DOI: 10.31862/2500-2965-2018-3-62-115

В.С. Фридман

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119991 г. Москва, Российская Федерация

Групповые адаптации не нуждаются в групповом отборе

В статье представлен обзор работ по разным видам птиц и млекопитающих, в которых показывается происхождение групповых адаптаций, выгодных социуму в целом или всей популяции, осваивающей новый ландшафт, но затратных и/или рискованных для каждой из особей. Их становление и развитие фиксируются в трех случаях: урбанизация «диких» видов птиц и млекопитающих, завершающаяся появлением специализированных городских популяций; коммуникация, когда индивиды взаимодействуют не напрямую, но действие одного и контрдействие другого опосредованы видовым набором демонстраций, визуальных и акустических, обладающих характерной формой и сигнальной функцией; при становлении семейно-группового образа жизни у грызунов.

Цель работы: исследовать, действительно ли становление групповых адаптаций (по крайней мере, в этих трех случаях) требует «умножения сущностей» – использования концепции группового отбора или, как и прочие, эти адаптации объяснимы действием отбора индивидуального.

Во всех трех случаях оказывается, что становление соответствующих групповых адаптаций является действием индивидуального отбора, но действующего на особей не независимых, а связанных определенной структурой – социальной или популяционной (пространственно-этологической) – в соответствующую систему надындивидуального уровня. Везде оказывается, что сперва трансформируется структура системы и лишь затем отбираются индивиды, наиболее приспособленные к изменившимся отношениям, т.е. отбор носит стабилизирующий, а не движущий характер. Так мы проходим между Сциллой социобиологических объяснений и Харибдой группового отбора. Это необходимо, т.к. они обе негодны как общее объяснение происхождения групповых адаптаций.

Ключевые слова: групповые адаптации, групповой отбор, орнитология, териология, этология, социальная организация, городские популяции, экология города, микроэволюция, индивидуальность животных, когнитивное поведение,

урбанизация «диких» видов, коммуникация животных, забота о потомстве, брачное поведение, эволюционная биология.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Фридман В.С. Групповые адаптации не нуждаются в групповом отборе // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 62–115.

DOI: 10.31862/2500-2965-2018-3-62-115

V.S. Friedmann

Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

Group adaptations do not need group selection

The article provides an overview of the works on different species of birds and mammals, which show the origin of group adaptations that benefit society as a whole or the entire population developing a new landscape, but costly and / or risky for each of the individuals.

Their formation and development are recorded in three cases: urbanization of «wild» birds and mammal species culminating in the emergence of specialized urban populations; animal communication, when individuals in communities interact not directly, but the action of one and the counter-action of the other is mediated by a specific set of demonstrations, visual and acoustic, with a characteristic shape and signal function; in the formation of a family-group lifestyle of rodents.

The objective of the research was to investigate whether the formation of group adaptations (at least in these three cases) really requires «multiplication of entities» – the use of the concept of group selection or, like the others, these adaptations can be explained by the action of individual selection. In all three cases, it turns out that the formation of the corresponding group adaptations is an action of individual selection, but influencing individuals not independent, but connected by a certain structure – social or population (spatial-ethological) to the corresponding system of supra-individual level. In all cases it turns out that first of all the structure of the system is transformed, and only then there is the process of selection of individuals who are the most adapted to the changed relationships, i.e. the selection is stabilizing rather than moving.

So we pass between Scylla of socio-biological explanations and Charybdis of group selection. This is necessary because both of them are useless as a general explanation of the origin of group adaptations.

Key words: group adaptations, group selection, ornithology, theriology, ethology, social organization, urbanized birds populations, urban ecology, microevolution, animal personality, animal cognition, urbanization of «wild» species, animal communication, care of offspring, mating behavior, evolutionary biology.

CITATION: Friedmann V.S. Group adaptations do not need group selection. ***Socialno-ecologicheskie technologii.*** 2018. № 3. Pp. 62–115.

Урбанизация «диких» видов птиц и проблема группового отбора

Самое сильное возражение против идеи идеи группового отбора приведено А.С. Северцовым: выжившие популяции не делаются более приспособленными в сравнении с истребленными или вымершими по «естественным» причинам [Северцов, 2013]. Они остаются столь же уязвимыми к поражающим факторам и неблагоприятным воздействиям, просто те еще «не добрались» до них». Напротив, при индивидуальном отборе данное преимущество фиксируется везде, где есть дифференциальная размножаемость и/или смертность[1]: отсюда сомнения в самой концепции.

Однако из этого обобщения есть важные исключения: специализированные городские популяции птиц и млекопитающих (табл. 1) и еще некоторые, обсуждаемые в настоящей статье. Во-первых, селективное преимущество городских популяций показывается их экспансией. Возникнув в крупных городских ареалах, обычно «ядрах» агломераций, они расселяются в соподчиненные им города региона все меньшего размера, вытесняя из них и из их окрестностей птиц исходных популяций [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. III.4].

Так, по данным 2011–2015 гг. урбанизированные ястребы Купера *Accipiter cooperii* вытесняют сельских в северо-восточном Альбукерке (Нью-Мексико) [Millsap, 2018]. Отслеживая вновь вылетевших самок с радиопередатчиками, автор показал, что а) пригородная популяция сама по себе была достаточно приспособленна и успешно размножалась, но б) «городские» ястребки вытесняли их на гнездовых местах,

[1] См. данные о естественном отборе и фенотипической норме в популяциях человека [Алтухов, 2003, разд. 7.5].

в т.ч. потому что не мигрировали на юг, а зимовали, в) экспансия колонистов из города в 30 раз превышала обратный поток из пригородов.

Что говорит об исключительной успешности городской популяции: иначе бы она была не «источником», а «стоком» для сельских [Millsap, 2018].

Другая причина успеха «горожан» – размножившиеся с 1980-х гг. белокрылые горлицы *Zenaida asiatica* как массовый корм. Их высокая плотность позволяет ястребам зимовать в городе, а у птиц репродуктивный успех положительно связан с более ранним началом гнездования (при сравнении разных пар одного вида).

В наиболее урбанизированных регионах мира самые разные виды птиц, сперва уязвимые к «давлению» растущих агломераций из-за стенотопности, консерватизма жизненной стратегии и т.д., после более или менее долгого «отступления» на периферию «возвращаются» в урболандшафт, на оставленный ранее «архипелаг» измененных и фрагментированных местообитаний (т.н. возвратная урбанизация [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. I.6; Фридман и др., 2016]). Эти динамичные популяции быстро растут численно, восстанавливают ареал, а потом расширяют его в ранее избегаемые биотопы. Здесь фиксируются нетипичные способы гнездования, виды корма, кормовые методы и т.д. поведенческие «новшества». Консервативные популяции тех же видов, напротив, «заперты» в исходных биотопах, стагнируют или сокращаются, не пробуют заселить ближайшие подходящие местообитания и пр. (табл. 2). Селективное преимущество первых перед вторыми очевидно и со временем увеличивается, поэтому возвратная урбанизация – «последний шанс» на спасение угрожаемых видов в староосвоенных регионах мира [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018а].

Во-вторых, успешное освоение городов «дикими» видами, с отделением урбанизированных популяций от региональных, не связано с распространением индивидуальных адаптаций к конкретным факторам городской среды, вроде шума, загрязнения химического и светового, хищничества собак и кошек, риска гибели от ударов о стекла и провода и пр. [Avian urban ecology, 2014; Cat wars, 2016]. Понятно, что на это просто не хватит времени, процесс совершается очень быстро, иногда в сроки, сравнимые с максимальной продолжительностью жизни особей данных видов [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл. 1]. Из всех форм антропогенных трансформаций ландшафтов урбанизация ведет к самым быстрым микроэволюционным изменениям, как в плане приспособлений, так и в плане дивергенции популяций [Alberti et al., 2017]. Нет, это следствие направленного преобразования пространственно-этологической

структуры всей региональной популяции вида под давлением растущего «городского ядра», «долбящего и перемалывающего» его исходные местообитания [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл. 3, рис. 1, разд. II; Фридман, 2015, табл. 1].

Приспособления популяционного уровня при урбанизации «диких» видов

Парадоксальным образом, приспособление к городу идет на уровне популяционной системы в целом, и *вне собственно города* (его колонизируют позже, в следующие моменты процесса). Эта территория «старта» урбанизации охватывает как минимум «кольцо» рекреационных лесов, лугов, сельскохозяйственных угодий и пр. измененных местообитаний вокруг «урбанизированного ядра» региона, как максимум – всё это последнее [Dale et al., 2015; Фридман и др., 2016; Фридман, 2018а]. Действительно, среди характерных черт урбанизированных популяций можно выделить приспособления индивидуального уровня и популяционного.

Примеры первых общеизвестны и у всех на слуху. Это снижение дистанции бегства, вообще рост терпимости к людям и технике; разного рода поведенческие «новшества» (кормление в нетипичных местообитаниях, нехарактерными способами, нетипичное гнездование и пр., часто с использованием человеческих сооружений и материалов) [Blumstein, 2014; Møller, 2014]; бóльшая смелость, готовность исследовать новые, непонятные и потенциально опасные ситуации вместо страха и бегства, иногда до неофилии; часто и большая агрессивность в ответ на специфические стимулы вроде проигрывания песни «захватчика» [Scales et al., 2011; Hardman, Dalesman, 2018]. Во «внегородских» популяциях это удел «лучших» особей [Хейнрих, 1994], в городских то же самое характеризует всех [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.4–6, III; Фридман, 2018б].

Данные изменения (особенно их физиологическая подоснова на уровне гормонов и нейромедиаторов) отчасти сходна с идущими при доместикации ряда видов птиц и млекопитающих [Bonier, 2012; Partecke, 2014]. Отсюда обычный (хотя неверный [Фридман, 2018б]) вывод об их гомологии.

Общий уровень стресса у «городских» птиц понижен вместе с содержанием глюкокортикоидов и с неофобией: в реакции на сложную среду и новые, потенциально-опасные ситуации преобладает смелость с исследованием, а не отступление. Как показано на городской популяции серого юнко *Junco hyemalis*, существующей в Сан-Диего с 1983 г.

(все прочие популяции – «дикие», существующие в горных сосновых лесах), эти различия сохраняются у особей тех и других, выращенных в одинаковых вольерных условиях, как и сопряжение меньшей стрессируемости со смелостью и исследованием нового, т.е. они закреплены отбором [Atwell et al., 2012]. О однотипных изменениях у других видов см. обзоры [Bonier, 2012; Partecke, 2014].

Однако в *период формирования* городских популяций базовый уровень глюкокортикоидов скорей повышен пропорционально урбанизованности территории, осваиваемой «диким» видом, как и стрессируемость новыми условиями [Zhang et al., 2011; Bonier, 2012]. У птиц то и другое – наследственные признаки, устойчиво различающиеся, скажем, у разных подвидов *Melospiza georgiana* при искусственном выращивании их представителей в одних и тех же условиях [Angelier et al., 2011].

Сходным образом у урбанизированных домовых мышей в сравнении с природными популяциями существенно лучше развиты исследовательская активность в ответ на новизну, игра, рассудочное поведение и пр. особенности, отличающие «горожан» [Мешкова, Федорович, 1996]. В «жилой комнате» синантропные мыши исследуют компоненты новой и сложной среды, играют с ними и среди них – друг с другом, «сельские» и «природные» – бегут от их. Все эти различия сохраняются при искусственном выкармливании [Мешкова, Федорович, 1996], т.е. представляют собой продукт изменений на генетическом уровне, поддержанных отбором [Partecke, 2014; Фридман, 2018б].

Сегодня они интенсивно исследуются, особенно три главных гена (*SERT*, *DRD4*, *ADCYAP1*) бывших под положительным отбором при урбанизации «диких» видов [Partecke, 2014; Фридман, 2018б]. И это *совсем другие гены*, чем были под положительным отбором у одомашненных видов и в опытах Д.К. Беляева [Kukekova et al., 2018; Wang et al., 2018]! Что подтверждается многими несходствами векторов изменений в морфологии, поведении, когнитивных способностях возникающих «городских» популяций с таковыми у доместицированных видов и в беляевских опытах, заставляя отвергнуть распространенное отождествление обоих процессов: при некотором сходстве они более чем различны [Фридман, 2018б].

Главнейшее их несходство касается именно проблемы статьи. Приспособительные изменения «городских» птиц и млекопитающих сперва фиксируются на популяционном уровне (формирование еще на «старте» урбанизации «открытой» и «проточной» системы группировок, отсутствующей в негородских популяциях тех же видов, в т.ч. населяющих

измененные человеком ландшафты: сельхозугодья, сельские населенные пункты и пр. (табл. 1 и [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл. 3]); особи приспосабливаются прежде всего к измененной пространственно-этологической структуре городских популяций, к условиям же существования в городе – лишь опосредованно [Фридман и др., 2016].

Таблица 1

Альтернативность структуры городских популяций «лесным» или «сельским» у тех же видов [Alternative structure of urban populations of “forest” or “rural” in the same species]

Урбанизированные популяции [Urbanized populations]	«Внегородские» популяции [“Out-of-town” populations]
«Проточность» группировок (открытые системы)	Консерватизм группировок (закрытые системы)
«Дальний порядок» обмена особями в популяции	«Ближний порядок» обмена особями в популяции
Направленная сортировка особей в популяции вдоль «городского градиента»	Только ближние и местные переселения, независимые от жизненной стратегии особи
Опережающее отражение сигналов среды, следование за средой без смены жизненной стратегии особи	Простое реагирование на сигналы среды, оппортунистические изменения стратегии ради сохранения членства в группировке
Экспоненциальный рост даже в ограниченном пространстве биотопов (плотность населения не зависит от размера «острова» местообитания), пределы роста снимаются через дальнейшую урбанизацию	Пределы роста существенны и не преодолеваются популяцией, плотность населения пропорциональная размеру «острова» местообитания
Наиболее устойчивый параметр популяционной структуры – соотношение приверженцев альтернативных стратегий, связанный с состоянием урбосреды	Наиболее устойчивый параметр популяционной структуры – резидентское «ядро» группировок и доли особей «ядра» и «периферии» в каждой из них
«Островной синдром» в поведении развит, исключительно высокая толерантность к побежденным и подчиненным особям, часто на фоне круглогодичной территориальности	«Островной синдром» в поведении не развит, полная интолерантность к побежденным и подчиненным особям, они удаляются с территории победителя и часто вытесняются из группировки

Окончание табл. 1

Урбанизированные популяции [Urbanized populations]	**«Внегородские» популяции [“Out-of-town” populations]**
Высокая «открытость» поведения особей к инновациям, постоянная готовность к использованию «нетипичных» местообитаний, корма, мест гнездования в уже существующем индивидуальном пространстве или к переселению на другие «острова» местообитаний в связи с динамикой урбосреды. Нечувствительность к «островному» и «барьерному» эффекту и в связи с этим устойчивость к городской среде	Открытость поведения к инновациям низкая, почти нулевая. Особи стараются занять такую территорию, так взаимодействовать с соседями и партнером, чтобы необходимость «инноваций» была минимальной. «Островной» и «барьерный» эффект эффективно блокируют возможность перемещения раз выбранной территории и/или поиска партнера за ее пределами. Высокая уязвимость при поселении в городе
Активная урбанизация вида, формирование городских популяций, демографически обособленных от материнской	В случае поселения в городе – пассивные урбанисты, быстро вытесняющиеся

Источник: [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл. 3].

Лисы и норки в звероводческих хозяйствах не формируют популяций определенной структуры, каждый зверь отбирается людьми непосредственно. Общий синдром изменений морфологии, поведения, гормонального статуса, когнитивных особенностей разных видов доместицированных млекопитающих [Трут, 2007, 2008] и даже птиц [Agnvall et al., 2015] следует из общего требования отбирающих – дружелюбие к человеку. Это резко контрастирует с сильной гетерогенностью местообитаний «городских» видов птиц и млекопитающих, большей чем таковая исходных биотопов даже в начале урбанизации, когда они селятся в их ближайших аналогах [Johnson, Mushi-South, 2017]. Главной проблемой, к которой приходится приспособливаться всем этим видам во всем спектре «внутригородских» биотопов, оказывается их нестабильность: это «архипелаг», чьи «острова» непостоянны во времени и в пространстве, одни сокращаются, дробятся и исчезают при постоянных перестройках урболандшафта, другие появляются вновь. Что вынуждает поселения «городских» популяций к постоянным «прыжкам с льдины на льдину» в условиях разделенности «островов» застройкой, дорогами и пр. барьерами, зачастую прямо опасными для пересекающих особей из «подвижного резерва» популяции и точно стрессирующими. Названные изменения популяционной структуры адаптируют население «городских» видов, исходно экологически и таксономически очень различных,

к скорости и точности подобных «прыжков» [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018а].

