УДК 55:57:58:59:61:91
ISSN 2500-2961

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕХНОЛОГИИ

3.2018

Природа и человек: экологические исследования

УЧРЕДИТЕЛЬ:
Московский педагогический государственный университет

Издается с 2011 г.

Выходит 4 раза в год

ПИ № ФС 77–67765 от 17.11.2016 г.

Сайт: www.soc-ecol.ru
E-mail: izdat_mgopu@mail.ru

Адрес редакции:
109240, Москва, ул. В. Радищевская, д. 16–18, каб. 223

Подписной индекс журнала по Объединенному каталогу «Пресса России» – 85004

© МПГУ, 2018

ISSN 2500-2961

SOCIALNO-ECOLOGICHESKIE
TECHNOLOGII

3.2018

Environment and human: ecological studies

THE FOUNDER:
Moscow Pedagogical State University

The journal has been published since 2011

Mass media registration certificate
ПИ № ФС 77–67765
as of 17.11.2016

The journal is published 4 times a year

Editorial office:
Moscow, Russia, Verhnyaya Radishchevskaya str., 16–18, room 223, 109240

E-mail: izdat_mgopu@mail.ru
Information on journal can be accessed via: www.soc-ecol.ru

© МПГУ, 2018

Редакционная коллегия

Главный редактор

Марина Викторовна Костина – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Заместитель главного редактора

Зинаида Ивановна Гордеева – кандидат географических наук, профессор; профессор кафедры экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Ответственный секретарь

Екатерина Олеговна Королькова – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Павел Алексеевич Агапов – кандидат биологических наук; доцент кафедры анатомии и физиологии человека и животных Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет; научный сотрудник лаборатории анатомии и архитектоники мозга Отдела исследований мозга, Научный центр неврологии, г. Москва

Сурхай Рахим оглы Аллахвердиев – доктор биологических наук, профессор; профессор кафедры лесной индустрии лесного факультета, Бартынский государственный университет, Турция

Ирина Олеговна Алябина – доктор биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник кафедры географии почв факультета почвоведения, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ирина Вениаминовна Беляева-Чемберлен – доктор биологических наук; редактор содержания (номенклатура и таксономия) баз данных растений и грибов отдела «Биоразнообразие, биоинформатика и анализ распространения растений», Королевские ботанические сады, Кью, Великобритания

Владимир Владимирович Бобров – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Алексей Владимирович Богданов – доктор биологических наук; главный научный сотрудник лаборатории прикладной физиологии высшей нервной деятельности человека, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Василий Николаевич Бурдь – доктор химических наук (ВАК Республики Беларусь); профессор кафедры химии и химической технологии факультета биологии и экологии, Гродненский государственный университет им. Я. Купалы, Республика Беларусь

Владимир Павлович Викторов – доктор биологических наук, доцент; заведующий кафедрой ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Юлия Константиновна Виноградова – доктор биологических наук; главный научный сотрудник отдела флоры, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

Юрий Никифорович Водяницкий – доктор сельскохозяйственных наук, доцент; профессор кафедры общего почвоведения факультета почвоведения, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ольга Владимировна Галанина – кандидат биологических наук; доцент кафедры биогеографии и охраны природы Института наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет

Владимир Борисович Дорохов – доктор биологических наук; заведующий лабораторией нейробиологии сна и бодрствования, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Александр Сергеевич Зернов – доктор биологических наук; профессор кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Василий Иванович Ерошенко – кандидат педагогических наук, доцент; заведующий кафедрой экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Сергей Вячеславович Левыкин – доктор географических наук, профессор; заведующий лабораторией агроэкологии и землеустройства, Институт степи Уральского отделения РАН, г. Оренбург

Дмитрий Леонидович Лопатников – доктор географических наук, доцент; профессор кафедры управления развитием территорий и регионалистики факультета социальных наук, Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», г. Москва

Татьяна Михайловна Лысенко – доктор биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия, Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти Самарской области; ведущий научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Ирина Владимировна Лянгузова – доктор биологических наук, старший научный сотрудник; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии растительных сообществ, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Наталья Олеговна Минькова – кандидат биологических наук, доцент; заместитель проректора по учебной работе, Севастопольский государственный университет

Сергей Владимирович Наугольных – доктор геолого-минералогических наук, профессор; главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики, Геологический институт РАН, г. Москва

Наталия Борисовна Панкова – доктор биологических наук, доцент; главный научный сотрудник лаборатории физико-химической и экологической патофизиологии, Научно-исследовательский институт общей патологии и патофизиологии, г. Москва

Светлана Камильевна Пятунина – кандидат биологических наук, доцент; директор Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Владимир Николаевич Сальков – доктор медицинских наук; старший научный сотрудник лаборатории функциональной морфохимии Отдела исследований мозга, Научный центр неврологии, г. Москва

Олег Викторович Созинов – кандидат биологических наук, доцент (ВАК Республики Беларусь); заведующий кафедрой ботаники, Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Республика Беларусь

Владимир Семёнович Фридман – 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

Алексей Владимирович Чернов – доктор географических наук, доцент; ведущий научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории эрозии почв и русловых процессов им. Н.И. Маккавеева географического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Андрей Викторович Щербаков – доктор биологических наук; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Михаил Сергеевич Яблоков – кандидат биологических наук; эксперт WWF России

Владимир Иванович Яшкичев – доктор химических наук, профессор; профессор кафедры экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Editorial Board

Editor-in-Chief

Marina V. Kostina – professor at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Deputy Chief Editor

Zinaida I. Gordeeva – professor at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Executive secretary

Ekaterina O. Korolkova – associate professor at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Pavel A. Agapov – associate professor at the Department of Anatomy and Physiology at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University; researcher at the Anatomy and Architectonics Laboratory at the Brain Research Department, Research Center of Neurology, Moscow, Russia

Surhai R. Allahverdiev – professor at the Forestry Department, Bartin University, Turkey

Irina O. Alyabina – leading researcher at the Soil Geography Department at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia

Irina V. Belyaeva-Chamberlain – content editor – Plant & Fungal Names, Biodiversity Informatics & Spatial Analysis, Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom

Vladimir V. Bobrov – senior researcher at the Laboratory of Biodiversity Conservation and Use of Biological Resources, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Aleksej V. Bogdanov – head at the Laboratory of General Physiology of Temporary Connections, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vasilii N. Burd – professor at the Department of Chemistry and Chemical Technology at the Faculty of Biology and Ecology, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

Aleksei V. Chernov – leading researcher at the N.I. Makkaveev Research Laboratory of Soil Erosion and Channel Processes at the Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Russia

Vladimir B. Dorohov – head at the Laboratory of Neurobiology of Sleep and Wakefulness, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vasilii I. Eroshenko – head at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Vladimir S. Friedman – senior researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Conservation at the Department of Higher Plants of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Olga V. Galanina – associate professor at the Department of Biogeography and Environmental Protection at the Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University, Russia

Sergey V. Levykin – head at the Agroecology and Land Management Laboratory, Institute of Steppe, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

Dmitry L. Lopatnikov – professor at the Department of Territorial Development and Regional Studies at the Faculty of Social Sciences, National Research University "Higher School of Economics", Moscow, Russia

Irina V. Lyanguzova – leading researcher at the Laboratory of Ecology of Plant Communities, Komarov Institute of Botany, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Tatyana M. Lysenko – senior researcher at the Laboratory of Phytodiversity Problems, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Science, Togliatti, Samara region, Russia

Natalia O. Minkova – deputy vice-rector for Academic Affairs, Sevastopol State University, Russia

Serge V. Naugolnykh – chief scientific officer at the Laboratory of Paleofloristics, Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Natalia B. Pankova – chief scientific officer at the Laboratory of Physical-Chemical and Environmental Pathophysiology, Institute of General Pathology and Pathophysiology, Moscow, Russia

Svetlana K. Piatunina – director at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Vladimir N. Salkov – senior researcher at the Laboratory of Functional Morphochemistry, Research Center of Neurology, Moscow, Russia

Andrei V. Scherbakov – leading researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Nature Protection of Higher Plants at the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Oleg V. Sozinov – head at the Department of Botany, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

Yulia K. Vinogradova – chief researcher at the Flora Department, Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vladimir P. Viktorov – head at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Yury N. Vodyanitsky – professor at the Department of General Soil Science at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia

Mikhail S. Yablokov – expert WWF Russia

Vladimir I. Yashkichev – professor at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Aleksandr S. Zernov – professor at the Department of Higher Plants at the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Содержание № 3.2018

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ
(03.02.01, 03.02.07, 03.02.08, 03.02.13, 03.02.14, 03.03.01, 03.03.06)

НАУКИ О ЗЕМЛЕ (25.00.23, 25.00.36)

