиморфизм, и полиэтизм.

В процессе длительной эволюции у общественных насекомых возникли разнообразные способы передачи информации между особями, основанные на использовании сигналов различных типов — звуковых, зрительных, тактильных и химических. Все эти способы взаимосвязи объединяют насекомых, живущих вместе, в единую целостную систему, позволяют им согласованно реагировать на изменения внешних условий, рационально организовывать разделение обязанностей и направлять усилия каждого насекомого на благо всей общины.

Поведение общественных насекомых, особенно достаточно высокоорганизованных и имеющих большую численность особей в колонии, чрезвычайно сложно. Оно всегда привлекало внимание ученых, было предметом для восторженного удивления писателей. Однако вопрос, каким образом из одиночного поведения, характерного для подавляющего большинства насекомых, в эволюции возникло социальное поведение, долгое время оставался нерешенным наукой. Действительно, что заставило насекомых, обычно существующих вполне независимо друг от друга, самостоятельно добывающих пищу, защищающихся от врагов и проявляющих интерес к другим представителям своего вида только в период размножения, перейти к жизни в сообществе, в теснейшем взаимодействии и кооперации друг с дру-



Рабочий рыжего лесного муравья в колонии тлей

гом? Как им удалось выработать множество взаимовыгодных приспособлений, сложнейшие формы разделения функций и коммуникаций и даже деление на касты, которые нередко отличаются друг от друга значительно, чем насекомые разных видов?

Попытаемся же проследить путь, пройденный наукой к решению этой интереснейшей проблемы. Отметим сразу же, что, как это и бывает обычно в науке, путь этот не был прямым и легким. Встречались на нем и тупики, и зигзаги, и ложные гипотезы, казавшиеся их создателям окончательными решениями проблемы.



I. Эволюция материнского поведения — путь к возникновению социальности

Начиная разговор о происхождении общественных насекомых, следует прежде всего отметить, что эту проблему можно рассматривать по крайней мере в двух аспектах. Во-первых, необходимо установить, на каком эволюционном пути могло возникнуть социальное поведение, т. е. какие переходные этапы существовали на пути от вполне одиночных до в высокой степени общественных видов? Во-вторых, следует объяснить, почему, по какой причине это произошло, т. е. какие эволюционные факторы и процессы сделали возможным и даже неизбежным переход от одиночного к социальному образу жизни? В данном разделе мы займемся первым вопросом — о путях возникновения социального поведения, не рассматривая пока причины такой эволюции.

Полноты ради следует добавить, что происхождение общественных насекомых имеет и третий аспект — *генеалогический*, или, как говорят биологи, *филогенетический*: от каких именно предков в эволюции произошли муравьи, термиты, медоносные пчелы и другие группы общественных насекомых? Этот вопрос останется вне нашего внимания. Он интересен прежде всего зоологам-

систематикам, строящим родословные всего животного мира. Но для понимания причин возникновения социального поведения решение вопроса о родословных не имеет существенного значения.

В прошлом столетии и даже еще в начале нашего века в науке была широко распространена точка зрения, согласно которой «общество» у насекомых возникло благодаря «добровольному объединению особей, осознающих преимущества социального образа жизни по сравнению с одиночным существованием». Так считал, например, известный английский философ, много занимавшийся и вопросами биологии, Герберт Спенсер, а с ним и многие другие ученые. Сейчас такое утверждение может вызвать только улыбку, но тогда об этом писали вполне серьезно.

Однако постепенно добываемые и накапливаемые наукой факты все более противоречили такому взгляду. В особенности веским аргументом против него оказались так называемые *переходные формы*, т. е. виды насекомых, существующие и в настоящее время, но по своему поведению занимающие промежуточное положение: они уже не одиночные, но еще и не полностью общественные. Именно такие переходные формы могут показать нам те этапы, которые прошла эволюция поведения на пути к социальности.

Впервые на них обратил внимание ученых французский энтомолог Эмиль Рубо, посвятивший многие годы исследованию общественных ос в тропической Африке. Он нашел в Африке такие виды ос, у которых как раз и наблюдаются промежуточные формы поведения. Наблюдения за этими осаами, а также размышления над уже накопленными наукой к началу XX столетия фактами о поведении одиночных и общественных ос позволили Рубо высказать совершенно новую гипотезу о происхождении общественного поведения у ос путем развития и усложнения материнского поведения, т. е. инстинктов заботы о потомстве у одиночных видов. Эта гипотеза была изложена в его книге об африканских общественных осах, увидевшей свет в 1916 г.

Рубо предположил, что социальное поведение у ос возникло не путем объединения в сообщество насекомых одного поколения, а в результате появления и развития взаимосвязи двух поколений — материнского и дочернего, когда выращенные осой-матерью потомки не уле-

тают, чтобы начать самостоятельную жизнь в одиночку, а остаются в материнском гнезде, где живут и выращивают потомство сообщества. Последующее развитие науки полностью подтвердило блестящую догадку французского ученого.

Гипотеза Рубо сразу же нашла множество сторонников, поскольку была основана на реальных фактах. Известный американский энтомолог, автор ставших классическими книг по муравьям и общественным насекомым в целом Уильям Мортон Уилер развил взгляды Рубо и впервые четко сформулировал его теорию в приложении не только к осам, но ко всем общественным насекомым в своей книге «Общественные насекомые», вышедшей в 1923 г.

Уилер выделил семь этапов эволюционного развития материнского поведения, которые привели к возникновению общественного образа жизни у насекомых. Мы рассмотрим эти этапы, иллюстрируя их примерами существующих ныне видов насекомых с таким поведением.

Э т а п 1 . Самка беспорядочно рассеивает свои яйца в окружающей среде. Забота о потомстве не выражена совсем. Надо сказать, что насекомых с таким слишком уж примитивным поведением очень немного. Примером могут служить поденки, разбрасывающие яйца, летая над поверхностью водоемов, или жуки-нарывники, помещающие яйца где придется на поверхности почвы (личинки сами добираются до корма — в гнезда одиночных пчел). У большинства насекомых поведение значительно сложнее.

Э т а п 2 . Самка откладывает яйца вблизи источника пищи или непосредственно на пищу. Так поступают очень многие насекомые: бабочки, откладывающие яйца на листья кормового растения, жуки-усачи, помещающие их на кору деревьев, где будут развиваться личинки и т. д. Поступая так, мать избавляет свое потомство от необходимости самостоятельно отыскивать корм и повышает его шансы на выживание.

Э т а п 3 . Самка снабжает отложенные яйца защитной оболочкой или иного рода укрытием. Многие бабочки (непарный шелкопряд, например), жуки и другие насекомые укрывают кладку яиц пушком, воскоподобными выделениями специальных желез и т. п. или же

откладывают яйца в почву, в ткани растений, что позволяет лучше защитить их от хищников и паразитов.

Э т а п 4 . Самка остается некоторое время с яйцами и молодыми личинками и охраняет их. Примеров такого поведения у насекомых очень много. Исключительно интересно ведут себя самки некоторых растительноядных клопов-щитников: отложив кучку яиц на лист, самка прикрывает ее своим телом и остается в таком положении, пока из яиц не выйдут личинки, которые не разбегаются, а держатся вместе, прячась под тело матери, прикрывающей их, как наседка цыплят, до тех пор, пока те немного подрастут. При этом клопиха-мать отгоняет от яиц и личинок хищников и паразитов (например, наездников-яйцеедов), совершая лягающие движения ногами.

Самка уховертки выкапывает норку, откладывает там яйца и охраняет их, а также некоторое время и молодых личинок. Уховертка постоянно облизывает яйца, которые без этого просто не могут развиваться: слюна матери предотвращает развитие плесени на яйцах. Так же заботятся о яйцах самки земляных сверчков-медведек. А у североамериканского сверчка *Anurogryllus* самка не только охраняет в норке яйца и личинок, но и приносит личинкам пищу, а также скармливает им специально откладываемые мелкие и бесплодные кормовые яйца. Однако более старшие личинки покидают норку и живут самостоятельно.

Э т а п 5 . Самка откладывает яйца в какое-то укрытие, а в дальнейшем в специальное гнездо, куда перед этим помещает запас провизии для личинок. Это уже очень сложное поведение, связанное со строительством гнезда и сбором корма для будущих личинок. Мы находим его у некоторых жуков, например у жуков-навозников, многие из которых собирают запасы навоза в специально вырытые норки, где потом развиваются их личинки. Интересно, что у многих навозников в заботе о потомстве участвует и самец, что очень редко наблюдается у насекомых. У жуков-могильщиков самка и самец зарывают в почву трупик небольшого животного (мышь, птицу), а самка откладывает на него яйца. Появившихся личинок родители выкармливают, выделяя изо рта коричневую густую жидкость. Более старшие личинки питаются самостоятельно, но иногда при-

нимают пищу и от родителей. Если взрослых жуков убрать, то личинки не выживут.

Чаще всего подобная форма заботы о потомстве встречается среди перепончатокрылых насекомых — у одиночных ос и пчел, самки которых сооружают в почве, в древесине или в иных местах специальные гнезда с отделениями-ячейками, куда приносят корм для будущих личинок: парализованных насекомых — у ос, пыльцу растений в смеси с нектаром — у пчел. Собрав в ячейку достаточно провизии, мать откладывает яйцо, запечатывает ячейку и приступает к строительству следующей. Это так называемое массовое или единовременное провиантирование, когда мать совсем не вступает со своими личинками в контакт и, как правило, не встречается со своим потомством, когда оно станет взрослым.

Э т а п 6 . Самка остается со своими личинками в гнезде, защищает их и снабжает пищей. Вот это уже так называемое постепенное провиантирование, когда мать вступает в тесный контакт со своим потомством и непосредственно выкармливает его регулярно приносимой пищей, как птицы кормят своих птенцов. Столь сложное поведение встречается среди насекомых, если не считать общественных видов, только у некоторых одиночных ос. Например, осы-бембексы, гнездящиеся на открытых песчаных участках, выкармливают своих личинок в норках, принося им ежедневно по нескольку убитых мух. Оса-филант, или пчелиный волк, снабжает личинок пойманными на цветах пчелами, а некоторые песчаные осы-аммофилы ежедневно приносят своим личинкам небольших парализованных гусениц. Обитающая в тропиках одиночная оса *Synagris cornuta* выкармливает своих личинок, давая им изо рта кашицу из пережеванных насекомых.

Как мы видим, здесь уже возник длительный контакт между матерью и ее потомством. Однако самка покидает своих личинок, как только они вырастут, и не встречается с потомством во взрослом состоянии.

Постепенное усложнение материнского поведения объясняется тем, что чем больше самка заботится о своем потомстве, тем выше его шансы выжить и победить в борьбе за существование. Следовательно, естественный отбор будет способствовать усилению в эволюции заботы о потомстве. Логическим продолжением этой впечат-

ляющей эволюции материнского поведения является возникновение контакта между матерью и ее взрослым потомством. Этот переход был отражен Уилером в последнем, седьмом этапе его схемы.

Этап 7. Потомство остается в гнезде с матерью и совместно с ней выращивает следующие поколения особей так, что родители и потомки живут вместе в одном сообществе. Так возникает взаимодействие между взрослыми насекомыми материнского и дочернего поколений (первый признак эусоциальности), постепенно формируется общественный уклад жизни.

Такой путь возникновения общественного поведения, предложенный Рубо и Уилером, был позже назван *субсоциальным*, поскольку поведение насекомого, когда оно кормит и защищает своих личинок, принято называть субсоциальным в отличие от собственно социального поведения, подразумевающего взаимодействие между взрослыми насекомыми.

В схеме Уилера четвертый, пятый и шестой этапы представляют собой как раз формы субсоциального поведения, но все они относятся к уровню примитивной субсоциальности, ибо контакт между матерью и потомством ограничивается лишь личиночными стадиями развития. Седьмой же этап схемы Уилера объединяет вместе и простые, и более сложные формы субсоциальности, которые мы и рассмотрим теперь подробнее.

Уровень продвинутой субсоциальности. Потомство во взрослом состоянии обитает некоторое время с матерью, т. е. возникает частичное совпадение поколений (первый признак эусоциальности), но между насекомыми еще нет кооперирования в выращивании потомства и каких-либо признаков разделения на касты.

Пример этого уровня — интереснейшее поведение роющей осы *Cerceris rubida*, обитающей в Италии. Ранней весной самка этой осы строит норку, заполняет ячейки в ней парализованными жуками-долгоносиками, откладывает яйца и запечатывает ячейки. Когда выходят молодые осы, то некоторые из них остаются в материнском гнезде и начинают строить в нем свои собственные ячейки, заполняя их добычей и откладывая яйца. Получается, что в гнезде с матерью живут 4—5 ее дочерей, но все они, в том числе и мать, выращивают

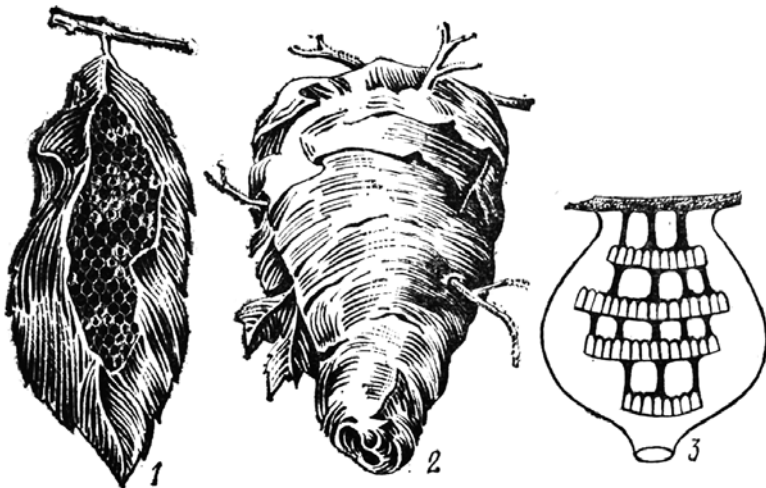
собственное потомство совершенно самостоятельно, практически никак не взаимодействуют друг с другом. Вроде бы живут вместе, но каждая сама по себе? Это не совсем так: оказывается, все осы по очереди охраняют вход в гнездо, более эффективно защищая его от врагов. Об этом, а также и о других преимуществах, которые дает совместное гнездование, еще пойдет речь ниже.

Уровень высокоразвитой субсоциальности. На этом этапе эволюции возникает кооперирование насекомых в выращивании потомства (второй признак эусоциальности), но деления на касты еще нет. Примеры такого поведения мы снова обнаруживаем среди ос — удивительной группы насекомых, позволяющей нам найти почти все эволюционные ступени на пути к социальности.

В тропических лесах Юго-Восточной Азии, от Индии до Новой Гвинеи распространена очень интересная группа складчатокрылых ос стеногастрин (п. сем. *Stenogastrinae*). К семейству складчатокрылых, иначе бумажных, ос (сем. *Vespidae*) принадлежат, кроме стеногастрин, тропические осы-полибии, осы-полисты (п. сем. *Polystinae*) и наиболее характерные для стран умеренного климата шершни и лесные осы (п. сем. *Vespiniae*). Все они строят гнезда из «осиной бумаги» — картонообразного вещества, приготовляемого из пережеванных древесных волокон (отсюда и название бумажных ос), выкармливают личинок насекомыми и все эусоциальны. А вот для стеногастрин характерно менее сложное поведение, причем среди этих ос мы находим почти все переходы от примитивной субсоциальности до эусоциальности.

