

## ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ СОЦИАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПЕСТРЫХ ДЯТЛОВ (GENERA *DENDROCOPOS* ET *PICOIDES*; *PICIDAE*; *AVES*)

В.С. Фридман

Ways and regularities of the social evolution in pied woodpeckers (Genera *Dendrocopos* et *Picoides*; *Picidae*; *Aves*). - W.S. Friedmann. - *Berkut*. 6 (1-2). 1997. - The unique detail of pied woodpeckers' social organization, which help to understanding an adaptive nature all other parts their social system, is described. In social life of *Picus*- and *Dryocopus*-species during the year cycle all the forms of territoriality arise only after the beginning of courtship activity. They are induced from whole courtship behaviour, but social life by pied woodpeckers is organized the wrong way round. Their courtship behaviour arises only after strengthening the autumn territorial structure. It is successfully only, if the territory defense and supporting it's internal functional participation is successfully. For normal courtship only successfully defense of non-nesting territory is necessary and a defense of nesting pair territory have not causal connections with mating success. Because these all the pied woodpeckers mate in autumn; in spring the pair, appeared in autumn, only re-established. During the progressive social evolution in pied woodpeckers group we see the progressive emancipation the courtship behaviour from their inductor — a territorial behaviour — and the establishing an own mechanisms for work and stability the courtship behaviour in woodpeckers social system. We can interpret these data in the phylogenetic scenario consisted in 4 stages progressive evolution of sociality, which are described in the article.

**Key Words:** pied woodpeckers, evolution, phylogeny, social behaviour, territoriality, courtship.

### 1. Введение

#### 1.1. Эволюционирует ли социальная система и как реконструировать ход социальной эволюции?

##### 1.1.1. Доказательства гомологии процессов эволюционной трансформации морфологии и социальной системы у птиц и млекопитающих

Для филогенетических реконструкций подходят лишь морфологические структуры, обладающие сильной инерцией развития (Мейен, 1984; Раутиан, 1988). Ее причина, вызывающая наибольшую пригодность в этом анализе лишь структур-темпофиксаторов (Мейен, 1984, 1988; Павлинов, 1992а), — фиксация не столько сиюминутных изменений динамики жизненных отправлений, но гораздо более медленных и более периодических трендов самой организации, направленных на разрешение внутренних противоречий биосистемы лишь небольшой долей ее частей. Тогда, филогенетическая реконструкция возможна лишь по частям биосистемы (морфо-процессам, Беклемишев, 1994), могущим служить часами, щелчок которых совпадает с периодом устойчивого и направленного изменения морфо-процесса (Павлинов, 1992а, 1992б). В итоге за основу восстановления филогенеза потому и берутся по большей части данные сравнительной морфологии, но не эволюционной физиологии; особенности реализации физиологических процессов в гораздо большей степени отражают повседневные потребности животного — “белый шум” на эволюционных масштабах времени, усложняющий выделение паттерна, пригодного для анализа филогенетика (Раутиан, 1988: с. 76; Иорданский, 1994).

Этот взгляд кажется актуальным и по отношению к социальной структуре, интегрирующей особей в поселении: последнее обладает мень-

шей целостностью, чем особь, поддержание которой к тому же менее совершенно (Crook, 1970, 1989; Waser, Wiley, 1979; Панов, 1983а, 1983б; Любарский, 1991а, 1991б).

Этот взгляд с начала 1950-х гг. базируется на представлении о том, что социальная система не обладает собственной устойчивостью, то есть способностью менять режим коммуникации между членами так, чтобы ликвидировать эффект внешних возмущений социальной структуры, начиная от появления вселенцев и кончая резким падением температуры (Tinbergen, 1951, 1959; Crook, 1970). Тогда социальное поведение — “глина в руках” предписывающих и запрещающих факторов среды. Именно сиюминутная динамика экологических потребностей членов поселения и будет определять возможность и вероятность реализации различных вариантов видовой социальной системы при социальном полиморфизме (Davies, 1980; Davies, Houston, 1981; Панов, 1983а).

Анализ истории систем, не имеющих собственной устойчивости, может сводиться лишь к моделированию действия внешних факторов, управляющих ими. К сожалению, любые, самые правдоподобные гипотезы об их действии либо обращаются к бесконечной редукции вверх, либо не предоставляют никаких возможностей своей экспериментальной проверки (Левченко, 1993; Любарский, 1994б).

Однако сейчас появились данные о наличии у социальной системы, объединяющей особей-членов локального поселения, собственной устойчивости в меру гомеостатических свойств социальной коммуникации (Гольцман, 1983, 1984; Попов, 1986; Попов, Чабовский, 1989; Фридман, 1993а, 1995а; Гольцман и др., 1994). Тогда социальная система интерпретирует действие внешних факторов в той степени, в какой они на-

рушают социальную структуру поселений, и либо не замечает их, либо реагирует переходом в иной тип социальной системы (Гольцман и др., 1994; Фридман, 1995а) опять же в соответствии с внутренними запретами и предписаниями, но не под действием внешнего фактора.

#### **1.1.2. Гипотетизируемые механизмы направленной эволюции социальных систем и методы проверки выдвинутых реконструкций как гипотез о реальном филогенезе**

Это позволяет рассмотреть видовую социальную систему, исходя из наличия у нее способности к гомеорезису. Ее интегральные параметры поддерживаются неизменными, несмотря на обилие возмущений, пока возможно взаимодействие особей при помощи определенных сигналов в социальном контексте (коммуникация), реализующее механизмы коммуникации в конкретном контексте (см. Фридман, 1995а). Это ведет к противоречию между набором коммуникативных сигналов, допускающим нейтрализацию лишь определенных нарушений, и отбором на сохранение устойчивости социальной системы неизменной при максимальном разнообразии качества и интенсивности нарушений. Социальная система выходит из-под контроля своих механизмов регуляции. Тогда она изменяет свою структуру для ликвидации этого противоречия, а ее филогенез представляет собой саморазвертывание структуры под действием внутренних системных запретов и предписаний (автоэволюция) (Фридман, 1993а, 1993б; Гольцман и др., 1994).

Сила подобного подхода в том, что такой эволюционный сценарий поддается строгому выводу следствий, доступных экспериментальной проверке, поскольку формальная модель эволюционного процесса, лежащая в его основе, полностью прояснена (Павлинов, 1992б, 1995). Так, из 9 социальных систем *D. major* 2 сначала были спрогнозированы, и уже затем обнаружены в природе (Фридман, 1995а). В этом случае излишним становится как бесконечная редукция вверх, так и беспредельное размножение гипотез *ad hoc*, долженствующих спасти сценарий под натиском фактов, что так характерно для “экологических” моделей социальной эволюции.

Их неуспех всегда можно было объяснить учетом дополнительного фактора среды, то есть отсылкой к “убежищу незнания” (Панов, 1983а). Поскольку факторов внешней среды, не связанных друг с другом корреляциями, не бывает, а закон связи факторов, предположительно влияющих на социальную эволюцию, обычно неизвестен, то обычно не удается сформулировать статистически оправданную нулевую гипотезу. В итоге любая формализация действия фактора на социальную систему, необходимая для адекватной (проверяемой и воспроизводимой — Лю-

барский, 1993б) оценки его действия, является лишь “иллюзией точности”.

В этом случае адекватная реконструкция филогенеза может быть получена лишь при случайном обнаружении всей совокупности действующих факторов. В результате среди предлагаемых реконструкций социальной эволюции данного таксона доля хотя бы частично истинных обычно весьма мала. Это приводит к полной перестройке филогенетического дерева при появлении новых данных, в том числе и собранных теми же исследователями; филогенетические древа не устойчивы к новым данным и не могут быть улучшены (Wittenberger, 1979; Панов, 1983а; Wittenberger, Hunt, 1985; Craig, Jamieson, 1987; Jamieson, 1988; Иваницкий, 1994). В таком случае данная схема филогенеза — гипотеза о реальной эволюции — требует прохождения фальсификационного теста с применением гипотетико-дедуктивного метода (Песенко, 1991; Павлинов, 1995), но не может пройти его, в том числе и по причине невозможности строго формального вывода следствий (Песенко, 1991; Павлинов, 1995).

Последовательное приближение к истине, которая гипотетизируется, в итеративной схеме полной индуктивной логики естественной науки (Любарский, 1993а, 1993б), возможно при помощи гипотетико-дедуктивного метода лишь когда он применяется к гипотезам, постулирующим эволюционные изменения одной и той же сущности (архетипа, направляющего вектор филогенеза, в данном случае — плана строения социальной системы правильно выделенного таксона) (Любарский, 1993а, 1993б; Беклемишев, 1994).

Иными словами, адекватный отбор гипотетико-дедуктивным методом реконструкций филогенеза как гипотез о реальных событиях социальной эволюции приближает к относительной истине, а не удаляет от нее лишь в случаях, когда во время типологического анализа адекватно выделен план строения социальной системы, обеспечивающий “свертывание в виде своеобразной формулы” всей информации о всем разнообразии социальных систем рассматриваемого таксона (Любищев, 1982; Любарский, 1993б).

Нами обнаружено, что в основе плана строения социальной системы пестрых дятлов лежат следующие структурные закономерности (Фридман, 1992, 1993а, 1993б, 1994, 1995а, 1995б):

- 1) инвариантность социального действия релизеров и эмоциональных сигналов от видовой и мотивационной специфики общения;
- 2) инвариантность набора мотиваций от ключевых адаптаций изученных видов;
- 3) инвариантность механизмов коммуникации при социальном общении от видовой и мотивационной специфики социального поведения;

4) инвариантность механизмов смены стадий годового цикла, маркируемых уникальной социальной системой, от ключевых адаптаций конкретных видов;

5) инвариантность смены социальных систем при социальном полиморфизме от конкретного нарушения, разрушающего старую социальную систему; этот процесс управляется лишь интегральными параметрами социальных систем — устойчивостью и социальной асимметрией.