ИЗУЧЕНИЕ И СОХРАНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

М.В. Костина, Н.В. Васильева, Ю.А. Насимович

Природные и культивируемые тополя Иркутской области и Бурятии 9

ИССЛЕДОВАНИЯ АНТРОПОГЕННО-ИЗМЕНЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ И УРБОЭКОЛОГИЯ

Э.В. Гарин, Ю.А. Насимович

Флора культивируемых тополей (*Populus*, *Salicaceae*) города Череповец (Вологодская область) 22

М.В. Костина, Ю.А. Насимович

Культивируемые тополя (*Populus*, *Salicaceae*) Саратова и Энгельса (Саратовская область) 33

АНАЛИТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ

В.В. Бобров

Герпетологические исследования в заповедниках России: современное состояние и перспективы развития 43

В.С. Фридман

Групповые адаптации не нуждаются в групповом отборе 62

Contents № 3.2018

STUDY AND CONSERVATION OF BIOLOGICAL DIVERSITY

M.V. Kostina, N.V. Vasilieva, Yu.A. Nasimovich

Natural and cultivated poplars of Irkutsk Province and Buryat Republic 9

ANTHROPOGENICALLY MODIFIED ECOSYSTEMS AND URBAN ECOLOGY

E.V. Garin, Yu.A. Nasimovich

Cultivated poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of Cherepovets (Vologda province) 22

M.V. Kostina, Yu.A. Nasimovich

Cultivated poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of Saratov and Engels (Saratov province) 33

ANALYTICAL REVIEWS

V.V. Bobrov

Herpetological research in Russian nature reserves: Current status and perspectives of development 43

V.S. Friedmann

Group adaptations do not need group selection 62

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-3-9-21

М.В. Костина*, Н.В. Васильева, Ю.А. Насимович*****

* Московский педагогический государственный университет,
119991 г. Москва, Российская Федерация

** Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
127276 г. Москва, Российская Федерация

*** Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы
«Мосприрода»,
119192 г. Москва, Российская Федерация

Природные и культивируемые тополя Иркутской области и Бурятии[1]

Цель данного исследования состояла в изучении зоны предполагаемого контакта ареалов ***Populus laurifolia*** и ***P. suaveolens*** на предмет выявления гибридизации этих видов в природе, а также в описании культиваров, используемых в озеленении и защитном лесоразведении и их возможной гибридизации с природными видами. Идентификацию видов, культиваров и гибридов проводили по морфологическим признакам, традиционно используемых в систематике тополей. Показано, что на изученной территории ***P. laurifolia*** не произрастает. С Востока на Запад наблюдается клинальная изменчивость признаков ***P. suaveolens*** в сторону ***P. laurifolia***. Среди культивируемых тополей преобладают гибриды с участием трех сибирских видов: ***Populus laurifolia***, ***P. suaveolens*** и ***P. nigra***. Массовая гибридизация культиваров с природными видами на обследованной территории не наблюдается.

[1] Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 16-04-01542 «Городские тополя Европейской части России: разнообразие и происхождение.

Авторы высказывают искреннюю благодарность сотрудникам Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН: научному сотруднику группы гербарий, кандидату биологических наук Денису Александровичу Кривенко и младшему научному сотруднику лаборатории природных и антропогенных экосистем, кандидату биологических наук Ольге Александровне Чернышевой за неоценимую помощь в организации экспедиции и сборе материала, а также за обсуждение полученных результатов.

Ключевые слова: *Populus*, морфологические признаки, гибридизация, клинальная изменчивость, культивары, Восточная Сибирь.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Костина М.В., Васильева Н.В., Насимович Ю.А. Природные и культивируемые тополя Иркутской области и Бурятии // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 9–21.

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-3-9-21

M.V. Kostina[*], N.V. Vasilieva[**], Yu.A. Nasimovich[***]

[*] Moscow Pedagogical State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

[**] Tsytsin Main Moscow Botanical Garden, Russian Academy of Sciences,
Moscow, 127272, Russian Federation

[***] State environmental protection budgetary institution of Moscow «Mospriroda»,
Moscow, 119192, Russian Federation

Natural and cultivated poplars of Irkutsk Province and Buryat Republic[2]

The study aimed at supposed area contact zone of ***Populus laurifolia*** and ***P. suaveolens***. We looked for evidence of natural hybridization of the two species, along with the description of local ornamental cultivars which may be involved in these hybridizations, too. Species, cultivars and hybrids we identified by morphological characters traditionally used in poplar taxonomy. We found out that ***Populus laurifolia*** did not grow in the studied area. Instead, we revealed a westward clinal variability of ***P. suaveolens*** characters towards ***P. laurifolia***. Hybrids of three Siberian poplars, ***P. laurifolia***, ***P. suaveolens*** and ***P. nigra*** dominate among cultivars. We found no evidence of numerous hybridization events between these cultivars and natural species in the area studied.

[2] This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project No. 16-04-01542 “Urban Poplars of the European Part of Russia: Diversity and Origin”.

The authors express their sincere gratitude to the employees of the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences: researcher of the herbarium group, Ph.D. in Biology Denis A. Krivenko, and junior researcher of the Laboratory of Natural and Anthropogenic Ecosystems, Ph.D. in Biology Olga A. Chernyshova for invaluable help with the organization of the expedition and material collecting as well as for the discussion of the results.

Key words: *Populus*, morphological characters, hybridization, clinal variability, cultivars, Central Siberia.

CITATION: Kostina M.V., Vasilieva N.V., Nasimovich Yu.A.. Natural and cultivated poplars of Irkutsk Province and Buryat Republic. ***Socialno-ecologicheskie technologii***. 2018. № 3. Pp. 9–21.

Черные и бальзамические тополя, произрастающие на территории России, как пойменные растения выполняют исключительно важные водоохранные, водорегулирующие и берегозащитные функции. Тополя легко гибридизируют как в природе, так в культуре [Бакулин, 2004, 2007; Адвентивная флора.., 2010; Костина и др., 2016; Климов, Прошкин, 2017, 2018]. Природные виды и созданные на их основе культивары широко используются в озеленении городов России и в создании лесозащитных насаждениях [Бакулин, 1990, 2004, 2007, 2010; Адвентивная флора.., 2010]. Изучение вопросов, связанных с систематикой и гибридизацией тополей, с происхождением культиваров и их отношений с природными видами, имеет теоретическое и практическое значение.

Согласно последней систематической обработке тополей А.К. Скворцова (2010) в Восточной Европе, а также в Северной и Средней Азии секция *Aigeiros* Duby представлена двумя видами – *Populus nigra* L., *P. usbekistanica* Kom., а секция Tacamahaca Spach тремя видами – *P. laurifolia* Ledeb., *P. suaveolens* Fisch. и *P. macrocarpa* (Schrenk.) N. Pavl. et Lipsch. В Сибири встречаются *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. suaveolens*. Остальные виды произрастают в Средней Азии. Для Иркутской области и Бурятии указываются два природных вида – *P. laurifolia* и *P. suaveolens* [Коропачинский, 1983; Бакулин, 2004, 2010].

На Алтае и в Западных Саянах *P. laurifolia* и *P. nigra* имеют сходные ареалы. В Иркутской области и в Бурятии находится зона контакта ареалов *P. laurifolia* и *P. suaveolens* [Коропачинский, 1983; Бакулин, 2010]. В Джангарском Алатау, Сауре и Тарбагатае существует перекрытие ареалов *P. laurifolia* и *P. macrocarpa*. В Средней Азии перекрываются также и ареалы *P. macrocarpa* и *P. usbekistanica* [Скворцов, 2006]. Не соприкасаются природные ареалы *Populus nigra* с *P. suaveolens* и с *P. usbekistanica*, а также *P. suaveolens* с *P. macrocarpa* [Скворцов, 2006, 2010; Бакулин, 2010].

В природе, в местах совместного произрастания *P. laurifolia* и *P. nigra*, происходит процесс их естественной гибридизации [Лиховид, 1984,

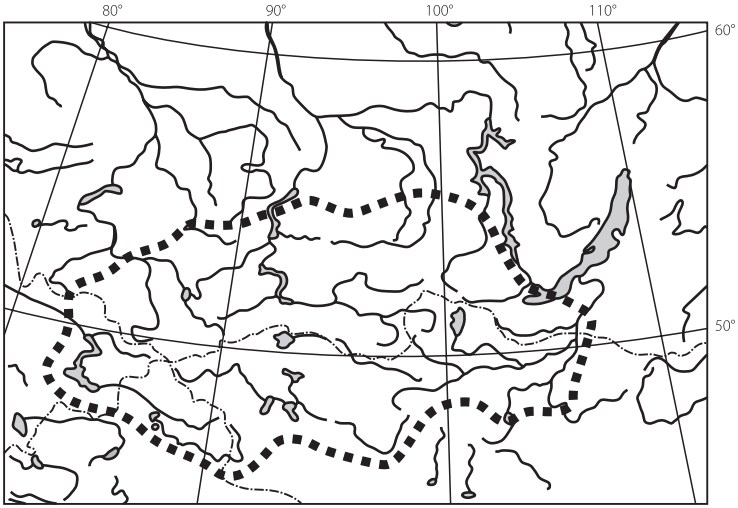
1994; Бакулин, 2004, 2007; Прошкин и Климов, 2017; Климов, Прошкин, 2017, 2018]. Есть данные о гибридизации *Populus macrocarpa* с *P. laurifolia* и *P. usbekistanica* [Скворцов, 2006].