Гнезда ос-стеногастрин состоят из гнилой древесины в смеси с почвой или пережеванными листьями и подвешиваются к ветвям или корням деревьев в защищенных от дождя местах. Ячейки в гнездах грушевидные, обращены узкой своей частью с выходным отверстием вниз. Обычно в гнезде 10—15, реже до 80 ячеек. Многие исследованные виды находятся на уровне примитивной субсоциальности: самка одна строит гнездо и выкармливает пережеванными насекомыми личинок, а выращенные ею осы покидают материнское гнездо почти сразу после выхода из куколок.

У осы *Stenogaster depressigaster* и у некоторых других видов часть выращенных основательницей самок



Гнезда общественных ос: 1 — *Protopolybia* sp.; 2 — лесной осы (*Vespa silvestris*); 3 — схема внутреннего строения гнезда лесной осы

остается в том же гнезде, где они начинают откладывать яйца и выкармливать личинок. Но вот что интересно: осы не делают при этом различий между личинками — заботятся в равной степени и о собственных личинках, и о потомстве своих сестер и матери, которая тоже продолжает жить в этом же гнезде. Следовательно, осы кооперируются в выращивании потомства (налицо первый и второй признаки эусоциальности). Не хватает только репродуктивной дифференциации, чтобы поведение ос стало истинно социальным.

Но и этот эволюционный шаг был сделан некоторыми видами стеногастрин. У осы *Parischnogaster* вместе с самкой-основательницей, являющейся в данном случае уже «царицей», живут 5—6 ее дочерей, которые сами не размножаются, но выкармливают потомство «царицы» — их матери. Если та погибает, ее замещает одна из дочерей, становящаяся при этом плодовитой. Значит, перед нами хотя и очень еще примитивное, но уже эусоциальное поведение, со всеми тремя признаками, в том числе и разделением на касты. Но это разделение еще недостаточно четкое: нередко яйца откладывает не только основательница-«царица», но и одна-две ее дочери, хотя и в несколько меньшем количестве. Значит, в колонии *Parischnogaster* не одна, а несколько плодо-

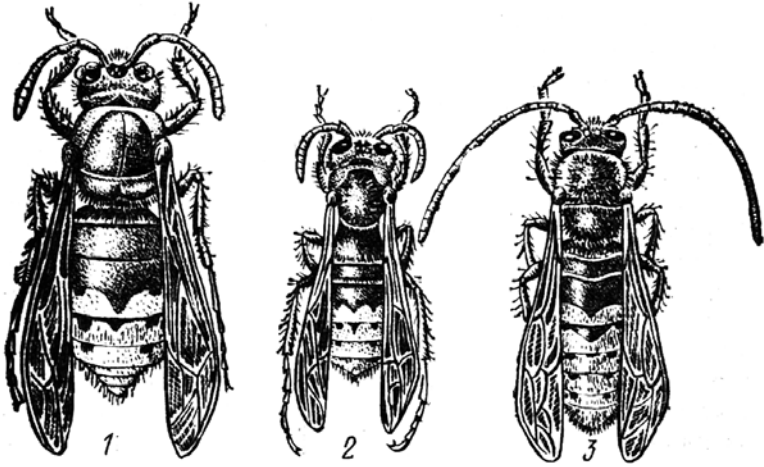
витых самок-«цариц», т. е. наблюдается полигиния, что вообще очень характерно для примитивных эусоциальных насекомых.

На юге нашей страны весьма обычны общественные осы-полисты (род *Polistes*); на севере они встречаются реже, но все же могут обитать даже в Ленинградской области. Гнездо полистов представляет собой бумажный сот из шестигранных ячеек, смотрящих отверстиями вниз, прикрепленный бумажным же стебельком к какому-нибудь предмету. Осы эти очень любят гнездиться возле жилища человека: под крышами домов, сараев, на чердаках и т. п. Колонии их строго однолетние. Весной из зимних укрытий вылетают оплодотворенные прошлой осенью самки-основательницы — будущие «царицы». В начале мая они основывают гнезда, откладывают в них первые яйца. Основательница самостоятельно строит гнездо, охраняет его и выкармливает личинок. Первые 15—20 выращенных ею ос — все бесплодные самки-работчие. Они строят новые ячейки и выкармливают потомство основательницы-«царицы».

После появления в гнезде рабочих ос судьба развивающихся личинок меняется: их начинают обильнее кормить, и они становятся уже не работчими, а плодовитыми самками, которые будут зимовать и весной основывать новые гнезда. Одновременно с ними в середине июля появляются и самцы. Плодовитые самки и самцы постепенно покидают материнские гнезда, и у них наступает брачный сезон, после которого самцы погибают, а самки уходят на зимовку. А в старых гнездах к концу лета погибают самки-основательницы, постепенно вымирают и работчие осы — жизнь колонии прекращается.

Итак, перед нами пример еще более высокоорганизованной эусоциальности: первые поколения ос — все работчие. Но по строению тела и по размерам члены каст еще почти не различаются. «Царица» и зимующие самки лишь немного крупнее рабочих. Но только в среднем, т. е. самые крупные работчие могут быть даже больше, чем мелкие зимующие самки.

А вот у шершней (род *Vespa*) и лесных ос (род *Vespula*) насекомых разных каст уже невозможно спутать; зимующие самки-«царицы» значительно крупнее рабочих ос и никаких переходных форм между ними нет. Цикл развития ос совсем такой же, как у полистов: весной основание гнезда перезимовавшими самками; выра-



Шершень (*Vespa crabro*): 1 — самка; 2 — рабочий; 3 — самец

щивание сначала рабочих ос, а затем плодовых самок и самцов и распад колонии в конце лета. Но численность населения гнезда значительно больше, чем у полистов: одних рабочих к концу лета может быть 2—3 сотни и еще больше самок и самцов. Гнезда шершней и лесных ос гораздо больше и устроены значительно сложнее: в них несколько сотов, закрытых общей многослойной оболочкой, хорошо защищающей его обитателей от холода и дождя.

Мы видим на примере ос, как усложняется в эволюции социальная организация: возрастают различия между кастами, увеличивается численность насекомых в колонии, усложняется структура гнезда. Происходят и другие важные изменения: совершенствуется разделение функций между насекомыми, появляются и усложняются механизмы коммуникации и передачи информации, все теснее связывающие членов колонии в единое целое. Но рассмотрение всего этого увело бы нас слишком далеко от основной проблемы — происхождения социальности.

Итак, мы смогли проиллюстрировать все ступени огромного эволюционного пути, разделяющего одиночных и общественных насекомых, примерами реально существующих в природе ос. Можно было бы сделать почти то же самое и на примере совсем других насекомых

— пчел-галиктов (сем. Halictidae) или, например, так называемых аллодапиновых пчел (относятся к сем. Anthophoridae). В этих группах насекомых также существуют переходы от одиночного к эусоциальному поведению. Наличие таких переходных форм полностью подтверждает теорию Рубо—Уилера о возникновении общественных насекомых на пути развития и усложнения материнского поведения.

В пользу этих представлений говорит и основной способ размножения, т. е. путь возникновения новых колоний у общественных насекомых. Мы только что познакомились с ним на примере ос. Это основание гнезда молодой оплодотворенной самкой, которая самостоятельно выращивает первых рабочих. Так возникают новые колонии у большинства общественных насекомых, в том числе и у тех из них, среди которых мы в настоящее время уже не находим переходных форм, связывающих их с одиночными предками. Это муравьи, термиты, шмели. Значит, и эти группы возникли в эволюции в результате появления и усиления контакта матери с ее потомством.

Мы видим, что индивидуальное развитие (онтогенез) колонии общественных насекомых как бы в основных чертах повторяет пройденный ими эволюционный путь развития (филогенез). Это — следствие так называемого *биогенетического закона* — «онтогенез есть краткое повторение филогенеза» — одного из величайших эволюционных обобщений, впервые сформулированного во второй половине XIX в. Эрнстом Геккелем. Кстати, этот аргумент наряду с переходными формами успешно использовали для доказательства своих взглядов и Рубо, и Уилер.

У многих общественных насекомых существует и другой способ образования новых колоний — разделение материнской общины на части: отделение отводков у многих муравьев и термитов, роение у медоносных пчел и тропических ос-полибий. Но эта форма размножения, несомненно, появилась в эволюции позже, уже после возникновения социальности.



II. В поисках причин

В 1742 г. Рене-Антуан Реомюр — французский естествоиспытатель (теперь известный больше как физик, изобретатель термометра), прекрасный натуралист, терпеливый исследователь насекомых, в одном из томов своих «Мемуаров, имеющих служить изучению насекомых» впервые описал удивительное явление, которому было суждено в науке большое будущее. Наблюдая за обычными во Франции осами-полистами, он заметил, что всякий раз, когда оса накормит личинку, та выделяет изо рта капельку жидкости, которую поглощает накормившая ее оса как бы в награду.

Уже знакомый нам Рубо впоследствии подробнее исследовал это явление, назвав его *эктрофобиозом*, что в переводе с греческого означает приблизительно «семейный обмен кормом». Он считал, что это своеобразная форма эксплуатации взрослыми осами личинок, и что именно эти капельки, получаемые осами от личинок, являются основной силой, удерживающей ос в гнезде и заставляющей их заботиться о потомстве, т. е. что в эктрофобиозе заключена основная причина возникновения социального поведения.

В 1918 г. Уилер предложил для обозначения того же явления более удобный и получивший широкое распространение термин *трофаллаксис*, что по-гречески означает «обмен пищей». Он отвергал представления Рубо об эксплуатации осами личинок и считал, что это, напротив, взаимовыгодная кооперация между взрослыми и потомством. Кроме того, Уилер рассматривал явление более широко, называя трофаллаксисом не только обмен кормом между взрослой осой и личинкой, но и любые формы распределения пищи между особями, столь распространенные у общественных насекомых. Так понимает термин «трофаллаксис» большинство ученых и

в настоящее время. Однако, идя вслед за Рубо, Уилер рассматривал трофаллаксис как силу, организующую насекомых в сообщество, как основную причину возникновения социального поведения.

Во времена Уилера не было известно, что содержится в жидкости, получаемой осами от личинок, и поэтому ученые были вынуждены ограничиваться различными домыслами и догадками на этот счет. При исследовании этого вопроса в конце 60-х годов нашего века оказалось, что основной компонент личиночного секрета — глюкоза (ее там около 10%) и очень немного белков и аминокислот. Нижнегубная (слюнная) железа личинок общественных ос значительно больше, чем у личинок ос одиночных, и выделяет очень много сладкого секрета. Затем было установлено, что пища, получаемая взрослыми осами от личинок, составляет больше половины их суточного рациона, дополняя нектар, собираемый на цветах. Осы нередко специально выпрашивают корм у личинок, прикасаясь усиками к их голове. В ответ на такое прикосновение (его можно имитировать даже кисточкой) личинка выделяет капельку сладкого секрета.

Более того, оказалось, что сами взрослые осы имеют пониженные способности к химическому превращению получаемых с мясной пищей белков в глюкозу и другие углеводы, у личинок же ферменты, ответственные за этот процесс, работают очень хорошо. Выходит так, что взрослые осы в избытке кормят личинок мясной пищей, а взамен получают от них углеводы, которые сами синтезировать не могут, но и обойтись без них тоже не в состоянии. Чем не пример взаимовыгодного сотрудничества и разделения функций? Значит, прав был все-таки Уилер, увидевший в трофаллаксисе между взрослыми осами и личинками выгодную обоим сторонам кооперацию.

Но трофаллаксис ли причина возникновения социального поведения, как предполагали Рубо и Уилер? Понятно, что у тех же ос, например, обмен пищей не мог возникнуть сразу в том виде, в каком мы находим его в настоящее время. Ведь перед нами пример уже очень далеко зашедшей специализации: личинки с гипертрофированными нижнегубными железами и взрослые осы, лишенные способности самостоятельно утилизировать белки. Ясно, что у одиночных предков общественных ос просто не могло быть таких особенностей. Вероятнее

всего, трофаллаксис возник уже после того, как осы стали жить группами, т. е. никак не мог быть причиной перехода их предков к общественному образу жизни. Это подтверждается и тем, что у ос-стеногастрин трофаллаксиса нет вообще, и тем не менее многие их виды достигли эусоциальности.

Трофаллаксис очень широко распространен среди общественных насекомых. Особенно он развит у наиболее высокоорганизованных из них — медоносных пчел, термитов, высших муравьев. Трофаллаксис имеет огромное значение в организации колонии: способствует равномерному распределению пищи между особями, связывает их разветвленными цепями кормовой эстафеты в единое сообщество, обеспечивает передачу от насекомого к насекомому разнообразной информации в виде содержащихся в пище веществ (так называемых феромонов), имеющих значение сигналов. Однако у многих групп общественных насекомых кормовой обмен вообще отсутствует. Помимо ос-стеногастрин, его нет у пчел-галиктов, у шмелей, у примитивных муравьев-понерин и весьма высокоорганизованных муравьев-кочевников. Следовательно, возможно возникновение социального поведения и без трофаллаксиса, а значит, не он причина этого эволюционного процесса.

Уилер причастен к созданию еще одной биологической концепции, с помощью которой пытались объяснить возникновение общественных насекомых. В 1911 г. вышла его ставшая знаменитой статья «Колония муравьев как организм», в которой он впервые сформулировал и аргументировал идею, получившую в дальнейшем наименование концепции «*суперорганизма*, или *сверхорганизма*». Согласно этому взгляду колония муравьев и других общественных насекомых представляет собой настоящий организм, вполне аналогичный организму многоклеточного животного. Только если обычный организм состоит из клеток (одноклеточных организмов), то колония насекомых, т. е. сверхорганизм, — из множества многоклеточных организмов — насекомых и поэтому как бы находится на следующем, более высоком уровне организации живой материи. Эту систему уровней можно изобразить так: одноклеточный организм — многоклеточный организм — «сверхорганизм». Значит, на каждом уровне организмы состоят из элементов-организмов предшествующего уровня.

Действительно, колония общественных насекомых имеет очень много аналогий с организмом многоклеточного животного. Прежде всего это целостная и саморегулирующаяся система, члены которой действуют согласованно в интересах всего сообщества. Мы можем легко представить себе колонию муравьев или медоносных пчел как некий своеобразный организм, обитающий в гнезде или в улье, но добывающий корм на большой территории вокруг него, посылая туда составляющих его насекомых. Этакое огромное сидячее животное, некое подобие морской лилии, актинии или одноклеточной корненожки, выпускающей во все стороны ложные ножки-псевдоподии! И во многих отношениях такая аналогия очень полезна. Например, в экологии, при изучении сообществ живых существ — экосистем, очень удобно представлять колонии общественных насекомых как некие сверхорганизмы, ведь в отношении потребления питательных веществ и во взаимоотношениях с другими животными и растениями они действительно ведут себя как отдельные индивидуумы.