На этой основе мы предлагаем реконструкцию социальной эволюции пестрых дятлов. Она основана на следующей содержательной модели.

За время жизни социальная система вида подвергается действию стабилизирующего отбора, приводящего к регуляции отклонений интегральных параметров социальной системы — устойчивости и социальной асимметрии. Однако неполная адаптивность (не целостность) устройства социальной системы приводит к противоречиям “работы” отдельных частей — например, охраны территории и токования. Социальная система реагирует на возмущения асимметрично — часть их релаксируется социумом, часть не релаксируется и усугубляет внутренние противоречия организации социума (Попов, 1986; Фридман, 1993б, 1995а; Гольцман и др., 1994).

В итоге давление стабилизирующего отбора, охраняющего старые значения устойчивости и асимметрии, приходит в противоречие с нормальной работой социальной системы, то есть с поведением, направленным на поддержание социальной структуры, разрушающейся при развитии внутренних противоречий. Причины этого определяют способы нейтрализации противоречий системы вида-предка формированием новой социальной системы вида-потомка; обычно их несколько (Фридман, 1995а). Вероятность выбора конкретного пути развития социальной системы вида-предка определяется близостью интегральных параметров старой социальной системы предка и новой — потомка. Определив социальную систему, предковую для пестрых дятлов, и современный вид, наиболее близкий к ней (прототип, Беклемишев, 1994), мы сможем указать для каждого современного вида вероятную социальную систему его потомка и предка.

Если прогноз социальной системы видов-предков и потомков, а также все разнообразие апоморфных социальных систем, выведенных из социальной системы вида-прототипа с учетом перечисленных инвариантов, совпадет с набором социальных систем современных видов, то для проверки правильности реконструкции их филогенеза надо потребовать соответствия филогенетического древа социальных систем пестрых дятлов их генеалогическому древу; оно служит контролем.

Это древо было нами построено на основании доказательств независимости коммуникативных свойств визуальных сигналов пестрых дятлов от их внешнего выражения (Фридман, 1994, 1995а). Оно не только не противоречит результатам исследований таксономии и родства пестрых дятлов, выполненным классическими методами (Short, 1971), но и существенно улучшает их.

Выдвижение прогностической, устойчивой к новым данным и поддающейся проверке гипотезы о социальной эволюции пестрых дятлов — основная цель нашей работы. Блестящий пример подобного рода филогенетического сценария, причем сценария проверяемого, дают нам филогенетические построения по эволюции социальности у *Hymenoptera* (Мальшев, 1966). Именно данная работа служила нам образцом при формировании собственной гипотезы о социальной эволюции пестрых дятлов.

## 2. Материал и методика

Полевой материал собирали в 1984–1995 гг. Основные наблюдения проведены на 4 постоянных площадках в Московской области с сентября 1984 г. по апрель-май 1993 г. непрерывно. В периоды стабильности социальных систем их посещали 2–3 раза в неделю, а в периоды ее смены или распада — каждый день. Площадки расположены в национальном парке “Лосиный остров” Мытищинского района, близ с. Павловская Слобода Истринского района, в рыбхозе “Лотошинский” Лотошинского района и близ с. Загряжское Орехово-Зуевского района. Их площадь — 0,65, 0,44, 0,85 и 0,70 км<sup>2</sup> соответственно. Кроме того, изучена социальная структура поселений *D. major* в ряде регионов СССР (СНГ) (табл. 1).

Общий объем и характер собранного материала представлены в таблице 2. 77,3 % времени наблюдений отработано совместно с А.И. Мельниковым и Б.Л. Матвеевко (эпизодически привлекались юннаты кружка юных биологов Московского зоопарка). Они во время хронометрирования картировали перемещения птиц в пространстве ориентиров участка дятла, значимых для птицы (фиксированные центры социальной активности — ФЦСА; к ним относятся кормовые, токовые, маркировочные и барабанные деревья, ночевочные и гнездовые дупла и пр. (см. Панов, 1983а)). Во время монотонной и явно не социальной активности птиц типа долбления ночевочного и гнездового дупла, долбления шишки или длительного кормления ксилофагами, длительного дневного отдыха с осматриванием и редкими чистками, характерного для всех видов, наш помощник расшифровывал предыдущий протокол наблюдений, перенося запись с

магнитофона на бумагу при помощи секундомера. Рабочий день занимал все светлое время суток с 21.08 по 21.04 и 10–13 ч в остальное время.

Птицы на постоянных площадках были индивидуально помечены, сперва родамином В и губной помадой. Затем мы обнаружили, что *D. major* обладают индивидуальным рисунком 6-го рулевого пера — он виден в 8–12-кратный бинокль с расстояния менее 15 м, особенно если птица видна снизу или во время территориальных конфликтов. В последнем случае птицы активно предъявляют эти перья друг другу.

Индивидуальное опознание птиц облегчалось тем, что у *D. major* почти все социальные контакты начинаются у поверхности земли. При этом птицы подпускают наблюдателя на расстояние 8–12 м, позволяя зарисовать окраску крайних рулевых и не выпускать их из поля зрения во время дальнейших контактов. На постоянных площадках были помечены все птицы. В ходе прочих исследований были помечены 98–67 % всех птиц. Не меченных особей распознавали по особенностям окраски и голоса.

Каждая площадка была разбита просеками на квадраты площадью 2250 м<sup>2</sup>. Благодаря этой сетке каждый протокол хронометрирования имел координаты; накопление протоколов наблюдений, локализованных пространственно, позволило изучать социальное поведение дятлов, используя концепцию сигнального поля как геометри-

ческого места точек с одинаковой успешностью определенных видов социальной активности, порождаемых особью как источником сигналов (Наумов, 1973).

Социальное поведение пестрых дятлов изучено двумя основными методами. Во-первых, это картирование протоколов наблюдений, содержащих информацию о формах социальной жизни птиц. Его совершали, обходя все верстовые столбы на площадке. Объектами картирования, помимо собственно поведения птиц, были обнаруженные ФЦСА. Точки наблюдений пронумерованы по их координатам.

При обработке протоколов наблюдений привязка событий хронометража к пространственным ориентирам, выделенным нами как ФЦСА, использована при выявлении ответов птиц на социальные сигналы как фактор социального контекста, влияющий на итоги контактов (см. Панов, 1978). Каждой особи и каждой функциональной зоне ее участка обитания (о них см. Симкин, 1976) поставлен в соответствие набор протоколов хронометрирования, сделанных на различных этапах годового цикла.

Во-вторых, для анализа социального поведения мы использовали регистрацию относительной длительности действий птицы в их последовательности (РОТП) по стандартной методике с записью хронометражей на диктофон. Хронометраж длился, пока птица не исчезала из поля зрения, т. е. не менее 15–

Таблица 1

Сроки и места исследований  
Times and places of investigation

Месяц Month	Год Year	Место исследования Place of investigation
I–II	1986	Грузия, Южная Осетия.
VI–VII	1986	Республика Коми, Корткеросский р-н, с. Дань.
VII–VIII	1986	Белгородская и Курская обл., Центрально-Черноземный заповедник.
VIII–IX	1988	окрестности Ст. Оскола, Белгородская обл.
IV, VIII	1989	Калужская обл., Ульяновский р-н, с. Труд.
V	1989	Южный Дагестан, дельта р. Самур.
III–IV	1990	Украина, Львовская обл., с. Товщив.
VII–VIII	1990	Киргизия, хребты Кунгей- и Терскей-Ала-Тоо.
IX	1990	Приморский край, Хасанский р-н, с. Занадворовка.
VIII–IX	1991	Кабардино-Балкария, г. Нальчик.
VII	1992	Вологодская обл., Дарвинский заповедник.
I–II	1993	Украина, Крым, г. Симеиз.
VI–VII	1993	Приморский край, Лазовский заповедник.
VII–VIII	1993	Приморский край, заповедник “Кедровая падь”.
I–II	1994	Украина, Закарпатская обл, г. Ужгород.
VIII	1994	Рязанская обл., Рыбинский р-н, с. Железницы.
I	1995	Брянская обл., г. Жуковка.
III	1995	Брянская обл., заповедник “Брянский лес”
VIII	1995	Краснодарский край, г. Крымск.

25 мин. Хронометрировались все птицы, находящиеся в поле зрения наблюдателя. Тексты протоколов наблюдений хранили в компьютерной базе данных PARADOX (версия 3.5) общим объемом 29,6 Мб. Расшифровку протоколов проводили с указанием времени начала каждого акта птицы. Каждый протокол наблюдения снабжали всей доступной нам информацией об индивидуальных особенностях наблюдаемых птиц — о стадии годового цикла, на которой находятся особи, их социальном статусе, ранге и пр. Эта информация хранилась в базе данных (база “родословных” объемом 12,6 Мб), отдельной от базы данных протоколов наблюдений.