Другие изменения индивидуального уровня – демографические, включая тенденцию к росту круглогодичности размножения вместо сезонности, рост среднеожидаемой продолжительности жизни при одновременном учащении пропуска части сезонов размножения, т.е. увеличение доли «подвижного резерва» в популяции [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл. 5]. Общее следствие всего названного – рост репродуктивного выхода «городских» популяций соответствующих видов в сравнении с негородскими при меньшей индивидуальной размножаемости, часто также при худшем здоровье их членов [Ibáñez-Álamo et al., 2017]. Они однотипны с изменениями в ходе т.н. демографического перехода в человеческих популяциях, также стимулируемых урбанизацией [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, 2018а].

Приспособления популяционного уровня не так заметны, но более важны: они предшествуют индивидуальным во времени и выступают их необходимой предпосылкой [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016; Фридман, 2018а, б]. Это нечувствительность «городских» поселений к «островному эффекту», быстрое реагирование на непрерывно идущие изменения урбосреды, чтобы немедленно колонизировать вновь возникшие «острова» подходящих местообитаний и вовремя «уйти» с исчезающих (скажем, застраиваемых).

Однако если динамика урболандшафта не полностью уничтожает прежние биотопы, а лишь модифицирует их в сторону все большей гемеробности, измененности и раздробленности растительных сообществ, то «городские» популяции проявляют «чудеса пластичности», меняя детали биологии, предпочтения местообитаний, корма мест гнездования и пр., лишь бы остаться на гнездования. Этим они контрастируют с близкими видами (в городе даже экологически неотличимыми), но оставшихся «пассивными урбанистами» – те в такой ситуации сразу прекращают гнездиться [Фридман, 2015, табл. 2; Фридман и др., 2016].

Действительно, здесь стоит задуматься: «в среднем» урбанизационные изменения те же, что при доместикации [Gil, Brum, 2014; Partecke, 2014], но не в частностях, а в них-то весь интерес. Вопреки росту толерантности к людям и технике, неофилии, сами по себе особи «городских» популяций не делаются ни «добрей», ни «доверчивей». «В среднем» агрессивность скорей возрастает пропорционально росту смелости, см. выше данные по большим синицам *Parus major* [Hardman, Dalesman, 2018] (то же показано для интенсивности тревожной вокализации, связанной с готовностью окрикивать, не страшась хищников,

и клевков при взятии в руки [Senar et al., 2017]), певчему воробью *Melospiza melodia* [Scales et al., 2011], черному коршуну *Milvus migrans* [Galbreath et al., 2014] и т.д.

С другой стороны, не то чтобы у «городских» видов усиливался интеллект как таковой (или толерантность к людям, или способность к обучению – любые признаки, подаваемые как новообразования, «сходные с доместикацией», – хотя отдельные данные есть и об этом), сколько всегда и везде они лучше «дозируют по цели» интерес и исследование vs недоверие к новому, доверие/недоверие к людям и технике, агрессию и т.д. [Lowry et al., 2012]. Так, калининградские вяхири *Columba palumbus*, в городе подпускающие к себе вплотную, как сизари, за городом на кормежке такие же осторожные, как дикие (Е.Л. Лыков, личное сообщение); то же касается домовых воробьев *Passer domesticus*, а тем более полевых *P. montanus* и пр.

То же фиксируется у «городских» популяций разных видов врановых, вне города отличающихся существенной неофобией [Greggor et al., 2016]. И наоборот: быстрая и успешная урбанизация черной вороны *Corvus corone* в Иркутске завершилась без какого-либо увеличения толерантности к человеку, скорее наоборот, хотя данный вид освоил жилую застройку [Фридман, Ерёмкин, 2009]. У освоивших «зеленые острова» такие примеры встречаются на каждом шагу: устойчиво обитая там и успешно гнездясь, они «умеют быть» и сторожкими, и незаметными, как европейский тювик *Accipiter brevipes* в урболандшафте ряда мест Северного Кавказа [Фридман и др., 2016].

Сравнение популяций ряда видов (домовый воробей, большая синица, черный дрозд *Turdus merula* и др.) с разной степенью урбанизации позволяет сказать, что все составляющие поведенческого синдрома последней: неофобия в отношении пищевых объектов и предметов, восприятие риска, бóльшие смелость, активность и склонность к инновациям в экологии/поведении первых, – показывают значимо большую дисперсию, а не только изменения в средних значениях в сравнении со вторыми (Bókony et al., 2012; Tryjanowski et al., 2015, 2016). В т.ч. бóльшая продвинутость видов по названным показателям ведет к все большему сближению их (в среднем укорачивающихся) дистанций взлета [Ducatez et al., 2017].

Урбанизация «местных», а не «отбор умных»

Растущие города отнюдь не «отбирают» самые «смелые» и/или «умные» виды региональной орнитофауны и не концентрируют «наиболее умных» особей из их числа: городские птицы «делаются» таковыми

вследствие изменений популяционной структуры в процессе урбанизации. Последний носит микроэволюционный характер, подтверждающийся данными о быстрых приспособительных сдвигах морфологии и физиологии у «городских» больших синиц [Bosse et al., 2017], мексиканских чечевичников *Haemorhous mexicanus* [Giraudeau et al., 2014], черных дроздов и пр. в сравнении с «сельскими» и «лесными» (см. обзоры [Alberti et al., 2017; Johnston, Munshi-Smith, 2017]). Четкая определенность этих трендов контрастирует с противоречивостью и расплывчатостью данных о морфологической дивергенции возникающих городских популяций от исходных, исключая дифференциацию песни и прочих вокализаций в ответ на антропогенный шум [Gil, Brumm, 2014; Halfwerk, Slabbekoorn, 2014].

Действительно, проверка идеи, что в процессе урбанизации диких видов млекопитающих преимущество получают «более умные» особи, поэтому:

а) размер черепа в городских популяциях должен быть больше, чем в сельских;

б) размер черепа в городских популяциях должен расти со временем, – не подтвердила ее [Snell-Road, Wick, 2013].

Авторы изучили черепа 10 видов мелких млекопитающих по коллекционным данным за последние 100 лет. Оказалось, что (а) выполняется только для двух видов из них, (б) не выполняется вовсе, более того, у двух видов размер черепа в городских популяциях уменьшался. Далее, сельские популяции всех насекомоядных видов также показывают увеличение размеров черепа [Snell-Road, Wick, 2013]. Последнее, думаю, происходит в ответ на стресс, следующий из фрагментации их местообитаний разрастающимся «городским ядром». Напротив, завершившееся освоение урбосреды позволяет «миниатюризировать мозг», беря не размерами, а «совершенством когнитивной конструкции» [Фридман, 2018б].

То же самое отмечено для урбанизации «диких» видов птиц. Показано отсутствие значимых различий в размере мозга:

а) между более и менее урбанизированными видами (из-за нечеткости критериев степени урбанизации тут есть сильный элемент произвола и возможность «подогнать под ответ», что, видимо, и сделано, когда к «урбанизированным» отнесли желтоголового королька *Regulus regulus* и длиннохвостую синицу *Aegithalos caudatus*);

б) между «городскими» и «негородскими» популяциями одного вида [Møller, Erritzøe, 2015].

Важно, что более урбанизированные виды имели значимо бóльшую изменчивость в размере мозга, также как внутри одного вида она

возрастала у более урбанизированных популяций. Точнее, у видов, оставшихся «сельскими», распределение размера мозга имело сильный левосторонний эксцесс, у ставших «городскими» эксцесса не было. А вот в сравнении более или менее урбанизированных популяций одного вида выявилось интересное. У только что возникших городских популяций этот левосторонний эксцесс был еще больше, чем у «сельских». Но в ходе урбанизации он уменьшался и у изученных видов был тем менее выражен, чем больше времени прошло с начала урбанизации [Møller, Erritzøe, 2015].

Это значит, что в негородских популяциях «напряжение жизни» велико, и там много особей с недоразвитым мозгом (относительно видовой нормы). А когда «городской воздух делает свободным», урбанизированные популяции разных видов сполна используют преимущества «городской жизни» [Фридман, 2018а, с. 181–184], освобождаются от лимитирования ресурсами (часто также хищниками и специализированными конкурентами), мозг полностью развивается у всех их сочленов, и эксцесс исчезает. Но для успеха урбанизации «больший мозг» не нужен, ее первые, ключевые шаги делаются большинством птиц с «меньшим» мозгом, чем будет потом. Неслучайно виды с не самым развитым интеллектом – чомги *Podiceps cristatus*, хохлатые чернети *Aythia fuligula*[2], разные виды дневных хищных птиц, голубей или цапель и пр. – урбанизируются столь же успешно и быстро (см. табл. 2 и [Фридман, Ерёмкин, 2009]).

Иными словами, новообразования в городских популяциях, такие, как «бóльший ум», «готовность к исследованию вместо бегства», фиксируемые в ряде ситуаций, – побочное следствие снятия «блока», следующего из сильной подверженности средовому стрессу [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018б], а не отбора на повышенные когнитивные способности *per se*.

Так, когда мышей селектировали на бóльшие «когнитивные способности» (рост вероятности решения экстраполяционного теста, исходно не отличающейся от 0,5), сперва это не получилось из-за резкого усиления тревожности в тестовой обстановке у отбираемых. Поэтому стали отбирать одновременно на лучшее решение теста и меньшую тревожность. Первое получилось не очень хорошо: тестовые результаты сперва поднялись над уровнем 0,5, но в 6–8-м поколениях отбора снова упали; а второе получилось отлично. В отличие от вышеописанных

[2] Так, на озере Кабан в Казани колония чомг выросла с 10 пар в 2010 г. до 50 птиц сейчас [Латыпова, Рахимов, 2014], см. также в Москве [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл. 2]. Хохлатая чернеть урбанизировалась настолько, что в разных местах Москвы и Санкт-Петербурга берет хлеб, подобно крякве, и пр.

ISSN 2500-2961

Таблица 2

Редкие и уязвимые виды староосвоенных регионов, претерпевающие возвратную урбанизацию [Rare and vulnerable types of old-developed regions that are experiencing recurrent urbanization]

Вид [Class]	Регион [Region]	Техногенный аналог исходных местообитаний [Man-made analogue of the original habitats]	Источник [The source]
Лесной жаворонок	т.н. Breckland: Норфолк и прибрежный Суффолк	Сельскохозяйственные земли, выведенные из оборота в рамках set-aside scheme; вырубки и коммерческие сосняки возраста 0–6 лет	Wright et al., 2007; Langstone et al., 2007
Дербник	Канадские провинции Алабама и Саскатун с 1970-х гг.; Иваново, Рига, Санкт-Петербург, Петрозаводск – в 2000-е гг.	Городские парки и окраины	Мельников, 2008; Морозов, 2013; Warkentin, 1990; Berry, 1998; Savard et al., 2000
Малый зуёк	ФРГ и другие страны Европы с конца 1980-х гг.	Края кукурузных полей, плоские крыши, гравийные карьеры	Erlinger, 1985; Авилова, 1997
Кулик-сорока	ФРГ и другие страны Европы с конца 1980-х гг.; Удмуртия, Ивановская обл. и др. районы Центра Нечерноземья	Затопленные карьеры для добычи песчано-гравийной смеси; пашня; плоские крыши и гравийные карьеры	Авилова, 1997; Свиридова, Гринченко, 2002; Свиридова, 2014; Тюлькин, 2015
Гастучник	Дамба у горла Невской губы	Насыпи защитных сооружений дамбы	Коузов, 2015

Ходулочник	Нижнее Поволжье; Украина	Пруды рыбхозов и др. техногенные водоемы (отстойники сахарных заводов и пр. предприятий), очистные сооружения, рисовые поля и огороды	Спиридонов, Лысенков, 2007
Большой кроншнеп, большой веретенник, травник, поручейник	Север Подмосковья	Сельскохозяйственные земли, в т.ч. пашня, при достаточном увлажнении	Свиридова, 2015
Черноголовый поползень	Южное Приморье; КНДР	Пирогенные сосняки на крутых южных склонах и гребнях; пригородный парк	Назаренко, 2005
Черный аист	Центральная Европа; Белоруссия	Мелиоративные канавы, рыборазводные пруды, сырые луга и лесные микрофрагменты вокруг, от перелесков до отдельно стоящих деревьев	Грищенко, 1994; Steiner, 2015
Белоспинный дятел	Подмосковье с конца 1990-х гг.; юго-восток Германии и в Польша с 2012 г.	Городские и пригородные леса – от крупных «островов» до перелесков	Фридман, 1999, 2008; Бутьев, Фридман, 2005
Средний дятел	Центральная Европа и Прибалтика в 1990-е гг.; центр Нечерноземья, Черноземные области, Поволжье и восток Украины с 2010-х гг.	Старые усадьбы и парки; городские леса, лесополосы и байрачные леса	Фридман, 2005, 2008, 2018; Спиридонов, 2012; Атемасова, 2015; Kosiński, Kempa, 2007; Wichmann, Frank, 2015

ISSN 2500-2961

Окончание табл. 2

Вид [Class]	**Регион [Region]**	**Техногенный аналог исходных местообитаний [Man-made analogue of the original habitats]**	**Источник [The source]**
Малый пестрый дятел	Англия и северо-запад Европы с 2010-х гг.; центр Нечерноземья с 2000-х гг.	Городские леса, перелески, лесные микрофрагменты, до отдельных деревьев среди застройки	Фридман, Ерёмкин, 2009; Нумеров и др., 2013; Атемасова, 2015; Kosiński, Kempa, 2007; Mürtberg, Wallentinus, 2000; Charman et al., 2012; Nour et al., 1999
Европейкий тювик	Северный Кавказ, Предкавказье	Сады, дачные поселки, парки, микроурбанотерритории	Ильюх, 2005; Белик, 2011; Федосов, 2013
Степная пустельга, домовый сыч	Северный Кавказ	Городская застройка	Ильюх, 2005, 2013
Змееяд	Окрестности Киева, Ставрополя	Лесопарковые защитные полосы, городские леса	Письменный, 2008; Ильюх, 2013
Филин, виргинский филин	Нью-Корк (Ирландия) и его окрестности; зона влияния города в Центральной Италии	Лесные микрофрагменты среди коттеджной и низкоэтажной застройки	Minor et al., 1993; Marchesi et al., 2002
Могильник	Юг России, Поволжье, восток Украины	Саженые сосняки, достигшие спелости; отдельные деревья и рощицы по степным балкам, лесополосы, линии электропередач	Ветров, Милобог, 2008, 2013; Белик и др., 2010; Meadows, 2011; Тильба, 2015; Корепов, 2015; Павлов, 2015
Ястребиный орел	Сьерра де Гуадаррама, Центральная Испания	Древесно-кустарниковые микрофрагменты в связи с микроурбанотерриториями и коттеджной застройкой	Palomino, Carrascal, 2007

Зеленый дятел	Великобритания, Франция, ФРГ, Ставрополь, Кавказские Минеральные Воды	Городские парки и усадьбы, перелески, газоны, в т.ч. в застройке	Фридман, 2009; Юферева и др., 2013
Обыкновенная колпица	Поволжье, юг России, Галиция, Южная и Центральная Европа	Пруды рыбхозов, отстойники, старые лесополосы	Букреев, Чернобай, 2001; Белик, Динкевич, 2004; Грищенко и др., 2010
Цапли малая и большая белая, рыжая, обыкновенная кваква, каравайка	Юг России, Украина, Южная Европа	Пруды рыбхозов, отстойники, старые лесополосы, сельские пруды и верховья водохранилищ	Белик, Динкевич, 2004; Костин, Тарина, 2004; Кошелев и др., 2004
Лебедь-кликун	Фенноскандия, Латвия	Пруды рыбхозов, небольшие искусственные пруды, бобровые пруды	Boiko, Kampe-Persson, 2010
Клинтух	Юг России и Украины	Опоры линий электропередач, бетонные столбы и пр. в безлесном ландшафте	Бобенко и др., 2007; Гаврилюк, 2009; Белик и др., 2010;
Calyptorhynchus latirostris	Австралия	Саженые сосняки	Valentine, 2008
Megapodius reinwardtii	Дарвин, Австралия	Мозаичный ландшафт пригородов, аналогичный бушу	Franklin, 2005
Alectura lathami	Австралия	Мозаичный ландшафт пригородов, аналогичный бушу	Jones, 1991
Cacatua sulphurea	Сянган	Городские леса на малопосещаемых островках	Li, Young, 2017

Источник: [Фридман и др., 2016].