Пойдем дальше. Многоклеточный организм состоит из клеток, специализирующихся для выполнения определенных функций и объединяющихся в ткани и органы. В «сверхорганизме»-колонии мы также находим такую специализацию: разделение на касты (плодовитые особи, рабочие, солдаты) и на функциональные группы (рабочие-охотники, строители, няньки и т. д.). И в организме, и в сверхорганизме налажена передача информации между элементами: нервные импульсы, гормоны, метаболиты — в организме; химические, зрительные, тактильные сигналы — у общественных насекомых. Именно эти механизмы коммуникации и связывают отдельные элементы организма или «сверхорганизма» в единое целое, позволяют поддерживать постоянство, стабильность основных его свойств — так называемый *гомеостаз*. Например, в организме поддерживаются на постоянном уровне состав крови и лимфы, температура тела (у теплокровных), кровяное давление и другие параметры внутренней среды.

У общественных насекомых тоже имеются механизмы, поддерживающие гомеостаз. Они обеспечивают, например, определенные соотношения между количеством личинок в гнезде и числом воспитывающих их рабочих, поддерживают стабильную численность рабочих различных

«профессий» — нянек, строителей, охотников и т. д., регулируют микроклимат внутри гнезда. У наиболее высокоорганизованных общественных насекомых точность поддержания гомеостаза просто удивительна. У медоносных пчел, например, температура внутри улья с ранней весны до поздней осени сохраняется на уровне 35°C с колебаниями в обе стороны не более чем на $0,5^{\circ}\text{C}$ — точность очень хорошего термостата!

Размножается «сверхорганизм» точно так же, как обычный организм. Ведь размножение одиночными самками-основательницами вполне аналогично половому размножению многоклеточных: плодовитые самцы и самки, покидающие материнское гнездо — это как бы половые клетки многоклеточного организма, самка-основательница после спаривания с самцом — это эквивалент оплодотворенной яйцеклетки. Да и развитие колонии-сверхорганизма от одной основательницы с постепенным возрастанием числа особей и степени разделения функций между ними очень напоминает индивидуальное развитие (онтогенез) многоклеточного животного из одной оплодотворенной яйцеклетки. Размножение путем отделения отводков, роения, разделения колонии на части аналогично бесполому размножению животных (образование почек у гидры, развитие целого животного из части тела у червей, морских звезд и т. д.).

Подобных аналогий можно найти очень много. С точки зрения концепции «сверхорганизма» колония общественных насекомых — это примерно то же самое, что колония коралловых полипов, сифонофор



«Царица» европейского муравья-лептоторакса, окруженная рабочими. Видно большое количество личинок.

или мушкетеров, — все это «сверхорганизмы», состоящие из обычных особей, между которыми происходит разделение функций и специализация.

Идеи Уилера были приняты практически всеми биологами и развивались в той или иной форме многими. Особенно большой вклад в пропаганду и развитие этих взглядов внес американский энтомолог, большой знаток термитов Альфред Эмерсон. Он и другие ученые пытались объяснить на основе «концепции сверхорганизма» и происхождение общественных насекомых. Действительно, возникновение многоклеточного организма и «сверхорганизма» происходит аналогичным образом: при размножении дочерние индивидуумы (клетки в одном случае, особи — в другом) не становятся самостоятельными, продолжают существовать вместе, постепенно образуя в эволюции все более взаимосвязанное целое. Тогда, может быть, и причины, приводящие к этому, в принципе одинаковы в обоих случаях?

Однако поиск таких причин не увенчался успехом. Все выводы, которые удалось сделать на этом пути аналогий, носили слишком уж общий характер. Например, сравнивая эволюцию организма и «сверхорганизма», можно заключить, что для достижения большей эффективности работы какой-либо сложной системы необходимо разделение функций между ее частями и их специализация, и в то же время требуется усиление взаимосвязей частей, их интеграция в единое целое.

Подобные выводы вполне справедливы, но все они, как и сама концепция «сверхорганизма», имеют больше общеполитическое, чем конкретное научное значение. На их основе нельзя сделать какие-либо однозначные предсказания, построить гипотезы, которые можно затем проверять экспериментально. Короче, это философская концепция, не имеющая эмпирической ценности. Поэтому-то на ее основе и не удалось решить проблему происхождения общественных насекомых. По-настоящему научное решение этого вопроса стало возможным только во второй половине XX в. на основе внушительных успехов генетики, популяционной биологии, теории эволюции.

Прежде всего попытаемся выяснить, почему одиночные насекомые начинают жить вместе, дает ли совместная жизнь им какое-либо преимущество перед одиночками уже на первых этапах? Многие ученые считали, что



Сожители муравьев: 1 — пауссус; 2 — ошупник; 3 — атемелес; 4 — атемелес, просящий пищу у муравья

преимущества группового образа жизни вполне очевидны, но все же впервые это было последовательно доказано в отношении насекомых американским энтомологом, исследователем пчел Чарлзом Миченером.

На множестве примеров он доказал, что одиночным осам и пчелам больше всего вредят всевозможные гнездовые паразиты и нахлебники. Множество насекомых старается воспользоваться для продолжения своего рода запасами корма, собираемыми в гнезда осами и пчелами, или уничтожить их личинок, развивающихся там. Это разнообразные мухи (жужжалы, траурницы, тахины), жуки-нарывники, наездники, осы-немки, осы-блестянки и другие. Все они проникают в гнезда ос или пчел, когда отсутствует хозяйка гнезда, и пристраивают свои яйца. Нередко почти все ячейки в гнезде становятся пристанищем нахлебников и паразитов.

Пчелы и осы пускаются на всевозможные хитрости, чтобы уберечь свое потомство от этих врагов: маскируют вход в гнездо, стараются подлетать к нему возможно незаметнее и, наконец, просто охраняют вход в гнездо, прогоняя прочь всех незваных гостей. Но многого таким путем не достигнешь. Ведь хозяйка гнезда вынуждена подолгу отсутствовать: ей необходимо добывать корм для личинок. Совсем иное дело при совместном, так называемом коммунальном гнездовании, когда в одном гнезде, в одной норке обитает несколько самок, каждая из которых, впрочем, живет там вполне самостоятельно, имеет собственные ячейки, выкармливает сама своих личинок. Совсем как соседи по коммунальной квартире! Единственное, в чем самки помогают друг другу — это охрана входа в гнездо. Эту обязанность обычно все несут по очереди. В результате им удается

значительно лучше защищаться от нахлебников и паразитов, чем в одиночку.

Есть и еще одно преимущество коммунальной жизни — экономия сил при строительстве. Ведь в совместно построенном гнезде самки тратят в среднем меньше энергии на сооружение тех его участков, которыми пользуются сообща — входной галереи, общих переходов и т. п. Конечно же, естественный отбор благоприятствует коммунальному поведению, и оно поэтому встречается у одиночных ос и пчел очень часто.

Воодушевленный этими фактами, Миченер в 1959 г. для объяснения происхождения общественных насекомых предложил теорию *мутуализма*¹, которую развивал в последующие годы, пытаясь доказать, что вся организация сообществ насекомых объясняется взаимовыгодными приспособлениями их членов. Он полагал, что основной путь возникновения общественного поведения у насекомых не усложнение заботы о потомстве (субсоциальности), а так называемое *парасоциальное поведение* — взаимодействие взрослых насекомых одного поколения без контакта с взрослыми особями других поколений.

Прежде всего, считал Миченер, между насекомыми одного поколения возникает кооперирование в выкармливании личинок, далее разделение на касты и лишь в последнюю очередь — совместное обитание насекомых двух последовательных поколений. Ясно, что это совершенно иной эволюционный путь по сравнению с субсоциальным. Взгляды Миченера представляют собой как бы возрождение представителей Г. Спенсера и других естествоиспытателей прошлого столетия, полагавших, что колония общественных насекомых возникает в эволюции в результате объединения первоначально независимых особей одного поколения.

Миченер предполагал, что на основе теории мутуализма удастся объяснить и происхождение каст — основного признака эусоциальности. Предположим, рассуждал он, что часть самок имеет пониженную жизнеспособность и плодовитость. Может быть, они выросли при недостатке пищи, тепла или иных необходимых факторов, запоздали с выходом из зимовки и т. п. Возможно также, что меньшая плодовитость обусловлена

¹ М у т у а л и з м — взаимовыгодное сожительство организмов.

наследственными факторами, т. е. генотипом. Если такие самки будут самостоятельно основывать гнезда, то скорее всего погибнут или же вырастят совсем мало потомства. В то же время, присоединившись к более плодовитым насекомым, которые более успешны в строительстве гнезд и размножении, они получают существенные выгоды от коммунального гнездования, и вероятность их выживания и успешного размножения значительно увеличится. Объединение выгодно и более плодовитым самкам, которые тоже получают от него преимущества. Поэтому естественный отбор будет благоприятствовать генетическим признакам (генам), определяющим присоединение и коммунальное гнездование.

Для самок, присоединяющихся к более плодовитым особям, может оказаться выгодным иметь малую плодовитость, или даже временно вообще не размножаться, а помогать более плодовитой самке в расчете на то, что она может погибнуть, и тогда самка-помощница получит «в наследство» готовое гнездо, где сможет успешно вырастить свое потомство. Если вероятность успешного размножения при самостоятельном гнездовании ниже, чем после присоединения к более преуспевшей самке, то естественный отбор будет способствовать задержке размножения у менее плодовитых помощниц. Они станут как бы временными рабочими. В дальнейшем, предполагал Миченер, могут возникнуть и постоянные рабочие.

Но задумаемся: правильны ли эти рассуждения? Могут ли генетические признаки, вызывающие отказ от размножения и постоянную бесплодность, закрепиться в результате естественного отбора?

Прежде всего не следует забывать, что каждое живое существо как бы стремится оставить возможно больше потомков. Если какая-нибудь особь обладает генами, позволяющими ей произвести больше потомства по сравнению с другими (например, благодаря повышению жизнеспособности, размеров, умения добывать пищу, защищаться от врагов, ухаживать за потомством и т. п.), то в последующем поколении особей с такими генами будет уже несколько больше, а в последующих еще и еще больше. Значит, гены, благоприятствующие размножению, подвергаются положительному естественному отбору, т. е. частота их встречаемости в популяции растет от поколения к поколению.

Совершенно иная судьба у генов, определяющих по-

ниженную плодовитость: несущие их особи совсем не оставят или оставят меньше по сравнению с другими потомков, и, следовательно, в последующих поколениях будет все меньше и меньше особей с такими генами, а в конце концов они и вовсе исчезнут. Значит, гены, уменьшающие способности к размножению, всегда подвергаются отрицательному естественному отбору и не могут закрепиться в популяции. Поэтому-то и возникает «стремление» к максимальному размножению, которое, разумеется, не осознанно: это прямое следствие действия естественного отбора.

Получается, что теория мутуализма Миченера не в состоянии объяснить появление каст по той простой причине, что признак, полезный для других особей, но вредный для его обладателя, не может закрепиться в результате индивидуального естественного отбора. Но ведь касты существуют наперекор этому выводу! У тысяч и тысяч видов общественных насекомых мы находим полностью бесплодных рабочих, вся деятельность которых направлена на благо размножающихся особей. Так может ли все-таки теория естественного отбора Дарвина объяснить возникновение и эволюцию каст?

Сам Чарлз Дарвин рассматривал бесплодных рабочих у общественных насекомых как одно из самых серьезных затруднений для своей теории и посвятил специальный раздел в VIII главе «Происхождения видов» его разбору. И нужно сказать, что Дарвин блестяще решил эту проблему, убедительно доказал универсальность принципа естественного отбора.

«Однако это затруднение, — писал Дарвин, — хотя и кажется непреодолимым, уменьшается и, по моему мнению, даже совершенно исчезает, если вспомнить, что отбор может быть применен к семейству так же, как и к отдельной особи, и как в том, так и в другом случае привести к желательной цели»². Для подтверждения этой мысли Дарвин приводил несколько примеров. Вот один из них. Некоторые разновидности садовых левкоев дают семена, из которых вырастает большое количество растений с красивыми махровыми, но совершенно бесплодными цветками, и значительно меньше растений с простыми невзрачными, но дающими семена цвет-

² Д а р в и н Ч . Соч. Т. 3. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939, с 481.

ками. Вот эти плодовые левкои, писал Дарвин, «которыми только разновидность и может размножаться, можно сравнить с плодовитыми самцами и самками муравьев, бесплодные же махровые растения соответствуют бесплодным особям муравьиной семьи. Как и у разновидностей левкоя, у общественных насекомых отбор, направленный к достижению полезной цели, применялся к семейству, а не к отдельной особи». Если, продолжал Дарвин, появление бесплодных особей в потомстве окажется полезным для их родителей, живущих вместе с ними в одном сообществе, то такие животные будут побеждать в борьбе за существование тех, которые не могут производить бесплодных особей, т. е. эта способность будет закреплена и усилена в процессе естественного отбора.

Точно так же Дарвин объяснил не только появление бесплодных рабочих, но и то, как могли возникнуть столь значительные различия между ними и плодовитыми насекомыми. Действительно, если некоторые родители стали бы производить бесплодных особей с какими-то изменениями в строении тела или в поведении, которые оказались полезными, то «плодовые самцы и самки благодаря этому процветали и, в свою очередь, передали своим плодовитым потомкам склонность производить бесплодных особей с теми же самыми изменениями. Этот процесс должен был повториться много раз, прежде чем различие между плодовитыми и бесплодными самками одного и того же вида достигло тех размеров, которые мы наблюдаем у разных общественных насекомых»³.

Кстати сказать, именно Дарвин первым заметил и использовал пример общественных насекомых как аргумент против теории наследования приобретенных признаков Ламарка. Ведь совершенно ясно, что какие бы признаки ни приобрели рабочие муравьи или пчелы в течение своей жизни (например, путем упражнения определенных органов, обучения и т. п.), они не могут передать их потомкам, так как вообще не размножаются. Следовательно, эволюцию бесплодной касты можно объяснить только на основе теории естественного отбора, как это сделал Дарвин.

Итак, по мысли Дарвина, возникновение и эволюция

³ Д а р в и н Ч . Соч. Т. 3, с 482.

каст у общественных насекомых объясняется действием естественного отбора не на отдельных особей (*индивидуальный отбор*), а на их группы, семьи, сообщества, колонии (*групповой, семейный отбор*). Если все население гнезда является потомством одной самки, т. е. семьей в генетическом смысле, то семейный отбор фактически означает как бы индивидуальный отбор самок, которые производят наиболее приспособленных для выполнения своих функций рабочих.

Конечно, Дарвин объяснил возникновение каст у общественных насекомых только в общих чертах, насколько это позволял уровень развития современной ему науки. В его время еще невозможно было углубиться в детали этого процесса. Как именно в потомстве самки-основательницы возникают бесплодные особи, почему не могут они покинуть свою мать и стать плодовитыми? Достаточно ли для объяснения происхождения социального поведения только группового, семейного отбора или же какую-то роль играет и индивидуальный отбор особей, например рабочих? Ответить на все эти вопросы оказалось возможным только во второй половине XX столетия. Однако Дарвин все же впервые предложил в принципе правильное объяснение эволюции каст на основе теории естественного отбора.



III. Альтруизм и эволюция социального поведения

Альтруизм — это любые действия, совершаемые на благо другим, но в ущерб себе, т. е. всевозможные формы самопожертвования. Понятие это очень уж человеческое, связанное с категориями морали и этики. Допустимо ли применять его по отношению к животным? Да и вообще возможно ли самопожертвование у животных? Конечно, возможно, и в этом мы сейчас убедимся. Неверно думать, что альтруизм присущ только человеку, поскольку и среди животных мы наблюдаем много-

численные его проявления. Однако следует помнить, что термин «альтруизм» (так же, как «эгоизм») применяется к животным без какой-либо моральной окраски, и, конечно, это явление у животных имеет совершенно иные основы, чем у человека.