Сведения о естественной гибридизации *P. laurifolia* и *P. suaveolens* в зоне контакта их ареалов отсутствуют [Бакулин, 2010]. В литературных источниках указывается, что ареалы этих видов пересекаются в западной и южной Бурятии, а также в южной части Иркутской области [Коропачинский, 1983; Бакулин, 2004, 2010] (рис. 1).

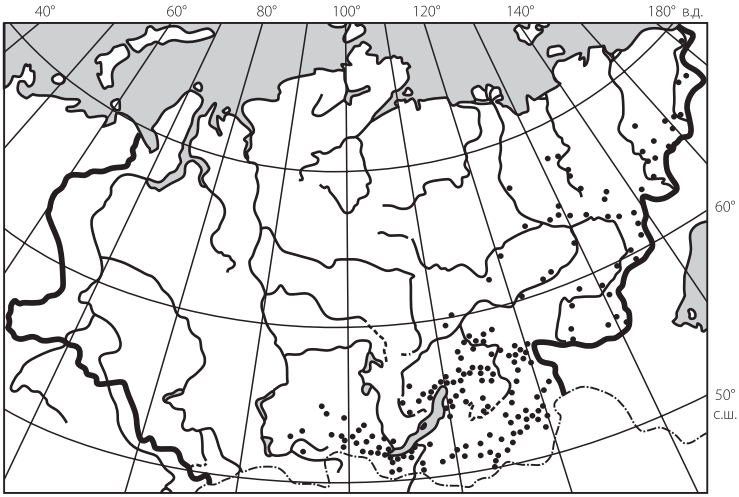
В озеленении городов и в защитном лесоразведении Южной Сибири широко использовали природные виды и культивары тополей [Бакулин, 1990]. Наиболее массово высаживали культивар, известный под названием тополь сибирский бальзамический [Бакулин, 1990; Скворцов, 2007]. В отношении происхождения этого культивара существуют весьма противоречивые мнения. Г.В. Крылов (1961) принимал тополь сибирский за самостоятельный вид (*P. sibirica* G. Kryl. et Grig.) местного алтая-саянского происхождения. В.Т. Бакулин (1990, 2010) считал, что этот культивар близок к тополю бальзамическому (*P. balsamifera* L.). А.К. Скворцов (2007) описал тополь сибирский бальзамический как культивар гибридного происхождения – *P.* × *sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov, полагая родительскими видами *P. balsamifera* и *P. nigra*. Ю.А. Насимович предположил, что в образовании этого гибрида вместо *P. balsamifera* принимали участие азиатские виды – *P. laurifolia* и *P. Suaveolens* [Майоров и др., 2012]. А.В. Климов и Б.В. Прошкин (2018) согласились с мнением Ю.А. Насимовича о том, что *P.* × *sibirica* является гибридом трех видов, но заменили в этой комбинации *P. suaveolens* на *P. balsamifera*. Основным аргументом в пользу этого решения послужило представление об отсутствии у *P. suaveolens* желёзок в основании листовой пластинки, которые бывают у *P.* × *sibirica* и *P. balsamifera*.

В Новосибирске в пойме р. Оби происходит массовая гибридизация *P.* × *sibirica* с растущим там природным видом *P. nigra* [Костина и др., 2016]. В Новокузнецке *P.* × *sibirica* гибридизирует в пойме р. Томи как с *P. laurifolia*, так и с *P. nigra* [Климов, Прошкин, 2018; Прошкин, Климов, 2018].

Цель данного исследования состояла в изучении бальзамических тополей, произрастающих на территории Иркутской области и Бурятии, на предмет выявления их гибридизации в природе, а также в выяснении возможности гибридизации *P.* × *sibirica* с местными видами и другими культиварами.



а



б

Рис. 1. Ареал ***Populus laurifolia*** Ledeb. и ***P. suaveolens*** Fisch. (данные В.Т. Бакулина):

а – ареал ***P. laurifolia*** Ledeb. [Бакулин, 2004];
б – ареал ***P. suaveolens*** Fisch. [Бакулин, 2007]

Fig. 1. Area of ***P. laurifolia*** Ledeb. and ***P. suaveolens*** Fisch (after V.T. Bakulin):

а – area of ***P. laurifolia*** Ledeb. [Bakulin, 2004];
б – area of ***P. suaveolens*** Fisch [Bakulin, 2007]

Материалы, методы и район проведения исследования

Изучены фонды гербария им. М.Г. Попова (IRK) Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН (СИФИБР СО РАН) в Иркутске.

Гербарные сборы проводили в Иркутской области и в Бурятии.

В Иркутской области были обследованы следующие территории.

1. Юго-Западный берег Байкала, дельта р. Голоустной, окрестности села Большое Голоустное. Реликтовая роща тополей представлена старогенеративными и сенильными растений. Высота деревьев не превышает 12–15 м. Возраст деревьев – более 300 лет. Окружность самого большого дерева – 390 см [Рябцев, 2013].

2. Сильно антропогенно нарушенная пойма р. Китой на окраине Ангарска. Популяция тополей представлена, в основном, среднегенеративными растениями высотой до 12 м. В непосредственной близости от природной популяции тополей находятся посадки *Populus* × *sibirica*.

3. Юго-восточное побережье Байкала, пойма нижнего течения рек Снежная (окрестности турбазы «Теплые озера») и Большой Мамай, вдоль автотрассы Иркутск – Улан-Удэ (между Слюдянкой и Байкальском).

В Бурятии тополя собирали вблизи поселка Таежный в пойме р. Темник, протекающей по междугорной котловине Большого и Малого Хамар-Дабана, вблизи границ Байкальского государственного заповедника.

Гербарные сборы *P.* × *sibirica* и других культиваров тополей проводили в Иркутске, Ангарске, Листвянке. В Бурятии гербарий культиваров собирали в Улан-Удэ, а также в степных лесопосадках в Иволгинском и Селенгинском районах (рис. 2).

Результаты

Результаты изучения гербария Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН

Изучения гербарных материалов показало, что в Иркутской области большая часть гербарных образцов, определенных как *P. laurifolia*, собраны в долинах рек, текущих с Восточных Саян и являющихся притоками Ангары (реки Ия, Китой, Ока, Малая Белая), а в Бурятии – по долинам рек Восточных Саян, Хамар-Дабана и Баргузинского хребта.

За *P. laurifolia* обычно принимают сборы, представленные порослевыми побегами или мощными ростовыми побегами, взятыми с молодых растений. Форма листовой пластинки таких побегов в целом соответствует форме листовой пластинки *P. suaveolens*. Однако стебель может быть ребристым, как у *P. laurifolia*. Гербарные сборы из кроны взрослых деревьев определяют как *P. suaveolens*, хотя стебель таких побегов

нередко бывает не цилиндрическим, как у *Populus suaveolens*, а имеет некоторую угловатость.

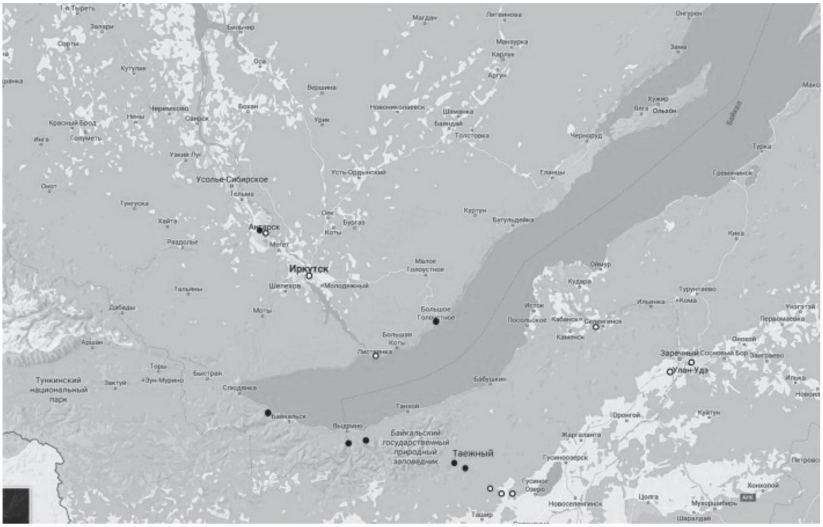


Рис. 2. Карта-схема Бурятии и Иркутской области. Черными кружками обозначены территории, на которых проводили изучение природных видов, белые кружки – городские и лесозащитные посадки

Fig. 2. A diagram map of Buryatia and Irkutsk Province. Black dots indicate studied localities of natural species, white dots indicate urban and rural forest planting zones

Результаты изучения листьев *P. suaveolens* на предмет наличия или отсутствия желёзок в основании листовой пластинки показали, что 1/3 гербарных сборов имеют хотя бы по одному листу с желёзками. Чаще желёзки небольшие, но встречаются гербарные образцы, у которых практически на всех листьях присутствуют довольно крупные желёзки.