изменений агрессии, здесь тревожность упала в широком спектре ситуаций, после чего сократилась и неофобия, также в разных контекстах – отношение к новой пище, тест открытого поля [Голибродо и др., 2012; Полетаева и др., 2012]. Видимо, именно этим объясняется подъем вероятности решений теста за пределы 0,5 в первых поколениях отбора, а не улучшение когнитивных способностей как таковых.

По тем же причинам когнитивные «достижения» птиц городских популяций отчасти объяснимы бóльшим размером групп и бóльшей терпимостью их членов друг к другу (поведенческий «островной эффект» [Фридман, 2018б]).

Так, «городские» домовые воробьи лучше решали наиболее сложные задачи и не отличались от «сельских» ни в решении более легких, ни в успешности обучения. То есть выявленное преимущество связано с лучшей самоорганизацией в стаях и большей поведенческой пластичностью: все задачи лучше решали более «настойчивые» особи, делающие больше попыток [Papp et al., 2014].

Далее, в экспериментальной обстановке домовые воробьи в крупной стае при прочих равных лучше решали проблему (открывание кормушек), чем в малой [Liker, Bokony, 2009]. «Лучшее решение проблем» как эффект стайности показано для всех позвоночных, от гамбузий *Gambusia holbrooki* до домовых мышей; «проблемой» может быть обход препятствий, выбор траектории при движении, скоростной взлет при опасности и пр. Так, гамбузии, когда плывут группой, лучше отворачивают от хищника в «безопасный» рукав лабиринта [Ashley et al., 2011].

Аналогичное преимущество навигации в толпе по сравнению с одиночкой показано для людей, в движении обходящих препятствия на пути от центра к периферии арены [Faria et al., 2010]. Группы из 1, 2, 3 и 6 испытуемых были сформированы на большой круглой арене. Им давали инструкцию держаться вместе и подходить к установленным непомеченным препятствиям на периферии арены. Препятствия были нестабильны, но меняли расположение, размах изменений характеризовался углом соответствующего сектора и мог быть 22,5°, 67,5° или 112,5°. Неопределенность индивидуальных траекторий внутри группы была примерно одинаковой (т.е. все испытуемые четко «держались вместе», не расходились), но уменьшалась с увеличением числа людей в группе. Вероятность свалить препятствие в группе была значимо меньше, чем в одиночку, но только у групп из 10 человек по сравнению с одиночками и при высокой неопределенности положения препятствия (112,5°). То есть при высокой неопределенности среды, в которой осуществляется

навигация, для точности последней надо сразу объединяться в большие группы, не ограничиваясь малыми [Faria et al., 2010].

Другой механизм «лучшего решения проблем» в крупных группах: более активные стимулируют менее активных пробовать разрешить задачу, если она разрешима «по-скиннеровски», либо неспецифическая стимуляция от сородичей активирует опыт, могущий оказаться полезным. У «городских» птиц этот эффект выражен значимо лучше, чем у «сельских», связанных с микроурбанотерриториями.

Резюмируя: специфика процесса урбанизации «диких» видов состоит не в отборе «самых умных» особей в формирующейся городской популяции (или видов с более развитым мозгом / пластичным поведением в городскую среду), как часто считается. Нет, главное содержание урбанизации – микроэволюционное изменение, в ходе которого с основной массы «худших» особей, приверженных патиентной стратегии, снимается блок на развитие смелости, уменьшается неофобия, увеличивается если не способность к обучению, то готовность учиться и пр. [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.4–6; Фридман, 2015].

В отличие от доместикации, это не ослабляет неофобии, тревожно-оборонительных, агрессивных реакций, но увеличивает способность ее «дозировать» сообразно реальной стрессогенности событий и объектов, с которыми столкнулось животное, без мощной добавки в связи с неофобией [Фридман, 2018б]. Одновременно сокращается до минимума пассивно-оборонительная реакция в отношении просто новых и неизвестных объектов, падает дистанция вспугивания в отношении безоружных людей и медленно работающей техники, оставаясь значительной, скажем, для вооруженных людей или быстро приближающихся машин [Legagneux, Ducatez, 2013]. В ряде случаев поведенческие изменения, уменьшающие беспокойство людьми, техникой или гибель от нее, когда оказываются недостаточны, «тянут» за собой изменения в морфологии, как у белолобых ласточек *Petrochelidon pyrrhonota* [Brown, Brown, 2013].

Все это не отменяет деления на «лучших» и «худших» особей в ходе конкуренции уже в городской популяции, только по другим основаниям, нежели в «сельских» или «лесных» популяциях вида. В городе «лучшие» особи более управляемы изменениями среды обитания и меньше зависимы от социальных отношений в группировках, «худшие» – наоборот, вовне же картина противоположная. Первые тем легче оставляют данное поселение и переселяются в другие с целью увеличить репродуктивный успех (что обычно и удается), чем успешнее последнее размножение (или в последние несколько лет). Напротив, вторые

максимально привязаны к данной группировке и данному составу соседей, будучи консервативны как территориально, так и в отношении уже поддерживаемых социальных связей, и переселяются при неуспешной репродукции [Фридман, Ерёмкин, 2009, II–III].

Следовательно, приспособления популяционного уровня суть следствие «открытости» и «проточности» группировок в особом типе пространственно-этологической структуры, формирующейся при успешной урбанизации «диких» видов птиц и млекопитающих. В том числе бывших сугубыми урбофобами до начала процесса и сперва «отступивших» на периферию региона из-за прогрессивного сокращения, фрагментации их местообитаний (как и изоляции возникших «островов» друг от друга), но потом «возвращающихся» в лесные микрофрагменты, «зеленые острова» в пределах урболандшафта, рассеченные дорожно-тропиночной сетью рекреационные леса, которых избегали доселе (см. табл. 2).

Это так называемая возвратная урбанизация – «последний шанс» на спасение редких и уязвимых видов в староосвоенных регионах Европы и мира [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016; Фридман, 2018а]. Видимо, все виды способны к возвратной урбанизации, в том числе редкие, исходно стенотопные и территориально консервативные, только с разным периодом задержки на «отступление»: чем консервативней жизненная стратегия вида по названной сумме параметров, тем дольше [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018а].

Во всех этих случаях, как у обычных, так и редких, уязвимых видов, трансформация популяционной структуры «на старте» процесса урбанизации, т.е. у всего регионального населения вида, испытывающего средовой стресс от изменения местообитаний растущими городскими ареалами, выступает залогом успеха последнего. У всех исследованных в этом плане видов, независимо от экологии и уровня численности, изменения в сторону большей лабильности отношений внутри популяции происходят *сначала*, учащение инноваций на уровне индивидов – *потом*. Лишь когда первые завершены, изменившиеся отношения в системе не только допускают изменения и в экологии/поведении особей, но даже предполагают их – чем дальше, тем больше [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016].

Рядом авторов убедительно показано, что все инновации экологии, поведения и пр., фиксируемые на уровне индивидов, не представляют собой чего-либо нового. Все они также отмечены во внегородских популяциях до начала урбанизации, только с существенно меньшей частотой, на уровне аномалий или редких событий [Фридман, Ерёмкин, 2009, с. 101].

А вот изменения популяционной структуры при колонизации «городского ядра» в сторону паттерна, альтернативного таковому у всех без исключения «негородских» популяций[3], – настоящая эволюционная инновация. Отсюда понятно, что это групповая, а не индивидуальная адаптация: особи пользуются ее преимуществами постольку, поскольку включены в «городской» вариант отношений в популяционной системе, но утрачивают их, оказываясь вовне (см. табл. 1).

На промежуточных стадиях урбанизации, пока городская популяция неполностью отдельна от региональной, обмен особями между ней и регионом наиболее интенсивен – он намного сильней, чем на начальных или конечных стадиях процесса [Фридман, Ерёмкин, 2009, II.1, 3, табл. 3]. Особенно обмен молодыми, родившимися в поселениях внутри или вне «городского ядра». В период дисперсии молодняка и последующих позднелетних кочевок (когда формируется связь с местом будущего размножения) значительная часть приплода первых уйдет в регион, а родившиеся там особи рекрутируются в состав городских популяций. Возможности такого обмена определяют скорость, а часто и предельную степень урбанизации, достигаемую данным видов в данном городском ареале [Dale et al., 2015; Фридман и др., 2016].

Как только пришельцы «включатся» в структуру отношений городских группировок, они немедля эксплуатируют все их преимущества и ведут себя неотличимо от местных. И наоборот: ушедшие из города вновь делаются уязвимы к островному эффекту, чувствительны к фрагментации и т.д. Иными словами, «городские» особи обладают соответствующими приспособлениями *как члены популяции, а не сами по себе*, что видно лучше всего, пока урбанизация не закончена. А потом популяцию уже не сменишь: «городские» черты поведения «прирастают» настолько, что делаются индивидуальными, как у урбанизированных домовых воробьев / мышей / больших синиц / черных дроздов и пр. выше [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. III.1, 4, 5].

Это верно для всех сформированных городских популяций, противостоящих «лесным» и «сельским» у соответствующих видов [Фридман, Ерёмкин, 2009], или для «динамичных» vs «консервативных» популяций угрожаемых видов [Фридман и др., 2016]. Раз возникнув, урбанизированные популяции изолируются от региональных в демографическом

[3] То есть занимающих не только «природные», но и рукотворные ландшафты вне города, скажем, сельскохозяйственные

отношении и ведут отдельное существование, поэтому соответствующий процесс – (микро)эволюционная инновация, а не просто приспособление к новой среде, как считают А.А. Вахрушев и А.С. Раутиан (1993).

Следовательно, урбанизация, распространяющаяся вдоль «городского градиента», с точки зрения реагирующих видовых популяций, представляет собой некий вызов, ответ на который подчиняется *своего рода правилу Ле Шателье*. Вид не приспосабливается или приспосабливается (немедленно либо при возвратной урбанизации – с запозданием на первые десятки лет), меняя «конструкцию» популяционной системы в сторону большей «открытости» и «проточности» группировок, большей лабильности структуры системы, с соответствующей лабилизацией жизненной стратегии. И здесь отчетливо видно, что популяционная система вида[4] *реагирует как единое целое*. Приспособительное изменение здесь *происходит одномоментно и представляет собой направленную перестройку* пространственно-этологической структуры всей региональной популяции или как минимум группировок в «кольце старта» урбанизации, подверженных «давлению» и «преобразованию» со стороны растущего «городского ядра».

Таким образом, приспособительные изменения будущих (и потом актуальных) «городских популяций» оказываются не только направленными, но и *опережающими в отношении вызвавших их изменений ландшафта*. Опережение создано сформированным ранее вектором популяционной динамики, а не психикой или поведенческой пластичностью особей [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.4–7], почему освоение городов доступно даже «глупым» видам. Его же направленность поддерживается не селекционными процессами, а самоорганизацией популяционных систем под «давлением» «урбанизированного ядра» региона. Естественный отбор здесь «бензин» и частично «мотор» происходящего, но не «акселератор» и не «руль» [Фридман, 2017а, б].

Поэтому при взаимном вытеснении разных «городских» видов главное конкурентное преимущество состоит не в большей приспособленности к городским условиям особей, но в большей урбанизованности, т.е. большей степени трансформации популяционной системы в сторону «городского типа», табл. 1 и [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл. 3, разд. I.7, II.7, III.3].

[4] Как она представлена в данном регионе – сеть более или менее устойчивых поселений в разных «пятнах» местообитаний, каждый сезон размножения «наполняемых» особями, и не обязательно местными [Фридман и др., 2016, Обсуждение].

Внутрипопуляционная регуляция: сила и точность «сортировки» индивидов

Действительно, жизнеспособность любой популяции (и численность вида в каждой местности, охватывающей часть популяционного ареала) складывается из двух компонентов. Первый определяется размножением местных группировок, «совершенством» их локальных адаптаций и пр. приспособлениями, выработанными отбором на уровне особей. Второй задан регуляторными возможностями системы – способностью в ответ на локальные проблемы воспроизводства населения вида[5] «перебросить» сюда необходимое число особей из «нетерриториального резерва» популяции, и именно приспособленных к условиям обитания, измененным случившимся «возмущением», начинающих там размножаться немедля.

Первый ответ строго ограничен местом и спецификой воздействия. Второй генерализован, охватывает много большее пространство, осуществляется благодаря дальнодействию сигналов и событий в системе, обеспеченной коммуникативной сетью внутри группировок и аттракторами/градиентами сигнального поля – между ними. Он представляет собой адаптацию общего значения, особенно если включает в себя «сортировку» особей по потенциям развития определенной стратегии поведения в определенной среде, т.е. подобным образом, за счет перераспределения населения вида и перестройки отношений в системе сообразно средовым трансформациям, релаксируемо почти любое воздействие [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.6–7; Щипанов, 2003, 2016].

Легко видеть, что именно в специализированных городских популяциях в сравнении с негородскими первый компонент максимально умален, а второй – настолько же усилен. Размножаемость особей здесь понижена, что перекрывается ростом среднеожидаемой продолжительности жизни, «популяционный резерв» вырастает до максимума, размножение чем дальше, тем больше делается несезонным и в конце концов – круглогодичным. Также до максимума растут регуляторные возможности популяционной системы как в отношении «переброски» особей, восстанавливающих сократившееся население вида в данной местности или колонизирующих новые, так и по точности «сортировки»,

[5] Это могут быть радикальные изменения местообитаний вследствие «медленной катастрофы», последствия направленного истребления человеком (особенно мелких млекопитающих) или иные «возмущения» внешней (и внутренней) среды системы, создавших средовую, демографическую и персональную стохастичность [Шилова, 1993; Щипанов, 1995, 2000, 2003].

чтобы приходящие особи наиболее соответствовали местообитаниям, куда попадают, и/или группировкам, в которые включаются [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.3–5; Partecke, 2014; Deviche, Davies, 2014].

В ходе урбанизации «диких» видов возможности внутрипопуляционной регуляции последовательно усиливаются, что есть главное конкурентное преимущество при взаимодействии близких видов в городском ареале. Действительно, в специализированных городских популяциях разных видов птиц встречаем и наиболее яркие примеры вышеназванной «сортировки», и наиболее точную популяционную регуляцию.

Обмен особями между разными поселениями городской популяции наиболее изучен в популяциях сизаря *Columba livia* в Томске, Перми [Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1985, 1987; Ксенц, 1990], между городской популяцией и пригородными лесами – у большой синицы [Москвитин, Гашков, 2000; Гашков, Москвитин, 2001]. В городских поселениях сизаря каждые несколько лет рост численности и уплотнение локальной группировки сменяется разрежением с оттоком особей из этого поселения в другие, *причем в дальние*, а не в соседние. В Томске в одной из двух соседних (равных по величине) колоний сизаря элиминировали 80–85% птиц (n = 158), затем, после восстановления через год, – всех особей. Через год численность восстановилась только до 30–35 птиц, но элиминация не изменила соотношения полов и возрастов внутри колонии. «Контрольная» колония занимала другую половину чердака, разделенного перегородкой. Кольцевание всех слетков и вновь появляющихся взрослых в обоих колониях показало: птицы «контрольной» колонии не участвуют в восстановлении «опытной», «переселенцы» всегда приходят со стороны [Ксенц и др., 1987]. В соседних поселениях соответствующие процессы могут быть сдвинуты по фазе или никак не синхронизированы. Сокращение одного поселения, уменьшение плотности может совпадать и с притоком иммигрантов в соседние группировки, и с постоянством их социодемографической структуры.