Таблица 2

Объем материала, собранного по социальному поведению пестрых дятлов фауны СССР (СНГ)  
Amount of material collected on social behaviour of pied woodpeckers of the fauna of USSR (CIS)

Вид	Species	Характер собранного материала*				Character of collected material*					
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Dendrocopos major</i>		487 (341/352)	203 (84)	312 (273)	284 (191/145)	10571	149	24322	11433	2719	4308
<i>D. minor</i>		304 (245/197)	122(47)	85 (61)	72 (59/64)	4375	57	2888	5070	943	1235
<i>D. medius</i>		76 (60/54)	45 (22)	113 (36)	39 (31/28)	214	32	-	1785	-	1802
<i>D. syriacus</i>		73 (51/66)	34 (16)	113 (57)	30 (27/30)	202	39	2340	945	417	504
<i>D. leucotos</i>		153 (102/95)	109 (48)	254 (100)	147 (92/84)	1250	71	-	3875	-	2359
<i>D. leucopterus</i>		13 (13/13)	7 (2)	15 (6)	7 (7/5)	24	36	78	66	54	49
<i>D. kizuki</i>		83 (44/52)	24 (11)	76 (65)	24 (21/20)	246	102	894	1214	583	430
<i>D. canicapillus</i>		41 (36/36)	12 (5)	76 (19)	18 (18/18)	65	34	242	488	139	343
<i>Picoides tridactylus</i> :											
<i>P. t. tridactylus</i>		131 (100/69)	63 (31)	209 (141)	105 (76/81)	962	78	-	2946	-	1077
<i>P. t. tianschanicus</i>		27 (27/27)	9 (4)	23 (11)	9 (9/9)	43	14	148	211	93	54

\* Обозначения: I — количество закартированных территорий (дробь в скобках: числитель — число территорий, владелец которых длительно подвергался РОТП; знаменатель — число территорий, для которых проанализирована динамика смены поведения владельца при изменении плотности поселения); II — число помеченных птиц, в скобках — число пар с проанализированным постоянством состава и территории; III — количество пройденных километров учета, в скобках — число закартированных поселений; IV — количество найденных гнезд (дробь в скобках: числитель — число гнезд, для которых вычислен бюджет времени строящих его птиц и определена временная динамика их активности; знаменатель — число гнезд, для которых определен размер кладки и успех размножения в слетках/пару); V — суммарное время РОТП, ч; VI — число особей, подвергнутых вакуум-экспериментам; число регистраций: VII — агрессивного, VIII — брачного, IX — умиротворяющего, X — сексуально-поискового поведения.

\* Designations: I — number of mapped territories (fraction in brackets: numerator is the number of territories, whose owner was subjected to long time of registration of the relative duration of bird actions in their sequences; denominator is the number of territories, for which the dynamics of behaviour change of the owner by changing the population density were analysed); II — number of marked birds, numbers of pairs with analysed constancy of territory composition are in brackets; III — amount of passed count kilometers, numbers of mapped settlements are in brackets; IV — (fraction in brackets: numerator is the number of nests, for which time budget of building birds is calculated and time dynamics of activity is determined, denominator is the number of nests, for which the clutch size and breeding success (fledged young/pair) are determined; V — total time of registration of the relative duration of bird actions in their sequences, hours; VI — numbers of individuals subjected to vacuum-experiments; numbers of registrations: VII — aggressive, VIII — breeding, IX — conciliative, X — sexual-search behaviour.

Далее протоколы наблюдений были обработаны статистически при помощи стандартных пакетов программ CSS, SPSS/pc+ и MESOSAUR на ПЭВМ IBM PC AT286. Все наименования статистических переменных приведены в соответствии с пособием Г.Ф. Лакина (1989). Методы шифровки действий животного во время РОТП и дальнейший анализ их — построение этограммы и поиск социального эффекта выделенных сигналов — описаны нами ранее (Фридман, 1992а, 1993а, 1994, 1995а).

Моим приятным долгом является выражение своей признательности В.В. Корбуту и Г.Н. Симкину за обсуждение со мной проблемы эволюции социальных систем и разъяснение собственных взглядов — без их содержательной критики работа бы не появилась на свет. Кроме того,

я благодарен М.В. Фридман за помощь в улучшении стиля рукописи и терпение, с которой она выполнила эту работу.

### 3. Обсуждение полученных результатов

#### 3.1. Реконструкция прототипа социальной системы пестрых дятлов и ее предкового состояния

У всех пестрых дятлов обнаружена зависимость мотиваций отсроченного ответа (образующих брачную систему) от успеха поведения, реализующего мотивации немедленного ответа (образующих территориальную систему) и индукция первых вторыми — уникальная черта социальной жизни пестрых дятлов.

У прочих дятловых птиц фауны СНГ — *Picus*

*viridis*, *P. canus*, *Dryocopus martius* в социальной жизни доминирует брачное поведение при образовании пар. Чем успешнее образование пары, тем развитее и успешнее гнездовое территориальное поведение самцов. Оно возникает только после того, как брачная система выполнит свою задачу, обеспечив встречу полов, удержание партнера и пространственную организацию начальных этапов тока, критических для образования пары, когда распадается максимальное число пар (Фридман, 1993в). Необходимость обеспечить пространственную организацию образования пары приводит к появлению территориализма, причем территориальное саморекламирование появляется до активной охраны участка и осуществляется в соответствии с расположением "песенных" постов, токовых деревьев и маршрутов брачных перемещений.

У пестрых дятлов встреча полов, удержание партнера и постоянство пары, а также пространственная организация токования, консолидации пары и гнездостроения обеспечивается внегнездовым территориальным поведением. Оно запускает токование, а пик вероятности распада пары приходится на переход от внегнездового территориализма к гнездовому, с лежащей в основе мотивацией образования пары. Поэтому у всех пестрых дятлов образование пары происходит осенью, сразу же после становления дефинитивного внегнездового территориализма — исключением является лишь *D. medius*, утративший эти черты.

Эту апоморфию пестрых дятлов мы можем связать лишь с наличием настоящего долбления прямыми ударами, служащее основным средством добывания пищи круглый год (Познанин, 1949; Spring, 1965; Angelstam, Mikulinski, 1994). Поэтому птицы вынуждены охранять свои многолетние и постоянные территории круглый год. Редукция долбления ведет к редукции территориальности (*D. medius*).

Преобладание территориальной системы над брачной (и ее дериватом — гнездовой территориальностью) подтверждается наличием у острокрылых дятлов (*D. kizuki* и *D. canicapillus*) обеспечения всех деталей образования пар, связанных с пространственным размещением токующих птиц, внегнездовой территориальностью. Ситуация редукции территориализма при способности брачной системы пространственно организовать токование своими средствами не отмечена.

У *D. kizuki* практически все изменения всех аспектов судьбы пары связаны с изменением территориального, но не брачного статуса птицы ( $F = 9,76$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,868$ ). У *D. leucotos* и *P. tridactylus* исчезает внегнездовая территориальность, но развитие брачного доминирования самцов ведет к росту гнездового консерватизма

и степени постоянства пары, из-за чего попытки соседа спариться с чужой самкой не приносят им успеха, но вызывают избегание доминирующими самцами друг друга (Фридман, 1995а, 1995б).

Любая редукция территориального поведения без симуляции средствами брачной системы территориальных эффектов рассредоточения особей (в противовес эффектам роста избирательности контактов брачных партнеров) ведет к резкому снижению постоянства пар. Это происходит при редукции внегнездовой супертерриториальности предка у *D. canicapillus* и *D. medius* соответственно; меньшая степень редукции в первом случае вызывает и меньшую дестабилизацию постоянства пары.

Тогда мы можем реконструировать социальную систему рода, предкового для пестрых дятлов, определить род семейства *Picidae*, наиболее близкий к нему из современных.

Очевидно, что у предка брачные и территориальные "части" социальной жизни были связаны сходно с рецентными видами рода *Picus*, но не *Dryocopus*, имеющих мотивацию внегнездовой территориальности, независимую от образования пары, и исчезающую весной бесследно для поселения (Blume, 1961, 1962). Дело в том, что у близких к *Dendrocopos* и более примитивных родов — *Dendropicos*, *Mesopicos*, *Veniliornis*, *Xiphidopicus*, *Thripis*, *Hemicircus* — отсутствуют морфологические приспособления, маркирующие способность эффективно долбить древесину прямыми ударами (Познанин, 1949; Goodge, 1972).

Учтя, что формирование нового таксона того же ранга есть следствие способа решения противоречий предкового таксона (Раутиан, 1988), а адаптивная ставка делается на брачную систему, мы можем заключить, что прогресс брачных отношений противоречил и тормозил прогресс отношений территориальных.

Это означает, что либо 1) образование пар между территориальными птицами было крайне затруднено, либо 2) пары, образующиеся из территориальных птиц, были полностью незащищены перед дезорганизующим действием залетов токующих соседей. Другие реализации данного противоречия вряд ли возможны, так как эти альтернативы объясняют 89,4 % дисперсии влияния на социум противоречий брачной и территориальной систем у пестрых дятлов. Этим альтернативам соответствуют 2 типа социума.

Первый тип близок к существующему у видов рода *Dendropicos*. Это одиночная внегнездовая территориальность с образованием пар лишь вне территорий в ходе поискового тока (Short, 1982).

Второй тип близок к существующему у видов рода *Hemicircus*. Птицы во внегнездовое время

обитают на одиночных территориях; в ходе токования они сливаются, тем успешнее, чем успешнее идет токование (Short, 1973, 1982).

В первом случае территориальность исчезает после образования пары. Чтобы при этой редукции не исчезли итоги начала токования — критического этапа для видов рода *Picus* (Фридман, 1993в) — образование пар может происходить лишь осенью до становления внегнездовой территориальности. Но тогда формирование территориальности вслед за этим резко затормозит рост успешности токования у территориальных птиц (образование пар идет вне территорий). Отсюда возможны 2 выхода:

1) рост размаха брачной активности в ходе поискового тока;

2) запрет на размножение нетерриториальных птиц с формированием запуска токования успехом территориального поведения;

Таким образом, можно ожидать появления маленьких территорий, охраняемых брачной парой, при невозможности их охраны в одиночку. Образование пары возможно лишь после того, как участок и территориальная активность птиц станут дефинитивными по параметрам, а образование пар может происходить только осенью — этот процесс социальной эволюции приводит к возникновению социальной системы типа *D. kizuki*.

Во втором случае эта социальная система явно не предковая, ибо существующее подавление брачного поведения территориальностью с усилением последней также усилится; токование будет подавлено, но не поставлено в зависимость от территориализма. Такая социальная система и не перспективна, как предковая, для пестрых дятлов.