Прежде всего очевидно, что социальное поведение у животных совершенно невозможно без проявлений альтруизма, поскольку, обитая в сообществе, почти каждый индивидуум должен чем-то поступаться в интересах других особей и группы в целом, но в то же время каждый получает и преимущества от жизни в сообществе.

Разнообразные формы родительской заботы о потомстве от самых простых до таких сложных, как непосредственное выкармливание личинок у некоторых одиночных ос и пчел, насиживание яиц и кормление птенцов у птиц, живорождение и вскармливание детенышей молоком у млекопитающих, представляют собой проявление альтруизма в широком понимании этого термина.

Однако с точки зрения эволюционной генетики забота о потомстве — это не альтруизм. Почему это так? Дело в том, что, заботясь о собственном потомстве, каждое животное повышает свою *индивидуальную генетическую приспособленность*. Эту величину в эволюционной генетике принято измерять числом прямых потомков данной особи, достигших половозрелости и периода размножения. Ведь чем лучше приспособлено животное к условиям своего существования, чем эффективнее находит пищу, спасается от врагов, тем больше сможет оно оставить потомства, т. е. передать больше своих генов в следующее поколение, а это с точки зрения естественного отбора и есть критерий лучшей приспособленности. Ясно, что если какое-то животное лучше заботится о своем потомстве, чем другие особи, то оно повышает вероятность того, что это потомство выживет и, в свою очередь, начнет размножаться, т. е. увеличивает свою, индивидуальную приспособленность.

Истинный альтруизм — это поведение, в результате которого повышается индивидуальная приспособленность особей, не являющихся прямыми потомками альтруиста, а его индивидуальная приспособленность при этом снижается. С первого взгляда представляется очевидным, что естественный отбор должен всегда повышать индивидуальную приспособленность и не может

приводить к ее уменьшению, т. е. истинный альтруизм не должен встречаться в живой природе. Однако это не так. Нам известно множество случаев его проявления.

Взрослые животные, обычно самцы, рискуя своей жизнью, защищают от хищников стадо или группу у многих обитающих совместно позвоночных — копытных, слонов, обезьян и других. У большинства живущих группами животных существуют специальные сигналы тревоги, предупреждающие других особей о возникновении опасности.

Характерный пример — предупреждающие крики тревоги у многих птиц. Птица, первой заметившая опасность, издает характерный крик, являющийся для особей ее вида врожденным сигналом тревоги. Услышав его, другие птицы спешат спастись от врага, чего они, быть может, не успели бы сделать, не будь этого сигнала. Ясно, что птица, подающая сигнал тревоги, находится в не очень выгодном положении: во-первых, своим криком она выдает себя врагу, становится более заметной, и хищник может погнаться именно за ней; во-вторых, подавая сигнал тревоги, она теряет драгоценное время, вместо того чтобы скорее спастись бегством. Короче говоря, подающая сигнал тревоги птица явно рискует своим благополучием, повышает вероятность своей гибели и, таким образом, в некоторой степени уменьшает свою приспособленность, но спасает от опасности других птиц (т. е. повышает их приспособленность), которые большей частью не ее прямые потомки.

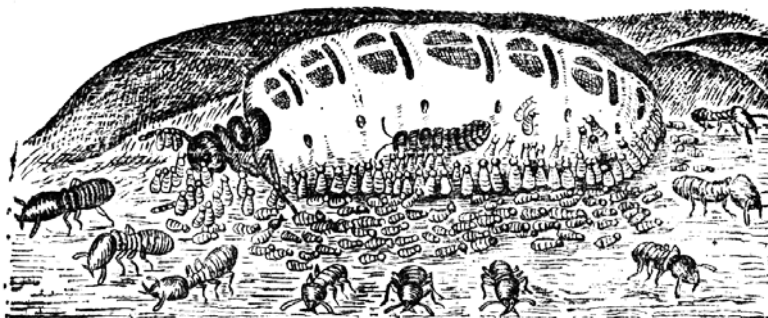
У стайных рыб существует «запах страха» — специальное вещество, выделяемое кожными железами рыбы в воду, когда она спасается от хищника или когда он ее уже схватил. Другие рыбы в стае, ощутив этот запах, спасаются бегством или затаиваются. Среди насекомых подобные вещества (их называют феромонами тревоги), кроме общественных видов, встречаются у тлей — насекомых, обитающих группами на растениях и питающихся их соком. Тля, на которую нападает хищник, выделяет феромон тревоги, и другие тли, ощутившие его запах, стараются спастись бегством.

У общественных насекомых альтруизм достигает своего максимального проявления и выражается прежде всего в разделении на касты. Действительно, рабочие особи бесплодны и не оставляют вообще потомства, т. е. их индивидуальная приспособленность равна нулю. В

то же время они посвящают свою жизнь, всю энергию без остатка выращиванию потомства других особей — «цариц».

Более того, жизнь рабочего или солдата у общественных насекомых вообще очень мало стоит и легко приносится в жертву на благо всей колонии и в первую очередь плодовитых особей. При возникновении опасности именно бесплодные особи — рабочие или солдаты — устремляются ей навстречу и в буквальном смысле «не щадя живота своего» с готовностью гибнут, защищая родное гнездо. У многих термитов и муравьев челюсти солдат так впиваются в кожу врага, что можно оторвать тело солдата, а голова остается на месте, вцепившись мертвой хваткой в противника. У медоносных пчел и некоторых ос-полибий жало зазубрено и поэтому при ужалении застревает в коже противника, оторвавшись от брюшка насекомого вместе с ядовитой железой, и еще длительное время яд продолжает изливаться в тело врага. Это, конечно, весьма повышает болезненность и эффективность ужаления, но стоит ужалившей пчеле или осе жизни. Тем не менее пчелы и осы всегда готовы воспользоваться жалом и погибнуть, защищая гнездо.

У многих термитов солдаты имеют железы, выделяющие липкий и ядовитый секрет, который облепляет и убивает противника. Но при этом, как правило, гибнут и солдаты, применившие свое «химическое оружие», прилипая к атакованному врагу. У некоторых термитов при возникновении опасности брюшко солдат от резкого сокращения мышц лопается, разбрызгивая во все стороны



«Царица» и «царь» термита в окружении рабочих и солдат

защитный секрет железы, резервуар которой занимает почти все брюшко солдата. Не насекомое, а живая химическая бомба!

Выкармливая личинок, снабжая пищей плодовых самок, рабочие особи отдают им при необходимости весь имеющийся корм, не оставляя ничего себе, а при недостатке или полном отсутствии пищи могут даже выделять секрет кормовых желез за счет внутренних резервов своего тела. Худеют сами, но личинок и «царицу» кормят! Рабочие у муравьев и некоторых пчел откладывают специальные бесплодные яйца, которые скармливают личинкам и «царице».

Таких фактов, иллюстрирующих альтруизм рабочих особей у общественных насекомых, можно привести очень много. Все они говорят о том, что рабочие — это как бы «суперальтруисты», отдающие себя без остатка во имя благополучия и размножения плодовых особей.

Как же может естественный отбор допустить появление альтруистических признаков и даже благоприятствовать их эволюции, если они уменьшают приспособленность особей, ими обладающих? Не является ли само существование альтруизма в природе доказательством ошибочности теории естественного отбора?

Как уже было сказано в предыдущей главе, еще Дарвин предложил в принципе правильное объяснение появления бесплодных особей (т. е. альтруизма в современном понимании) у общественных насекомых, предположив, что естественный отбор действует в данном случае на уровне семьи, т. е. группы как единого целого. Уже в XX в. многие ученые, внесшие большой вклад в развитие эволюционной генетики, Дж. Холден, Р. Фишер, С. Райт и другие, указывали, что возникновение альтруизма нельзя объяснить без представлений о групповом отборе. Но этим дело и ограничивалось, конкретной теории, объясняющей возникновение альтруизма, не было.

В 1962 г. американский ученый В. Уинн-Эдвардс выпустил книгу, в которой отстаивал представления о том, что альтруистические особенности поведения возникают в результате действия отбора между популяциями животных. В данном случае групповой отбор действует так, что популяции, члены которых проявляют альтруизм, процветают и вытесняют популяции более эгоистичных животных, что и приводит постепенно к повсеместному

распространению альтруизма. Кроме того, Уинн-Эдвардс приписывал групповому отбору происхождение вообще всех приспособлений, вредных для особи, но направленных «на благо вида». В своей книге он привел множество примеров, доказывающих, на его взгляд, реальное существование таких приспособлений.

Например, в периоды массовых размножений грызунов многие из них прекращают приносить потомство, что способствует снижению численности популяции, т. е. представляет собой явление саморегуляции. Уинн-Эдвардс объяснял это как «добровольный отказ от размножения на благо популяции», возникший благодаря групповому отбору: популяции, которые не могли регулировать свою численность, вымерли из-за истощения пищевых ресурсов или от эпидемий, а способные к самоограничению сохранились. И таких примеров «самопожертвования на благо вида» Уинн-Эдвардс привел очень много.

Однако книга Уинн-Эдвардса навлекла на него огонь критики биологов самых разных специальностей — зоологов, генетиков, эволюционистов. Практически все отвергли его представления.

Во-первых, как могут гены, определяющие альтруистическое поведение, распространиться для начала хотя бы в одной популяции. Ведь если они возникнут в результате мутаций у какой-то особи, то она, проявляя альтруизм, оставит мало или же совсем не оставит потомства. Значит, против таких генов будет действовать сильный отрицательный отбор, и они никак не смогут закрепиться в популяции. Единственный способ, с помощью которого это могло бы произойти, — это так называемый *дрейф генов*, т. е. случайные изменения *генофонда*⁴ популяции, связанные с вероятностными процессами распределения хромосом при образовании половых клеток. Но дрейф генов может происходить только в очень небольших популяциях, да и вообще это весьма маловероятное событие.

Во-вторых, данные современной популяционной генетики показывают, что отбор между популяциями по альтруистическим признакам требует для своего осуществления сочетания очень многих специфических условий, что вряд ли часто встречается в природе. В частно-

⁴ Генофонд — совокупность генов всех особей в популяции.

сти, требуется, чтобы популяции были достаточно малы, но многочисленны, чтобы частота их вымирания была не слишком высокой, но и не очень низкой и т. п. Короче говоря, все это вместе с трудностями первоначальной фиксации генов альтруизма в популяции приводит нас к выводу, что возникновение альтруизма в результате отбора между популяциями — крайне маловероятное событие.

Многие примеры, приводившиеся Уинн-Эдвардсом, легко могут быть объяснены действием обычного индивидуального отбора. Так, отказ от размножения при чрезмерной численности популяции может быть выгоден и самим неразмножающимся особям. Ведь если бы они стали размножаться, то их потомство обязательно погибло бы в условиях перенаселенности, а воздержавшись от размножения и не затрачивая на него ресурсы своего организма, эти животные, вероятно, смогут еще произвести потомство, переселившись на другие участки, или же после падения численности популяции. То, что кажется возникшим «на благо вида», на деле оказывается частью стратегии, направленной на успех собственного размножения и повышения индивидуальной приспособленности.

Но все-таки примеры истинного альтруизма у животных, как мы только что убедились, существуют. Как же возникает альтруизм, если это вряд ли может происходить посредством группового отбора между популяциями?

В 1964 г. английский исследователь Уильям Гамильтон предложил совершенно оригинальную генетическую теорию эволюции альтруизма и социального поведения, которая считается одним из самых значительных достижений эволюционной генетики второй половины нашего столетия. Прежде всего Гамильтон обратил внимание на тот факт, что каждый организм имеет общие гены не только со своими детьми, но и с другими родственниками — с родителями, братьями и сестрами, более отдаленными родичами.

Чтобы хорошо себе это представлять, надо вспомнить некоторые понятия генетики. Половые клетки образуются так, что в каждую из них попадает только половина хромосом (а следовательно, и генов), имеющихся в каждой клетке организма. Это число называется гап-

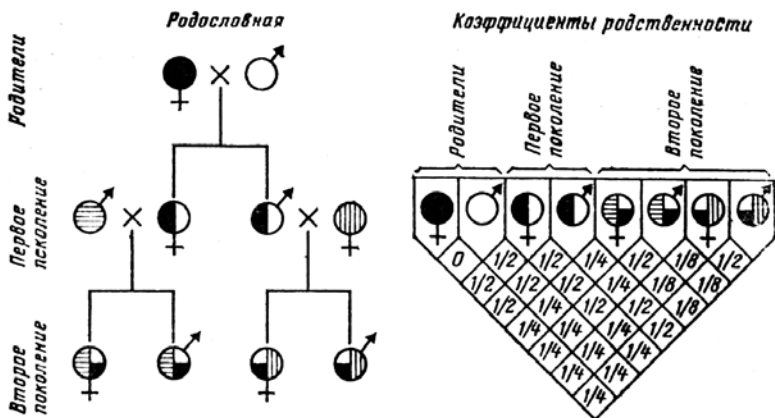


Схема родственных отношений у животных в родительском и двух последующих поколениях: характер штриховки кружков отражает набор генов (генотип) данной особи. Коэффициент генетической родственности между любыми двумя особями может быть найден при пересечении соответствующих строк матриц, расположенных рядом

лоидным, а полное число хромосом — диплоидным. Когда при оплодотворении две гаплоидные половые клетки (яйцеклетка и сперматозоид) сливаются, то восстанавливается диплоидное число хромосом, т. е. полный набор генов, характерный для данного вида. Следовательно, каждый потомок получает ровно половину хромосом и генов от отца и столько же от матери, т. е. коэффициент генетической родственности (доля общих, идентичных генов) между родителями и детьми равен $\frac{1}{2}$. У сестер и братьев отец и мать общие, и от каждого родителя они получают ровно половину своих генов. Поскольку распределение генов между половыми клетками при их образовании происходит случайно, то в среднем у каждого индивидуума только половина генов, полученных и от отца и от матери, может быть общей с братом или сестрой, т. е. коэффициент родственности между родными братьями и сестрами равен $\frac{1}{2}$. Продолжая эти рассуждения, можно показать (см. рис. вверху), что коэффициент родственности между бабушкой (дедушкой) и внучкой (внуком) равен $\frac{1}{4}$, между тетушкой (дядюшкой) и племянницей (племянником) — тоже $\frac{1}{4}$, между двоюродными братьями и сестрами

— $\frac{1}{8}$, а между более дальними родичами он еще меньше.

Поскольку каждый индивидуум имеет общие гены не только со своими детьми, но и с другими родичами, то он, следовательно, может обеспечивать передачу этих генов в последующие поколения, не только самостоятельно размножаясь, но и способствуя размножению своих родственников. Это заключение явилось важнейшим в теории Гамильтона. Поясним его подробнее.