В естественных местообитаниях сопряженная динамика численности локальных поселений – основной критерий для выделения их некоторой пространственной совокупности как популяции – обособленной части видового населения [Северцов, 2013]. Но в городских местообитаниях сопряженная динамика численности группировок, расположенных по соседству друг с другом, не наблюдается практически никогда. В этом естественно видеть эффект исключительно высокой мозаичности и гетерогенности урболандшафта, разнонаправленности средовых изменений, идущих одновременно даже на небольшой территории.

Городские колонии сизого голубя образованы особями четырех категорий, которые отличаются друг от друга постоянством пребывания в составе колонии и вкладами в воспроизводство группировки [Ксенц и др., 1987]. «Репродуктивное ядро» – это особи, гнездившиеся здесь 4 года подряд: они составляют 13–15% населения, но выводят 45–55% птенцов в колонии. Большинство (53–55%) взрослых сизарей обитают в колонии 2–3 года: этот «постоянный состав» производит еще 40–45% птенцов.

«Непостоянный состав» колонии – это временные поселенцы (15–20% птиц). Они задерживаются не более чем на 3–5 месяцев и либо не гнездятся вовсе, либо несколько попыток гнездования подряд у них кончаются неудачей. При элиминации части особей в колонии определенная доля временных поселенцев («ремонтные особи») на год-два переходит в состав «репродуктивного ядра». Общий коэффициент миграции в томской популяции сизаря постоянен. Но он сильно колеблется по годам у птиц разных цветовых морф, особенно у менее урбанизированных «сизых» особей, отражая динамику продолжающейся урбанизации Томска и связанные с ней изменения урбосреды (от 0,85 в 1980–1982 гг. до 0,52 в 1983–1984 гг.) [Ксенц и др., 1987].

Внегородские популяции сизаря в сельхозландшафтах Средней Азии и Казахстана обладают иной, закрытой структурой группировок, исключающей вышеописанный динамизм переселений особей между колониями, как и сколько-нибудь значительный вклад иммигрантов в воспроизводство. Все резидентные особи здесь фактически принадлежат к «репродуктивному ядру». Переселения (нормальные для городских особей «постоянного состава») случаются лишь при полной невозможности гнездования в прежнем месте. Птицы из «непостоянного состава» или вовсе отсутствуют, либо не размножаются, составляя «подвижный резерв популяции» [Ксенц, 1990].

На этом примере видно, что организация популяционной системы видов, успешно освоивших урболандшафт, определяется *дальним порядком* взаимных контактов и соподчинения популяционных единиц разного уровня. При любых существенных изменениях урбосреды птицы городских популяций (особенно там, где резко выражены две и более альтернативные стратегии реагирования на изменения среды) предпочитают перемещение в другие группировки, расположенные в более подходящих районах города, независимо от дистанции переселения и плотности «принимающих» группировок, нежели приспособление к изменениям на прежнем участке. Во-вторых, в городских популяциях пополнение жизнеспособных поселений (растущих в численности

и являющихся «очагами» расселения вида на соседние территории) идет за счет иммигрантов из «дальних группировок», не за счет собственного размножения или птиц из соседних группировок.

Ежегодное обновление состава томских колоний сизарей составило 30–32%, причем за счет иммиграции, а не собственного воспроизводства. После размножения 70–80% иммигрантов исчезают из колонии; а к началу следующего репродуктивного сезона в колонии остается лишь 3–6% родившихся здесь молодых. Расположенные рядом городские колонии сизаря практически не обмениваются особями, все иммигранты (взрослые и молодые) приходят со стороны, причем дальность этой «брачной миграции» может составлять до 10–15 км [Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц, 1990].

«Внегородские» популяции, напротив, организованы в соответствии с *ближним порядком* переселений особей и обмена нерезидентами между группировками. Радиус обмена особями между группировками в сформированных устойчивых городских популяциях захватывает всю территорию города. В популяциях тех же видов в «естественных» местообитаниях он идет в основном между соседними поселениями (Соколов, 1991) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

Соответственно, в «диких» популяциях сизарей в сельхозландшафтах Средней Азии и Казахстана доминируют небольшие колонии с постоянным составом резидентов, незначительным темпом оборота особей, иммиграция происходит преимущественно между соседними колониями. Замечательно, что на начальных стадиях формирования колоний сизаря их пополнение идет в основном за счет собственного воспроизводства. В недавно сформировавшихся колониях к тому же резко повышена частота окрасочных форм, редких в популяции в целом. Она выравнивается по «среднепопуляционному» стандарту, когда колония достигнет верхнего предела численности, задаваемого доступностью ресурсной базы для птиц в колонии с учетом их жизненной стратегии [Ксенц и др., 1987].

Итак, вновь возникшие «узлы» видовых группировок на территории города «включаются» обязательно в общую «сеть», когда достигнут определенного размера. В городских популяциях увеличение размера и плотности поселения в локальных группировках предполагает рост интенсивности иммиграции из них, во «внегородских» популяциях картина скорей обратная (Соколов, 1991; Conner et al., 1997, 2000) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

В целом, такова же пространственно-этологическая структура «внегородских» популяций других видов, по крайней мере, обладающих

сложным пространственно-ориентированным поведением, а тем более развитой территориальностью. Структура же их городских популяций, наоборот, приближается к вариантам организации, зафиксированным у сизаря, большой синицы, кряквы и других «городских» видов [Фридман, Ерёмкин, 2009].

Например, аналогичная «проточность» группировок с явственно обозначенным (и немногочисленным) контингентом оседлых особей зафиксирована у полевых воробьев *Passer montanus* в Кусково и других лесопарках Москвы [Иваницкий, Матюхин, 1990, 1995]. Основное население воробьев крайне непостоянно, перемешивание идет круглогодично, большинство птиц занимают территорию лишь на время одного из двух циклов репродукции. Затем прежние резиденты покидают парк, а на их территориях размножаются птицы, приходящие со стороны. Только 10% меченых птиц попадаются повторно через полгода, 5% – через год.

Жизненная стратегия небольшого процента оседлых особей альтернативна описанной и сосуществует с ней в одной популяции. Вопреки многократным отловам, эти птицы сохраняют привязанность к постоянным гнездовым и ночевочным убежищам, занимают небольшие и компактные участки обитания. Популяциям домового воробья свойственно столь же резкое деление на «подвижных» и «оседлых» особей, формирующих «репродуктивное ядро» гнездовых группировок.

Только у более урбанизированного *P. domesticus* повышена доля птиц, постоянно (почти пожизненно) привязанных к определенным участкам обитания и даже определенным гнездовым убежищам. Эти особи составляют 18,9–26,1% местного населения (данные повторных отловов через год), причем их привязанность к коллективным ночевкам гораздо выше, чем верность месту гнездования [Иваницкий, Матюхин, 1995].

Эта «бицентрическая» структура популяции с выделением контингентов «сверхподвижных» и «сверхоседлых» особей, постоянным изменением их конкретного соотношения в группировках под воздействием текущих изменений среды, безусловно, формируется как приспособление общего характера к исключительно высокому уровню нестабильности среды. Оно не является частной адаптацией к каким-то «специфически городским» воздействиям, будь то шум, загрязнение, изоляция местообитаний, температурные изменения или трофика популяции.

Действительно, столь же высокая «проточность» популяций характерна для саксаульного воробья *P. ammodendri*, тяготеющего к закрепленным пескам под спелыми насаждениями белого саксаула. Это

островные местообитания, где качество среды на каждом отдельном «острове» сильно колеблется из года в год. Вполне аналогичны им местообитания на краю ареала вида и «архипелаги» лесных, луговых и болотных фрагментов, возникающих при антропогенной фрагментации соответствующих непрерывных ландшафтов (Очагов и др., 2000; Зимин, 2001) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009]. Все они сходны с «архипелагом» городских местообитаний именно фрагментированностью, нестабильностью, постоянным изменением конфигурации «островов» и всего «архипелага», т.е. не условиями самих местообитаний (микроклимат, растительность), а закономерностями динамики паттерна местообитаний во времени и в пространстве.

Саксаульный воробей – строго территориальный вид, но с крайне непостоянной пространственной приуроченностью особей. Численность и распределение гнезд на каждом «острове» сильно варьируются из года в год. Ни один из воробьев, окольцованных у гнезд, не остался на прежнем участке даже после вылета первой генерации птенцов, не то что на следующий год; их гнезда заняли другие птицы, приступившие здесь ко второму репродуктивному циклу. Однако большинство меченых воробьев (17,4–26,7%), меняя места гнездования, остаются в одной и той же популяции: их встречали у водопоя в поселке, служащего единственным источником воды на десятки километров в округе [Иваницкий, Матюхин, 1995].

Следствием «проточности» группировок в городских популяциях становится гораздо больший перепад плотности населения между пиком и депрессией численности в местообитаниях, измененных воздействием города, по сравнению с однотипными «заповедными» биотопами. Для каждого отдельного вида его оптимальные естественные местообитания маркированы некоторой характерной структурой растительности и типом ландшафта. Напротив, оптимальные городские местообитания тех же видов характеризуются максимальной интенсивностью размножения в благоприятный период независимо от типа застройки, структуры растительности и иных характеристик среды.

Сравнение популяционных группировок по «проточности-непроточности», существенное при противопоставлении «городских» популяций вида «внегородским» (см. табл. 1), не стоит путать с делением любой популяции на резидентов, занимающих территории, и нетерриториальных особей, составляющих «подвижный резерв» [Иваницкий, 1998) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009]. Это *совсем другое деление*. Оно демонстрирует степень подвижности именно резидентов, способность их к дальним переселениям между группировками (в том числе

и во время сезона размножения) в ответ на изменения урбосреды вокруг поселений вида.

Анализ урбанизированных популяций сизаря, серой вороны, большой синицы, черного дрозда, кряквы, других урбанизированных видов показывает, что эти переселения совершаются без выхода особи из резидентного статуса, резиденты в период переселений не входят в «подвижный резерв популяции», поэтому могут быстро занять территории в новых поселениях и сразу же начать размножаться. «Резерв» городских популяций составляют молодые или подчиненные особи, часто мигранты, для которых приобретение территорий в значительной степени затруднено, и они во многом исключены из размножения.

«Проточность» и «открытость» локальных группировок – это свойство популяционной системы в целом, благодаря которому резиденты могут направленно переселяться из одной локальной группировки в другую, именно в ту, где микросреда благоприятствует успешной реализации жизненных стратегий переселенцев (см. ниже анализ разделения альтернативных стратегий в городских популяциях). Причем переселяться в дальнюю группировку, а не в соседнюю, не переходя в состав популяционного резерва и не приходя в психофизиологическое состояние, присущее нерезидентным особям.

Переселение из одной «проточной» группировки в другую происходит так быстро и легко потому, что резиденты-переселенцы в городской популяции не испытывают повышенный риск, который неотделим от существования особей в «популяционном резерве», среди нерезидентов. Дело в том, что переселение резидентов в урбанизированных популяциях – *опережающий ответ на сигналы среды*, обычно эффективный и точный. Напротив, переход особей в «подвижный резерв» и кочевки в нерезидентном статусе – всегда результат неуспешного размножения, неспособности занять территорию и иной неудачи на соответствующей стадии жизненного цикла (Соколов, 1991) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

Так, в томской популяции сизаря при элиминации в зимнее время 75–80% особей численность и плотность колонии уже через год восстанавливается до оптимальных величин. При изъятии всех птиц скорость восстановления прямо пропорциональна расстоянию до источников массового корма, в целом оно занимает 2–4 года. Важно, что восстановленные колонии не отличаются от прежних по соотношению «собирателей», «летунов» и «помоечников» – трех альтернативных жизненных стратегий, определяющих разнокачественность особей в городских популяциях сизаря, хотя имеют иную численность и образованы

иммигрантами, без преемственности с группировкой-предшественником. Половой и возрастной состав вселенцев в «сокращенную» колонию также не отличался от исходного [Ксенц и др., 1987; Ксенц, 1990].

Поэтому появление «проточности» группировок и «дальний порядок» обмена резидентными особями в популяции – наиболее четкий признак успешной урбанизации вида и завершенности процесса формирования специализированных городских популяций…

Следующий отличительный признак городских популяций состоит в том, что устойчивость и жизнеспособность системы базируется именно на точности и эффективности сортировки особей между группировками в ответ на изменения среды. Устойчивость внегородских популяций того же вида, напротив, связана с приспособлением резидентных особей к локальным условиям среды, достаточно стабильным или слегка флюктуирующим. Второе означает консерватизм связи с определенным местообитанием, определенной территорией, социальными партнерами, от которых индивиды отказываются только в исключительных случаях (неуспех размножения). Очевидно, что в специфических условиях урболандшафтов, быстро эволюционирующих и постоянно меняющих внутреннюю структуру, эта реакция неизбежно будет неадекватной или запоздалой, что мы и видим у так называемых пассивных урбанистов [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018а].

Детали «сортировки» особей изучены в томской популяции большой синицы [Москвитин, Гашков, 2000]. «Городские» синицы зимуют в составе относительно постоянных, но достаточно мелких стай (10–15 особей). Перед занятием гнездовых участков они вместе с зимующими в городе иммигрантами из пригородных лесов образуют стаи-скопления до 150 особей, концентрирующиеся на освободившихся от снега местах. Стаи-скопления держатся до отлета из города основной массы «пришлых» синиц (1–20 апреля).

Социальные взаимодействия особей в стаях-скоплениях, организованных по системе агрессивного доминирования (описание см. [Керимов, 2001]), приводят к коррекции состава гнездовой группировки на территории, где стаи держались ранней весной, и заметной синхронизации полового поведения, вследствие которой самцы почти одновременно занимают гнездовые участки. Коррекция состава гнездовой группировки ведет к «обмену» части резидентов на птиц из пригородов, а синхронизация репродуктивных процессов – явно вследствие эффективности этой «замены» – к тому, что растянутость сроков откладки первого яйца в одном сезоне никогда не превышала 8 дней [Москвитин, Гашков, 2000].

Другое доказательство сортировки особей, вбирания одних и выселения других индивидов как условия роста численности городской популяции, – постоянное преобладание самцов над самками, примерно на 20–30% (Корбут, 1999) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009]. В томской популяции большой синицы соотношение полов достоверно отличалось в группе взрослых и молодых птиц. У молодых оно составляло 1,31 : 1, у взрослых – 1,76 : 1. Кроме того, во все годы наблюдений доля самцов возрастала в ряду осень (1,3 : 1) – зима (1,4 : 1) – весна (1,6 : 1). Увеличение доли самцов в городской популяции нельзя объяснить увеличением смертности самок. Показатели смертности (оцениваемые по динамике доли птиц с невылинявшими рулевыми в отловах) достигают максимума в первой половине января и затем стабилизируются, однако процент самцов продолжает расти до начала гнездования [Москвитин, Гашков, 2000].

Важно подчеркнуть, что в томской популяции взрослые и молодые самцы *Passer major* отдают предпочтение местообитаниям с развитой древесной растительностью, т.е. потенциальным местам гнездования. Взрослые, имеющие опыт жизни вблизи человека, руководствуются еще и наличием антропогенной подкормки. С началом массового появления синиц в городе первыми на подкормку реагировали меченые особи, побывавшие здесь еще прошлой зимой. Молодые самки, напротив, оказываются «меньшими урбанистами»: с осени они предпочитают участки одноэтажной деревянной застройки с огородами, т.е. места с исключительно хорошими укрытиями, меньшим фактором беспокойства, но менее кормные и не так подходящие для гнездования [Там же, 2000].

Этот факт, по-видимому, отражает общую закономерность изменения «субъективного качества» городских биотопов практически для всех видов птиц. «С точки зрения вида» от периферии города к центру растут кормность местообитаний и одновременно неспецифическое беспокойство, риск гибели особей, риск разорения гнезда и т.п. эффекты «экологической ловушки», которую представляет собой город для всех «диких» видов. Периферия города более безопасна, но менее обеспечена ресурсами (Jokimäki, Huhta, 2000) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

Как известно, у птиц самки по сравнению с самцами в среднем более подвижны и склонны дальше перемещаться. Они легче и быстрее концентрируются в местообитаниях, наиболее оптимальных в отношении кормовых и защитных условий. Очевидно, город относится к таковым при всей экстремальности данной среды обитания [Фридман, 2018а, с. 181–184]. Городские поселения таких видов, безусловно,

притягательны для птиц из пригородов, последние направленно переселяются в город и «подпитывают» городские популяции. Исходя из этого, в них следовало бы ожидать заметного преобладания самок, но преобладают самцы у всех видов, специально исследованных в этом отношении.