Таким образом, наиболее близка к предковой социальная система видов рода *Dendropicos*. Этот результат хорошо согласуется со сравнительно-морфологическими данными об этих родах (Goodge, 1972).

### 3.2. Вероятные механизмы и ход социальной эволюции пестрых дятлов

#### 3.2.1. Происхождение высших пестрых дятлов (имеющих брачное доминирование)

##### 3.2.1.1. Социальная организация острокрылых дятлов и вероятные пути ее эволюции

У острокрылых дятлов воплощение реальной социальной жизни черт прототипа социальной системы всей группы — зависимости брачного поведения от территориального без обратного влияния, раздельной и крайне строгой охраны территорий при лишь территориальных гарантиях постоянства пары — ведет к необходимости очень жесткого территориализма. Он легко разрушается при вторжении вселенцев,

требуя на свое существование непропорционально много времени и энергии на единицу устойчивости.

У *D. kizuki*, при меньшем противоречии между брачной и территориальной системами, они слабее при явном преимуществе мотиваций немедленного ответа. У всех видов с производными социальными системами территориальность будет наименее изменена. Эволюционный прогресс здесь состоит в совершенствовании территориальной системы, а брачной — лишь опосредованно.

У *D. canicapillus*, при больших противоречиях территориальности и токования, мотивации отсроченного ответа, подавляемые у *D. kizuki*, приобретают самостоятельную роль. Тогда в филеме, производной от вида, социально идентичного *D. canicapillus*, брачная система наименее трансформируется и эволюционный прогресс есть ее совершенствование. Территориальная система будет совершенствоваться лишь опосредованно.

#### 3.2.1.1.1. Социальная система *D. kizuki* и происхождение рода *Picoides*

##### 3.2.1.1.1.1. Внутренние противоречия функционирования социальной системы *D. kizuki*

В социальной жизни *D. kizuki* отмечена полная зависимость успеха токования от успеха территориальности без обратной связи. Брачное поведение отмечено лишь после успешной фиксации в ходе конфликтов с соседями дефинитивной структуры внегнездовой территории, общей для будущих партнеров ( $F = 8,76$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,883$ ). Это занимает  $18,3 \pm 2,1$  ч ( $n = 29$ ), состоя из 6 этапов. Их прохождение обязательно; птицы, неудачно прошедшие любой этап, изгоняются из поселения ( $n = 36$ ), при распаде пары еще до появления первых признаков токования ( $n = 17$ ;  $F = 11,47$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,988$ ).

Окончательные размеры и внутреннее строение территории — необходимое, но не достаточное условие нормального токования. Им служит успешное отражение любым партнером нашествий вселенцев; достаточно ему проиграть серию в  $5,11 \pm 0,53$  ( $n = 143$ ) конфликтов без уступки его места или из  $3,67 \pm 1,11$  ( $n = 68$ ) с такой уступкой, чтобы вероятность распада пары и потери территории возросла на  $0,257 \pm 0,053$  и  $0,417 \pm 0,084$  соответственно ( $n = 364$ ;  $F = 9,47$  и  $10,53$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,889$  и  $0,954$ ). Для успеха размножения необходим постоянный успех территориальных стычек вне гнездования, причем недостаточно просто сохранения площади территории — требуется именно победа в стычках ( $F = 6,41$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,673$ ).

При закладке территории самец и самка, охраняющие ее (в одиночку охрана невозможна),

прибыв в поселение, закладывают “зародыш” территории площадью  $780 \pm 55 \text{ м}^2$  ( $n = 38$ ). Он состоит из периферии, могущей быть уступленной, и ядра, в котором затем формируются ночевочные дупла партнеров, — оно уступлено быть не может. Отношение площадей ядра и периферии постоянно —  $0,384 \pm 0,066$  ( $n = 38$ ).

Через  $0,213 \pm 0,018$  ч после закладки “зародыша” ( $n = 29$ ) соседние резиденты начинают усиленно нарушать его границы, как бы принимая в поселение новых резидентов в течение  $19,4 \pm 3,3$  мин (“приемка”). Если хозяева выдержали напор соседей, то их залеты прекращаются, и резиденты последовательно закладывают все 6 функциональных зон: кормовые, начальных этапов тока, консолидации пары, строительства гнезда, перехода к консолидации пары (сперва закладываются зоны, относящиеся к охране территории, а лишь затем токовые).

Пара начинает раздувать (залетать и рекламировать) периферию в сторону соседа, наименее активного при “приемке” ( $F = 12,58$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,981$ ). Отношение ядра к периферии падает за  $1,715 \pm 0,236$  ч ( $n = 95$ ) до  $0,048 \pm 0,006$  ( $n = 81$ ), после чего закладывается новая зона. После этого отношение ядра к периферии возрастает до дефинитивного значения, и “приемка” следует вновь ( $F = 7,65$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,943$ ).

Эта процедура продолжается, пока не будет заложена последняя зона, и территория не примет дефинитивные размеры. Если у сеголеток функциональные зоны всегда закладываются от кормовых к более существенным — ночевочным и токовым ( $n = 24$ ), то с возрастом закладка брачных и территориальных зон все чаще происходит раньше ( $F = 8,04$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,765$ ). У старых птиц процесс консолидации пары протекает поэтому в  $1,348 \pm 0,084$  раза быстрее ( $n = 76$ ).

Для нормального токования необходимо успешное прохождение будущими партнерами всей многоступенчатой закладки дефинитивной территории — любой сбой ведет к изгнанию птицы, неудачно охраняющей территорию. Затем пара всегда распадается, второй партнер также теряет статус резидента ( $n = 41$ ). Более того, возможность образовать пару лишь при успехе территориальных стычек действует только один сезон и только с данным партнером — в 9 случаях отстрела самца и в 7 случаях отстрела самки оставшийся дятел может продержаться не более  $18,2 \pm 0,75$  ч ( $n = 8$ ), а затем покидает поселение под натиском соседей.

Репродуктивный успех пары практически полностью определяется динамикой территориального поведения ( $F = 11,64$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,913$ ), без какой-либо обратной связи ( $F = 0,308$ ;

$P > 0,05$ ). Из деталей территориализма, могущих влиять на репродуктивный успех, рассмотрено 18 (соответствующих закладке 6 функциональных зон при “приемке” тремя типами соседей — членами поселения, имеющими общую границу с данным участком, членами поселения, не имеющими общей границы с данным участком и нетерриториальными нечленами поселения), но действительна лишь одна.

Рост репродуктивного успеха и сокращение длительности “приемки”, а также устойчивое снижение вероятности потери территории при неуспехе ее охраны прекращаются, а затем и падают с ростом частоты стычек, падении интервала между стычками в серии и росте числа стычек в серии ( $F = 11,69/9,64/7,82$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,872/0,765/0,512$ ), если увеличивается число соседей-резидентов ( $F = 12,83$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,944$ ; рис.1А). Тогда при росте срока жизни отдельной пары и доли пар в поселении (выше совокупный возраст жизни членов поселения в парах), тем скученнее территории и меньше их площадь (рис.1Б). Сила этого эффекта выше у пар с большим сроком жизни в данном поселении, а их потомки, ставшие резидентами здесь же, могут иметь репродуктивный успех не ниже родительского лишь при еще высокой контагиозности территорий (рис.1В).

Эта скученность территорий возрастает во времени, ведя к двум противоречиям. 1) Чем сильнее влияние территориальной активности на репродуктивный успех, тем ниже постоянство пары, так как частые залеты токующих соседей ведут к прерыванию нормального хода токования (рис.1Г;  $F = 8,65$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,488$ ). Это приводит распаду пары через 4-5 дней после своего образования — 19 из 28 распавшихся пар, составляющих 37,83 % пар в поселении ( $n = 74$ ; рис.1Г). 2) При еще более высокой скученности территорий растет доля бюджета времени, затрачиваемого на их охрану, с  $2,66 \pm 0,32$  % до  $6,41 \pm 1,23$  %, вызывая отрицательную ( $r_k = -0,785$ ;  $P < 0,01$ ) связь между временем, затрачиваемым на охрану территории и токование, снижая эффективность сексуальной стимуляции (рис.1Г;  $F = 9,71$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,506$ ). В результате такие пары распадаются — так распалось 7 из 28 пар, упомянутых выше; распад наступает на этапе гнездостроения, после этапа консолидации.

### 3.2.1.1.1.2. Вероятные пути эволюции социальной системы типа *D. kizuki*

Для решения этих противоречий необходимо ликвидировать отрицательный эффект роста соседей-резидентов, не снижая их стимулирующего действия на социальную жизнь. Наиболее очевидный способ этого следует из подчиненного положения соседа при залете на чужую тер-