Предположим, что какая-то самка имеет возможность выбора: или полностью посвятить себя воспитанию собственных детей и вырастить их как можно больше, увеличивая свою индивидуальную приспособленность, или же несколько ограничить собственное размножение, но за счет сэкономленных ресурсов помочь матери вырастить дополнительно несколько своих сестер и братьев, т. е. проявить альтруизм, повышая приспособленность матери за счет снижения собственной. Если самка выбирает вариант альтруизма, то, чтобы поведение ее было оправданным, ей необходимо вместо каждого собственного потомка, которого она могла бы вырастить в одиночку, воспитать не меньше чем одного брата или сестру дополнительно к тому, что выкормила бы одна мать. Это позволит ей передать не меньше своих генов в следующее поколение, ведь она имеет $\frac{1}{2}$ общих генов как со своими детьми, так и с братьями и сестрами.

Итак, снижение индивидуальной приспособленности может быть оправданным, если альтруистическое поведение направлено на родичей и компенсируется увеличением их приспособленности. Чтобы выразить эти отношения, Гамильтон ввел понятие *совокупной приспособленности*. Эта величина измеряется количеством собственных, или идентичных собственным, генов, которое особь передала в следующее поколение за счет: а) собственного размножения и б) влияния на размножение других особей, с которыми она имеет часть общих (идентичных) генов. Следовательно, совокупная приспособленность особи — это сумма ее индивидуальной приспособленности и тех изменений в приспособленности родичей, которые вызваны ее влиянием.

Мысль о том, что организм может увеличить свою приспособленность, отказываясь от размножения, поначалу может показаться нелепой и лишенной всякого смысла. Но тем не менее это именно так. Ведь с точки зрения естественного отбора в принципе все равно, ка-

ким образом те или иные гены попадут в генофонд следующего поколения — путем размножения данной особи или же ее родичей. Главное, чтобы они попали туда в большем количестве, чем другие гены, и тогда их доля в генофонде популяции будет увеличиваться от поколения к поколению, т. е. они будут подвергаться положительному отбору. Такой отбор, который оценивает не только изменения индивидуальной приспособленности организма, но и его влияние на приспособленность родственных ему особей, получил название *отбора родичей*. Он отличается от обычного индивидуального отбора тем, что основан на оценке изменений совокупной приспособленности организмов.

В реальных условиях обе формы естественного отбора сочетаются, причем если индивидуальный отбор действует всегда, то отбор родичей — только при определенных условиях. Прежде всего для его проявления необходимо, чтобы каждый организм хотя бы в среднем чаще взаимодействовал с родственными, чем с неродственными ему особями. Поясним это на примере с предупреждающими сигналами у птиц.

Большинство птиц для гнездования весной возвращается в родные места. Поэтому рядом гнездящиеся пары, как правило, достаточно родственны друг с другом. Когда птицы в конце лета объединяются в группы и стаи, то каждое такое объединение, как правило, формируется из птиц нескольких выводков, обычно выращенных неподалеку друг от друга. Поэтому-то птицы внутри одной стайки в среднем более родственны друг другу (т. е. имеют в среднем больше общих генов), чем с птицами другой стаи, обитающей дальше от них.

У всех птиц существуют специальные сигналы тревоги, предназначенные для предупреждения об опасности птенцов в период заботы о них. Такие сигналы возникают в эволюции в результате обычного отбора, поскольку, спасая птенцов, птицы увеличивают свою индивидуальную приспособленность. Предположим теперь, что в результате случайной наследственной мутации возникает новый ген, определяющий способность птицы издавать крик тревоги не только в период выращивания птенцов, но и после этого, во время жизни в стае. Такие новые мутантные гены обычно вначале не проявляются у несущих их особей, поскольку они рецессивны

и находятся в гетерозиготном состоянии⁵. Однако через несколько поколений этот ген в результате размножения особи, у которой он появился вследствие мутации, будет уже у многих родственных птиц, но пока еще в гетерозиготном состоянии. В результате скрещиваний между такими птицами у некоторых потомков ген перейдет в гомозиготное состояние и проявится в поведении.

Издавая предупреждающие крики, такие птицы будут чаще подвергаться нападениям и гибнуть, т. е. оставят в среднем меньше потомков. Но этим поведением они увеличат вероятность выживания птиц своей стаи, среди которых многие их родичи несут такие же гены альтруизма, но в гетерозиготной форме. Благодаря повышенной выживаемости эти птицы оставят в среднем больше потомков, чем птицы из других стай, где таких альтруистов нет. Потомки также будут нести гены альтруизма. Следовательно, от поколения к поколению частота встречаемости альтруистических генов будет возрастать, несмотря на то что сами проявляющие альтруизм птицы оставляют меньше потомков. Это и есть отбор родичей, благоприятствующий генам альтруизма. В результате в конце концов эти гены окажутся в гомозиготной форме у всех птиц, и все они станут издавать при необходимости сигналы тревоги.

Легко понять, что если бы птицы в популяциях идеально перемешивались, то особи в одной стае были бы не более родственны друг с другом, чем птицы разных стай, и отбор родичей происходить бы не мог. В этих условиях не возникли бы и альтруистические черты в поведении птиц.

Гамильтон сформулировал основное условие, делаю-

⁵ Гены бывают рецессивными и доминантными. Доминантные гены всегда проявляются в свойствах несущего их организма. Рецессивные гены проявляются в свойствах организма только в том случае, если организм имеет два таких гена — по одному в каждой из парных (гомологичных) хромосом (гомозиготное состояние), и скрыты при наличии лишь одного гена только в одной из гомологичных хромосом (гетерозиготное состояние). Большинство генов, вновь возникающих в результате мутаций, рецессивно и не влияет на признаки особи, поскольку находится в гетерозиготном состоянии. Если скрещиваются особи, имеющие одинаковые рецессивные гены в гетерозиготном состоянии, то у некоторых потомков может оказаться уже по два таких гена (гомозиготность) и они проявятся. Для более подробного разъяснения генетических понятий следует обратиться к литературе, приведенной в конце брошюры.

щее возможным возникновение альтруизма путем отбора родичей: увеличение приспособленности родственных особей, на которых направлено альтруистическое поведение, должно обеспечивать передачу в следующее поколение большего числа генов, идентичных генам альтруиста, чем теряется из-за уменьшения его индивидуальной приспособленности. Короче, совокупная приспособленность особи должна увеличиваться в результате проявления ею альтруизма. Понятно, что чем менее родственной альтруисту будет особь, по отношению к которой проявляется альтруизм, тем больше она должна оставить потомства, чтобы компенсировать потерю индивидуальной приспособленности альтруиста, т. е. чтобы его альтруизм был оправдан. Ведь чем меньше ее родственность с альтруистом, тем меньше общих с ним генов имеет каждый ее потомок.

Становится ясным, что альтруистическое поведение у животных должно быть направлено прежде всего на близких родичей, а в отношениях с более далекими родственниками следует ожидать меньших проявлений альтруизма. Заметим, что возникновение альтруизма путем отбора родичей не предполагает наличия у животных сознательного стремления помогать именно своим родственникам, а объясняется просто действием отбора в определенных условиях.

Альтруизм по отношению к совершенно неродственным особям, в результате которого происходит не увеличение, а уменьшение совокупной приспособленности альтруиста, можно назвать *абсолютным*. Такой альтруизм не может возникнуть в эволюции и не должен проявляться в нормальных природных условиях никогда. Факты, накопленные наукой, полностью подтверждают эти выводы.

Мы убеждаемся, что альтруизм вовсе не такое уж «бескорыстное самопожертвование», каким он представляется с первого взгляда. Фактически это своеобразный способ увеличения собственной приспособленности и повышения личного репродуктивного успеха. Это означает, что животным, проявляющим альтруизм, движут определенные эгоистические побуждения. Но не нужно все же забывать, что от альтруизма выигрывают все — и сам альтруист, и его родичи, т. е. вся группа родственных животных. Именно поэтому он и поддерживается естественным отбором.

Концепции отбора родичей и совокупной приспособленности оказались весьма продуктивными. Сформулированные Гамильтоном в математической форме закономерности эволюции альтруизма позволили не только с совершенно новых позиций объяснить многие особенности социального поведения животных, но и высказать множество новых гипотез и предположений, которые можно проверить на практике. Поэтому теория Гамильтона вызвала значительное увеличение интереса к исследованиям социальности у животных.

Оказалось, что область применения этой теории даже шире, чем предполагалось вначале. В частности, она способна объяснить не только эволюцию альтруизма, но и многие особенности эгоистического поведения животных. Например, стало возможным предсказать, что эгоизм любого животного по отношению к своим родичам не может беспредельно увеличиваться. Ведь если оно будет слишком эгоистичным (например, будет отнимать у других чересчур много пищи), то это приведет к значительному снижению приспособленности родичей. В результате, хотя эгоист и выиграет сам, увеличит свою индивидуальную приспособленность, но падение приспособленности родственников (жертв его эгоизма) окажется больше этой прибавки, т. е. совокупная приспособленность эгоиста уменьшится. Это означает, что отбор родичей будет препятствовать возникновению слишком эгоистичного поведения среди родственников.

Гамильтон использовал разработанную им теорию и для объяснения эволюции социального поведения у насекомых. В соответствии с его подходом бесплодность части особей может возникнуть под действием отбора родичей при условии, что увеличение плодовитости насекомых, потомство которых выращивают бесплодные рабочие, компенсирует утрату этими рабочими способности к размножению.

Предположим, что самка остается в гнезде со своей матерью и вместо того чтобы самостоятельно размножаться, помогает ей выращивать дополнительных потомков. Поскольку эти потомки — братья и сестры утратившей плодовитость самки, то она имеет с ними половину общих генов, т. е. столько же, сколько имела бы со своими детьми. Поэтому, если помогая своей матери, эта самка вырастит дополнительно больше своих

братьев и сестер, чем смогла бы оставить собственных потомков при самостоятельном размножении, то уменьшение до нуля ее индивидуальной приспособленности компенсируется ростом приспособленности совокупной, и потеря плодовитости станет даже выгодной и будет поддержана отбором родичей.

Возможна ли такая ситуация в природе? Если, например, плодовитость и жизнеспособность молодой самки понижены, то, самостоятельно основывая гнездо, она скорее всего потерпит неудачу. Оставшись в гнезде со своей матерью, она при тех же затраченных усилиях, вероятно, вырастит больше своих братьев и сестер, чем собственных детей, уже хотя бы потому, что не будет тратить ресурсы на откладку яиц, отдавая все силы кормлению личинок. В таких условиях, действительно, выгоднее отказаться от размножения и выращивать потомство своей более плодовитой матери.

Понятно, что если вследствие мутации возникнет ген, вызывающий у менее плодовитых особей бесплодность и альтруистическое поведение по отношению к матери, то он будет подвергаться положительному отбору. (О механизме первоначального распространения гена альтруизма среди родичей уже рассказывалось в примере с криками тревоги у птиц.) И если самки первого поколения, выращенного основательницей гнезда, из-за недостаточного питания, неблагоприятных погодных условий или других причин менее плодовиты и имеют меньше шансов на успех собственного размножения, то в результате отбора родичей они станут бесплодными рабочими, помогающими матери выкармливать последующие поколения уже плодовитых насекомых, у которых ген альтруизма не будет проявляться вследствие их большей жизнеспособности и плодовитости. Так может возникнуть цикл развития, характерный для многих примитивных эусоциальных насекомых (см. I раздел), у которых самки первых поколений становятся рабочими, а последующих — приобретают плодовитость. В дальнейшем колонии могут стать и многолетними с постоянным наличием рабочих.

Гамильтон обратил внимание еще и на необычный механизм генетического определения пола у перепончатокрылых, к которым относятся все общественные насекомые, кроме термитов. Дело в том, что в этом отряде насекомых самки всегда развиваются из оплодо-

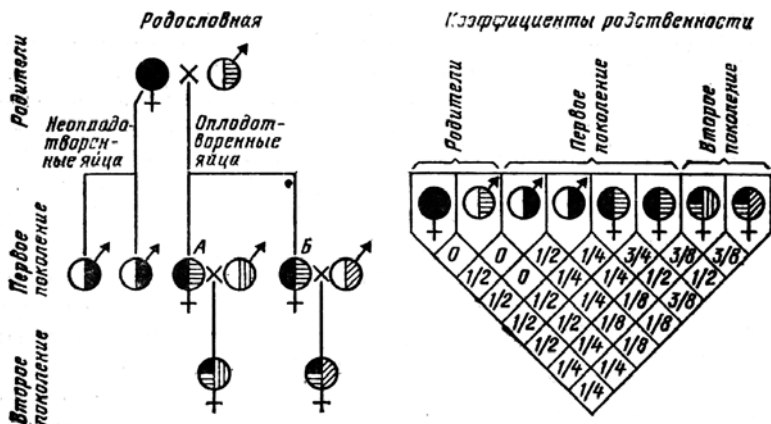


Схема родственных отношений в родительском и двух последующих поколениях у перепончатокрылых (гапло-диплоидное определение пола). Гаплоидность самцов отражена тем, что половина каждого кружка, соответствующего самцу, оставлена без штриховки (отсутствие генов). Для упрощения во втором поколении приведены только самки. В схеме справа в первом поколении показаны самки А и Б. Остальное, как на стр. 37

творенных, т. е. диплоидных, яиц, а самцы — из неоплодотворенных, т. е. гаплоидных, яиц. Поэтому самцы гаплоидны: все клетки их тела имеют лишь половинный набор хромосом. Точно такой же набор хромосом находится и в половых клетках самцов — сперматозоидах, которые по этой причине в генетическом отношении все идентичны, т. е. содержат совершенно одинаковые наборы генов. Самцы у перепончатокрылых могут быть отцами только для самок, а сами отцов не имеют, поскольку развиваются из неоплодотворенных яиц, т. е. без участия самцов.

Такой необычный *гапло-диплоидный механизм определения пола* приводит к тому, что коэффициенты родственности между родителями и потомством, между братьями и сестрами неодинаковы (см. рис. вверху) в отличие от всех прочих животных, у которых оба пола диплоидны. Мать передает половину своих генов и дочери, и сыну и, следовательно, имеет с ними обычный коэффициент родственности $1/2$. У дочерей с отцом тоже половина общих генов. Но вот сыновья вообще не имеют общих генов с отцом их сестер, поскольку он им от-

цом не является. У сестер все гены, полученные от отца, общие, поскольку все его сперматозоиды имеют одинаковый набор генов. Эти гены составляют половину всего набора единиц наследственности у каждой самки. Вторая его половина получена от матери, и поэтому в ней у сестер в среднем $\frac{1}{2}$ генов также будет общей. Получается, что сестры имеют $\frac{3}{4}$ идентичных генов. В то же время со своими братьями, не имеющими отцов, сестры имеют в среднем только $\frac{1}{4}$ общих генов, поскольку идентичными у них могут быть только гены, полученные от матери. Братья же имеют между собой обычный коэффициент родственности $\frac{1}{2}$.

Такая асимметрия коэффициентов родственности, по мнению Гамильтона и его последователей, приводит к тому, что у перепончатокрылых значительно облегчено возникновение альтруизма и рабочей касты. Ведь здесь наблюдается уникальная ситуация, когда самка более родственна со своими сестрами, чем с собственными детьми. Если такая самка останется с матерью и выкормит столько же своих сестер, сколько могла бы вырастить дочерей, то это позволит ей передать в следующее поколение в 1,5 раза больше генов, ведь сестры имеют с ней $\frac{3}{4}$ общих генов, а дочери — только $\frac{1}{2}$. Следовательно, выращивать своих плодовых сестер выгоднее, чем дочерей, ибо это позволяет при тех же условиях достичь большей совокупной приспособленности!