Поэтому постоянное преобладание самцов в городской популяции объяснимо лишь направленным вытеснением из города особей с более консервативными биотопическими предпочтениями, к которым как раз относятся самки. Кроме них, вытесняются те особи независимо от пола, жизненная стратегия которых «не вписывается» в более лабильную систему территориальных, пространственных, социальных связей, формирующуюся в городской популяции.

Такое выселение в «естественные биотопы» становится постоянным этапом жизненного цикла у т.н. «*пассивных урбанистов*»: зяблика, пеночки-веснички, славки-черноголовки и пр. Они гнездятся в «осколках» лесных, луговых, околоводных местообитаний, «захваченных» внутрь растущего урболандшафта, однако не предпринимают попыток освоения урбосреды вблизи уже заселенных «островков». У полевого воробья, рябинника, белобровика (*Turdus iliacus*) выводки уходят за пределы городских населенных пунктов в естественные местообитания, но долго держатся на окраинах поселков и в некрупных селениях, не уходя в менее измененный ландшафт. Такое наблюдается даже в санкт-петербургской популяции рябинника, вполне освоившей город (Храбрый, 1994) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

«Пассивные урбанисты» не образуют устойчивых популяций и сокращают численность, вытесняются из города при продолжении урбанизации, т.к. остаются чувствительны к фрагментации местообитаний и воздействию островного эффекта на метапопуляции, возникающие на «архипелаге». Виды, действительно урбанизирующиеся, за первоначальным заселением «осколков» естественных местообитаний в городе очень быстро начинают гнездиться на ближайших аналогичных «островах» меньшей площади, расположенных ближе к центру города или более изолированно от крупных массивов. Молодняк этих видов не только не откочевывает из города, но, напротив, концентрируется в городских районах, где степень урбанизации территории будет выше, чем в месте рождения. Сам же город становится местом концентрации и зимовки молодых птиц из пригородов, со временем переходящих весной к гнездованию в нем. Эта тенденция «движения» молодых вверх по градиенту урбанизации почти не зависит от размера города: в небольших областных и районных центрах

она соблюдается также строго, как в мегаполисах [Фридман, Ерёмкин, 2009].

Например, серые вороны, птенцами окольцованные в сельской местности близ Калуги, к осени концентрируются в областном центре [Константинов и др., 1981]. В Москве и других крупных городах прикочевывающий молодняк серой вороны предпочитает оставаться на участках резидентов хотя бы в стадии нетерриториальных сателлитов, чем в поисках мест для гнездования выселяться из города (хотя в сельской местности их скорее избыток).

Особи, рожденные в самом мегаполисе, также предпочитают оставаться на участках родителей, нежели перемещаться на «парковые» окраины города, где плотность населения много ниже. То же наблюдается в городах Северной Италии: при нехватке подходящих мест гнездования в городе черные вороны становятся «помощниками» у размножающихся пар (обычно не их родителей), но не выселяются в сельскую местность. Кроме того, средний радиус перемещений неполовозрелых особей черной вороны от места рождения в общем сокращается по мере урбанизации вида [Baglioni et al., 2005].

Прямые доказательства «сортировки» особей в городской популяции, а также между городом и региональной популяцией вида получены при исследовании динамики зимнего населения больших синиц в г. Новосибирске [Юдкин, Юдкин, 2002]. Длительно живущие в городе птицы имеют загрязненное оперение – они темнеют, вплоть до однотонного, почти черного цвета. Потемнение вызвано высокой загрязненностью воздуха в Новосибирске; оперение также грязнится при ночлеге в антропогенных укрытиях. Поэтому всякий рост численности «чистых» птиц говорит о волне дополнительной прикочевки синиц из естественных ландшафтов.

Постоянное зимнее население *Parus major* в Новосибирске устанавливается к концу октября. Но во второй половине ноября, когда у большинства городских особей оперение уже грязное, доля «чистых» птиц ненадолго растет. Аналогичное увеличение в парке и дендропарке происходит немного позднее – в конце декабря, в районах многоэтажной застройки – во второй половине января. Это подтверждает постепенные перемещения «пригородных» птиц с периферии в наиболее плотно застроенные районы города.

К ноябрю, с наступлением морозов и выпадением снега, количество синиц снижается в парках и одновременно увеличивается в застроенных районах, подтверждая перемещение «городских» птиц с природных территорий в кварталы одноэтажной, а затем многоэтажной застройки.

Компенсация уменьшившейся численности синиц в парках происходит во второй половине ноября – декабре, естественно, за счет чистых особей.

Аналогичный процесс обмена особей в городской популяции больших синиц зафиксирован в г. Киеве при сравнении динамики доли повторных отловов окольцованных особей (отношение возвраты/поимки) на протяжении осени и зимы (по сравнению с «естественной» популяцией Каневского заповедника). В период осенней миграции доля повторных отловов в обоих случаях примерно равна, а дальше зафиксированы значительные различия между заповедником и крупным городом.

В заповеднике доля повторных отловов меченых птиц быстро повышается к декабрю и затем постепенно падает до начала весенней миграции. Это говорит о незначительном притоке новых птиц на зимовку. Следовательно, в заповеднике после завершения миграции постепенно формируется достаточно устойчивая зимняя группировка. Новыми птицами она пополняется незначительно, пополнение почти не сказывается на популяционной структуре.

В Киеве соотношение возвраты/поимки в ноябре также растет, подтверждая затухание перемещений, но затем резко снижается. Вместе с увеличением доли молодых особей в отловах рост процента новых птиц говорит об очень значительном притоке синиц в городскую популяцию, начиная примерно с января [Грищенко, 1995]. В томской популяции больших синиц устойчивость достигается в третьей декаде ноября, когда птицы закрепляются на зимовочных участках. Снижение численности, наблюдаемое после этого срока, происходит за счет смертности в сильные похолодания, а не вследствие откочевки синиц из города (она начинается лишь с конца января) [Гашков, Москвитин, 2000].

Другое подтверждение этого тезиса: виды, слишком различные по степени урбанизации, пусть и родственные, уже урбанизировавшиеся и еще нет, или едва начавшие, как бы не замечают друг друга, слишком разнятся их местообитания. При равной степени урбанизации они сосуществуют без вытеснения, несмотря на существенное перекрывание ниш. Вытеснение наблюдается при небольших, но значимых различиях в степени урбанизации, примерно на одну-две стадии этого процесса [Фридман, Ерёмкин, 2009].

Высокая эффективность вышеописанной «сортировки» особей в «городских» популяциях птиц и млекопитающих – типичная групповая адаптация. Поскольку она полезна для вида, но рискованна и затратна для каждой особи, вынужденной больше «инвестировать»

в поддержание системы, полезной для всех (причем заблаговременно, до наступления соответствующей «пользы») и одновременно снижать собственную размножаемость, увеличивая вероятность перехода в «подвижный резерв», значимо больше в урбанизированных популяциях всех видов, чем у негородских – при явном селективном преимуществе первых над вторыми, см. выше.

Характерно, что в показанных случаях группового отбора вроде социальных пауков *Anelosimus studiosus* [Pruitt, Goodnight, 2014] важные соотношения жизненных стратегий внутри популяции изменяются в точности так же, как соотношение разных стратегий поведения и цветовых морф в колониях сизаря и других «городских» видов, вслед за постоянной перестройкой урболандшафта, меняющего значимую для них мозаику местообитаний. Но механизм изменения здесь принципиально различный: «авторы сравнили соотношение численности и доли агрессоров в каждой выжившей искусственной колонии в начале и в конце периода наблюдений. Если верен первый вариант [нулевая гипотеза, отсутствие специальных механизмов регуляции этого признака], это соотношение не должно было измениться каким-либо направленным образом. Если верен второй вариант [популяция в новом районе “подстраивает” соотношение до оптимального для этих мест, как колонии сизаря вслед за изменением урбосреды], соотношение должно было приблизиться к “идеальному” для данного района во всех колониях, независимо от того, откуда они были родом. Наконец, если верен третий вариант [групповой отбор, выработавший это соотношение для каждой из местностей по отдельности и “закрепивший” его “в генах”], соотношение должно было приблизиться к местному идеалу в колониях, составленных из местных пауков, и *удалиться* от идеала в колониях, составленных из обитателей другого района, отличающегося по обилию пищи.

Данные по всем шести районам однозначно подтвердили третий вариант. Пауки действительно подстраивают долю агрессоров к численности группы, но не так, как это выгодно делать в данном районе, а так, как это было выгодно делать на “исторической родине”. Это значит, что пауки из изобильных и голодных районов различаются по генам, ответственным за регуляцию доли агрессоров в зависимости от численности, и различия эти с большой вероятностью обусловлены групповым отбором» [Марков, 2014].

Рассмотрим еще два примера групповых адаптаций, созданных и поддерживаемых именно индивидуальным отбором, создающим связанность и зависимость индивидов в системе (социальной, а не популяционной, как выше), а никак не групповым.

Коммуникативная сеть в видовых группировках разных птиц и млекопитающих

Здесь индивиды кооперируются в предъявлении друг другу «должных» демонстраций видового репертуара в «должные» моменты взаимодействий между собой (происходящих в определенном контексте: охраны территории, поиска партнера и пр.). Это рискованный и затратный процесс, причем

а) и затраты, и риск демонстрирования у всех позвоночных пропорциональны эффективности использованных элементов репертуара;

б) особи «инвестируют» в демонстрирование (т.е. в поддержание коммуникативной сети) непрерывно, иначе они исключаются из нее, и задолго до получения выигрыша в виде циркулирующей по ней полезной информации;

в) в отличие от «инвестиций», выигрыш от использования сигнальной информации носит условный характер, он тем больше, чем выше эффективность поведения особей в соответствующих взаимодействиях. У часто выигрывающих индивидов он много выше, чем у часто проигрывающих, хотя и у последних не нулевой, но значимо больший, чем у особей, не включенных в коммуникативную сеть этой или иной группировки [Фридман, 2013, 2017а, б].

Фактически коммуникативная система вида, поддерживающая информационный обмен между особями в группировках, – самый распространенный (и незамеченный) вид групповых адаптаций.

В коммуникации животное может «напрягаться само», своими силами отслеживать ситуацию, развертывание которой ему важно, чтобы в нужный момент среагировать. Тогда оно вынуждено прерывать кормление, тратить время, стрессироваться и пр. (В случае агрессии это значит – просто драться, отслеживая все укусы и выпады оппонента, чтобы парировать лучше, чем он, в случае полового поведения – просто сближаться с партнером, силой удерживать и спариваться, увертываясь от его агрессии и пресекая попытки ухода). А можно направленно сигнализировать партнеру, вызывая «нужное» поведение в «нужной» точке процесса и (обратная сторона того же процесса) «доверять» сигналам тревоги, угрозы, ухаживания и пр. *больше, чем собственному наблюдению за ситуацией*. То есть когда придет соответствующий сигнал, скажем, «опасность с воздуха», сразу использовать нужную стратегию бегства, без проверки, правда это или нет (часто ретранслировав тот же сигнал дальше). Или если противник в территориальном конфликте использовал одну из поз угрозы – немедленно реагировать на нее «повышением планки»

ритуализированной агрессии, выбором следующей по эффективности демонстрации ряда, без проверки, подкрепил он ее большим «выплеском» действий прямой агрессии или нет [Фридман, 2013].

То есть животное, пытающееся получить информацию о важных событиях мира, оказывается перед выбором, как это сделать, собственными усилиями или включением в коммуникативные сети, образующиеся именно по этому поводу (если они предусмотрены у данного вида в данном контексте). Собственно, плюсы всякой коммуникации связаны именно с возможностью, подключившись к общей (общевидовой) системе обмена сигналами (интенсивно исследуемые сейчас коммуникативные сети, англ. *communication network*), существенно сэкономить на времени, энергии, риске, связанных с отслеживанием существенных изменений ситуации «своими силами» [Фридман, 2016, 2017а, б]. А риск, связанный с демонстрированием, суть «плата за подключение», причем *«вносимая вперед»*, ибо нужный участникам полезный результат достигается лишь по успешному завершению взаимодействия положительным исходом, не отрицательным и не нулевым. Соответственно, с точки зрения вида организованный обмен демонстрациями инстинктивной природы во взаимодействиях вроде «параллельных дуэлей» тетеревов *Lyrurus tetrix* или «вращения» лебедей-шипунов (Lind, 1984; Лысенко, 1985, 1987) [цит. по: Фридман, 2013] – групповая адаптация, для особей участие в этом – акт альтруизма [Фридман, 2017а, б].

Как же в природе? Первое (собственные усилия) – дополнительные затраты и риск, второе (доверие к общим сигналам) – возможность попасться на «обман» (привлечение внимания к которому – сугубая заслуга социобиологии) [Там же]. Так вот, всегда, где в каком-то контексте общения (тревога, охрана территории, ухаживание и пр.) есть специфические сигналы, особи «доверяют» им *больше*, *чем непосредственному наблюдению от ситуации* и часто полностью или частично отказываются от второго, воспринимая только сигналы сородичей/контрагентов [Фридман, 2013].

В обычной ситуации, до поступления значимых сигналов извне, внимание животного тратится в основном на обеспечение его собственной безопасности, т.е. в подавляющем большинстве случаев на равномерное сканирование окружающего пространства [Фридман, 2016, с. 80–84]. Начало коммуникативного взаимодействия не столько повышает уровень внимания особи, сколько «автоматически» перенацеливает его именно на те элементы в поведенческих секвенциях партнера, которые обладают наибольшей сигнальностью и специфичностью.

Так, пушистоперые дятлы *Dendrocopos pubescens* зимой часто кочуют со стаей синиц. Дятлы перемещаются поодиночке, постоянной парой или группой из нескольких одиночек, кормящихся вместе, но совершенно независимых друг от друга. Заметив потенциальную опасность, а иногда и просто насторожившись, кормящийся дятел подает время от времени тревожный сигнал. Сигнал может *информировать* птиц о потенциальной опасности, а может *выражать* общее беспокойство или возбуждение особи, не связанное с конкретной опасностью и запуском оборонительного поведения.

Показатель уровня настороженности кормящейся птицы – частота осматриваний, показатель интенсивности кормления – частота нахождения корма (скорость проглатывания добычи в единицу времени). Распределение временных интервалов между осматриваниями отличается от предполагаемого экспоненциального: длительность интервала обратно пропорциональна времени, прошедшему с момента последнего осматривания (это так называемая марковская цепь первого порядка). Дятлы чаще осматриваются в присутствии потенциальной опасности – это может быть человек, собака, или макет ястреба, поставленный исследователем. Осматриваний становится меньше при увеличении числа особей в стае (Sullivan, 1985a, b) [цит. по: Фридман, 2017a].

Следовательно, уровень оборонительной мотивации особи не является постоянной величиной, но циклически меняется под действием эндогенных факторов. Кроме того, частота осматриваний повышается, а интервал между осматриваниями укорачивается при наступлении «тревожных событий» вокруг особи, вроде обнаружения дятлом хищников, поступления тревожных криков других дятлов или контактных криков синиц как сигналов отбоя тревоги (Sullivan, 1984) [цит. по: Фридман, 2017a]. В первом случае дятел и окружающие его синицы реагируют непосредственно на опасность, во втором реагирование происходит опосредованно, на основании сигналов (которым животное должно «доверяться», что имеет свой выигрыш и свою «цену»).

Последующий экспериментальный анализ показывает, что у *D. pubescens* система сигналов тревоги функционирует в качестве специализированного «языка», указывающего на опасность с воздуха. Кормящимся дятлам предъявляли макет ястреба и фиксировали их реакцию на появление настоящих ястребов. Дятлы не употребляли криков тревоги, находясь в одиночестве, в стае, не включающей самцов и самок, в стае из дятлов одного пола. Когда рядом находятся самцы и самки, они часто издают крики тревоги, причем с равной частотой у обоих полов (Sullivan, 1985b) [цит. по: Фридман, 2017a].