Наличие желёзок у *P. suaveolens* является весомым аргументом в пользу гипотезы Ю.А. Насимовича (2010) о родительских видах *P.* × *sibirica*.

Результаты обследования зон гибридизации *Populus laurifolia* и *P. suaveolens*

На юго-восточном побережье Байкала, в нижней части пойм рек Снежная и Большой Мамай, сбегающих с хребта Хамар-Дабан, а также в Бурятии в пойме р. Темник, протекающей по другую сторону хребта

Хамар-Дабан, произрастают тополя, многие из которых полностью соответствуют описанию *Populus suaveolens*. Однако у некоторых деревьев побеги в кроне несколько угловаты. У многих молодых растений, произрастающих на отмели, на мощных ростовых побегах хорошо выражена ребристость стебля, иногда переходящая на прошлогодние приросты. По остальным признакам, в том числе и по форме листовой пластинки, эти деревья не отличаются от *P. suaveolens*. Деревья, которые полностью подходили под описание *P. laurifolia*, на данной территории найдены не были. В гербарии IRK есть сборы с р. Темник, определенные как тополь *P. laurifolia*. Отнесение данных образцов к *P. laurifolia*, по всей видимости, было продиктовано некоторой угловатостью побегов.

Обследование популяции тополей вблизи пос. Большое Голоустное показало, что только некоторые деревья этой популяции полностью соответствуют облику *P. suaveolens*. Деревья, подходящие под описание *P. laurifolia*, отсутствуют.

Для тополей этой популяции характерен высокий полиморфизм по ряду признаков. У многих деревьев в кроне наблюдается некоторая угловатость побегов, а порослевые побеги могут быть и вовсе ребристыми. Наряду с почти голыми побегами, встречаются растения с сильно опушенными побегами. Кроме того, у многих деревьев листья имеют более длинные и тонкие черешки, чем черешки типичных *P. laurifolia* и *P. suaveolens*.

Для большей части деревьев этой популяции характерны листья, по общему очертанию напоминающие обратнояйцевидные листья *P. suaveolens*. Однако верхушка таких листьев не внезапнозаостреннная, как у *P. suaveolens*, а более оттянутая. Встречаются экземпляры, у которых яйцевидная форма листовой пластинки сочетается с внезапнозаостренной верхушкой и отчетливо выраженным выемчатым основанием.

Среди женских экземпляров преобладают деревья с 3- и 4-створчатыми коробочками. Однако у некоторых тополей коробочки вскрываются четырьмя и даже пятью створками. Наличие последних вообще не указывается для видов этого рода. У нескольких деревьев наряду с трехстворчатыми образуются и двухстворчатые коробочки, причем примерно в равном соотношении.

Популяция тополей на р. Китой также в основном состоит из экземпляров промежуточного облика, но с более выраженными по сравнению с популяцией на реке Голоустной признаками *P. laurifolia*: с яйцевидными листьями, угловатыми побегами из кроны, но с постепенно (не резко) заостренной верхушкой (без носика), округлым или ширококлиновидным основанием. Среди деревьев этой популяции оригинальны деревья, у которых на побегах из кроны развиваются ланцетные темнозеленые листья.

Populus × *sibirica* и другие культивары Иркутской области и Бурятии

В городском озеленении Иркутска преобладают старовозрастные посадки *Populus* × *sibirica*. Также в городе можно встретить *P. nigra* со следами гибридизации с *P. suaveolens* или с *P.* × *sibirica*: опушенные черешки, более закругленные контуры листа, прерывистый, чуть заметный желобок. В парковой зоне на острове Юность и в лесопарковой зоне Академгородка были обнаружены культивары, соответствующие описанию *P. suaveolens* и *P. suaveolens* с некоторыми признаками *P. laurifolia*. Изредка встречается полуплакучая форма *P. simonii* Carriere 'Subpendula' (тополь китайский, Симона). В парке Юность высажены несколько деревьев с крупными листьями и с желёзками в их основании, которые можно отнести к гибридам между североамериканским *P. deltoides* Marshall и *P. suaveolens*. В Ангарске и Листвянке помимо *P.* × *sibirica* встречается гибрид *P. nigra* L. и *P. suaveolens*, который, возможно, является возвратным к *P. suaveolens* гибридом тех же двух тополей. На экспериментальном питомнике СИФИБР СО РАН выращивают *P. nigra* и культивар, соответствующий облику *P.* × *jrtyschensis*.

В Улан-Удэ, как и в Иркутске, *P.* × *sibirica* является самым распространенным культиваром. Однако в городе высаживают и *P.* × *jrtyschensis* Ch.Y. Yang (природный гибрид *P. nigra* и *P. laurifolia*).

В Бурятии в зоне сухих степей в Ивлинском и Селенгинском районе нередко встречаются полезащитные лесные полосы из старовозрастных деревьев *P.* × *sibirica*, *P.* × *jrtyschensis* или культивары промежуточного облика. Посадки тополей низкорослые, самосев не наблюдается.

Массовой гибридизации *P.* × *sibirica* с природными видами на обследованной территории практически не наблюдали. Несколько гибридов *P.* × *sibirica* с *P. suaveolens* были обнаружены в пойме р. Китой вблизи Ангарска.

Обсуждение результатов

Полученные результаты свидетельствуют об отсутствии на обследованной территории *P. laurifolia* и клинальной изменчивости признаков *P. suaveolens* в сторону *P. laurifolia* с Востока на Запад. Такая ситуация не соответствует типичной, наблюдаемой при гибридизации двух видов, когда наряду с гибридами присутствуют оба родительских вида.

Несколько сходная ситуация складывается в зоне контактов *Populus laurifolia* с *P. macrocarpa* [Скворцов, 2006]. Эти близкие между собой виды секции *Tacamahac*а при гибридизации дают фертильное потомство, и в результате образуется популяция с рядом переходных форм и определенная трансгрессия признаков от одного вида к другому. Однако в случае с *P. laurifolia* и *P. macrocarpa* в зонах гибридизации (горы Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау) присутствуют оба родительских вида, но в разных соотношениях: в северных районах преобладают особи *P. laurifolia*, в южных – *P. macrocarpa*.

Проведенное А.В. Климовым и Б.В. Прошкиным (2017, 2018) комплексное исследование по морфологическим признакам гибридов между *P. nigra* и *P. laurifolia* в пойме р. Томи (Кемеровская область) выявило иной характер взаимоотношений тополей в зоне их контакта. В этом районе встречаются в основном единичные гибриды F1. Однако по данным Н.И. Лиховид (1994), в Хакасии гибридизация *P. nigra* и *P. laurifolia* носит массовый характер и в зоне совместного произрастания чистых, не гибридного происхождения, особей, вероятно, нет. При этом абсолютное большинство деревьев смешанного насаждения внешне не отличаются от *P. nigra* или *P. laurifolia*. В Китае гибриды между этими видами часто доминируют по Черному Иртышу и его притокам [Jiang et al., 1992, 2016].

В городских посадках и полезащитных лесных полосах преобладают гибриды с участием трех сибирских видов. Эти гибриды демонстрируют высокую зимостойкость и засухоустойчивость. В степных районах Бурятии тополя являются практически единственной лесной породой, выдерживающей суровые условия этого края и способные длительно выполнять свои функции защитных лесонасаждений.

Обширной гибридизации культиваров тополей с природными видами на обследованной территории обнаружено не было. Это, по всей видимости, связано с тем, что природные виды тополей редко непосредственно контактируют с массовыми посадками культиваров, как в Новосибирске или Новокузнецке, где цепочки природных территорий в виде долин больших равнинных рек пересекают город [Костина и др., 2016; Прошкин, Климов, 2017; Климов, Прошкин, 2018].

Библиографический список / References

1. Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. М., 2012. [Mayorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti [Adventive flora of Moscow and the Moscow region]. Moscow, 2012.]

2. Бакулин В.Т. Интродукция и селекция тополей в Сибири. Новосибирск, 1990. [Bakulin V.T. Introduktsiya i selektsiya topolya v Sibiri [Introduction and selection of poplars in Siberia]. Novosibirsk, 1990.]

3. Бакулин В.Т. Тополь лавролистный. Новосибирск, 2004. [Bakulin V.T. Topol lavrolistnyy [*Populus laurifolia*]. Novosibirsk, 2004.]

4. Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск, 2007. [Bakulin V.T. Topol' chernyi v Zapadnoi Sibiri [Black poplar in Western Siberia]. Novosibirsk, 2007.].

5. Бакулин В.Т. Тополь душистый в Сибири. Новосибирск, 2010. [Bakulin V.T. Topol dushistyi v Sibiri [*Populus suaveolens* in Siberia]. Novosibirsk, 2010.]

6. Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis в* зоне гибридизации // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 4. С. 468–475. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in natural hybridization zone. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018. № 22 (4). Pp. 468–475.]

7. Климов А.В., Прошкин Б.В. *P. × sibirica*: проблемы и перспективы исследования // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. научных ст. по материалам XVII Международной научно-практической конференции (Барнаул, 24–27 мая 2018 г.). Барнаул, 2018. С. 204–207. [Klimov A.V., Proshkin B.V. *Populus × sibirica*: Problems and research prospects. *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia*. Proceedings of the 17h International Scientife and Practical Conference. Barnaul, 2018. Pp. 204–207.]

8. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. [Koropachinskii I.Yu. Drevesnye rasteniya Sibiri [Siberian woody plants]. Novosibirsk, 1983.]

9. Костина М.В., Чиндяева Л.Н., Васильева Н.В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *P. nigra* L. в Новосибирске // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 20–31. [Kostina M.V., Chindyaeva L.N., Vasilieva N.V. Hybridization between *Populus×sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *P. nigra* L. in Novosibirsk. *Socialno-ecologicheskie technologii*. 2016. № 4. Pp. 20–31.]

10. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М., 1961. [Krylov G.V. Lesa Zapadnoi Sibiri [Forests of Western Siberia]. Moscow, 1961.]

11. Лиховид Н.И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Красноярск, 1984. [Likhovid N.I. Introduktsiya derev'ev i kustarnikov v Khakasii [Introduction of trees and shrubs in Khakassia]. Krasnoyarsk, 1984.]

12. Лиховид Н.И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Новосибирск, 1994. [Likhovid N.I. Introduktsiya derev'ev i kustarnikov v Khakasii [Introduction of trees and shrubs in Khakassia]. Krasnoyarsk, 1994.]

13. Прошкин Б.В., Климов А.В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2017. № 4. С. 38–51. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) in the floodplain of the Tom river. *Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science)*. 2017. № 4. Pp. 38–51.]

14. Рябцев В. Реликтовая роща, ровесница поселка Б. Голоустное // Иркутское отделение Российского Социально-экологического союза. URL: http://irk-pal.ru/reliktovaya-roshha-rovesnica-poselka-b-goloustnoe-4/ (дата обращения: 12.03.2018). [Ryabtsev V. Reliktovaya roshcha, rovesnitsa poselka B. Goloustnoe [Relic grove, the same age as the village Bol'shoe Goloustnoe]. URL: http://irk-pal.ru/reliktovaya-roshha-rovesnica-poselka-b-goloustnoe-4/]

15. Скворцов А.К. Заметка о двух среднеазиатских тополях // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2006. Вып. 195. С. 32–37. [Skvortsov A.K. A note on two types of Central Asian poplars. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada*. 2006. Vol. 195. Pp. 32–37.]

16. Скворцов А.К., Белянина Н.С. О бальзамических тополях (*Populus* section *Tacamahaca*, *Salicaceae*) на востоке Азиатской России // Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 8. С. 1244–1252. [Skvortsov A.K., Belyanina N.S. About balsamic poplars (Populus section Tacamahaca, Salicaceae) in the east of Asian Russia. *Botanicheskii Zhurnal*. 2006. Vol. 91. № 8. Pp. 1244–1252.]

17. Скворцов А.К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2007. Вып. 193. С. 41–45. [Skvortsov A.K. About the Siberian Balsamic Poplar. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada*. 2007. Vol. 193. Pp. 41–45.]

18. Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus в* восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2010. Вып. 196. С. 62–73. [Skvortsov A.K. A systematic outline of the genus *Populus* in Eastern Europe, North and Central Asia. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada*. 2010. Vol. 196. Pp. 62–73.]

19. Jiang D., Feng J., Dong M. et al. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species. *Plant Biol*. 2016. Vol. 16. № 1. Pp. 88–99.

Статья поступила в редакцию 25.08.2018

The article was received on 25.08.2018.

Костина Марина Викторовна – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Kostina Marina V. – Dr. Biol. Hab.; Professor at the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University

E-mail: mkostina@list.ru

Васильева Наталия Владимировна – младший научный сотрудник лаборатории молекулярной систематики растений, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

Vasilieva Natalia V. – junior researcher at the Laboratory of Molecular Systematics of Plants, Tsytsin Main Moscow Botanical Garden, Russian Academy of Sciences

E-mail: dekanat.vas@mail.ru

Насимович Юрий Андреевич – экскурсовод эколого-просветительского центра «Конный двор», Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы «Мосприрода»

Nasimovich Yuri A. – guide at the ecological-educational center, State environmental protection budgetary institution of Moscow “Mospriroda”

E-mail: nasimovich@mail.ru

Исследования антропогенно-измененных экосистем и урбоэкология

DOI: 10.31862/2500-2962-2018-3-22-32

Э.В. Гарин*, Ю.А. Насимович**

* Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, Российская Федерация

** Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы «Мосприрода»,
119192 г. Москва, Российская Федерация

Флора культивируемых тополей (*Populus*, *Salicaceae*) города Череповец (Вологодская область)[1]

Цель исследования состояла в изучении видового состава тополей, культивируемых и произрастающих спонтанно в небольших городах на севере России, т.к. в настоящее время их состав изучен только в крупных городах – Москве и Санкт-Петербурге. Идентификацию видов, гибридов и культиваров провели по морфологическим признакам. В г. Череповец Вологодской области в 2018 г. в культуре отмечены 1 местный вид рода *Populus* (*P. tremula*), 2 вида из других регионов (*P. laurifolia*, *P. longifolia*) и 12 межвидовых гибридов (спонтанных, культиваров), 1 из которых определить не удалось. Гибриды и особенно сложные гибриды (*P.* × *sibirica* и др.) преобладают над «чистыми» видами. Ситуация с тополями в этом городе очень сходна с тем, что можно видеть в Москве, хотя имеются отдельные отличия, обусловленные более северным положением города (меньше пирамидальных форм, не наблюдался *P. nigra*) и сравнительно малой его площадью (не высаживались или реже высаживались виды из удаленных регионов – *P. deltoides*, *P. simonii*).

Ключевые слова: тополь (*Populus*), номенклатура видов, гибриды, культивары.

[1] Работа выполнена в рамках госбюджетной темы № АААА-А18-118012690099-2 «Растительный покров водоемов и водотоков России: структура и динамика» (руководитель кандидат биологических наук, доцент А.Г. Лапиров) при частичной поддержке РФФИ (грант № 16-04-01542).

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Гарин Э.В., Насимович Ю.А. Флора культивируемых тополей (*Populus*, *Salicaceae*) города Череповец (Вологодская область) // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 22–32.

DOI: 10.31862/2500-2962-2018-3-22-32

E.V. Garin*, Yu.A. Nasimovich**

* Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouz district, Yaroslavl Region, 152742, Russian Federation

** State environmental protection budgetary institution of Moscow «Mospriroda», Moscow, 119192, Russian Federation

Cultivated poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of Cherepovets (Vologda province)[2]

The aim of the study was to reveal the species composition of both cultivated poplars and naturally occurring in small towns of Northern Russia. So far poplar species composition has been studied in big cities like Moscow and St. Petersburg only. We identified species, hybrids and cultivars using their morphological characters. In the town of Cherepovets of Vologda Province we found the following species cultivated as ornamentals in 2018: one local ***Populus*** species (***P. tremula***), two species introduced from foreign regions (***P. laurifolia***, ***P. longifolia***), and twelve interspecific hybrids, both spontaneous and cultigenous, one of which we failed to identify. Hybrids, especially complex ones (***P.*** × ***sibirica*** and others) are dominating over "pure" species. The composition of poplar taxa in this town is similar to that of Moscow, with some differences due to the northern position of the town (lower number of pyramidal cultivars, lack of P. nigra) and its relatively small area (species from remote regions, ***P. deltoides***, ***P. simonii***, rarely if ever planted there).

Key words: poplar (*Populus*), species nomenclature, hybrids, cultivars.

CITATION: Garin E.V., Nasimovich Yu.A. Cultivated poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of Cherepovets (Vologda province). ***Socialno-ecologicheskie technologii***. 2018. № 3. Pp. 22–32.

[2] The work was carried out as part of the state budget theme No. AAAA-A18-118012690099-2 "The vegetation cover of water bodies and watercourses of Russia: structure and dynamics" (under the guidance of A.G. Lapirov, PhD in Biology) with partial support from RFBR (grant No. 16-04- 01542).

Хотя тополя (*Populus* L.) массово используются в озеленении, их видовой состав, в том числе состав гибридогенных таксонов, плохо изучен в Европейской России, не ясны ареалы используемых таксонов. Такое положение связано с неразработанностью номенклатуры и систематики гибридных тополей, некорректностью описания новых гибридов и культиваров в России и Западной Европе в конце XIX в. и в первой половине XX в. [Адвентивная флора Москвы.., 2012; Костина, Насимович, 2018]. Исправить ситуацию трудно из-за малого числа специалистов, умеющих определять культивары и спонтанные гибриды тополей. В настоящее время предпринимаются попытки предварительного описания многообразия городских тополей в разных городах России, и любые сведения, собранные специалистами, могут представлять интерес.