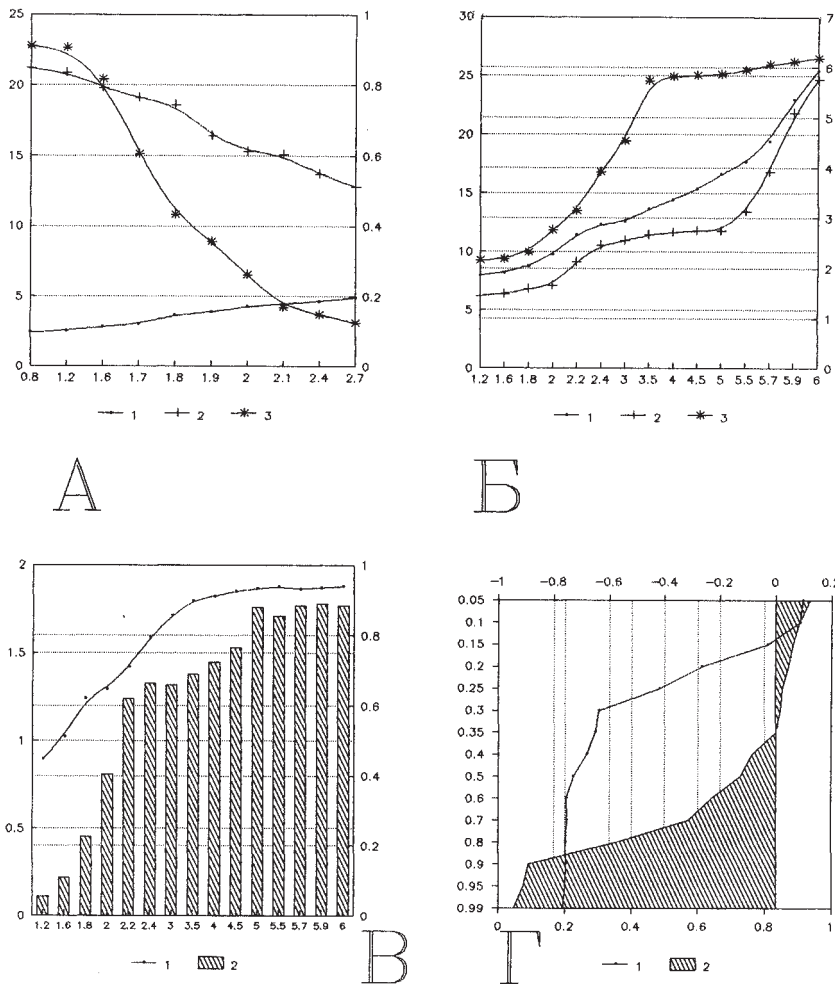


Рис. 1. Противоречия социальной жизни *D. kizuki* — источник ее направленной эволюции.

А. Изменение социодемографических параметров поселения с ростом числа соседей у резидента.

Обозначения: ось X — среднее число соседей у территориального резидента в поселении; ось Y — социодемографические параметры поселения: 1 — репродуктивный успех (слетков/пару), 2 — длительность ежегодной процедуры “приемки” территории резидента членами поселения (ч), 3 — вероятность потери территории резидентом в случае неуспеха ее охраны. ДИ (доверительный интервал,  $t^*_{s_x}$ ) = 0,090,  $P < 0,05$  ( $n = 108$ ).

Б. Изменения социодемографической структуры поселений с ростом скученности территорий резидентов.

Обозначения: ось X — контагиозность размещения территорий ( $I_{\text{Мориситы}}$ ); ось Y — параметры социодемографической структуры: 1 — срок жизни пары в поселении (сезонов), 2 — число пар в поселении, 3 — совокупный возраст жизни в парах членов поселения (сезонов). ДИ = 0,086,  $P < 0,05$  ( $n = 97$ ).

В. Изменение репродуктивного успеха в поселениях с большей скученностью территорий.

Обозначения: ось X — контагиозность размещения территорий ( $I_{\text{Мориситы}}$ ); ось Y — репродуктивный успех потомков территориальной пары, закрепившихся в том же поселении (слетков/пару): 1 — разность репродуктивного успеха потомков и родителей, 2 — абсолютный репродуктивный успех потомков. ДИ = 0,109,  $P < 0,05$  ( $n = 92$ ).

Г. Влияние противоречий социальной жизни на антагонизм брачного и территориального поведения.

Обозначения: ось X — сила влияния ( $R^2$ ) противоречий социальной системы на репродуктивный успех особей; ось Y — параметры социального поведения: 1 — вероятность сохранения пары на следующий год, 2 — корреляция частей бюджета времени, затраченных на охрану территории и токование ( $r_K$ ). ДИ = 0,084,  $P < 0,05$  ( $n = 100$ ).

Fig. 1. Contradictions of the social life in *D. kizuki* is the source its directional evolution.

A. Changes of socio-demographic parameters of the settlement with increasing of number of neighbours in the resident.

Designations: X-axis — mean number of neighbours in territorial resident in the settlement; Y-axis — socio-demographic parameters of the settlement: 1 — reproductive success (fledged youngs/pair), 2 — duration of the annual procedure of “acceptance” of the territory of resident by settlement members (h), 3 — probability of loss of territory by resident in the event of failure its protection. CI (confidential interval,  $t^*_{s_x}$ ) = 0,090,  $P < 0,05$  ( $n = 108$ ).

B. Changes of socio-demographic structure of the settlement with increasing of crowding of resident territories.

Designations: X-axis — contagity of placing of territories ( $I_{\text{Morisita}}$ ); Y-axis — parameters of socio-demographic structure: 1 — term of life of the pair in the settlement (seasons), 2 — number of pairs in the settlement, 3 — total age of life in pairs of settlement members (seasons). CI = 0,086,  $P < 0,05$  ( $n = 97$ ).

B. Change of the reproductive success in settlements with more crowded territories.

Designations: X-axis — contagity of placing of territories ( $I_{\text{Morisita}}$ ); Y-axis — reproductive success of descendants of the territorial pair bolted in the same settlement (fledged youngs/pair): 1 — difference between the reproductive success in descendants and parents, 2 — absolute reproductive success of descendants. CI = 0,109,  $P < 0,05$  ( $n = 92$ ).

Г. Influence of contradictions of the social life upon antagonism of the breeding and territorial behaviour.

Designations: X-axis — influence value ( $R^2$ ) of contradictions of social system upon the reproductive success of individuals; Y-axis — parameters of the social behaviour: 1 — probability of pair remaining to next year, 2 — correlation of time budget parts spent on territory protection and displaying ( $r_K$ ). CI = 0,084,  $P < 0,05$  ( $n = 100$ ).

Рис. 2. Способы смягчения противоречий социальной жизни у *D. kizuki*.

А. Формирование иерархии территориальных резидентов в плотных поселениях.

Обозначения: Ось X — число серий конфликтов с соседями (устойчивость социума — число стычек в последней серии); ось Y — сила влияния ( $R^2$ ) ранга резидента в поселении на победу в следующем конфликте. ДИ = 0,057,  $P < 0,05$  ( $n = 129$ ). 1 — высокий ранг в будущем, 2 — низкий ранг в будущем.

Б. Влияние ранга резидента на степень снятия антагонизма территориальной и токовой активностей.

Обозначения: Ось X — ранг территориального резидента; ось Y — корреляция успеха в охране территории и брачном поведении. ДИ = 0,049,  $P < 0,05$  ( $n = 160$ ).

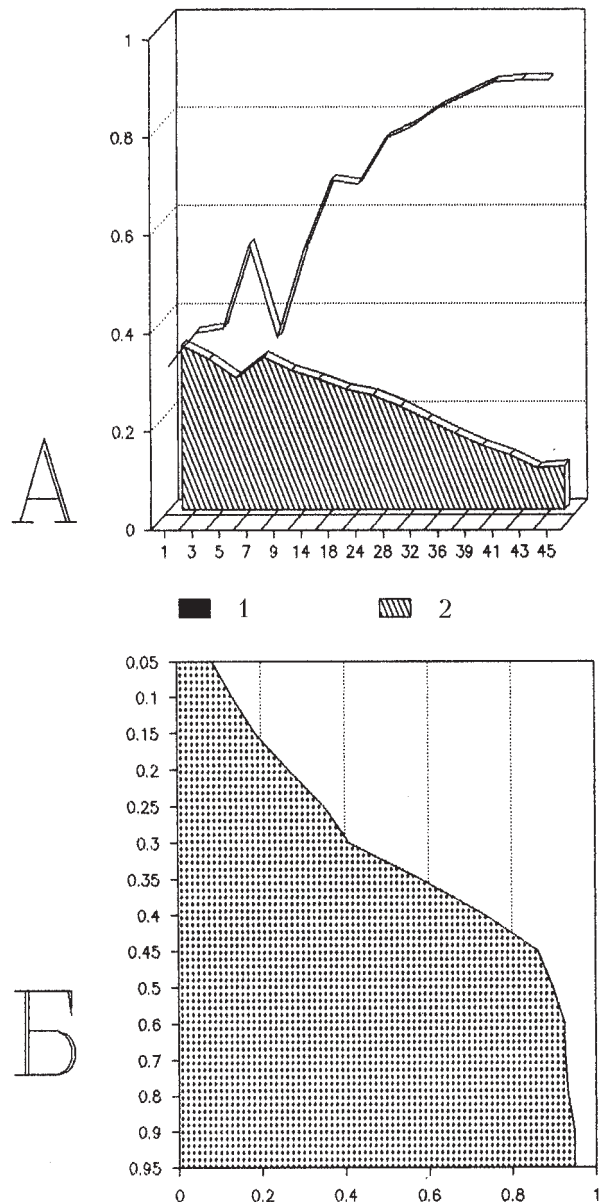
Fig. 2. Ways of softening of contradictions in the social life in *D. kizuki*.

A. Forming of the hierarchy of territorial residents in dense settlements.

Designations: X-axis — number of series of conflicts with neighbours (stability of socium is the number of collisions in the last series); Y-axis — influence value ( $R^2$ ) of resident's rank in the settlement on the victory in next conflict. CI = 0,057,  $P < 0,05$ , ( $n = 129$ ). 1 — high rank in future, 2 — low rank in future.

Б. Influence of the resident's rank on degree of antagonism removing of territorial and display activities.

Designations: X-axis — rank of the territorial resident; Y-axis — correlation of success in territory preserving and breeding behaviour. CI = 0,049,  $P < 0,05$ , ( $n = 160$ ).



риторию по отношению к ее хозяину. Тогда через  $43,2 \pm 5,7$  ( $n = 138$ ) стычек в поселении возникает устойчивая иерархия птиц по вероятностям территориальной победы, ограничивающая колебания последней тем сильнее, чем выше ранг птицы (рис. 2А;  $r_K = -0,895$ ;  $P < 0,001$ ). Так как территориальное поведение определяет успех образования пары, то эти ранги становятся и рангами успеха репродукции (рис. 2Б), а уже через 1–2 года жизни данного поселения пары с низким рангом почти не размножаются.