На тревожные крики (свои и синиц) дятлы реагировали *точно так же*, как на реальную опасность (ястреб) или потенциальную угрозу (наблюдатель, модель ястреба). Они замирали на несколько секунд, потом осматривались и возобновляли кормление через несколько минут. При кормлении в периоды проигрывания контактных криков синиц (сигнал «отбоя») одиночные дятлы сохраняют *меньший* уровень настороженности и достигают *большей* скорости кормления, чем в периоды отсутствия контактных криков или при проигрывании дятлам криков юнко *Junco hyemalis*, воробьиной овсянки *Spizella arborea* или соснового чижа *Spinus pinus* – обычных птиц, никогда не входящих в синичьи стаи (Sullivan, 1985a, b) [цит. по: Фридман, 2017a].

Это означает «доверие» к сигнальной информации в жестких зимних условиях, когда «нечестная» или «неточная» коммуникация стоят птице жизни: либо из-за нападения хищника, либо из-за сниженной эффективности кормления вследствие вынужденной постоянно высокой бдительности («доверие» к «честным сигналам» позволяет ее существенно снизить). Такое «доверие» к сигналам «оправдывается», интенсивность осматриваний становится пропорциональной риску, причем для особи полезно не только наличие, но и отсутствие сигналов. Первое информирует об опасности, второе экономит усилия особи, уменьшая уровень настороженности в «безопасные» периоды, сочетание того и другого увеличивает эффективность кормления, особенно в долговременной перспективе [Фридман, 2013].

То есть *все* особи, пользующиеся сигналами, значительно «экономят» на реакциях оборонительного характера (осматривание, окрикивание потенциальной опасности), плюс выигрывают от увеличения эффективности кормодобывания. «Экономия» достигается за счет того, что с появлением сигналов и «честной» коммуникации поведение самообеспечения животного (не только кормление, также отдых и чистка) прерывается приемом-передачей сигналов и/или сериями осматриваний только там и тогда, где и когда это действительно нужно, как в цитированном исследовании настороженности у *Dendrocopos pubescens*.

Сигналы как посредники упорядочивают и структурируют процесс взаимного выражения агрессивных (и любых иных) побуждений и намерений между членами определенного сообщества. Здесь визуальные или акустические демонстрации (у млекопитающих – также запаховые или следовые метки) становятся посредником между намерением и действием в отношении другой особи и, соответственно, сигнализируют о наличии первых и вероятности вторых. Например, между агрессивным намерением и действием (удар, клевок, вытеснение или же, наоборот,

отступление и бегство) или сексуальным (сближение с ухаживанием, попытка силового удержания самки и копуляции) [Фридман, 2013].

Так, исследовали роль агонистических демонстраций глупыша *Fulmarias glacialis* как сигналов-посредников в столкновениях индивидов, скапливающихся вокруг выброшенных внутренностей пинагора (*Cyclopterus lumpus*). Каждому куску находится свой «бесспорный владелец»: он поедает корм и одновременно угрожает остальным, крутящимся вокруг и пытающимся вырвать часть или завладеть всем. В 22% наблюдений владелец не мог отстоять пищу и сменялся другим глупышом; вероятность смены очень слабо зависит от размера или пищевой ценности куска.

Эффективность угрожающих демонстраций определялась числом одержанных побед, риск – процентом случаев, вызвавших физическую борьбу птиц. Уровень агрессивности в столкновениях за пищу определяли, исходя из того, что голодный глупыш обороняет пищу дольше, чем сытый. Для всех выделенных демонстраций показана линейная зависимость эффективности и риска (Enquist et al., 1985) [цит. по: Фридман, 2017б].

Важно подчеркнуть: уровень агрессивной мотивации глупышей определяется именно готовностью пойти на бóльший (или меньший) риск демонстрирования, а не большим или меньшим проявлением открытой агрессии. Это означает «доверие» всех собравшихся птиц к эффективности демонстраций как ритуальных средств, используемых, чтобы противостоять отбиранию пищи. «Доверие» существует при том, что скопление образуется случайным образом, оно анонимно, его члены полностью независимы друг от друга, т.е. оно необъяснимо давним знакомством животных между собой и персонализованностью их связей. «Нечестная» коммуникация в таких условиях абсолютно выгодна, и тем не менее наблюдается «доверие» к сигналам, а «обман» отсутствует. Следовательно, названные демонстрации не просто имеют сигнальные свойства (которыми животные могут пользоваться или нет), они обладают сигнальной функцией, возникшей и совершенствующейся в эволюционном процессе. Поэтому она проявляется также при демонстрировании в условиях вроде вышеописанных, когда могла бы и не проявляться [Фридман, 2013].

Доказательством состоятельности «прогнозов» на основании сигнальной информации является *безусловное «доверие»* особей к соответствующим сигналам, готовность реагировать на сигнал сразу же, немедленно, без дополнительного собственного отслеживания ситуации. Проигрывание тревожных сигналов кормящейся стае пухляков (которая

при кормлении «рассыпается» по значительной площади крон нескольких соседних деревьев) показывает «автоматичность» и немедленность реакции взрослых птиц. Они немедленно затаиваются в ответ на воспроизведение крика тревоги или сочетают затаивание с ретрансляцией тревожных сигналов, без попыток учащения осматриваний или каких-то иных способов проверки действительного наличия опасности. Крик предупреждения об опасности пухляка, подобно аналогичным сигналам американской черношапочной гаички *Poecile atricapillus* (Templeton et al., 2005) [цит. по: Фридман, 2013], также содержит компоненты, информирующие о характере опасности, и компоненты, информирующие о дистанции до потенциально опасного объекта или о скорости приближения опасности к кормящейся стае (Naguib et al., 1999; Mundry et al., 2001) [цит. по: Фридман, 2013].

На основании восприятия первого компонента птицы прерывают кормление и в зависимости от вида хищника, о котором «сообщает» сигнал, специфическим образом затаиваются, т.е. автоматически «доверяют» сигнальной информации (Rajala et al., 2003) [цит. по: Фридман, 2017а]. На основании второго те синицы, которых опасность должна застичь в первую очередь, только затаиваются (т.е. воспринимают крик как сигнал бегства). Те же птицы, к которым опасность придет во вторую очередь (которые отделены от приближающейся опасности птицами первой категории) затаивались и одновременно ретранслировали сигнал, т.е. воспринимали крик как тревогу, требующую информирования всего сообщества по коммуникативной сети. Самое интересное, что реакция молодых пухляков на ретрансляцию криков тревоги была столь же «автоматичной», но *замедленной*: прежде чем начать моббинг и/или затаивание, молодые еще несколько секунд продолжали прежнюю активность (Rajala et al., 2003) [цит. по: Фридман, 2017а].

В иерархической организации стаи молодые птицы (особенно самки) занимают подчиненное положение и при передвижении кормящейся стаи по ветвям вытесняются в микростации на периферии кроны. Подобное вытеснение – главный фактор смертности подчиненных, вынужденных обследовать субоптимальные местообитания или те места кормления, которые больше удалены от ближайших укрытий. Искусственное устранение доминантов вызывает немедленное перемещение подчиненных птиц в микростации, ранее специфичные для доминантов, с соответствующим падением смертности (данные по зимним группам *Parus montanus* и *P. atricapillus*) [Фридман, 2013, разд. 1.3].

Немедленная и точная реакция взрослых птиц на сигналы тревоги явно не связана с индивидуальным опытом или какими-то эффектами

обучения, иначе не была бы столь единообразной и не реализовывалась бы без каких-либо попыток выяснить, есть ли опасность на самом деле. Ведь прерывать кормление при отсутствии явной угрозы жизни более чем невыгодно, особенно зимой. Следовательно, переход от замедленной реакции на сигнал к немедленному и точному ответу взрослых птиц – результат действия естественного отбора, устраняющего из популяции всех недостаточно «доверяющих» информации, ретранслируемой сигналами по коммуникативной сети, или недостаточно эффективно отреагирующих сигналы далее.

Тем самым вопреки представлениям социобиологов, естественный отбор в популяции «эгоистических индивидов» работает *за «честную коммуникацию», а не против нее*. Он последовательно выбраковывает не только «обманщиков», но и «глупцов», не умеющих с нужной скоростью, точностью и эффективностью распознать и отреагировать соответствующий *общий сигнал*. В первую очередь это особи, склонные к ошибкам в распознавании или те, у которых низка реактивность (или если они после получения сигнала тратят лишнее время на исследование ситуации) [Фридман, 2016, 2017а, б].

Семейно-групповой образ жизни у грызунов

Другой пример – семейной-групповой образ жизни у грызунов [Громов, 2013]. Его отличительные особенности у всех видов – укрепление социальных связей между членами группы, рост толерантности и миролюбивых взаимоотношений внутри нее, иногда с интенсификацией агрессии к «чужакам», совместная деятельность всех членов группы, в том числе и самцов, по выращиванию потомства, иногда и в ряде других аспектов (см. ниже). Соответствующий синдром неизменно характеризуется образом жизни даже у видов, чьи ближайшие родственники не показывают заботы самцов о потомстве. Скажем, у бобров, родственным наземным беличьим. Он формируется при кооперации индивидуальных усилий в первую очередь при выращивании потомства, во вторую – при добывании корма. Первое наблюдается у ряда видов полевок (сосновая *Microtus pinetorum*, прерийная (желтобрюхая) *M. ochrogaster*), не вполне точно называемых «моногамными», где самцы на равных участвуют в выращивании потомства. В меньшей степени члены группы участвуют в заготовке кормов и доставке их в гнездо, особенно у подземных видов из перечисленных (полевки китайская *Lasiopodomys mandarinus*, Брандта *L. brandti*, частью общественная (степная) *Microtus socialis*). Тот же самый набор поведенческих признаков возникает

у монгольской песчанки и других видов, не родственных ни между собой, ни упомянутым полевкам.

Наблюдения в неволе показывают, что для выращивания детенышей этого (и всех других) видов главная выгода следует *не из «моногамии», а из группового образа жизни*. Наличие в семейной группе двух выводков одновременно выгодно тем, что постоянное присутствие более старших молодых благоприятно для развития более младших. Они реже остаются в гнезде одни и растут в более комфортных условиях, что в отношении температурного режима, что в отношении тактильной стимуляции. Благодаря этому взрослый самец прерийной полевки больше проводит времени вне гнезда и лучше кормится. Под действием дополнительного обогрева, получаемого детенышами от более старших собратьев, они значительно прибавляют в весе (на 13%) и у них раньше открываются глаза (Solomon, 1991) [цит. по: Громов, 2013].

Поэтому прерийная полевка демонстрирует прямую связь между социальной организацией и моногамией. Но это моногамия отражает не систему спаривания (*genetic monogamy*), а тип отношений (*behavioural monogamy*, *social monogamy*), или, по нашей классификации, моногамия формальная и реальная. Она проявляется в совместном использовании брачными партнерами общей гнездовой норы и общего участка обитания, в территориальном поведении самцов, изгоняющих с семейного участка других особей того же пола, в их родительском поведении.

Последнее проявляется именно в силу устойчивых отношений с данной самкой, вне зависимости от того, какой именно самец с ней спаривался, кто отец детенышей и пр. Если самец постоянно живет с одной самкой, он принимает активное участие в воспитании потомства: устраивает гнездо, приносит корм, обогревает и вылизывает детенышей, находится с ними в гнезде в периоды отсутствия самки.

Так, 100 самок сосновых полевок содержали в парах с самцами-производителями весь период беременности и первые 4 дня после родов. Затем их делили на 4 группы. В первой (контроль) не делали ничего, во второй – самца удаляли, в третьей – после удаления меняли на незнакомого, в четвертой – незнакомый самец перед подсадкой к самкам выдерживался в соседней вольере и мог контактировать с ними через сетчатую перегородку. Присутствие только самца (без молодых прошлой генерации) не оказывало положительного воздействия на выводок, уровень выживания и вес детенышей в первой и второй группе не отличался. Хотя сравнение с другими видами полевок показывает,

что это еще хорошо: там свой самец мог бы эти показатели снизить. Хуже всего последствия были в третьей группе: в двух случаях самки убили подсаженных самцов и в шести – сильно ранили (и все время пробовали атаковать). Доля выживших молодых упала, вес выращенных молодых снизился. Оба эффекта отмечены и в четвертой группе, хотя там отношения самок с самцами были вполне мирные, не хуже, чем в контрольной, т.е. самец с недавно установленной (и непрочной?) связью с самкой оказывается хорошим партнером, но никудышным родителем [Schadler, 1985].

То есть с «моногамией» здесь все нормально, но выращивание детенышей страдало даже там, где новый самец «старался» не хуже старого. Так получается именно потому, что оптимизация выращивания – функция прочности социальных связей во всем коллективе, и между партнерами в размножающейся паре, и между взрослыми и молодыми в выводке. При замене самца страдает именно устойчивость, а не характер связей.

То же самое видим у монгольской песчанки *Microtus unguiculatus*: «Дальнейшие исследования показали, что самка благодаря присутствию и участию самца, проявляющему активную заботу о потомстве, расходует меньше времени на вылизывание детенышей и гнездостроение…. Особи, составляющие семейную пару, действуют не независимо друг от друга, а вполне слаженно… Если один из партнеров находится вне гнезда с детенышами, то другой с большой долей вероятности будет находиться в гнезде. В результате детеныши не остаются без родительской опеки на продолжительное время. Механизмы такой координации поведения пока не изучены» [Громов, 2013, с. 224].

Второе – при переходе к подземному образу жизни, сопряженному с существенными энергетическими затратами на обустройство сложных подземных ходов и убежищ, добывание корма и пр. Все это требует кооперации с жестким разделением поведенческих ролей, доходящей до эусоциальности у землекопов *Heterocephalus glaber* и пескороев *Cryptomys hottentotus*, *C.* (*Fukomys*) *damarensis* (или ведет к ней). В.С. Громов (2013) подчеркивает, что кооперация не относится к числу внешних факторов, и в данном конкретном случае экологические факторы (неравномерность в распределении кормовых ресурсов и качество почвы, затрудняющее рытье нор) способствуют становлению семейно-группового образа жизни не напрямую, а опосредовано через кооперацию.

Для нее, в свою очередь, требуется социальная организация с системой толерантных или иерархических отношений, подавляющих внутривидовую агрессию или сводящих к минимуму ее негативные проявления. Причем соответствующие связи должны быть прочными, чтобы группы не «рассыпались», индивиды держались вместе (скажем, в одних норах, особенно партнеры), взаимодействовали и реагировали как целое,

иначе забота самцов о потомстве, совместная деятельность по заготовке корма и пр. будет свойственна лишь части особей и будет то появляться, то исчезать в зависимости от индивидуальности и экологической ситуации, не будет видовой нормой. Это мы видим у видов со слабо консолидированными семейными группами (краснохвостая песчанка *Meriones lybica*, полевки обыкновенная *Microtus arvalis*, общественная *M. socialis*, калифорнийская *M. californicus*, рыжая *Myodes glareolus* и много других видов), где происходит становление данной кооперации – в разных ветвях, но в одну и ту же сторону [Громов, 2013].

То и другое требует объединения особей, у прочих видов полевок вполне «автономных»[6] прочными социальными связями, с интенсивным укреплением этих последних. Благодаря следующим отсюда выигрышам подобные «сильно связанные» группировки имеют преимущества перед «более рассыпчатыми» объединениями и вытесняют их, поскольку, в отличие от этих последних, их отношения воспроизводятся за счет «сигнальной наследственности», и они могут принимать новых особей на освободившиеся «вакансии», меняя их стереотип поведения под свою норму – но не наоборот, из-за отсутствия жесткой нормы в «рассыпчатых» поселениях и высокой изменчивости отношений как между взрослыми особями, самцами и самками, так и родителей с молодыми. Как это описано у обыкновенной, калифорнийской, общественной полевки и др. «промежуточных» видов со слабо консолидированными семейными группами [Там же].