Материалы и методы

Исследование проводили в 2018 г. маршрутным методом. Маршрут проходил по разным участкам города (парк, берег реки, обычная жилая застройка, коттеджная застройка и т.д.). Все обнаруженные виды и гибриды тополей были сфотографированы (крона целиком, ветка вблизи) и загербаризированы. Идентификация видов и гибридов проводилась по морфологическим признакам с использованием публикаций по тополям Санкт-Петербурга [Цвелев, 2001] и Москвы [Адвентивная флора Москвы.., 2012].

Собранный материал хранится в Гербарии флоры Ярославской области (международный акроним – GARIN); при необходимости в тексте статьи даны инвентарные номера гербарных образцов.

Результаты

В городском озеленении г. Череповец более или менее достоверно были выявлены 14 видов и приравненных к ним внутрисекционных и межсекционных гибридов тополей. Еще ряд гибридных форм определить не удалось, и мы приводим только их описания. В основном, в городе культивируются межсекционные гибриды секций *Aigeiros* Duby (черные тополя) и *Tacamahaca* Spach (бальзамические тополя). Мы приводим их основные диагностические признаки, а также наши варианты определения родительских видов и предполагаемые бинарные названия гибридных таксонов. Для краткости изложения длина черешка, ширина и длина листовой пластинки сравниваются с аналогичными показателями для *P.* × *sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov – основного и массового тополя городского озеленения в среднерусских городах

[Скворцов, 2007; Адвентивная флора Москвы.., 2012]. Этот тополь обладает относительно длинными черешками и среднеразмерными ромбовидно-яйцевидными листьями, которые в 1,5–2 раза длинней своей ширины; максимальное расширение заметно смещено к основанию; основание листовой пластинки чаще всего сложное: чуть сердцевидное у самого черешка, далее округлое с переходом в ширококлиновидное, иногда с еле намеченной выемкой в месте такого перехода; вершина листа острая и слегка оттянутая; нижняя поверхность светлее верхней, хотя цветовой контраст не очень резкий.

Выявленные виды и гибриды рассматриваются в традиционной последовательности: белые тополя и осина, их гибриды между собой, черные тополя и их внутрисекционный гибрид, бальзамические тополя и их внутрисекционные гибриды, межсекционные гибриды черных и бальзамических тополей. Выявленные таксоны пронумерованы. Не пронумерованы виды в двух случаях. Во-первых, это виды, присутствующие только как составная часть гибридов, перед их названием поставлен знак «–» («минус»), причем добавление еще и знака вопроса «–?» означает, что такой вид не найден в чистом виде, но может быть найден, т.к. способен произрастать в данных климатических условиях. Во-вторых, таксон не пронумерован при отсутствии уверенности в правильности его определения, в таком случае перед названием вида стоит знак вопроса.

Белые тополя и их гибриды с осиной

– *Populus alba* L. (*P. alba* var. *alba*) – Тополь белый, типичная форма с раскидистой кроной. Более южный вид. Присутствует только в составе своих гибридов.

– *P. bolleana* Lauche (*P. alba* var. *bolleana*) – Тополь Болле, или пирамидальная форма тополя белого. Значительно более южный вид. Присутствует только в составе своего гибрида с осиной.

1. *P. tremula* L. – Осина. Единственный местный вид тополя в Вологодской области. На природных территориях обычен, среди застройки изредка растет спонтанно, культивируется, но редко.

2. *P.* × *canescens* (Aiton) Sm. [*P. alba* L. var. *alba* × *P. tremula* L.] – Тополь сереющий. Вероятно, культивар, созданный А.С. Яблоковым в подмосковной Ивантеевке. Крона раскидистая. Подрост, в том числе корнеотпрысковый, если он не достиг 2–3 м высоты, не отличается от *P. alba*, из-за чего иногда указывается на культивирование и дичание *P. alba* значительно севернее Москвы, но эти сведения относятся к *P.* × *canescens*. В дальнейшем листья постепенно теряют опушение,

сереют и округляются, и дерево начинает все больше походить на осину. Обычен в культуре, энергично размножается корневыми отпрысками. Вырастает на природных территориях вдали от мест культивирования, но редко. Вероятно, имеются несколько клонов с различной формой кроны: с округлой или овальной, с менее правильной раскидистой. Высажен, в частности, близ Парка Победы, на набережной р. Ягорбы, по ул. Ленина и в других местах.

3. *Populus* × *jablocowii* Jabl., descr. ross. [*P. bolleana* Lauche × *P. tremula* L.; *P. alba* var. *bolleana* × *P. tremula*] – Тополь Яблокова. Культивар, созданный А.С. Яблоковым, искусственный гибрид осины и среднеазиатского *P. bolleana*. Может рассматриваться и как пирамидальная форма *P.* × *canescens*, если считать *P. alba* и *P. bolleana* формами того же вида. Редко. Наблюдался на закрытой территории, и не было возможности рассмотреть дерево вблизи. Но этот культивар в последние годы в Средней России повсеместно встречается чаще похожего *P.* × *sowietica pyramidalis* Jabl., descr. ross. [*P. alba* L. × *P. bolleana canadensis* Lauche; *P. alba* var. *alba* × *P. alba* var. *bolleana*].

Черные тополя и их внутрисекционный гибрид

–? *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall – Тополь дельтовидный. Американский вид. Пока зарегистрирован только как составляющая часть некоторых гибридов (*P.* × *canadensis* и, возможно, другие). Вероятно, проник на данную территорию уже в виде гибридов.

–? *P. nigra* L. – Тополь черный. Имеется только как составляющая часть многих гибридов, в том числе *P.* × *sibirica*, а в «чистом» виде, возможно, отсутствует: единственный сбор (№№ 18200 и 18201), изначально определенный как *P. nigra*, имел на отдельных черешках немногочисленные волоски, что говорит о небольшом участии бальзамических тополей (см. ниже).

4. *P.* × *canadensis* Moench [*P. deltoides* W. Bartram ex Marshall × *P. nigra* L.] – Тополь канадский. Изредка, в т.ч. на ул. Гоголя (во дворе Управления образования): желёзки на стыке черешка и листовой пластинки почти на всех листьях, край листа в его верхней части с ресничками (№ 17425), но листья по размеру и форме не похожи на листья *P. deltoides*.

Бальзамические тополя и их внутрисекционные гибриды

5. *P. laurifolia* Ledeb. – Тополь лавролистный. Сибирский вид. Отличается светлыми (желтоватыми, желтовато-сероватыми) и, главное, остроребристыми 1–2-годичными осями побегов, а также иногда очень узкими листьями (в 1,5–6 раз длинней ширины). Одно крупное дерево

с ребристыми молодыми веточками в кроне найдено в Парке культуры и отдыха (№ 18206). Черешки короткие. Основания листьев клиновидные или овальные близ самого черешка. Вершина листа почти не оттянута. Цветовой контраст верхней и нижней поверхности не очень большой.

6. *Populus longifolia* Fisch. – Тополь длиннолистный. Вид неизвестного происхождения. Невысокие деревья, нередко окруженные густыми «рощицами» разновозрастного корнеотпрыскового подроста. Все веточки цилиндрические, без ребристости. Листья эллиптические, в 2–3 раза длинней ширины, сверху черно-зеленые, снизу – почти белые, черешки длиной до 5–8 см, почки – до 3 см. Происхождение не выяснено [Скворцов, 2008]. Обычен. Высажен вдоль аллеи к реке близ Парка Победы, на ул. Мамлеева и в других местах. Часто дичает.

7. Наблюдался также выросший спонтанно безымянный гибрид *P. longifolia* × *P. suaveolens* (№ 17473); он отличается менее длинными черешками, максимальным расширением листа почти в середине и узкими короткими оттянутыми кончиками почти всех листьев.

? *P. suaveolens* Fisch. – Тополь душистый. Пока надежно зарегистрирован только как составляющая часть некоторых гибридов (см. *P.* × *sibirica*, *P.* s.p.). Собраны два образца (№№ 16391 и 17429), очень похожие на *P. suaveolens*: почти овальные листья с овальным или чуть сердцевидным основанием и острой вершиной, оттянутой в короткий кончик, коробочки 3-створчатые, почти весь комплекс признаков бальзамических тополей. Тем не менее, черешки у них длинные, слегка сплюснутые (у одного образца), с довольно крупными желёзками на стыке с листовой пластинкой, вершина оттянута не очень резко, а максимальное расширение листовой пластинки слегка сдвинуто к основанию, все это может означать небольшое участие *P. deltoides*. Менее вероятно, что это нетипичные формы *P. suaveolens*, который в природе очень изменчив.