Не поэтому ли, предположил Гамильтон, в отряде перепончатокрылых эусоциальное поведение возникло в эволюции независимо по крайней мере 10—11 раз, а во всех остальных отрядах насекомых только 1 раз — у термитов?

К сожалению, развивая концепцию гапло-диплоидии, Гамильтон совсем упустил из виду, что оставшаяся в гнезде с матерью самка будет выращивать не только своих сестер, с которыми имеет $\frac{3}{4}$ общих генов, но и своих братьев, коэффициент родственности с которыми только $\frac{1}{4}$. Если в потомстве матери в среднем 50% и самок, и самцов, то средний коэффициент родственности с выкармливаемыми особями у самки, оставшейся с матерью, будет $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4}) \frac{1}{2} = \frac{1}{2}$, т. е. точно такой же, как и с собственными детьми. Значит, вырастив примерно одинаковое количество братьев и сестер, самка передает с ними в следующее поколение не больше генов,

чем если оставит столько же собственных потомков. У большинства животных численность самцов и самок в популяциях обычно примерно одинакова (соотношение полов 1:1, а у одиночных и общественных перепончатокрылых часто наблюдается даже некоторое преобладание самцов. Понятно, что при этом средний коэффициент родственности с сестрами и братьями будет даже меньше чем $\frac{1}{2}$. Это означает, что в таких условиях гапло-диплоидия не облегчает возникновения социальности.

Та явная тенденция к общественному образу жизни, которую мы наблюдаем в отряде перепончатокрылых, имеет совершенно иное объяснение. Только у жалящих перепончатокрылых (пчел, ос) поведение, связанное с заботой о потомстве, достигает той степени сложности, когда возможно возникновение социальности. В других отрядах насекомых мы находим лишь довольно простые формы субсоциального поведения, когда контакт с потомством ограничен только начальными этапами развития личинок или же вообще отсутствует. Кстати, и среди перепончатокрылых есть огромная группа паразитических наездников и яйцеедов, а также пилильщики, рогахвосты и другие семейства насекомых. У них тоже гапло-диплоидный механизм определения пола со всеми его генетическими последствиями.

Однако среди десятков тысяч видов этих насекомых нет ни одного общественного по той простой причине, что у них вообще, за редчайшими исключениями, отсутствуют высокоразвитые формы материнского поведения. Так что первой необходимой предпосылкой для возникновения общественного образа жизни является несомненно высокоразвитое субсоциальное поведение и только на его основе может иметь какое-то значение гапло-диплоидное определение пола и асимметрия коэффициентов родственности. Поэтому, как ни привлекательна на первый взгляд гипотеза гапло-диплоидии Гамильтона, мы вынуждены признать, что этот теоретически возможный механизм, облегчающий возникновение социальности, в действительности вряд ли может работать.

Но это вовсе не означает, что теория отбора родичей и совокупной приспособленности в целом непригодна для объяснения возникновения альтруизма у общественных насекомых, ведь она не требует какой-либо асимметрии в коэффициенте родства. Необходимо только,

чтобы, выращивая чужое потомство, насекомое получало такую прибавку совокупной приспособленности, которая компенсировала бы потерю собственной плодовитости. Но все-таки, может ли такая ситуация реально наблюдаться в живой природе? Существуют некоторые факты, свидетельствующие против возможности возникновения полностью бесплодных рабочих путем отбора родичей.

Прежде всего все расчеты коэффициентов родственности, приведенные выше, основаны на предположении, что каждая самка оплодотворяется только одним самцом. Если же мать спаривалась с двумя и более самцами, то ее дети от разных отцов будут иметь между собой уже не $\frac{1}{2}$, а только $\frac{1}{4}$ общих генов, ведь у них могут быть общими только гены, полученные от матери. Поэтому средний коэффициент родственности между детьми одной самки будет уменьшаться при увеличении числа спаривавшихся с ней самцов. Понятно, что чем больше самцов в среднем участвует в оплодотворении самки, тем менее выгодно ее потомкам отказываться от выращивания собственных детей, ведь коэффициент родственности с ними всегда равен $\frac{1}{2}$ вне зависимости от числа отцов. В то же время для многих одиночных насекомых и примитивных общественных пчел и ос, для шмелей, медоносных пчел и многих муравьев установлено, что самки спариваются с несколькими самцами.. Матка у медоносной пчелы вылетает в брачный полет из улья несколько раз, в результате чего до десятка трутней становятся отцами ее будущих дочерей.

Серьезным затруднением для теории Гамильтона стала и полигиния. Ведь в этом случае колония насекомых уже будет не семьей, а смесью потомства нескольких плодовитых самок. Даже если эти «царицы» родные сестры, то средний коэффициент родственности между их детьми (т. е. родными и двоюродными братьями и сестрами) будет уменьшаться с увеличением числа «цариц». И в этом случае тоже ясно, что чем больше плодовитых самок в гнезде, тем менее выгодно их потомкам проявлять альтруизм и терять собственную плодовитость. Но ведь как раз на начальных этапах возникновения и эволюции социального поведения очень часто наблюдается полигиния (см. I раздел).

Мы видим, что и многократное спаривание и полигиния приводят к уменьшению средней родственности между обитающими совместно насекомыми. А это означает,

что для получения достаточной «компенсации за альтруизм» они должны вырастить значительно больше своих плодовитых собратьев, чем могли бы оставить собственных потомков. Возможно ли такое повышение продуктивности?

Специальные исследования, проведенные Ч. Миченером и его учениками, позволили установить, что у примитивных общественных пчел число плодовитых самок и самцов, выращенных к концу лета в гнезде, тем больше, чем больше в нем было рабочих пчел. Но в пересчете, так сказать, «на душу населения» это соотношение становится как раз обратным: чем больше рабочих в колонии, тем меньше выращенных плодовитых насекомых приходится на одну пчелу (включая и самку — основательницу гнезда). Получается, что ни о какой «компенсации за альтруизм» здесь не может быть и речи! Только у некоторых видов пчел Миченер отметил небольшой рост продуктивности при увеличении численности рабочих.

Значит, даже у примитивных полуобщественных и общественных насекомых далеко не всегда увеличение продуктивности самки-основательницы, вызванное помощью рабочих, компенсирует потерю их плодовитости. И тем более такая компенсация невозможна у высокоорганизованных общественных насекомых. У них численность рабочих в колонии может достигать сотен тысяч и даже миллионов, а плодовитых самок и самцов при этом выращивается значительно меньше. Яркий тому пример — медоносная пчела. В семье пчел может быть до 100 тысяч рабочих, причем за год население улья полностью сменяется 4—5 раз. И вот на все эти почти полмиллиона рабочих пчел в улье появляется всего несколько тысяч трутней и от силы 2—3 плодовитые самки-матки. Где же тут компенсация за тот удивительный альтруизм, проявляемый бесплодными рабочими пчелами?

Теория отбора родичей предполагает, что в каждом поколении происходит как бы «переоценка ценностей», т. е. каждое насекомое должно получить компенсацию за проявленный им альтруизм в виде увеличения совокупной приспособленности, а если эта компенсация недостаточна, то естественный отбор не может поддерживать проявление альтруизма. Почему же продолжают оставаться бесплодными альтруистами рабочие пчелы

или муравьи, получающие за свое самопожертвование столь мизерное вознаграждение?

Да потому, что они просто не могут вести себя иначе! Выкормленная определенным образом личинка пчелы или муравья становится рабочей особью не по собственному желанию, а по необходимости: ее развитие направляют жесткие регуляторные механизмы, существующие в колонии насекомых. Судьба взрослой особи жестко предопределена ее принадлежностью к бесплодной касте. Она не может не быть рабочей, не может не проявлять альтруизм вне зависимости от наличия или отсутствия какой бы то ни было компенсации за альтруизм. Даже если бы пчелы, осы, муравьи или термиты вдруг «поняли», как мала в действительности их совокупная приспособленность, они не смогли бы найти выхода из этой ситуации.

Концепции отбора родичей и совокупной приспособленности просто-напросто теряют смысл, когда мы пытаемся приложить их к достаточно высокоорганизованному общественным насекомым. Теория Гамильтона хорошо объясняет происхождение и эволюцию альтруистического поведения у позвоночных животных, но лишь с трудом — возникновение бесплодных рабочих и совсем не в силах объяснить дальнейшую прогрессивную эволюцию общественных насекомых.



IV. Родительское влияние и происхождение общественных насекомых

Как же все-таки могли возникнуть в эволюции постоянно бесплодные рабочие? Быть может, мы сумеем ответить на этот вопрос, если выясним, какие причины приводят к разделению на касты у современных общественных насекомых, как получается, что одни особи становятся бесплодными рабочими, а другие сохраняют плодовитость, хотя развиваются все они из яиц одной матери. Что управляет процессами детерминации каст?

Возьмем в качестве примера находящуюся на очень примитивном уровне общественной организации пчелу-галикта *Lasioglossum zephyrum*. Эта небольшая зеленовато-черная пчела, обитающая в Северной Америке, была исследована очень подробно. Ранней весной появляются оплодотворенные осенью и перезимовавшие самки-основательницы. Они роют норки, приносят с цветов пыльцу и нектар, которыми заполняют поочередно 6—8 ячеек, откладывая в них яйца. Запечатав последнюю ячейку, мать не улетает, а остается в гнезде, охраняя его и ожидая выхода из куколок своего потомства. Это происходит больше чем через месяц — в конце мая.

Вот тут-то и начинается самое интересное. Выйдя из куколок, молодые пчелы встречаются в гнезде со своей матерью, которая вовсе не склонна проявлять к ним нежные материнские чувства. Напротив, она относится к дочерям довольно агрессивно: каждый раз, заметив молодую пчелу, мать совершает в ее сторону резкие броски, настойчиво наскокивает на нее, прикасаясь к ней и даже слегка толкая ее головой. Постоянные наскоки матери активизируют дочерей, и они начинают строить в норке новые ячейки и вылетать за кормом. Но в заполненные пыльцой и нектаром ячейки откладывает яйца мать — основательница гнезда, а не ее дочери, яичники которых остаются недоразвитыми. Значит, молодые пчелы — это настоящие рабочие, а самка-основательница стала «царицей».

Наблюдениями и специальными экспериментами удалось доказать, что именно наскоки и толчки пчелы-матери вызывают недоразвитие яичников и бесплодность у пчел-дочерей. Такое поведение основательницы называется *доминированием*. «Царица» доминирует над своими рабочими. Этим она не только не допускает их размножения, но и заставляет энергичнее трудиться, собирать корм в ячейки. Обычно после наскоков на дочь «царица» поворачивается и двигается в глубь гнезда к ячейкам, заполняемым провизией в данный момент, а рабочая пчела послушно следует за ней. Точно так же «царица» приводит к пустым ячейкам рабочих пчел, прилетевших с ношей пыльцы и нектара. В результате вид пустых ячеек дополнительно стимулирует трудовую деятельность дочерей. Своим поведением «царица» как бы говорит рабочим: «Не ленитесь, работайте. Вот пустые ячейки — их надо поскорее заполнить кормом, а не

сидеть в гнезде без дела!» Если пчелу-«царицу» убрать, то рабочие пчелы становятся ленивее — реже вылетают из гнезда за кормом, меньше занимаются строительством.

Вскоре, однако, основательница гнезда умирает. Отсутствие доминирующей «царицы» вызывает развитие яичников у одной рабочей пчелы (а иногда у нескольких особей), которая ее заменяет. Если новую «царицу» удалить из гнезда, то ее замещает другая пчела, если убрать и эту — найдется и ей замена. И так до тех пор, пока в гнезде еще есть рабочие пчелы. Значит, все пчелы в принципе способны стать плодовитыми, но пока над ними доминирует «царица», они не спариваются и не откладывают яиц.

Постепенно в гнезде *Lasioglossum zephyrum* становится все больше пчел. Но только часть из них плодовита, спаривается с самцами, которые появились уже среди пчел первого поколения, и откладывает яйца. Эти пчелы доминируют над остальными, рабочими особями и конкурируют между собой за возможность откладки яиц в наполняемые кормом ячейки. Гнездо расширяется. В середине лета в нем уже 80—90 ячеек и 40—50 пчел. Выходящие из куколок во второй половине лета особи спариваются, и самки зимуют, чтобы основать весной новые гнезда.

У многих других пчел-галиктов, например у европейского вида *Halictus malachurus*, «царица»-основательница живет значительно дольше — до конца лета. В гнезде выводятся два поколения рабочих пчел, причем пчелы второго поколения немного крупнее, чем первого, вследствие улучшенного кормления. Ни одна из этих рабочих пчел не размножается, подчиняясь доминированию «царицы». Во второй половине лета, когда «царица»-основательница становится менее активной или же погибает, появляющиеся из куколок самки спариваются с появившимися одновременно с ними самцами и уходят на зимовку.

Поведение доминирования характерно для всех примитивных общественных насекомых — пчел и ос. Именно оно управляет разделением на касты. У более высокоорганизованных форм в эволюции возникают дополнительные способы определения (детерминации) каст. Прежде всего это различия в кормлении личинок, из которых развиваются бесплодные и плодовитые самки. На-

пример, у того же *N. malachurus* рабочие пчелы значительно меньше плодовитых самок — будущих основательниц новых гнезд, поскольку развиваются они в ячейках с меньшим количеством провизии.

Примерно то же самое мы находим у ос-полистов, цикл развития которых был уже рассмотрен в I разделе. У них личинки, развивающиеся в гнезде весной и в начале лета, получают менее обильное питание, так как их кормит только мать, и поэтому они становятся в среднем более мелкими рабочими осами. Личинок, появляющихся позже, кормят лучше, поскольку в гнезде уже много рабочих ос, и из них развиваются плодовитые зимующие самки. Но у полистов еще хорошо выражено и поведение доминирования. «Царица» доминирует над рабочими, что вызывает у них недоразвитие яичников и побуждает их к трудовой деятельности.

При доминировании «царица» полистов обычно ограничивается демонстрацией ритуальной позы доминирования: приподнимается над подчиненной осой, ощупывает ее голову и грудь усиками или слегка покусывает челюстями. Подчиненная оса прижимается к поверхности сота и нередко предлагает доминирующей капельку отгрыгнутого из зобика корма, чтобы утихомирить ее. Только в редких случаях, когда рабочая оса не желает подчиниться, дело доходит до настоящей драки.

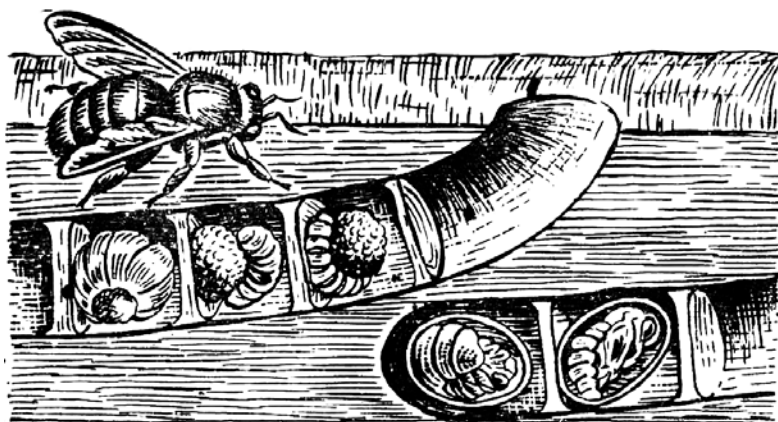
Среди рабочих тоже наблюдаются отношения доминирования — подчинения, причем каждая оса имеет определенный ранг в этой социальной иерархии: она доминирует над всеми осами более низких рангов, но подчиняется особям высших рангов. Самый высокий ранг имеет «царица» — она доминирует над всеми. Поэтому ее называют «альфа»-осой в этой иерархии. Если «царицу» удалить из гнезда, то, как и у пчел-галиктов, ее место в колонии займет одна из рабочих ос — обычно та, что до этого занимала ранг «бета». Эта рабочая оса становится «царицей»-заместительницей и подчиняет себе остальных ос. Если убрать и эту осу, то ее место займет бывшая «гамма» и так далее.