Эта иерархия тем менее устойчива, чем больше новых резидентов закрепляется ежегодно ( $r = -0,672$ ;  $P < 0,05$ ). Но так как эффективность размножения птиц высших рангов растет с возрастом поселения, в котором их потомки составляют все большую часть (рис. 3), то возникает устойчивое давление отбора на повышение преэминентности поселений. Тогда даже  $\omega$ -особям выгоднее ждать роста своего ранга при выпадении доминантов, (прогнозируемый успех размно-

жения —  $2,9 \pm 1,2$  слетка/пару, реальный —  $3,6$ ,  $n = 6$ ), чем мигрировать и включаться в чужое поселение, особенно если высокопреэминентных поселений большинство (успех размножения по прогнозу  $2,2 \pm 0,7$  слетка/пару, реальный —  $1,8$ ,  $n = 23$ ).

Но тогда в поселении будет падать вероятность размножения субдоминантов до тех пор, пока все поселение не превратится в коммунальную группу с единственной размножающейся  $\alpha$ -парой и помощниками. Полученная социальная система идентична таковой *D. borealis* (Walter, 1990). Возможен и иной путь снижения вреда, наносимого противоречиями социальной жизни *D. kizuki*.

Если число соседей сразу подскакивает <sup>3</sup> 5, то с его ростом уменьшаются интервалы между закладками очередных функциональных зон (б. логистической кривой  $= -0,972$ ;  $P < 0,001$ ). Поскольку

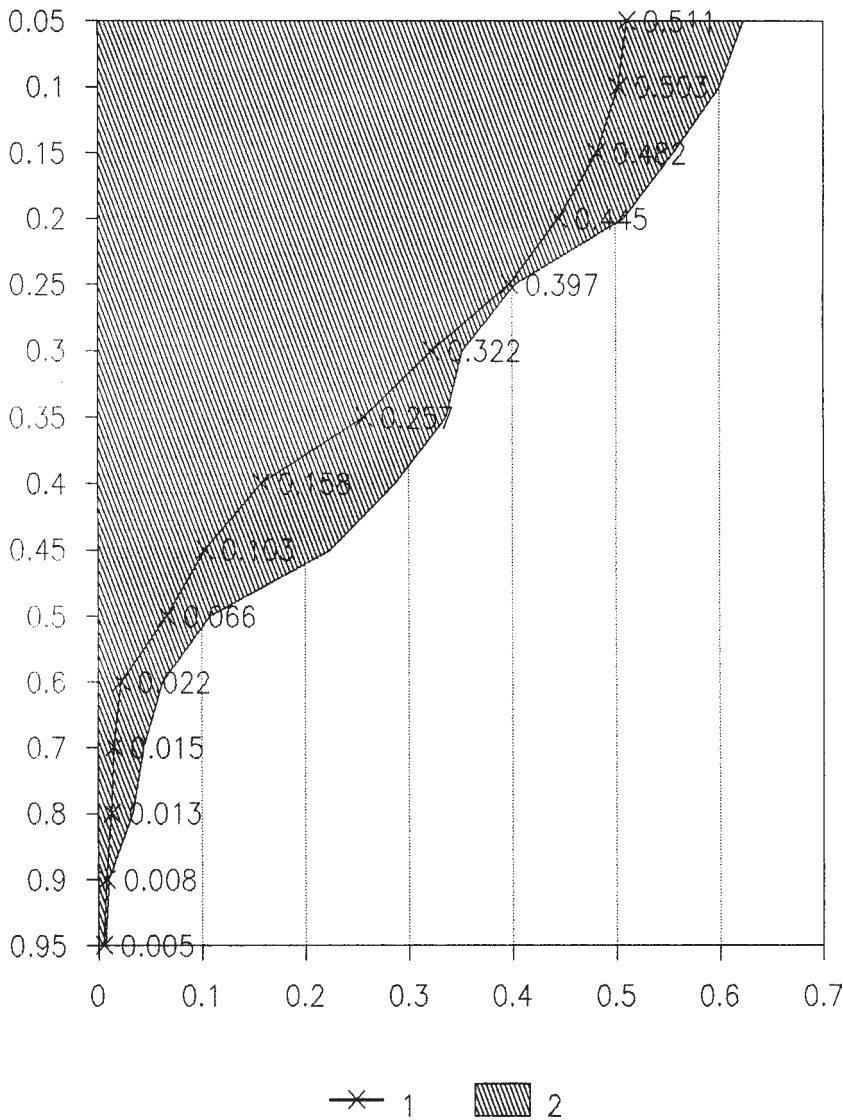


Рис. 3. Долговременные последствия смягчения противоречий социальной системы у *D. kizuki*.

Обозначения: ось X — доля потомков резидентов, ставших резидентами в том же поселении; ось Y — социальные следствия превращения непреемственных поселений в преемственные: 1 — вариабельность системы рангов в поселении ( $Cv$ ), 2 — доля вселенцев, ежегодно закрепляющаяся в поселении. ДИ = 0,114,  $P < 0,05$  ( $n = 128$ ).

Fig. 3. Long-term consequences of softening the social system contradictions in *D. kizuki*.

Designations: X-axis — part of residents' descendants that got residents in the same settlement; Y-axis — social consequences of transforming the non-successive settlements in successive ones: 1 — variability of rank system in the settlement ( $Cv$ ), 2 — part of settlers annually bolted in the settlement. CI = 0,114,  $P < 0,05$  ( $n = 128$ ).

этот эффект описывается логистической кривой, то при числе соседей более 11 плюсы от их присутствия (рост скорости прохождения “приемки”) превосходят минусы (падение устойчивости результатов “приемки” и рост длительности закладки всей территории). В этом случае все

зоны закладываются почти одновременно, и птица может начать рекламировать сперва зоны, более важные для тока, что резко повышает успешность токования (рис. 4).

Эта ситуация может стать устойчивой лишь, если одновременная закладка всех функциональных зон улучшает токование, не снижая надежности “приемки” в состав поселения. Для этого в малопреемственных поселениях *D. kizuki* используются два способа.

Первый более надежно сохраняет результаты внедрения нового резидента — его территорию и ранг ( $F = 9,42$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,879$ ), но хуже оптимизирует успех токования по отношению к затратам на него времени и энергии ( $F = 5,33$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,376$ ). Он состоит в росте территориальной активности вселенцев, скачками до выхода на дефинитивный уровень; причина каждого скачка — не реакция соседей, но очень большое в норме ядерно-периферийное отношение. Реагируя на него во время “приемки”, птицы приводят территорию к дефинитивным размерам и строению.

Второй способ менее надежен как гарантия необратимости внедрения вселенца ( $F = 6,18$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,477$ ), но более эффективен, оптимизируя брачное поведение ( $F = 8,83$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,862$ ). Он состоит в мгновенном выходе территориальной активности на дефинитивный уровень, после чего следует длительная и по сути одноактная “приемка” территории в целом. Это согласуется с наличием раздельной охраны до закладки последней функциональной зоны. Более того, при совместной охране территории это

сильно сокращает “приемку”: один дятел конфликтует с соседями, а второй — закладывает очередную зону. Одноактность “приемки”, растянутой на  $7,34 \pm 1,43$  ч ( $n = 82$ ), позволяет птицам не обращать внимания на то, что каждый партнер в состоянии отразить лишь полови-



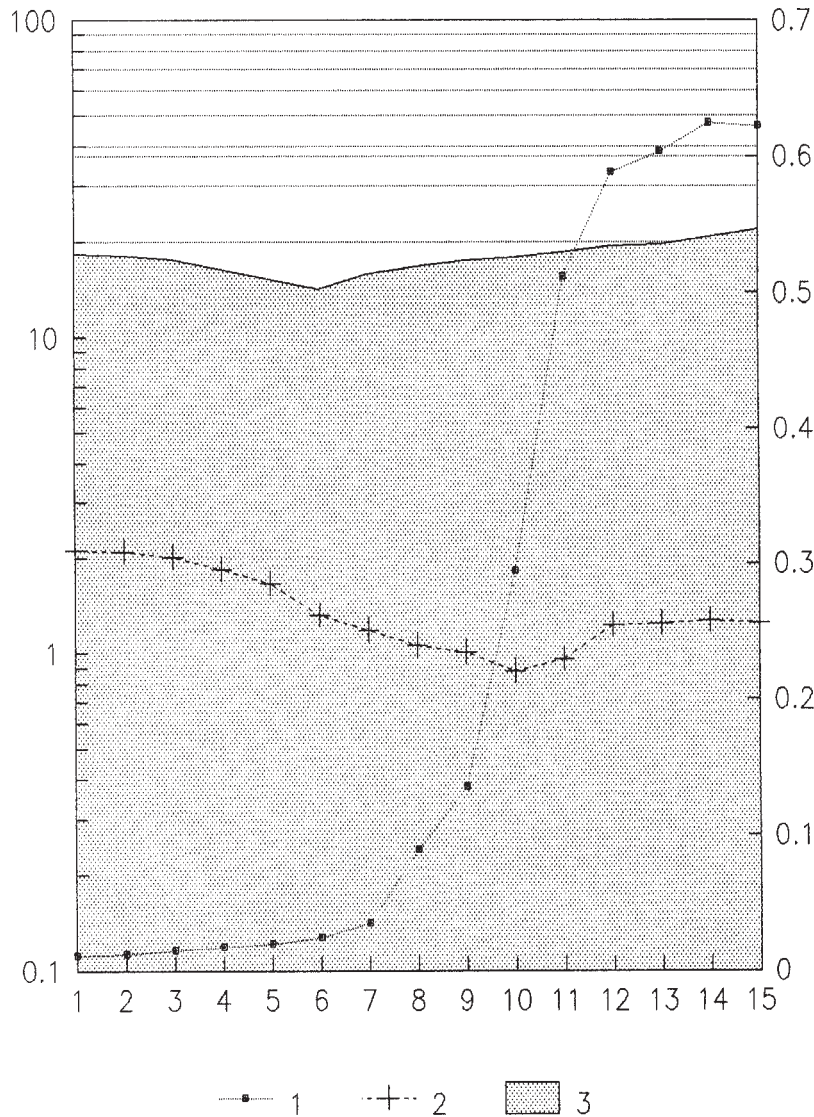


Рис. 4. Влияние роста contagiозности поселений *D. kizuki* на приобретение вселенцами статуса резидента.