– *P. trichocarpa* Torr. et Gray ex Hook. Североамериканский вид. Найден только в составе своих гибридов, причем редких.

8. *P.* × ‘Lettland’ (*P.* × *trichocarpa* ‘Lettland’) – Тополь латышский, латвийский (№№ 18186, 18187; возможно также 18185). Гибрид не вполне понятного состава, но с большим участием *P. trichocarpa*; широко используется в Прибалтике и Скандинавии [Циновскис, 1977]. Черешки сравнительно длинные, слегка сплюснутые или не сплюснутые с боков, по всей длине с бороздкой; листовые пластинки округлые или широкояйцевидные, основания округлые или чуть приплюснутые, реже слегка сердцевидные; боковые края треугольно сходятся к вершине, где обычно оттянуты в короткий носик; верх листа интенсивно-зеленый, довольно

темный, с матовым блеском, низ – серовато-беловатый, т.е. очень резкий цветовой контраст! Несколько деревьев наблюдались на набережной близ Парка Победы.

? *Populus* × *generosa* Henry – Тополь возобновляющийся (№ 18185). Обычно интерпретируется как *P. deltoides* s. l. × *P. trichocarpa* [Цвелёв, 2001], но может оказаться возвратным гибридом – *P. trichocarpa* × (*P. trichocarpa* × *P. deltoides*), т.к. признаки *P. trichocarpa* выражены сильнее (наше предположение). Тоже известен в Прибалтике и Скандинавии [Циновскис, 1977]. Очень похож на предыдущий (такой же блеск, цветовой контраст), но листовые пластинки чуть короче, широкояйцевидные, реже почти округлые, основания неглубокосердцевидные, реже округлые. Встречен 1 раз, но не исключено, что это не вполне типичный экземпляр предыдущего гибрида. В любом случае в Череповце изредка встречаются гибриды с участием тополя волосистоплодного.

P. s.p. – эффектный культивар с крупными округлыми листьями (№ 17421). В посадках на ул. Краснодонцев. Определить название и надежно установить родительские виды не удалось, но отчетливая бороздка, проходящая по всему черешку, вынуждают отнести его к секции бальзамических тополей. Листья очень крупные, сверху интенсивно-зеленые, темные, снизу – серовато-беловатые; черешки длинные, цилиндрические (не сплюснутые), с небольшими парными желёзками на стыке с листовой пластинкой; основание листа в целом округлое, но с сердцевидностью у самого черешка; вершина оттянута в короткий кончик. Культивар может оказаться редкой формой *P. suaveolens* с крупными листьями и длинными черешками, но возможно также значительное участие *P. longifolia* (или *P. trichocarpa*?) и небольшое *P. deltoides*. В любом случае предполагается работа селекционера, который добивался округлости и большого размера листьев.

Межсекционные гибриды черных и бальзамических тополей

9. *P. nigra* L. × *P. suaveolens* Fisch. Характерны круглые листья с резко оттянутым узким «носиком» длиной 1–1,5 см. Отдельные листья со слабо намеченной ромбовидностью. Край листа относительно ровный. У старых деревьев бывает чуть плакучая крона. Листва остается зеленой в то время, когда у *P.* × *sibirica* уже пожелтела и частично облетела. Возможно, это и есть тополь Разумовского – *P.* × *rasumovskoe* Schrod. ex Wolkenstein, или *P.* × *rasumowskiana* R.I. Schrod. ex Dippel. М. Волькенштейн изначально представил его как *P. nigra* × *P. suaveolens*: «большое дерево, листья округлые...» [Wolkenstein, 1882, p. 108]. Обычный, но не массовый гибрид. Имеется в Парке Победы

и в других местах. Изменчив: иногда ромбовидность листа хорошо заметна; встречаются экземпляры тоже с округлыми листьями и длинным носиком, но край листа сильно зубчатый, носик оттянут не так резко, лист длиннее. Не исключено, что это более сложный гибрид – *Populus* × *sibirica* × (*P. nigra* × *P. suaveolens*) или *P.* × *canadensis* × *P. suaveolens*. Наблюдался экземпляр с голубоватым оттенком листьев (№№ 17419, 17423, 17424, 18177, 18192, 18196, 18208, 18209).

10. Возможно, иногда встречаются возвратные гибриды с очень малой долей участия *P. suaveolens* (25% и менее): так, например, одно дерево с берега р. Ягорбы (№ 18200) по всем признакам соответствовало *P. nigra*, но на отдельных черешках наблюдались немногочисленные волоски.

11. *P.* × *petrovskoe* R. I. Schroed. ex Wolkenst. (*P.* × *petrowskiana* R.I. Schroed. ex Dippel) – Тополь петровский. Вероятно, то же, что *P.* × *berolinensis* K. Koch (C. Koch), если предположить, что в первоописании ошибочно принят за гибрид *P. laurifolia* × *P. nigra* L. var. *italica*. «Типовое дерево» сохранилось в Москве перед главным зданием Тимирязевской (Петровской) академии. Отличается от *P.* × *sibirica*, в основном, более короткими листьями: наиболее короткие и характерные листья укороченных побегов только в 1,2 раза длинней ширины. Они широкояйцевидные, с хорошо проступающей ромбовидностью, сложным неровным основанием и не резко оттянутой вершиной. Крона полупирамидальная, с устремленными почти вверх верхними ветвями, из-за обильных побегов от спящих почек начинается почти от земли. Возможный состав родительских видов: *P. suaveolens* × (*P. deltoides* × *P. nigra*) [Wolkenstein, 1882]; *P. laurifolia* × (*P. deltoides* × *P. nigra* var. *italica*) (наши представления). Обычно. На набережной близ Парка Победы и в других местах. Эффектно одиноко стоящее дерево на газоне близ ДК Металлургов (№ 18195).

12. *P.* × *sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov – Тополь сибирский. Представления о родительских видах: *P. balsamifera* × *P. nigra* [Скворцов, 2007; Калужская флора, 2010]; *P. moscowiensis* (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*) × *P. nigra* [Адвентивная флора Москвы.., 2012]. Описан выше. Массовый вид городского озеленения, зарегистрирован, в частности, на ул. Парковая 8А, в Парке Победы и в парковом участке близ него (особенно много), на набережной р. Ягорбы, на улицах Мамлеева, Ленина, Набережная, Горького и др. На набережной р. Ягорбы наблюдался экземпляр со слегка плакучими ветвями.

? *P.* × *nevensis* P.L. Bogdanov [(*P. deltoides* × *P. nigra*) × (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*)] – Тополь невский. К концу августа листва большинства деревьев *Populus* × *sibirica* пожелтела и частично облетела, но некоторые

почти такие же деревья остались зелеными и, возможно, они принадлежат данному сложному гибриду. Наблюдался в Парке Победы.

Различные гибриды *Populus* × *sibirica* с «чистыми» видами и простыми гибридами. Деревья, которые обычно определяются как сложные гибриды с преобладанием одного или двух вполне узнаваемых видов, а также с небольшим участием еще какого-то или каких-то, которые определить не удается. Такие гибриды весьма обычны, т.к. обычен тополь сибирский. Они бывают самосевными. Примеры:

13. *P.* × *sibirica* × *P. longifolia* (на берегу близ Парка Победы) (№№ 16388, 18190).

14. *P.* × *sibirica* × *P. suaveolens* (там же) (№ 18188).

Обсуждение

Целесообразно сравнить состав культивируемых в Череповце гибридных тополей с аналогичным составом в Москве, где тополя городского озеленения в настоящее время, наверное, изучены подробнее всего ([Адвентивная флора Москвы.., 2012]; последующие наблюдения М.В. Костиной, Ю.А. Насимовича и др.). Кроме того, московские тополя изучались теми же исследователями, а потому исключаются ошибки, связанные с разным пониманием систематики тополей.

Сходство между культивируемыми флорами Череповца и Москвы заключается в преобладании гибридогенных культиваров и спонтанных гибридов над «чистыми» видами, причем особенно велика доля сложных гибридов (*P.* × *sibirica*). Причина заключается в большей жизненности гибридов в условиях города [Богданов, 1965], а также в легкости межвидовой гибридизации [Адвентивная флора Москвы.., 2012].

Спонтанные гибриды (в том числе *P.* × *sibirica)* в обоих городах преобладают над культиварами.

К видам, образовавшим гибриды, в обоих городах принадлежат наши отечественные *P. alba*, *P. tremula*, *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. suaveolens*, а также среднеазиатский *P. bolleana*, в меньшей степени американский *P. deltoides*, а также *P. longifolia* неизвестного происхождения, и они во многих случаях образуют те же гибриды: *P.* × *canescens*, *P.* × *jablokowii*, *P.* × *canadensis*, *P. longifolia* × *P. suaveolens*, *P.* × *sibirica*, *P. nigra* × *P. suaveolens* (*P.* × *rasumovskoe*?), *P.* × *petrovskoe* и др.