Поэтому кооперацию можно рассматривать как непреложное условие перехода к семейно-групповому образу жизни. Однако В.С. Громов подчеркивает, что она не относится к разряду внешних факторов, «в данном конкретном случае экологические факторы (неравномерность в распределении кормовых ресурсов и качества почвы, затрудняющей рытье нор) способствуют формированию сложных семейных группировок не напрямую, а опосредованно через кооперацию. Авторы этой гипотезы [влияние экологических факторов], к сожалению, не рассматривают в должной мере факторы, способствующие самой кооперации, однако эти факторы, на мой взгляд, играют не менее важную роль в эволюции социальности. Отсутствие же предпосылок к кооперации приводит к тому, что многие другие представители семейств *Bathyergidae* и *Ctenomyidae*, обитающие в тех же самых экологических условиях, ведет исключительно одиночный образ жизни (Lacey, Sherman, 2007)» [Там же].

[6] Контакт самца с самкой только в период спаривания, самцы не подпускаются к молодняку во избежание его гибели, молодые не задерживаются в норе, пример – пенсильванская полевка *Microtus pennsylvanicus.*

Обсуждение: групповые адаптации без группового отбора

Что отсюда следует? Объясняя происхождение групповых адаптаций, вовсе необязательно привлекать идею группового отбора. Индивидуального отбора вполне достаточно, но действующего не на независимых индивидов[7], а на реальных особей, находящихся друг с другом в системной связи, интегрированных видоспецифичными отношениями пространственно-структуры популяции[8].

Аналогией может быть простой опыт с шариками, иллюстрирующий эмерджентные свойства систем. Берем 2 шарика в руку так, чтобы они были рядом и касались друг друга. Бросаем, оба шарика подскакивают на ту же высоту, что и каждый из них, брошенный изолированно. Берем два шарика в руку так, что один встает на другой, и бросаем, следя, чтобы не расцепились в момент бросания. Оба подскакивают на высоту, раза в 1,5–2 большую, чем в предыдущем случае. В чем зримо проявляется системный эффект.

Следовательно, если мы имеем дело не с выборкой независимых индивидов, но со связанными (видо)специфическими отношениями в систему – популяцию или социум, то

а) отбор, индивидуальный по способу действия, тем с большей вероятности выработает групповые адаптации, еще больше удерживающие в «связанном» состоянии, чем более насущна кооперация в данном типе отношений;

б) при выработке групповых адаптаций отбор будет менять «конструкцию» отношений в системе, а соединенные ими особи меняются уже под действием изменившихся социальных или биотопических связей.

Тем более что особи вместе с их признаками в эволюционном процессе представляют собой не самоценные сущности (субъекты изменения), а всего лишь способ организовать статистические испытания, позволяющие отобрать лучшие поведенческие типы, жизненные стратегии

---

[7] Индивидов, которыми оперирует социобиология как всеобщим явлением. Однако, кроме отдельных случаев, это не более чем абстракция (см. [Фридман, 2017а, б]. Развитие социобиологических представлений для группы «эгоистических индивидов», взаимодействующих друг с другом с целью максимизации итоговой приспособленности и использования поведения конкурентов как социальный ресурс для такого процесса, закономерно ведет к их отрицанию и переходу к социоцентрическим взглядам. В соответствии с ним особи – лишь средства, перемещения и взаимодействия которых управляются социумом, так что максимизируются репродуктивный выход, устойчивость связей на уровне целого и другие параметры, относящиеся к долговременному выигрышу. А в меру устойчивости системы выигрывают и индивиды, причем доминанты и подчиненные, представители альтернативных стратегий, – поровну, вопреки кажущейся конкурентной неравноценности в каждый отдельный момент [Фридман, 2016, 2017а, б].

[8] См. обсуждение проблемы с Л.Ю. Ямпольским (https://wolf-kitses.livejournal.com/165679.html?thread=4104751#t4104751; https://wolf-kitses.livejournal.com/202819.html).

и пр., в рамках того типа «столкновений» между индивидами, который следует из пространственно-этологической структуры популяции, а она видоспецифична. Отдельные особи имеют значение лишь как «летчики-испытатели» разных поведенческих типов или жизненных стратегий; в процессе эволюции шлифуются и совершенствуются именно они, в том числе и по способности устойчиво реализовываться на максимально широком разнообразии биологии и генетики индивидов.

Заключение

Отсюда естественен вывод, что групповой отбор основан на распределении селективного преимущества поровну между всеми членами группы благодаря появлению структуры связей, интегрирующих их (ранее независимую) активность в системное целое. В рамках последнего появляется «общий ресурс» (примеры приведены выше, но явно есть и еще), различающийся в описанных выше примерах, но «вложения» в него всегда выгодны всем особям, связанным соответствующей кооперацией, несмотря на следущее:

а) заблаговременность «инвестиций» в поддержание соответствующих отношений по сравнению с «получением выигрыша»; «выигрыш» распределяется сообразно успешности особей во взаимодействиях, но минимум, необходимый для устойчивого существования, достается всем связанным этой системой;

б) неизменное снижение размножаемости каждого из участников кооперации во всех приведенных выше примерах, часто и до нуля (часть «подвижного резерва» городских популяций и эусоциальные виды подземных грызунов).

И наоборот, групповой отбор не основан ни на «договоренности» между особями об исключении из размножения «худшей» части популяции, ни на дифференциальном выживании групп, как обычно предполагается. Интересно, что А.С. Северцов пришел к тому же еще раньше с иных позиций (правда, считая, что выигрыш в такой системе распределяется поровну) [Северцов, 1996].

Иными словами, групповые адаптации возникают за счет индивидуального отбора, увеличивающего выгоды от социальной связанности в виде создания «*public resource*», в которых надо вкладываться, но который и обслуживает всех интегрированных в систему – вроде упомянутой коммуникативной сети или «проточной» организации городских популяций, обеспечивающей своевременные и точные переброски особей сообразно постоянно меняющейся динамике городских местообитаний вида. Это еще больше увеличивает подверженность индивидов регуляции за счет системного целого, и после преодоления некоторого «порога

связанности»[9] вклады особей в соответствующую кооперацию делаются обязательными, отношения – нерасторжимыми без вымирания.

Независимым индивидам, в данном случае грызунам, семейно-групповой образ жизни выгоден в плане экономии энергии, см. выше. Но выгода реализуется лишь в случае, если возникшее целое выступает как «сверхорганизм», пресекающий независимые перемещения индивидов, ни один из них не должен уходить из клубка, поскольку уже согрелся, и не лезть слишком сильно в середину. А надо скоординированно то увеличивать плотность, но разрежать клубок, чтобы температура была постоянной, а затраты на терморегуляцию минимальны. И действительно, эта координация достигается, образующееся целое подчиняет себе индивидов. То же верно для координации в любом виде деятельности: от размножения, как у голых землекопов, до труда, как у *Homo sapiens*. То есть выгоду от семейно-группового образа жизни не получить без подчинения поведения исходно независимых индивидов функционированию группы как целого, что предполагает координацию, и вполне предсказуемым образом. Поэтому прерийная полевка демонстрирует прямую связь между социальной организацией и моногамией. Но понятие «моногамия» здесь относится не к системе спаривания (*genetic monogamy*), а к типу отношений (*behavioural monogamy, social monogamy*). Она проявляется в совместном использовании брачными партнерами общей гнездовой норы и общего участка обитания, в территориальном поведении самцов, изгоняющих с семейного участка других особей того же пола, в их родительском поведении. Последнее возникает именно по причине его устойчивых отношений с данной самкой, вне зависимости от того, кто конкретно с ней спаривался, кто отец детенышей и пр.

Таким образом, идея группового отбора – лишняя сущность при объяснении как происхождения групповых адаптаций, так и их сохранения в череде поколений. Для первого оказывается достаточно индивидуального отбора, как только мы вводим в рассмотрение связанность индивидов отношениями, координирующих активность ранее независимых индивидов тем или иным способом. Он усиливает выгоды от такого рода координации; в общем случае они сводятся к выгодному для всех подъему предсказуемости индивидов; в ряде конкретных случаев,

[9] В каждом отдельном случае – коммуникативная сеть, городские популяции, семейно-групповой образ жизни у грызунов – «порог связанности» свой. Однако везде выгоды от кооперации ведут к увеличению размеров и обязательности «инвестиций» в системное целое и к непропорциональному снижению размножаемости индивидов в каждый отдельный сезон – в обмен на удлинение ожидаемой продолжительности жизни. Сейчас появляются модели, вскрывающие механизм этой координации [Clancy et al., 2015].

рассмотренных выше, и очень разнящихся между собой (почему этот перечень безусловно неполный), рост предсказуемости используется для становления кооперации и/или управляемости индивидами со стороны системного целого.

Это и есть становление групповой адаптации; раз возникнув, она поддерживается за счет собственных механизмов устойчивости, т.е. идея группового отбора здесь опять не нужна. В случае социальных отношений это обычные механизмы «сигнальной наследственности» и «социальной трансляции», в случае отношений в популяционной системе – воспроизводство картины размещения группировок в мозаике местообитаний через сигнальное поле, по которому ориентируются потоки нерезидентов, связывающих группировки в единое целое. Соответственно, групповая адаптация характеризуется определенным паттерном отношений в надындивидуальной системе (социуме и популяции), жестко связывающим выгоды кооперации внутри нее с нерасторжимостью межиндивидуальных связей и увеличением «вкладов» индивидуального поведения в поддержание целого.

Библиографический список / References

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. Изд. 3-е, перераб. и дополн. М., 2003. [Altukhov Yu.P. Geneticheskie protsessy v populyatsiyah [Genetic processes in populations]. Moscow, 2003.]

2. Голибродо В.А., Перепелкина О.В., Полетаева И.И. Анализ поведения мышей, селектированных на когнитивный признак, в тесте на неофагофобию // V Всероссийская конференция по поведению животных. М., 2012. С. 46–47. [Golibrodo V.A. Perepelkina O.V., Poletaeva I.I. Analysis of the behavior of mice selected for cognitive character, in the test for neofagophobia. *V Vserossiyskaya konferentsiya po povedeniyu zhivotnyh*. Moscow, 2012. Pp. 46–47.]

3. Вахрушев А.А., Раутиан А.С. Исторический подход к экологии сообществ // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. № 5. С. 532–543. [Vakhrushev A.A., Rautia A.S. The historical approach to ecosystem ecology. *Zhurnal obshchei biologii.* 1993. Vol. 54. № 5. Pp. 532–543.]

4. Гашков С.И., Москвитин С.С. К вопросу о постоянстве территориальных и брачных связей большой синицы // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань, 2001. С. 169–170. [Gashkov S.I., Moskvitin S.S. On the issue of the constancy of territorial and courtship relations of Great tits. *Aktual'nye problemy isucheniya i ochrany ptits Vostochnoi Evropy i Severnoi Asii*. Kasan, 2001. Pp. 169–170.]

5. Грищенко В.Н. Сезонная динамика поло-возрастной структуры популяции большой синицы в Каневском заповеднике // Заповідна справа в Україні. 1995. Т. 1. С. 48–51. [Grishchenko V.N. Seasonal dynamics of the age and sex structure

of the great tit population in the Kanevsky reserve. *Zapovidna sprava v Ukraini.* 1995. Vol. 1. Pp. 48–51.]

6. Громов В.С. Забота о потомстве у грызунов: физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М., 2013. [Gromov V.S. Zabota o potomstve u grysunov: phisiologicheskie, etologicheskie i evolutsionnye aspecty [Parental care in rodents: Physiological, ethological and evolutionary aspects]. Moscow, 2013.]

7. Иваницкий В.В., Матюхин А.В. К популяционной биологии полевого воробья (*Passer montanus*) в городских лесопарках // Зоологический журнал. 1990. Т. 69. № 4. С. 78–89. [Ivanitski V.V., Matyukhin A.V. On the population biology of the Eurasian Tree Sparrow (*Passer montanus*) in urban forest parks. *Russian Journal of Zoology.* 1990. Vol. 69. № 4. Pp. 78–89.]

8. Иваницкий В.В., Матюхин А.В. Сравнительный анализ постоянства персонального состава популяций разных видов воробьев (*Passeridae*) // Экология популяций: структура и динамика. Материалы совещания. М., 1995. С. 546–559. [Ivanitski V.V., Matyukhin A.V. Comparative analysis of the constancy of the personal composition of populations of different species of sparrows (*Passeridae*). *Ekologia populatsii: structura i dinamika. Mat. soveshchania*. Moscow, 1995. Pp. 546–559.]

9. Керимов А.Б. Социодемографические и энергет*Parus major* L.): Дис.… канд. биол. наук. М., 1995. [Kerimov A.B. Sotsiodemograficheskie i energeticheskie faktory strukturirovaniya populyatsii bol'shoy sinitsy (*Parus major* L.) [Sociodemographic and energy factors structuring populations of the great tit (*Parus major* L.)]. PhD diss. Moscow, 2001.]

10. Константинов В.М., Лебедев И.Г., Марголин В.А., и др. О некоторых результатах массового кольцевания серой вороны в центральном районе Европейской части СССР // Фауна и экология наземных позвоночных животных. М., 1981. С. 11–13. [Konstantinov V.M., Lebedev I.G., Margolin V.A. et al. Some results of mass banding of the hooded crow in the Central region of the European part of the USSR. *Fauna i ekologiya nazemnyh pozvonochnyh zhivotnyh.* Moscow, 1981. Pp. 11–13.]

11. Ксенц А.С. Колониальность у сизого голубя: диалектика консерватизма и лабильности // Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь–Мелитополь, 1990. С. 33–37. [Ksents A.S. Coloniality at rock dove: The dialectic of conservatism and lability. *Sovremennye problemy isucheniya kolonial'nosti u ptits.* Simpheropol–Melitopol, 1990. Pp. 33–37.]

12. Ксенц А.С., Москвитин С.С. Этологическая структура городских популяций сизого голубя // Прикладная этология. Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных. М., 1983. С. 127–129. [Ksents A.S., Moskvitin S.S. Ethological structure of urban populations of the rock dove. *Prikladnaya etologiya. Materialy III Vsesoyuznoy konferentsii po povedeniyu zhivotnyh.* Moscow, 1983. Pp. 127–129.]

13. Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Х. Различия в стратегии и тактике кормодобывания в синантропных популяциях сизого голубя (*Columba livia* Gm) // Экология. 1985. № 6. С. 64–65. [Ksents A.S., Moskvitin S.S., Ksents G. Kh. Differences in feeding strategy and tactics in the synanthropic populations of the rock dove (*Columba livia* Gm). *Ekologia.* 1985. № 6. Pp. 64–65.]

14. Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Х. Формирование и динамика состава колоний синантропных *Columba livia* Gm. // Экология. 1987. № 4. С. 60–61. [Ksents A.S., Moskvitin S.S., Ksents G.Kh. The formation and dynamics of structure of colonies in synanthropic *Columba livia* Gm. *Ekologia.* 1987. № 4. Pp. 60–61.]

15. Латыпова Л.И., Рахимов И.И. Большая поганка (*Podiceps cristatus*) и другие водоплавающие на водоемах г. Казани // Успехи современного естествознания. 2014. № 8. С. 40–41. [Latypova L.I., Rakhimov I.I. Great crested grebe (*Podiceps cristatus*) and other waterfowl on the waters of Kazan. *Uspekhi sovremennogo estestvoznanija.* 2014. № 8. Pp. 40–41.]

16. Марков А.В. Групповой отбор помогает социальным паукам адаптироваться к местным условиям // Элементы.ру. 7.10.2014. URL: http://elementy.ru/novosti_nauki/432329. [Markov A.V. Group selection helps social spiders to adapt to local conditions. *Elementy.ru.* 24.03.2014. URL: http://elementy.ru/novosti_nauki/432329.]

17. Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М., 1996. [Meshkova N.N., Fedorovich E.Yu. Orientirovochno-issledovatel'skaya deyatel'nost', podrazhanie i igra kak psihologicheskie mekhanizmy adaptatsii vysshih pozvonochnyh k urbanizirovannoy srede [Exploration behaviour, imitation and play as psychological mechanisms of adaptation of higher vertebrates to urban environment]. Moscow, 1996.]