Обозначения: ось X — среднее число соседей у резидента; ось Y — параметры социализации вселенцев: 1 — вариабельность устойчивости принятия каждой функциональной зоны ( $Cv$  вероятности ее принятия), 2 — интервал между двумя последовательными закладками (ч), 3 — скорость закладки дефинитивного участка ( $ч^{-1}$ ). ДИ = 0,090,  $P < 0,05$  ( $n = 175$ ).

Fig. 4. Influence of contagity increasing of settlements of *D. kizuki* on receiving by settlers the status of resident.

Designations: X-axis — mean number of neighbours in resident; Y-axis — parameters of socialization of settlers: 1 — variability of stability of accepting each functional zone ( $Cv$  of probability its accepting), 2 — interval between two consequent founding (h), 3 — velocity of founding the definitive plot ( $h^{-1}$ ). CI = 0,090,  $P < 0,05$  ( $n = 175$ ).

ну претендентов. В рамках вида *D. kizuki* объединение обоих способов в один, позволяющий успешно основать территорию и успешно размножиться на ней, невозможно. Этому противоречит отсутствие отличий между социальными

особей. Более детальные отличия таковы.

1) Соседи контролируют путем “приемки” лишь закладку трех важнейших зон тока — строительства гнезда, начальных этапов тока и консолидации пары ( $n = 29$ ). Далее в соответ-

системами сеголеток и взрослых птиц, у прочих видов позволяющих менять дефинитивную социальную систему, не затрагивая способов “социализации” сеголеток (Фридман, 1992).

Но длительное использование любого из этих способов ведет к падению преемственности состава поселений ( $b_{\text{прямой}} = -0,451$ ;  $P < 0,05$ ). Тогда для ее сохранения на видоспецифическом уровне —  $34,2 \pm 10,3\%$  ( $n = 183$ ) — необходимо закрепить первый способ у сеголеток, впервые ставших резидентами, а второй — для них при следующих размножениях там же. Совокупное действие этих факторов — единственное, что может привести преемственность поселений к видовой норме *D. kizuki* ( $F = 9,16$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,763$ ). В результате мы получаем социальную систему, идентичную имеющейся у тьяншанского трехпалого дятла — *P. (tridactylus?) tianschanicus*.

### 3.2.1.1.2. Социальная система *D. canicapillus* как основа устройства социальной жизни высших форм рода *Dendrocopos*

#### 3.2.1.1.2.1. Социальная жизнь *D. canicapillus* и ее противоречия

По данным анализа визуальных сигналов, высшие пестрые дятлы рода *Dendrocopos* наиболее близки к *D. canicapillus* (Фридман, 1995a). Социальная система этого вида устроена сходно с *D. kizuki*, но с изменениями, смягчающими основное противоречие его социальной жизни резким ростом всех порогов территориальных реакций, уменьшением числа соседей и персонализации отношений с ними в виде иерархии. Строгая территориальность сокращена до предела, достаточного лишь для запуска токования; она не служит для рассредоточения



ствии с произведением частоты конфликтов резидента на вероятность победы, объясняющей 96,4 % дисперсии размеров участка ( $F = 9,96$ ;  $P < 0,05$ ) устанавливается иерархия соседних резидентов, в которой то время, которое *D. kizuki* тратит на “приемку” участка ( $1,608 \% \pm 0,043 \%$  бюджета,  $n = 41$ ), у *D. canicapillus* распределено между поддержанием иерархии ( $0,914 \pm 0,022 \%$ ,  $n = 22$ ) и токованием ( $0,815 \pm 0,048$ ,  $n = 24$ ).

Но чем меньше число соседей и больше площадь участка, тем больше времени может израсходовать пара на токование и меньше — на поддержание иерархии ( $r = -0,838$ ;  $P < 0,01$  и  $r = +0,942$ ;  $P < 0,001$ ). Но параметры, отражающие устойчивость образовавшейся пары — вероятность ее распада и репродуктивный успех, падают с уменьшением числа соседей и времени “приемки” ( $F = 10,32$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,917$ ).

2) После “приемки” во время образования пары участок может разрастаться; его окончательный размер линейно зависит от ранга пары в иерархии резидентов ( $b_{\text{прямой}} = +0,922$ ;  $P < 0,001$ ). Чем выше площадь участка, тем успешнее протекает токование в паре и слабее отрицательный эффект от брачных и территориальных амбиций соседей ( $F = 7,83$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,708$ ). Но для обладания большим участком нужен высокий ранг; его приобретение связано с ростом в  $1,972 \pm 0,215$  раза ( $n = 12$ ) временных затрат на “приемку”. Это отрицательно влияет на устойчивость пары, образованной так ( $r_s = -0,846$ ;  $P < 0,01$ ). В результате чем выше территориальный успех, чем успешнее дятлы закладывают участок, тем выше репродуктивный успех пары ( $F = 10,82$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,913$ ) и ниже ее устойчивость ( $F = 8,63$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,879$ ).

3) Брачная активность *D. canicapillus* стимулируется территориальностью лишь, пока территориальные отношения сводят партнеров и стимулируют начало токования ( $F = 7,93$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,584$ ). В разгар начальных этапов тока брачные отношения начинают слабо подавлять территориальное поведение, все сильнее при прохождении каждого этапа тока ( $F$  растет от 5,62 до 8,06;  $P < 0,05$ ;  $R^2$  растет от 0,217 до 0,513). В результате с ходом образования пары, стремление птиц охранять ядро участка резко падает.

В результате отношение ядро/периферия растет до  $0,812 \pm 0,104$  ( $n = 21$ ), а функциональные зоны переносятся как можно ближе к периферии. Так как с ростом успешности токования слабеет успех охраны участка ( $r = -0,765$ ;  $P < 0,001$ ), то лишь вынос функциональных зон, наиболее интенсивно охраняемых, из ядра участка, где идет наиболее интенсивный ток, может вести к постоянству его размеров ( $F = 8,18$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,626$ ). У *D. canicapillus* постоянный территориальный успех — необходимое условие поддержания единства пары достигается превращением закрепленных функциональных зон типа *D. kizuki* в плавающие.

Функциональные зоны тем сильнее перемещаются к периферии, чем успешнее идет токование и чем они важнее для образования пары ( $r_K = +0,917$ ;  $P < 0,0001$ ). По интенсивности перемещений они следуют в убывающем ряду зон: начальных этапов тока, строительства гнезда, консолидации пары, перехода к консолидации пары, основные кормовые, ночевки, резервные кормовые. В итоге, если в момент основания участка у *D. canicapillus* (и *D. kizuki*) зоны устойчиво различались по интенсивности территориальной охраны и маркировки ( $c^2 = 24,38$ ;  $P < 0,05$ ), то с ходом тока и с увеличением длительности проживания на участке различия стирались ( $c^2 = 3,67$ ;  $P > 0,05$ ;  $F_{\text{стадии тока}} = 7,89$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,564$  и  $F_{\text{проживания}} = 9,63$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,718$ ). Ранее дискретные функциональные зоны превращались в сплошное пространство по периферии участка, отличающееся от остальной части только более интенсивной охраной и маркировкой.

Так как любая оптимизация токования ведет к дефектам территориальной охраны и резкому падению устойчивости образования пары, а длительное проживание на участке более эффективно редуцирует начальные различия функциональных зон, необходимые для инициации тока, чем успех самого токования ( $F_{\text{стадии тока}} < F_{\text{длительности проживания}}$ ), то оптимизация образования пары без падения ее устойчивости возможна лишь при длительном проживании пары в одном поселении при столь же длительных контактах с соседями. Однако в этом случае птицы сталкиваются с двумя противоречиями.

С одной стороны, птицы, выросшие в подобных поселениях, закладывают участок, по степени сглаженности зон коррелирующей с таковым родителей ( $r = +0,614$ ;  $P < 0,01$ ). Но тогда вероятность их закрепления и нормального размножения везде, кроме родительского поселения, резко падает ( $F = 7,82$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,675$ ), поскольку вероятность пройти “приемку” у незнакомых соседей положительно связана с разноточностью зон ( $C_{\text{чупрова}} = +0,753$ ;  $P < 0,01$ ). Но, оставаясь в собственном поселении, эти птицы уменьшают степень персонализации отношений между соседями, увеличивая их число ( $r_s = +0,793$ ;  $P < 0,01$ ). В результате они могут осесть, не снижая устойчивости социальной системы лишь на участке родителей в качестве субдоминантов. Чем преемственнее поселение, тем условия образования пары ближе к оптимальным и более независимы от территориальности ( $F = 8,44$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,683$ ) при большей доле пар, имеющих субдоминантов-сателлитов ( $F = 10,63$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,842$ ).

С другой стороны, длительное обитание пары на одном месте и, в особенности, оседание на ее участке сателлитов ведет к миграции функциональных зон на периферию участка при все большей их размазанности. Тогда при исчезновении

доминантной пары пара сателлитов предъявляет соседям участок прежней пары практически без функциональных зон и охраны от соседей, с заменой иерархическими отношениями с ними.