У шмелей различия размеров между рабочими и плодовитыми самками еще более велики. Они определяются различными режимами кормления личинок. Хорошо выражено у шмелей и поведение доминирования, с помощью которого «царица» держит в подчинении рабочих и сохраняет их бесплодность. Но в детерминации

каст у шмелей уже имеет важное значение и новая форма материнского влияния: «царица» выделяет специальное вещество — *царский феромон*, который облегчает поддержание бесплодности у воспринимающих его рабочих и препятствует развитию личинок в плодовых самок. Когда в конце лета «царица» утрачивает активность и прекращает выделение феромона или же погибает, из личинок развиваются плодовые зимующие самки-основательницы.

У таких высокоорганизованных общественных ос, как шершни, поведение доминирования уже почти исчезло. Его полностью заменил выделяемый «царицей» феромон. Он подавляет плодовитость рабочих ос, побуждает их к более активному труду и управляет процессами детерминации касты у развивающихся личинок. Плодовые самки выращиваются в гнезде во второй половине лета, когда «царица» перестает выделять свой феромон.

Еще более развита система феромонной регуляции у медоносной пчелы, у которой исчезли даже какие-либо следы поведения доминирования «царицы» над рабочими пчелами. Выделяемый маткой феромон полностью заменяет его. Кроме того, царский феромон и у пчел, и у шершней создает привлекательность «царицы» для рабочих. Они образуют так называемую свиту — кольцо рабочих вокруг матки. Рабочие, находящиеся в свите, время от времени кормят «царицу», а кроме того, они слизывают с ее тела царский феромон, а затем переда-



Вскрытое гнездо фиолетовой пчелы-плотника *Xylocopa* sp. с личинками и куколками

ют его другим особям при трофаллаксии и просто при контакте. Так происходит распространение царского феромона между рабочими, что обеспечивает его воздействие на всех насекомых в гнезде. Такие же феромоны выделяют «царицы» у муравьев и термитов.

Кастовая принадлежность взрослого насекомого определяется у высокоорганизованных общественных ос и пчел, у муравьев и термитов на стадии личинки, а иногда даже еще в яйце. Такая детерминация обусловлена прежде всего различиями в диете, предлагаемой личинкам рабочими: количеством корма, а также его качеством, т. е. наличием тех или иных химических веществ, например царского феромона, или же других, еще не известных нам компонентов. На стадии яйца каста будущей особи детерминируется гормонами, воздействующими на него еще в теле матери. Во всех случаях процессы детерминации касты находятся под контролем «царицы».

Выделяемый ею феромон препятствует развитию личинок в плодовитых особей. Поэтому когда в гнезде исчезает «царица», то ей на смену выращиваются новые плодовитые самки. Этот же механизм позволяет регулировать выращивание плодовитых самок в зависимости от численности населения гнезда: когда рабочих становится достаточно много, выделяемого «царицей» феромона уже не хватает, чтобы воспрепятствовать развитию части личинок в плодовитых особей. Поэтому-то у муравьев и термитов, например, крылатые самки и самцы появляются только в колониях, достигших зрелости и имеющих большую численность рабочих.

Итак, мы проследили эволюцию детерминации каст от самых примитивных до очень высокоорганизованных общественных насекомых и убедились, что во всех случаях основу этого процесса составляет влияние, исходящее от «царицы». Мы видели, что оно первоначально возникает в форме поведения доминирования, которое постепенно заменяется в эволюции выделением «царицей» специального феромона.

Все это позволяет увидеть в совершенно ином свете проблему происхождения и эволюции каст. Действительно, факты говорят о том, что разделение на касты, по всей видимости, возникает в эволюции в результате возрастания влияния матери — основательницы гнезда на свое потомство, приводящего к его бесплодности. Пче-

лы-галикты становятся рабочими не потому, что сами стремятся к такой роли, а из-за того, что их принуждает к этому мать.

Впервые такая точка зрения на происхождение общественных насекомых была четко сформулирована в виде *теории родительского влияния* американским энтомологом Ричардом Александером в 1974 г. Он предложил совершенно иной подход к проблеме: альтруизм рабочих у общественных насекомых вовсе не является «добровольным» и основанным на компенсирующем увеличении совокупной приспособленности, как это предполагает теория Гамильтона, напротив, это «вынужденный» альтруизм, обусловленный влиянием матери.

С точки зрения теории родительского влияния уже на ранних этапах эволюции социальности, когда возникает контакт между матерью и ее взрослыми детьми, появляется возможность такого воздействия самки на ее потомков, чтобы часть из них стала бесплодной. Это оказывается для матери весьма выгодным. Ведь если некоторые из ее дочерей не будут размножаться сами, но станут выкармливать своих сестер и братьев, то это позволит матери оставить значительно больше потомков, чем она могла бы в одиночку. Так, жертвуя частью своих детей, становящихся бесплодными рабочими, самка может все же значительно увеличить свою индивидуальную приспособленность, что, несомненно, будет поддержано естественным отбором.

Если бы альтруизм рабочих особей был «добровольным», как это утверждает теория Гамильтона, то зачем бы возникло доминирование «царицы» над рабочими? Для чего ей заставлять рабочих выполнять свои функции, если они и сами к этому стремятся, движимые отбором родичей? Значит, одного этого отбора недостаточно, чтобы сделать насекомых полностью бесплодными, и необходимо воздействие и принуждение со стороны матери. Поэтому доминирование встречается у всех примитивных общественных насекомых.

Но почему же потомство не может избежать влияния своей матери, принуждающей его к выполнению функции рабочих, почему не покинет ее для самостоятельной жизни? Объяснить этого мы не сможем, основываясь только на теории Александера. Ведь она предполагает наличие одного фактора принуждения: мать препятствует размножению детей и заставляет их вы-

рашивать ее собственное потомство. Но лишаться плодовитости для них невыгодно — это потеря индивидуальной приспособленности, что не может поддерживать индивидуальный естественный отбор.

Как мы видели, на первых этапах эволюции социальности возникает объединение матери и потомства, причем все насекомые в такой семье плодовиты (как у осы *Cerceris cornuta*, многих стеногастрин — см. I раздел). Если в таких условиях мать — основательница гнезда начнет, так сказать, злоупотреблять своим положением, проявлять диктаторские замашки и препятствовать размножению дочерей, то они, скорее всего, оставив мать в роли неудавшегося диктатора, покинут это гнездо и построят собственные, если только их не удерживают в нем какие-то иные силы, не предусмотренные теорией Александера. Поэтому ясно, что эта теория одна не может объяснить возникновение общественных насекомых, точно так же, как не могли этого сделать теория мутуализма Миченера и теория отбора родичей Гамильтона.

Логика развития пауки приводит нас к необходимости синтеза, объединения в единое целое эволюционных механизмов, предложенных Миченером, Гамильтоном и Александером, — только так можно создать жизнеспособную теорию, достаточно последовательно объясняющую эволюцию социального поведения у насекомых. Такое объединение вполне возможно, поскольку принципы, предложенные всеми тремя учеными, не исключают, а, напротив, взаимно дополняют друг друга.

Самые первые этапы эволюции социальности, несомненно, определяются факторами мутуализма, ведь для того, чтобы насекомые стали жить группами, это должно быть выгодно для всех, иначе они останутся одиночками. Значит, сам переход от одиночного к групповому образу жизни можно объяснить, только опираясь на теорию мутуализма, как это сделал Миченер (см. II раздел). Ни отбор родичей, ни материнское влияние вообще не могут вступить в игру, пока насекомые не начнут жить родственными группами.

Но вот возникает семья, состоящая из матери (или же обоих родителей, как это было, вероятно, у предков термитов) и ее потомства, живущих в одном гнезде. Совместная жизнь выгодна всем членам такой группы, вместе они эффективнее охраняют гнездо, лучше забо-

тятся о потомстве. Естественный отбор благоприятствует таким группам, и одиночный образ жизни постепенно уступает место семейному. Вырабатываются довольно сложные формы кооперирования между насекомыми в семье: совместное строительство и охрана гнезда, «обобществление» молодежи.

На этом этапе эволюции создается возможность для действия отбора родичей, поскольку насекомые объединены в родственные группы. Отбор родичей может в определенных условиях приводить к частичной потере плодовитости некоторыми членами семьи, если проявление ими альтруизма компенсируется увеличением совокупной приспособленности.

Если же самка-основательница будет выращивать первое поколение, снабжая его недостаточным количеством пищи, то это облегчит потерю плодовитости этими особями, такие недокормленные самки будут менее жизнеспособны и плодовиты, и для некоторых из них может оказаться выгоднее повышать свою совокупную приспособленность, теряя плодовитость и проявляя альтруизм, чем пытаться самостоятельно размножаться.

Недостаточное кормление первого поколения — это, по сути дела, уже проявление третьего эволюционного механизма — родительского влияния. Таким путем мать может достичь желанной цели: часть ее дочерей останется с ней, помогая ей выращивать значительно больше плодовых потомков, чем она смогла бы вырастить без помощи бесплодных особей.

Мы видим, что на этом этапе эволюции «интересы» матери и потомства совпадают: для обеих сторон выгодно, чтобы часть потомков стала бесплодной. Альтруистическое поведение потомства поддерживается отбором родичей, а усилия матери, направленные на подавление плодовитости у части ее дочерей, вознаграждаются значительным увеличением ее индивидуальной приспособленности и поддерживаются естественным отбором, направленным на материнское поколение (т. е. процветают те самки, которые более успешно превращают в рабочих часть своего потомства). Появляется возможность усиления влияния матери на потомство. Прежде всего возникает и усложняется поведение доминирования, позволяющее матери «держат в повиновении» своих рабочих, делать их бесплодными и заставлять работать на себя.

Вот мы и нашли ответ на вопрос, почему насекомые, терроризируемые и эксплуатируемые их деспотичной мамашей, не покидают ее: в создавшихся условиях такое поведение им даже выгодно, так как это единственный способ увеличения их совокупной приспособленности. В этой ситуации отбор родичей и индивидуальный отбор матерей действуют совместно и постепенно приводят к полной потере плодовитости первыми поколениями насекомых, т. е. к превращению их в настоящих рабочих. Факторы мутуализма отступают теперь на задний план, а решающее значение приобретают отбор родичей и родительское влияние.

Постепенно механизмы родительского влияния все более и более совершенствуются. Возникает возможность управления развитием личинок путем изменения режима их кормления. Появляются подавляющие плодовитость рабочих и стимулирующие их деятельность феромоны. Складывается такое положение, когда судьба развивающегося насекомого полностью решена еще до его выхода из куколки. Альтруизм рабочих особей становится «вынужденным» и выгодным только их матери. Численность рабочих в колонии возрастает настолько, что увеличение плодовитости матери уже не компенсирует потерю способности к размножению у ее рабочих. Но теперь уже они не могут не быть рабочими: этому препятствует сложившаяся в эволюции сложная система материнского контроля за развитием и поведением потомства.

Рабочие как бы попадают в «эволюционную ловушку», из которой для них нет выхода. Теперь возможен только один путь эволюционного развития: увеличение численности населения колонии, повышение сложности ее организации, возникновение четких различий между кастами и полиморфизма среди бесплодных насекомых. Все эти изменения повышают выживаемость особей и колоний, эффективность совместной деятельности насекомых, в конечном счете — продуктивность самки-основательницы. А потому все эти процессы поддерживаются естественным отбором.

Теперь становится понятным, что на определенном этапе эволюции социальности отбор родичей перестает иметь какое-либо значение, поскольку альтруизм уже не компенсируется ощутимым увеличением совокупной приспособленности. С этого момента основную роль играет

отбор самок-основательниц или, что почти то же самое, отбор между семьями, колониями, т. е. групповой отбор. Благодаря такому отбору и возникают все известные нам сложнейшие формы полиморфизма, разделения функций, регуляции и передачи информации в колонии общественных насекомых.

Итак, объединенные вместе в одной теории, концепции мутуализма, отбора родичей и родительского влияния позволяют последовательно и непротиворечиво объяснить все этапы эволюции социального поведения от продвинутых форм субсоциальности до эусоциальности, возникновения каст и более сложного полиморфизма.

Такая синтетическая теория убедительно показывает невозможность возникновения эусоциального поведения на парасоциальном пути, т. е. в результате объединения насекомых одного поколения, как это предполагал Миченер (см. II раздел). Действительно, если эти насекомые не родственники, то между ними могут возникнуть только некоторые формы кооперирования, поддерживаемые естественным отбором на основе мутуализма, но для возникновения альтруизма нет никакой основы. Если же в группы будут объединяться родственные особи, то альтруизм уже может возникнуть благодаря отбору родичей. Но для проявления полностью бесплодных рабочих, как мы видели, недостаточно одного отбора родичей, а необходимо развитие и усиление родительского влияния, т. е. нужен контакт между матерью и потомством.

Сказанное следует пояснить примером. У многих пчел-галиктов, ос-полистов и других общественных насекомых нередко основание гнезда осуществляет не одна, а несколько самок, причем между ними наблюдаются значительные различия в плодовитости и альтруизме. Например, у многих ос-полистов гнезда нередко основываются несколькими (до 7—8) самками. В первые дни между ними происходит активное соперничество за возможность откладки яиц: они вступают в стычки, пытаются помешать другим особям откладывать яйца и даже поедают уже отложенные в ячейки чужие яйца. Но довольно быстро одна из самок, самая сильная и наиболее плодовитая, подчиняет себе остальных, доминирует над ними, и те смиряются со своей участью, яичники их перестают функционировать, и они начинают помогать самке-«царице», как настоящие рабочие. Меж-

ду ними складываются такие же иерархические отношения, как между «царицей» и настоящими рабочими с рангами «альфа», «бета», «гамма» и т. д. Перед нами разделение на касты между насекомыми одного поколения. Не подтверждает ли это возможность парасоциального возникновения общественных насекомых?

Исследования показали, что почти всегда объединяющиеся в группу для совместного основания гнезда самки полистов — сестры. Значит, частичная и даже полная потеря плодовитости некоторыми из них может поддерживаться отбором родичей. Кроме того, здесь имеют значение и факторы мутуализма. Ведь если «царица» погибнет (а это происходит у полистов в естественных условиях нередко), то одна из самок-помощниц сможет занять ее место. Поэтому самки будут объединяться в группы и проявлять альтруизм «в расчете» на возможность самостоятельного размножения (см. II раздел).