18. Москвитин С.С., Гашков С.И. Годовой цикл и демографические параметры популяции большой синицы *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7. № 3. С. 351–362. [Moskvitin S.S., Gashkov S.I. Annual cycle and demographic parameters of the great tit *Parus major* population of the southern taiga of Western Siberia. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal.* 2000. Vol. 7. № 3. Pp. 331–362.]

19. Полетаева, И.И., Перепелкина О.В, Голибродо В.А. и др. Селекция лабораторных мышей на «когнитивный» признак (решение элементарной логической задачи) // V Всероссийская конференция по поведению животных. М., 2012. С. 155. [Poletaeva I.I., Perepelkina O.V., Golibrodo V.A. et al. Selection of laboratory mice for “cognitive” character (solution of elementary logical problem). *V Vserossiyskaya konferentsiya po povedeniyu zhivotnyh*. Moscow, 2012. P. 155.]

20. Северцов А.С. Групповой отбор как причина групповых адаптаций // Зоологический журнал. 1996. Т. 75. № 10. С. 1525–1590. [Severtsov A.S. Group selection as a cause for group adaptations. Russian Journal of Zoology. 1996. Vol. 75. № 10. Pp. 1525–1590.]

21. Северцов А.С. Эволюционная экология позвоночных животных. М., 2013. [Severtsov A.S. Evolyutsionnaya ekologiya pozvonochnyh zhivotnyh [The evolutional ecology of vertebrates]. Moscow, 2013.]

22. Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информационный вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–288. [Trut L.N. Domestication of animals in the historical process and in the experiment. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2007. Vol. 11. № 2. Pp. 273–288.].

23. Трут Л.Н. Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // Информационный вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 7–18. [Trut L.N. D.K. Belyaev's evolutionary ideas as a conceptual bridge between biology, sociology and medicine. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2008. Vol. 12. №1/2. Pp. 7–18.]

24. Фридман В.С. От стимула к символу: сигналы в коммуникации позвоночных. Ч. 1. Сигналы и механизмы коммуникации в действии. М., 2013. [Friedmann V.S. Ot stimula k simvolu: signaly v kommunikatsii pozvonochnykh [From stimulus to symbol: the signals in vertebrates communication]. Moscow, 2013.]

25. Фридман В.С. Модели урбанизации «диких» видов птиц // Социальный компас. 24.03.2015. URL: http://www.socialcompas.com/2015/03/24/modeli-urbanizatsii-dikih-vidov-ptits (дата обращения: 15.01.2018) [Friedmann V.S. Models of urbanization by “wild” bird species. *Sotsialny kompas.* 24.03.2015. URL: http://www.socialcompas.com/2015/03/24/modeli-urbanizatsii-dikih-vidov-ptits/].

26. Фридман В.С. Что не так с социобиологией? // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 78–114. [Friedmann V.S. What's wrong with sociobiology? *Socialno-ecologicheskie technologii.* 2016. № 4. Pp. 78–114.]

27. Фридман В.С. Как социобиология сама себя отрицает. Часть I // Социально-экологические технологии. 2017а. № 1. С. 65–117. [Friedmann V.S. How sociobiology denies itself. Part I. *Socialno-ecologicheskie technologii.* 2017a. № 1. Pp. 65–117].

28. Фридман В.С. Как социобиология сама себя отрицает. Часть II // Социально-экологические технологии. 2017б. № 2. С. 52–103. [Friedmann V.S. How sociobiology denies itself. Part II. *Social'no-ecologicheskie tekhnologii.* 2017b. № 2. Pp. 52–102.]

29. Фридман В.С. Город как заказник: (пока?) неиспользуемая возможность // Памяти Германа Павловича Гапочки / Под ред. Д.Д. Соколова. М., 2018а. С. 164–193. [Friedmann V.S. «City as a wildlife sanctuary»: (so far?) Negligible opportunity. *Pamyati Germana Pavlovicha Gapochki.* D.D. Sokolov (ed.). Moscow, 2018a. Pp. 164–193.]

30. Фридман В.С. Урбанизация – не доместикация // Социальный компас. 27.10.2018б. URL: http://www.socialcompas.com/2018/10/27/urbanizatsiya-ne-domestikatsiya/ (дата обращения: 15.01.2018). [Friedmann V.S. Urbanisation is not domestication. *Sotsialnyi kompas*. 27.10.2018b. URL: http://www.socialcompas.com/2018/10/27/urbanizatsiya-ne-domestikatsiya/].

31. Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М., 2009. [Friedmann V.S., Eremkin G.S. Urbanisatsiya «dikikh» vidov ptits v kontexte evolutsii urbolandshafta [Urbanization of “wild” bird species in the context of urban landscape evolution]. Moscow, 2009.]

32. Фридман В.С., Ерёмкин Г.С., Захарова Н.Ю. Возвратная урбанизация – последний шанс на спасение уязвимых видов птиц Европы? // Русский журнал экосистемной экологии. 2016. Вып. 1 (4). DOI 10.21685/2500-0578-2016-4-3. [Friedmann V.S., Eremkin G.S., Zakharova N.Yu. Is return urbanisation the last chance to save vulnerable birds species in Europa? *Russian Journal of Ecosystem Ecology.* 2016. Vol. 1(4). DOI 10.21685/2500-0578-2016-4-3.]

33. Хейнрих Б. Ворон зимой. М., 1994. [Heinrich B. Voron simoi [Ravens in winter]. Moscow, 1994.]

34. Юдкин Д.В., Юдкин В.А. Распределение большой синицы в Новосибирске в период зимовки // Беркут. 2002. Т. 11. № 1. С. 98–104. [Yudkin D.V., Yudkin V.A. Distribution of the great tit in Novosibirsk during the winter. *Berkut.* Vol. 11. № 1. Pp. 98–104.]

35. Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М., 1993. [Shilova S.A. Populyatsionnaya ekologiya kak osnova kontrolya chislennosti melkikh mlekopitayushchikh [Population ecology as a basis for monitoring the number of small mammals]. Moscow, 1993.]

36. Щипанов Н.А. Функциональная организация: гипотеза неспецифической адаптации // Экология популяций: структура и динамика. Ч. 1. М., 1995. С. 160–182. [Shchipanov N.A. Functional organization of the population: The hypothesis of non-

specific adaptation. *Ekologia populyatsii: structura i dinamica*. Part 1. Moscow, 1995. P. 160–182.]

37. Щипанов Н.А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120. № 1. С. 73–87. [Shchipanov N.A. Some aspects of the sustainability of the population of small mammals. *Biology Bulletin Reviews.* 2000. Vol. 120. № 1. Pp. 73–87.]

38. Щипанов Н.А. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 4. С. 450–469. [Shchipanov N.A. The population of the species as a unit. Small mammals. *Russian Journal of Biology*. 2003. Vol. 82. № 4. Pp. 450–469.]

39. Щипанов Н.А. Функциональная структура популяции и видовое разнообразие. Мелкие млекопитающие // Сборник трудов Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова. 2016. Т. 54. С. 478–513. [Shchipanov N.A. The functional structure of populations and species diversity. Small mammals. *Sbornik Trudov Zoologicheskogo Muzeya MGU im. M.V. Lomonosova*. 2016. Vol. 54. Pp. 478–513.]

40. Agnvall B., Katajamaa R., Jensen P. Is domestication driven by reduced fear of humans? Boldness, metabolism and serotonin levels in divergently selected red junglefowl (*Gallus gallus*). *Biol. Lett.* 2015. Vol. 11. № 9. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0509.

41. Alberti M., Correa C., Marzluff J.P. et al. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations. *PNAS.* 2017. Vol. 114. № 34. Pp. 8951–8956.

42. Angelier F., Ballentine B., Holberton R.L. et al. What drives variation in the corticosterone stress response between subspecies? A common garden experiment of swamp sparrows (*Melospiza georgiana*). *J. Evol. Biol.* 2011. Vol. 24. № 6. Pp. 1274–1283.

43. Ashley J.W., Ward J.E., Herbert-Read D.J.T. et al. Fast and accurate decisions through collective vigilance in fish shoals. *PNAS.* Publ. online. 2011. January 24. DOI: 10.1073/pnas.1007102108.

44. Atwell J.W., Cardoso G.C., Wittaker D.J. et al. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behav. Ecol.* 2012. Vol. 23. № 5. Pp. 960–969.

45. Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations. Gil D., Brumm H. (eds.). Oxford Univ. Press, 2014.

46. Baglione V., Canestari D., Marcos J.M. et al. Experimentally increased food resources in the natal territory promote offspring philopatry and helping in cooperatively breeding carrion crows. *Proc. Biol. Sci.* 2006. Vol. 273. № 1593. Pp. 1529–1535.

47. Blumstein D.T. Attention, habituation, and antipredator behaviour: Implications for urban birds. *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations.* Gil D., Brumm H. (eds.). Oxford Univ. Press, 2014. Pp. 41–53.

48. Brown Ch.R., Brown M.B. Where has all the road kill gone? *Current Biology.* 2013. Vol. 23. № 6. Pp. R233–R234.

49. Bókony V., Kulcsár A., Tóth Z. et al. Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of House Sparrows (*Passer domesticus*). *PLoS One.* 2012. Vol. 7. № 5. P. e36639.

50. Bonier F. Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Hormones and Behav.* 2012. Vol. 61. Pp. 763–772.

51. Bosse M., Spurgin L.G., Laine V.N. Recent natural selection causes adaptive evolution of an avian polygenic trait. *Science.* 2017. Vol. 358. Pp. 365–368.

52. Cat Wars. The Devastating Consequences of a Cuddly Killer. Marra P.P., Santella Ch. (eds.). Princeton Univ. Press, 2016.

53. Glancy J., Groß R., Stone J.V. et al. A Self-Organising Model of Thermoregulatory Huddling. *PLOS Computational Biology.* 2015. Vol. 11. № 9. P. E1004283.

54. Dale S. Lifjeld J.T., Melissah R. Commonness and ecology, but not bigger brains, predict urban living in birds. *BMC Ecology*. 2015. DOI: 10.1186/s12898-015-0044-x.

55. Deviche P., Davies S. Reproductive phenology of urban birds: environmental cues and mechanisms. *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations*. Gil D., Brumm H. (eds.). Oxford Univ. Press, 2014. Pp. 98–115.

56. Ducatez S., Audet J.-N., Rodriguez J.R. et al. Innovativeness and the effects of urbanization on risk-taking behaviors in wild Barbados birds. *Anim. Cogn.* 2017. Vol. 20. № 1. Pp. 33–42.

57. Faria Y.J., Dyer J.R.G. Tosh K., et al. Leadership and social information use in human crowds. *Anim. Behav.* 2010. Vol. 79. Pp. 895–901.

58. Galbreath D.M., Tomohiro I., Tomoyuki F. et al. Urbanization and its implications for avian aggression: A case study of urban black kites (*Milvus migrans*) along Sagami Bay in Japan. *Landscape Ecol.* 2014. Vol. 29. Pp. 169–178.

59. Gil D., Brumm H. Acoustic communication in the urban environment: Patterns, mechanisms, and potential consequences of avian song adjustments. *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations.* Gil D., Brumm H. (eds.). Oxford Univ. Press, 2014. Pp. 69–83.

60. Giraudeau M., Nolan P.M., Black C.E. et al. Song characteristics track bill morphology along a gradient of urbanization in house finches (*Haemorhous mexicanus*). *Front. in Zool.* 2014. Vol. 11. P. 83. DOI: 10.1186/s12983-014-0083-8.

61. Greggor A.L., Clayton N.S., Fulford A.J.C. et al. Street smart: faster approach towards litter in urban areas by highly neophobic corvids and less fearful birds. *Anim. Behav.* 2016. Vol. 117. Pp. 123–133.

62. Halfwerk W., Slabbekoorn H. The impact of anthropogenic noise on avian communication and fitness. *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations.* Gil D., Brumm H. (eds.). Oxford Univ. Press, 2014. Pp. 84–102.

63. Hardman S.I., Dalesman S. Repeatability and degree of territorial aggression differs among urban and rural great tits (*Parus major*). *Sci. Rep.* 2018. Vol. 8. Article number: 5042.

64. Ibáñez-Álamo J.D., Pineda-Pampliega J., Thomson R.L., et al. Urban blackbirds have shorter telomeres. *Biol. Lett.* 2018. Vol. 14. № 3. DOI: 10.1098/rsbl.2018.0083.

65. Johnson M. T. J., Munshi-South J. Evolution of life in urban environments. *Science.* 2017. Vol. 358. DOI: 10.1126/science.aam8327.

66. Kukekova A.V., Johnson J.L., Xiang X. et al. Red fox genome assembly identifies genomic regions associated with tame and aggressive behaviours. *Nature Ecol. Evol.* 2018. Vol. 2. Pp. 1479–1491.

67. Liker A., Bókony V. Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *PNAS.* Vol. 106. № 19. Pp. 7893–7898.

68. Legagneux P., Ducatez S. European birds adjust their flight initiation distance to road speed limits. *Biol. Lett.* 2013. Vol. 9. № 5. DOI: 10.1098/rsbl.2013.0417

69. Lowry H., Lill A., Wong B.B.M. Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biol. Rev.* 2012. DOI: 10.1111/brv.12012.

70. Millsap B.A. Demography and metapopulation dynamics of an urban Cooper's Hawk subpopulation. *Condor.* 2018. Vol. 120. Pp. 63–80.

71. Møller A.P. Behavioural and ecological predictors of urbanization. *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations.* Gil D., Brumm H. (eds.). Oxford Univ. Press, 2014. Pp. 54–68.

72. Møller A.P., Erritzøe J. Brain size and urbanization in birds. *Avian Research.* 2015. Vol. 6. № 8. DOI: 10.1186/s40657-015-0017-y.

73. Papp S., Vincze E., Preiszner B. et al. A comparison of problem-solving success between urban and rural house sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2014. DOI: 10.1007/s00265-014-1859-8.

74. Partecke J. Mechanisms of phenotypic responses following colonization of urban areas: From plastic to genetic adaptation. *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations.* Gil D., Brumm H. (eds.). Oxford Univ. Press, 2014. Pp. 131–142.

75. Pruitt J.N., Goodnight C.J. Site-specific group selection drives locally adapted group compositions. *Nature*. 2014. Vol. 514. № 7522. P. 359.

76. Schadler M.H. Strange males cause death or suppression of growth in infant pine voles *Microtus pinetorum. Journal of Mammalogy.* 1985. Vol. 66. № 2. Pp. 387–390.

77. Scales D., Hyman J., Hughes M. Behavioral syndromes break down in urban song sparrow. *Ethology.* 2011. Vol. 117. № 10. Pp. 887–895.

78. Senar J.C., Garamszegi L.Z., Tilgar V., et al. Urban great tits (*Parus major*) show higher distress calling and pecking rates than rural birds across Europe. *Frontiers Ecol. Evol.* 2017. 18 December. DOI: 10.3389/fevo.2017.00163.

79. Snell-Rood E.C., Wick N. Anthropogenic environments exert variable selection on cranial capacity in mammals. *Proc. R. Soc. Biology.* 2013. Vol. 280. № 1769. DOI: 10.1098/rspb.2013.1384.

80. Tryjanowski P., Federico M., Skórka P. et al. Who started first? Bird species visiting novel bird feeders. *Sci. Rep.* 2015. Vol. 5. DOI: 10.1038/srep11858.

81. Tryjanowski P., Møller A.P., Morelli F. et al. Urbanization affects neophilia and risk-taking at bird-feeders// Sci. Rep. 2016. V. 6. P. 28575. DOI: 10.1038/srep28575.

82. Wang Xu, Pipes L., Trut L.N. et al. Genomic responses to selection for tame/aggressive behaviors in the silver fox (*Vulpes vulpes*). *PNAS.* 2018. Vol. 115. № 41. Pp. 10398–10403.

83. Zhang Sh., Lei F., Liu Sh. et al. Variation in baseline corticosterone levels of Tree Sparrow (*Passer montanus*) populations along an urban gradient in Beijing, China. *J. Ornithol.* 2011. Vol. 152. Pp. 801–806.

Статья поступила в редакцию 11.08.2018

The article was received on 11.08.2018

Фридман Владимир Семёнович – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Friedmann Vladimir S. – PhD in Biology; senior researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Conservation at the Department of Higher Plants of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University

E-mail: naturschutz1@yandex.ru