Чем дальше обитали на участке сателлиты ( $r_s = +0,816$ ;  $P < 0,001$ ) и чем постояннее состав соседей ( $r_s = +0,925$ ;  $P < 0,001$ ), тем выше вероятность, что такой участок будет принят одноактно, как и у высших пестрых дятлов — принимается зародыш участка без дифференцированных функциональных зон (Симкин, 1976). Они появляются лишь потом, так как они еще необходимы для нормального хода токования. В этом случае унаследованный участок сателлитов выделяет зоны сразу в порядке их значимости ( $F = 9,94$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,917$ ), а не так, как у *D. kizuki* или у *D. canicapillus* при первом поселении на данном участке.

4) Если пара низкоранговая или сателлитная, то повышена привлекательность высокопреемственных поселений *D. canicapillus*, лишь в которых репродуктивный успех растет прямо пропорционально степени преемственности ( $b_{\text{прямой}} = +0,872$ ;  $P < 0,001$ ; в других поселениях чем больше времени прошло с момента образования пары, тем сильнее ее судьба зависит от причин, не контролируемых ( $F_z = 7,04$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,486$ ), возникает проблема удаления соседей с места токования.

Чем дольше живет такое поселение, тем сильнее эта проблема, поскольку территориальное поведение и поддерживаемая им структура участка согласованно редуцируются ( $F = 9,37$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,746$ ). Эта проблема стоит даже перед доминантными парами, поддерживающих свое единство собственной пары против токования сателлитов. Последние из-за отсутствия собственного территориального поведения почти не могут образовать собственную пару и удовлетворяют свою сексуальную мотивацию токованием с парой доминантов. В результате рост преемственности поселений, который ( $F = 10,77$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,963$ ) позволяет редуцировать полуразрушенную территориальность ради успеха в токовании, останавливается из-за роста дезорганизации самого токования.

### 3.2.1.1.2.2. Пути решения противоречий социальной жизни *D. canicapillus* как причина возникновения высших пестрых дятлов

Для решения этой проблемы у *D. canicapillus* выработался суррогат брачного доминирования. В группах птиц на общем участке (доминанты + сателлиты) доминирует дятел, находящийся ближе к собственной функциональной зоне тем сильнее, чем важнее эта зона для тока ( $F = 11,89$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,976$ ). В результате у птиц, желающих стать доминантами, резко снижаются возможности токования; этот эффект тем сильнее,

чем у более значимой зоны участка сосед токует ( $r_k = +0,878$ ;  $P < 0,0001$ ). Так как доминирование резидентов над сателлитами строится отдельно у разных полов — в противном случае снижались бы территориальные потенции пары — то возникает активное стремление резидентов спариться с сателлитом ( $F = 11,78$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,889$ ).

Пока оба резидента живы, то внебрачное токование ведет лишь к росту эффективности доминирования над сателлитами и снижению успеха территориальных стычек резидентов ( $F_{\text{снижения}} = 8,04$  ( $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,576$ )  $< F_{\text{повышения}} = 9,67$  ( $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,715$ ) ( $P < 0,05$ )). В итоге почти весь положительный эффект для устойчивости пары от присутствия сателлитов при высокой доле сателлитов падает почти до нуля, причем именно тогда, когда без них нельзя обойтись — современные популяции *D. canicapillus* уже почти дошли до этого. Возможны два решения этого противоречия.

Первое отмечено у рецентных *D. canicapillus* и заключается в выделении специального этапа токования, посвященного изгнанию сателлитов с участка; сразу после образования пары в поселениях с исходной долей сателлитов более 77,78 ± 3,45 % ( $n = 27$ ) они отсутствуют. Однако потомки этих пар достоверно размножаются с меньшим успехом в 1,6 раза ( $P < 0,05$ ;  $n = 31$ ) при наследовании родительского участка, либо повышают свой репродуктивный успех, становясь сателлитами в родном поселении.

В результате одно и то же поселение испытывает циклические колебания доли сателлитов и успеха размножения с периодом в 2 сезона размножения ( $c^2 = 4,33$ ;  $P > 0,05$ ), а максимальный репродуктивный успех с каждым циклом достигается у все меньшей части поселения (за три года она упала от 90,32 % до 54,84 % ( $n = 31$ );  $F = 4,26$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,489$ ). Это требует высокой подвижности птиц, способных к быстрой смене поселений, приводящей к нейтрализации всех плюсов социальной жизни. Именно это, на наш взгляд, является причиной редкости наиболее продвинутой расы *D. c. dorriesi* в Южном Приморье (Панов, 1973; Поливанов, 1981).

Однако существует и второй, прогрессивный выход из этого противоречия. Он состоит в формировании брачного доминирования внутри пары, повышая агрессию доминантного пола к токующему территориальному соседу и снижая ее к токующей птице противоположного пола. Для доминанта это единственный шанс разделить охрану территории, негативно влияющую на устойчивость результатов его тока, с активностью, предотвращающей адюльтер с сателлитом ( $F = 11,84$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,978$ ). В ином случае он может угрожать партнеру лишь используя ранг территориальной иерархии, что резко

снижает устойчивость его брачных отношений с партнером ( $r_k = -0,899$ ;  $P < 0,001$ ).

Для субдоминантного же пола при исходной ситуации как у *D. canicapillus* выгодно не любое проявление брачного доминирования (доминирует либо самец, либо самка, либо ситуативно). Так как доминирование ликвидирует адюльтер, а он сексуально-специфичен, то оно не может быть ситуативным. Доминирование самки в условиях уже редуцированной территориальности приведет к повышению частот контактов, что при уже сложившемся частичном переходе от безличностной коммуникации релизерами к персонализированному иерархическому общению вызовет социальную дезорганизацию. Более того, при доминировании самок их территориальная активность по охране внегнездовой, а самцов — гнездовой территории, резко возрастает по причине различий в ответе на частоту социальной стимуляции, связанных с полом (Фридман, 1995б). Это неприемлемо для вида, прошедшего длинный путь редукции территориальной активности.

Тогда возможно лишь доминирование самца, тем более, что и частоты контактов у *D. canicapillus* уже составляют  $0,124 \pm 0,062$  в час ( $n = 184$ ), что делает формирование доминирования самца высоко вероятным ( $F = 12,06$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,948$ ). Рассмотрим результаты появления доминирования самцов на базе социальной системы типа *D. canicapillus*.

Прежде всего распадутся сателлитные группы. Так как наряду с брачным доминированием действует прежний его суррогат, то, чем сильнее первое, тем выше вероятность победы самца-сателлита в своей зоне обитания. Поскольку эта активность будет провоцировать сателлита на территориальную экспансию, как и любая победа сателлита над резидентом у *D. canicapillus* ( $r = +0,808$ ;  $P < 0,01$ ), то вскоре участок иерархической группы *D. canicapillus* должен распасться на отдельные участки пары резидентов и пары сателлитов ( $F = 9,78$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,866$ ). Естественно, что, как и у *D. kizuki*, эти участки будут состоять почти из одной периферии, без отчетливых зон, будучи много меньше дефинитивных — прогнозируем их размеры в пределах  $4500 \pm 300 \text{ м}^2$ ; у сеголеток *D. minor* размеры участка составляют  $4800 \pm 550 \text{ м}^2$  ( $n = 62$ ).

В итоге развитие брачного доминирования самца ведет к закладке участка по типу высших пестрых дятлов — поселением принимается зародыш участка без функциональных зон, структурирующиеся уже потом для нужд токования ( $F = 7,77$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,562$ ) и во вторую очередь территориальной охраны ( $F = 4,96$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,389$ ). Окончательные размеры участка определяются соотношением территориальной активности птицы и ее соседей, то есть результатом их персонализированных отношений ( $F =$

$10,66$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,902$ ) — мы видели, что это следует из правил социальной жизни *D. canicapillus*.

Брачное доминирование самца ведет у сателлитов (сеголеток на 92,68 %,  $n = 41$ ), к распаду почти всех их пар, так как успешное токование до отделения сеголеток от родителей нуждается в отдельной охране части территории последних. Это территориальное поведение стимулировало токование, будучи суррогатом строгой территориальности, типичной для *D. kizuki* ( $F = 8,63$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,764$ ). Но при наличии противников лишь из числа резидентов оно стимулировалось успешной победой сателлита в поддержании иерархии, зависящего от места ( $F = 7,83$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,706$ ). Как только резиденты становятся соседями, ликвидируя эту систему иерархии, пара не может проявить территориальную активность, индуцирующую ток, и распадается — это произошло в 34 случаях из 34 с парой сателлитов при исчезновении резидентов у *D. canicapillus*.

Как только сателлиты остаются одни, они вынуждены для запуска токовой активности охранять одиночные территории от любых птиц, поскольку взрослые резиденты уже имеют брачное доминирование самца. Они используют агрессивное доминирование над сателлитами, позволяющее стимулировать токование в своей паре легче, чем во время стычек с полноценными резидентами, что укрепляет их пару. При этом самцы посягают на территории сеголеток для поддержания своего ранга, самки — для побед, невозможных над партнером (Фридман, 1995б), но требующихся для нормального образования пары. В итоге, для нормального токования сателлиты должны иметь одиночную территорию, строго охраняемую от всех противников; успех ее охраны гарантирует им успех токования.

Но так как уже у *D. canicapillus* территориальный успех почти не зависит от последовательного заложения зон ( $F = 3,87$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,188$ ), то он не будет зависеть от этого и у одиночно территориальных сеголеток, что мы видим у сеголеток *D. minor* ( $F = 0,782$ ;  $P > 0,05$ ; Фридман, 1992в). Тогда сеголетки начинают охранять одиночные территории, сливаемые после образования пары, от всех категорий соседей; эта схема идентична социальной жизни сеголеток *D. minor* (Фридман, 1995б). Их структуры совпадают с присутствующими у высших пестрых дятлов; переход от одиночной к парной территориальности и запуск образования пары гарантируется брачным доминированием самца. С момента формирования такой социальной системы у сеголеток возникает запрет рекапитуляции социальной жизни *D. canicapillus* и начало социальной эволюции полосатоспинных дятлов подрода *Dendrodromus*.

(Продолжение следует).