Однако заметим, что самки-помощницы все же не настоящие рабочие. Некоторые из них частично плодовиты, другие иногда покидают группу, чтобы все-таки попытаться счастья и основать гнездо в одиночку. Все они оплодотворены и всегда могут заменить доминирующую самку. Настоящие рабочие появляются в гнезде позже — это выращенные осы нового, т. е. дочернего, поколения. Они не могут не быть рабочими, поскольку развивались при недостаточно обильном питании, а после выхода из куколки попали в полное подчинение доминирующей самке. Мы приходим к выводу, что появление настоящих каст возможно только в семейных группах, состоящих из насекомых материнского и дочернего поколений, т. е. на субсоциальном пути эволюции. Это подтверждается и тем, что до сих пор не найдены какие-либо виды насекомых, имеющие переходное поведение между коммунальным и эусоциальным образом жизни. Поэтому следует заключить, что парасоциальный путь эволюции, постулированный Миченером, целиком умозрительный и не имеет отношения к действительности.

Заключение

Итак, мы познакомились с основными этапами развития научных представлений о происхождении общественных насекомых. Современный подход к этой проблеме

разительно отличается от взглядов ученых во времена Дарвина или Уилера: он обогащен достижениями генетики и эволюционной теории, основан на несравненно более детальных представлениях о структуре организации колоний общественных насекомых и их поведении.

Конечно, мы рассмотрели возникновение и эволюцию социального поведения у насекомых несколько упрощенно, оставив в стороне некоторые сложные и еще недостаточно ясные вопросы. Например, мы почти ничего не говорили о значении полигинии. Но ведь на начальных этапах эволюции социальности в сообществе насекомых обязательно было несколько плодовых самок. Как это можно объяснить с позиций теорий отбора родичей или родительского влияния, пока ясно только в общих чертах. Во многих случаях рабочие у общественных перепончатокрылых откладывают неоплодотворенные яйца, из которых развиваются самцы. Это стремление рабочих к самостоятельному размножению вполне понятно с точки зрения индивидуального естественного отбора, но еще не получило достаточного объяснения в связи с теорией родительского влияния.

Тем не менее совершенно ясно, что мы на правильном пути, и сформулированная нами синтетическая теория работоспособна, неплохо объясняет известные науке факты и является хорошей основой для дальнейшего развития представлений о происхождении социального поведения у насекомых.

Мы далеки от мысли, что проблема происхождения общественных насекомых полностью решена. В ней еще осталось множество волнующих воображение тайн и бросающих вызов нашему разуму загадок. Они ждут новых исследователей, которые смогут не только блестяще разрешить их, но и поставить при этом перед наукой своего поколения немало новых, не менее загадочных вопросов.

Рекомендуемая литература

Васильева Е., Халифман И. Пчелы. Повесть о биологии пчелиной семьи и победах науки о пчелах. М., Молодая гвардия, 1961.

Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М., Мир, 1981.

Захаров А. А. Муравей, семья, колония. М., Наука, 1978.

- Медведев Н. Н. Беседы по биологии пола. Минск, Высшэйшая школа.
 Медников Б. Д. Дарвинизм в XX веке. М., Советская Россия, 1975.
 Фриш К. Из жизни пчел. М., Мир, 1980.
 Халифман И. А. Отступившие в подземелье. М., Детгиз, 1961.
 Халифман И. А. Муравьи. М., Молодая гвардия, 1963.
 Халифман И. А. Трубочки играют сбор. М., Детская литература, 1971.
 Халифман И. А. Четырехкрылые корсары. М., Детская литература,
 1978.
 Эволюция. Пер. с англ. Н. С. Фоминой. Под ред. М. В. Мины. М., Мир,
 1981.



Пауки, ведущие общественный образ жизни, — явление редкое и несколько необычное. Уровень развития общественной жизни у пауков различный. Условно они разделены на группы асоциальные, субсоциальные, периодически социальные и постоянно асоциальные.

В СССР впервые общественные виды пауков были обнаружены П. И. Мариковским в прибрежных обрывах в горах Тянь-Шаня. Мы приведем выдержки из его доклада на VIII съезде Всесоюзного энтомологического общества.

Пауки настолько плотно заселяли прибрежную растительность, что от множества паутинных нитей, коконов среди них и тел погибших комариков кустарники приобретали необычный вид. Пауки предпочитали селиться на кустарниках с жесткими стволами и менее раскачиваемых ветрами. Их жилище представляло сплошной конгломерат переплетающихся в различных направлениях нитей. Общественное жилище одновременно служило и ловушкой, в которой застревали ищущие убежища на день комарики.

Пауки проявляли четко выраженную терпимость друг к другу, не нападали и не поедали друг друга, даже оказавшись в маленьком садке или в большой пробирке, куда их собирали. Нередко можно было видеть, как напитавшиеся самки, тесно прижавшись друг к другу, располагались вместе где-нибудь на веточке, прогреваясь на солнце, прежде чем изготовить ночью очередной кокон и отложить партию яиц. Маленькие паучки совместно нападали на добычу и совместно же ее поедали. Паучки, только что отродившиеся, или нападали самостоятельно на маленьких комариков и питались ими, или чаще всего пристраивались к трапезе взрослых пауков. В это время, видимо, происходил косвенный обмен пищевыми веществами, обработанными пищеварительными соками, чему способствовало развитое у пауков внекишечное пищеварение.

Характерной чертой поведения пауков была и манера откладки коконов, покрытых рыхлыми паутинными нитями, в совместные пакеты. Такие пакеты иногда достигали размеров футбольного мяча или даже более. В скоплениях коконов переживали зиму не только недавно отрожденные паучки, но и пауки самых различных размеров. В скоплениях коконов пауки были защищены от своих врагов.

Несмотря на беспорядочность строения жилища и отсутствие в нем какой-либо четкой структуры, в общем каждый паук занимал в нем свою определенную территорию, которая перекрывалась участками, занятыми соседними пауками. При совместном поедании добычи можно было наблюдать проявление индивидуализма, когда один из пауков старался отогнать соперников, тем самым проявляя двойственность поведения. Двойственность поведения сказывалась и в другой черте. Часть паучков активно расселялась по ветру на паутинных нитях, покидая колонии, тогда как другая часть не проявляла никакого стремления к расселению и продолжала свое развитие в месте отрождения. Это расселение было особенно оживленным в конце лета и при перенаселении общественных жилищ.

Расселившиеся паучки, оказавшись изолированными от общества, выплетали правильные концентрические круговые тенета. Изменялось и их поведение. Они проявляли некоторую степень враждебности друг к другу, особенно во время питания, прогоняли, вначале прибегая к своеобразной угрозе, а затем совершая предупредительные броски. В подобной ситуации пришельцы, как правило, ретировались. Но новорожденные паучки свободно поедали вместе с родительницей добычу, образуя своеобразные семейные скопления. Если добычи было много, постепенно из пауков, ведущих индивидуальный образ жизни, возникали общественные скопления.

В общественных жилищах пауков находили прибежища многие другие пауки из семейства скакунчиков бокоходов. Их поведение сильно преобразалось. Они никогда не нападали на исконных хозяев жилища, довольствуясь обильной добычей — комариками. С известной оговоркой этот вид пауков может быть отнесен к группе периодически социальных, а вернее, универсально социальных, т. е. способных обитать как обществами, так и изолированно.

Труды Всесоюзного энтомологического общества. Л., Наука, 1981. Т. 63.

Поведение некоторых видов пауков, скорпионов и богомолов, столь различных членистоногих, сходно в одной важной детали: после спаривания самка пожирает самца. Само название одного из видов пауков — «черная вдова» — отражает этот печальный для самца факт. Такая крайняя форма поведения, родившаяся в естественном отборе, очевидно, выгодна для продления рода. Каннибализм повышает шансы вида на выживание, и поэтому гены, ответственные за столь необычное поведение, переходят к потомству.

Задумаемся на минуту. Если каннибализм столь полезен в борьбе за выживание, почему он отмечен примерно лишь у 30 видов животных? Существует, конечно, множество животных, у которых такого поведения трудно и ожидать, например у травоядных, чьи слабые челюсти не приспособлены для такого рода трапезы. Но ведь остаются сотни тысяч видов, самки которых могли бы полакомиться партнером, однако не делают этого. Почему?

Ответ можно попытаться найти, сформулировав вопрос иначе: почему самец покорно соглашается на то, чтобы его съели после спаривания? Почему он не оказывает никакого сопротивления? При каких обстоятельствах могла выработаться такая покорность?

Биологи Р. Баскерк, К. Фролик и К. Росс из Техасского и Корнелльского университетов создали математическую модель (набор дифференциальных уравнений) для предсказания обстоятельств, при которых самец мог бы повысить свой репродуктивный потенциал, позволив себя съесть. Лишь в этом случае могла родиться покорность к укусам своей возлюбленной. Эти обстоятельства определяются двумя ключевыми факторами в истории вида. Первое — число самок, с которыми самец может совершить спаривание в течение своей жизни, если партнерша не будет его поедать. Второе — дополнительное число потомства, которое выживет, если он позволит себя съесть. Естественно, самец оставит больше потомства, если самка, съев его, отложит больше яиц.

Если надежды на повторное спаривание малы, то такое увеличение числа потомства, каким бы малым оно ни было, делает половой каннибализм желательным. Но если самец может за свою жизнь спариться более чем с одной-двумя самками, чтобы жертва себя окупила, то увеличение потомства должно быть существенным.

Согласуется ли все это с поведением животных-каннибалов? Самка паука «черная вдова» обычно, хотя и не всегда, пожирает своих партнеров, которые ожидают своей участи возле сети самки в течение нескольких дней. Самец примерно в 50 раз меньше самки, и его биомасса может обеспечить лишь небольшое увеличение числа паучат. Тем не менее каннибализм присутствует, поскольку физиология спаривания препятствует ему найти другую партнершу. В то же время, будучи съеденным самкой, он обеспечивает выигрыш своему потомству.

Эволюция породила половой каннибализм лишь у насекомых и паукообразных. Почему его нет у позвоночных, некоторым видам которых (львам и гиенам) присущи другие формы каннибализма? По-видимому, основная причина — возможность многократного спаривания. Другой фактор — забота о потомстве. Если отцы помогают выращивать молодь, то быть съеденным для них — не лучший способ продлить свой род. Этим и других факторов вполне достаточно, чтобы исключить половой каннибализм у животных от рыб до лягушек и от пингвинов до волков.

«The American Naturalist», т. 123, с. 612.

Владлен Евгеньевич Кипятков **ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОБЩЕСТВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ**

Редактор *И. Тужилина*. Главный отраслевой редактор *А. Нелюбов*. Мл. редактор *Л. Щербакова*. Художник *Н. Константинова*. Худож. редактор *Т. Егорова*. Техн. редактор *Л. Денисова*. Корректор *Н. Мелешикина*. ИБ № 7508

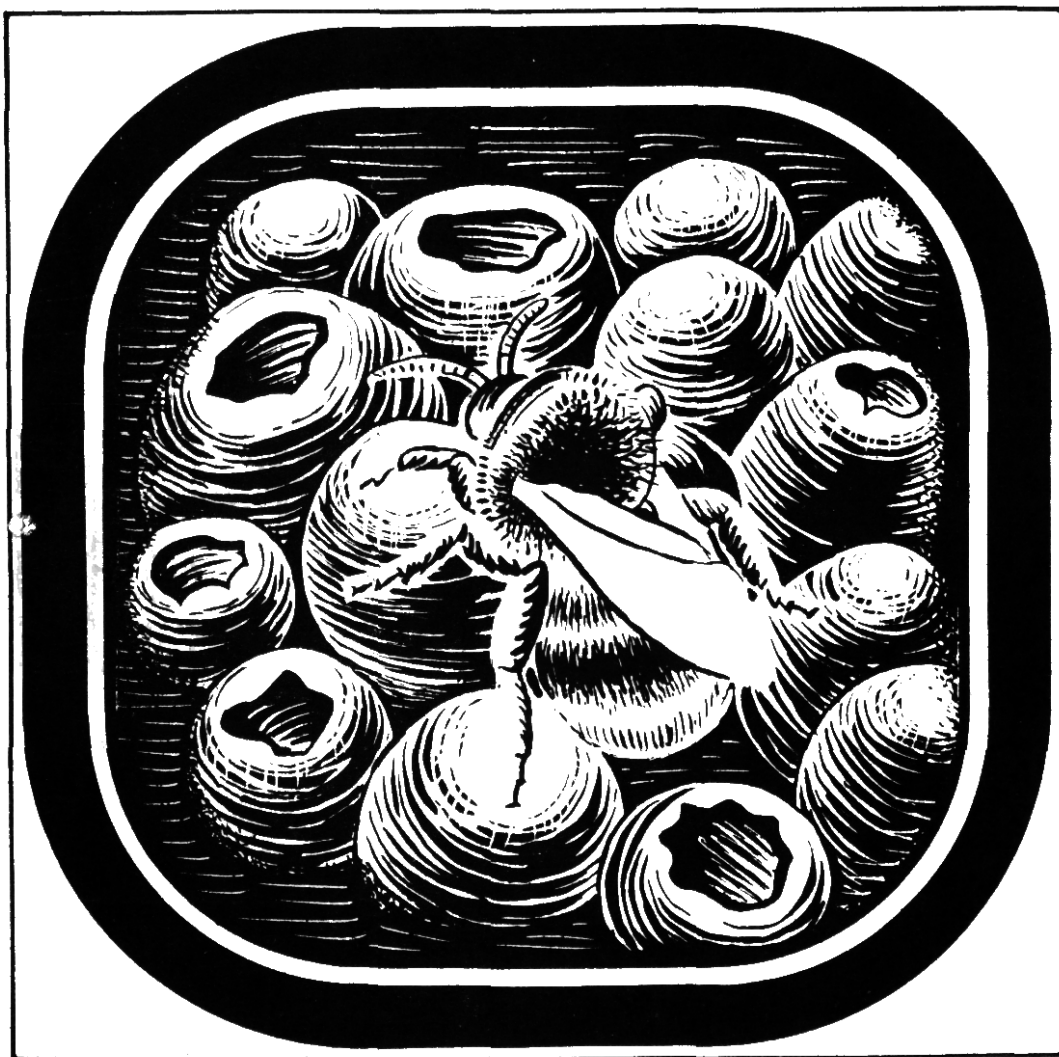
Сдано в набор 22.01.85. Подписано к печати 18.02.85. А 09215. Формат бумаги 84X108 1/32. Бумага тип. № 2. Гарнитура литературная Печать высокая. Усл. печ. л. 3,36. Усл. кр.-отт. 3,57. Уч.-изд. л. 3,60. Тираж 48 120 экз. Заказ 195. Цена 11 коп. Издательство «Знание». 101835. ГСП, Москва, Центр, проезд Серова, д. 4. Индекс заказа 856104. Типография Всесоюзного общества «Знание». Москва. Центр. Новая пл., д. 3/4.

ДОРОГОЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Брошюры этой серии в розничную продажу не поступают, поэтому своевременно оформляйте подписку. Подписка на брошюры издательства „Знание“ ежеквартальная, принимается в любом отделении „Союзпечати“.

Напоминаем Вам, что сведения о подписке Вы можете найти в „Каталоге советских газет и журналов“ в разделе „Центральные журналы“, рубрика „Брошюры издательства „Знание““.

Цена подписки на год 1 р. 32 к.



СЕРИЯ

БИОЛОГИЯ