Тем не менее, в Череповце за все время наблюдений обнаружен лишь один пирамидальный тополь (*P.* × *jablokowii)*, что в Москве, например, вряд ли было бы возможно. Еще выше доля различных пирамидальных тополей в Саратове, т.е. гораздо южнее [Костина, Насимович, 2018]. Такое положение связано с тем, что пирамидальность вообще (не только

у тополей) более свойственна югу, т.к. она, вероятнее всего, является приспособлением к более жаркому и сухому климату.

Из «чистых» видов в Череповце найден *Populus laurifolia*, который высаживался в Москве, но к настоящему времени полностью «растворился» в своих гибридах. Возможно, это связано с тем, что озеленение Череповца более молодое.

Зато из «чистых» видов в Череповце не наблюдались *P. deltoides*, *P. nigra* и *P. simonii* Carriere. Тополя дельтовидный и китайский по тем или иным случайным причинам могли высаживаться лишь в самых крупных городах, а тополь черный оказался бы слишком севернее своего природного ареала.

Еще в Череповце найден весьма специфический культивар (*P.* s.p.), пока не обнаруженный в Москве. Зато здесь не наблюдался *P.* × *wobstii* R.I. Schrod. ex Dippel, т.е. культурная флора различных среднерусских городов весьма похожа, но везде имеются те или иные особенности.

Выводы

1. В г. Череповец выявлены и идентифицированы 14 видов и приравненных к ним внутрисекционных и межсекционных гибридов тополей. Еще ряд гибридных форм определить не удалось. В основном культивируются межсекционные гибриды секций *Aigeiros* Duby (черные тополя) и *Tacamahaca* Spach (бальзамические тополя), но обычен также один гибридный культивар из секции *Populus* (белые тополя и осины).

2. Культурная и спонтанная флора тополей Череповца и Москвы очень похожи: тополя в обоих городах составляют значительную часть всей культурной дендрофлоры; гибридные культивары и спонтанные гибриды везде преобладают над «чистыми» видами; сложные гибриды везде преобладают над простыми гибридами; спонтанные гибриды и особенно *P.* × *sibirica* везде преобладают над культиварами; гибриды везде образованы преимущественно отечественными видами тополей, к которым везде в небольшом количестве примешиваются тополя из других стран; состав гибридов в первом приближении тоже совпадает.

3. Тем не менее, культурная и спонтанная флора тополей Череповца демонстрирует некоторые особенности в сравнении с московской: в Череповце существенно меньше участие в озеленении пирамидальных форм и не наблюдался *P. nigra*, что можно объяснить более северным местоположением города; здесь не высаживаются (или высаживаются существенно реже) «чистые» виды из удаленных регионов – *P. deltoides*, *P. simonii*, что можно объяснить меньшим размером города; имеются также особенности, которые можно интерпретировать как случайные.

Библиографический список / References

1. Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. М., 2012. [Mayorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti [Adventive flora of Moscow and the Moscow region]. Moscow, 2012.]

2. Богданов П.Л. Тополя и их культура. М., 1965. [Bogdanov P.L. Topolya i ikh kul'tura [Poplars and their cultivation]. Moscow, 1965.]

3. Костина М.В., Насимович Ю.А. Культивируемые тополя (*Populus*, *Salicaceae*) Саратова и Энгельса (Саратовская область) // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 33–42. [Kostina M.V., Nasimovich Yu.A. Cultivated poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of Saratov and Engels (Saratov province). *Socialno-ecologicheskie technologii*. 2018. № 3. Pp. 33–42.]

4. Скворцов А.К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2007. Вып. 193. С. 41–45. [Skvortsov A.K. About the Siberian Balsamic Poplar. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada*. 2007. Vol. 193. Pp. 41–45.]

5. Цвелёв Н.Н. О тополях (*Populus*, *Salicaceae*) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 2. С. 70–78. [Tsvelev N.N. About poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of St. Petersburg and Leningrad region. *Botanicheskii Zhurnal*. 2001. Vol. 86. № 2. Pp. 70–78.]

6. Циновскис Р.[Е]. Два редких полузабытых вида рода тополь (*Populus* L.) с северо-запада Северной Америки и близкие им виды и гибриды в Латвии // Ботанические сады Прибалтики. Охрана растений. Рига, 1977. С. 175–196. [Tsinovskis R.[E]. Two rare half-forgotten species of the genus Poplar (Populus L.) from the north-west of North America and related species and hybrids in Latvia. *Botanicheskie sady Pribaltiki*. *Okhrana rastenii*. Riga, 1977. Pp. 175–196.]

Статья поступила в редакцию 25.08.2018

The article was received on 25.08.2018.

Гарин Эдуард Витальевич – кандидат биологических наук; научный сотрудник лаборатории высшей водной растительности, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок Некоузского р-на Ярославской обл.

Garin Eduard V. – PhD in Biology; researcher at the Laboratory of Higher Aquatic Plants, Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouz district, Yaroslavl Region

E-mail: garinev@mail.ru

Насимович Юрий Андреевич – экскурсовод эколого-просветительского центра «Конный двор», Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы «Мосприрода»

Nasimovich Yuri A. – guide the the Ecological-educational Center, State Environmental Protection Budgetary Institution of Moscow «Mospriroda»

E-mail: nasimovich@mail.ru

DOI: 10.31862/2500-2963-2018-3-33-42

М.В. Костина*, Ю.А. Насимович**

* Московский педагогический государственный университет,
119991 г. Москва, Российская Федерация

** Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы «Мосприрода»,
119192 г. Москва, Российская Федерация

Культивируемые тополя (*Populus*, *Salicaceae*) Саратова и Энгельса (Саратовская область)

Цель исследования состояла в изучении видового состава тополей, культивируемых южнее Москвы, т.к. в настоящее время их состав изучен, в основном, в крупных северных городах – Москве, Санкт-Петербурге. Идентификацию видов, гибридов и культиваров проводили по морфологическим признакам. В Саратове и Энгельсе в культуре отмечены 2 местных вида рода Populus (***Populus alba***, ***P. nigra***), 1 вид из другого региона (***P. simonii***) и около 10 межвидовых гибридов, преимущественно культиваров. ***P. nigra*** представлен двумя хорошо различимыми формами. Гибриды и особенно сложные гибриды (***P.*** × ***petrovskoe***) преобладают над «чистыми» видами. Ситуация с тополями в этих городах в первом приближении сходна с тем, что можно видеть в Москве, но имеются существенные отличия, обусловленные более южным положением этих городов, сравнительно малой их площадью, нахождением внутри ареала ***P. nigra*** и вне ареала массового распространения ***P. longifolia***.

Ключевые слова: тополь (***Populus***), номенклатура видов, гибриды, культивары.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Костина М.В., Насимович Ю.А. Культивируемые тополя (***Populus***, ***Salicaceae***) Саратова и Энгельса (Саратовская область) // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 33–42.

DOI: 10.31862/2500-2963-2018-3-33-42

M.V. Kostina*, Yu.A. Nasimovich**

* Moscow Pedagogical State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

** State environmental protection budgetary institution of Moscow "Mospriroda",
Moscow, 119192, Russian Federation

Cultivated poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of Saratov and Engels (Saratov province)

The aim of the study was to find out taxonomic composition of poplars cultiva-ted to the south of Moscow, which is poorly known compared to big northern cities like Moscow or St. Petersburg. Species, hybrids and cultivars were identified by morphology. In Saratov and Engels we found two local species of Populus (***Populus alba***, ***P. nigra***), 1 alien (***P. simonii***) and about 10 hybrids, mostly cultivars. ***P. nigra*** is represented by two well distinguished varieties. Hybrids, especially the complex ones (***P.*** × ***petrovskoe***) are predominant over "pure" species. The composition of ornamental poplars in these towns is approximately similar to Moscow, differences are due to a more southern location, smaller size of the towns, and their position inside the ***P. nigra*** and outside the ***P. longifolia*** areas.

Key words: poplar (***Populus***), species nomenclature, hybrids, cultivars.

CITATION: Kostina M.V., Nasimovich Yu.A. Cultivated poplars (***Populus***, ***Salicaceae***) of Saratov and Engels (Saratov province). ***Socialno-ecologicheskie technologii***. 2018. № 3. Pp. 33–42.

Хотя тополя (*Populus* L.) массово используются в озеленении, их видовой состав, в том числе состав гибридогенных таксонов, плохо изучен и в городах Саратовской области, и в Средней России в целом. Такое положение связано с неразработанностью номенклатуры и систематики гибридных тополей, некорректностью описания новых гибридов в России и Западной Европе в конце XIX в. и в первой половине XX в. (описания в 2–3 строки, без рисунка, без типовых гербарных образцов), отсутствием ключей для определения межвидовых гибридов и культиваров. Бывало, что селекционеры и садоводы, пренебрегая

гербаризацией и описаниями, передавали обществу «типовые деревья» для размножения черенками или корневыми отпрысками, но эти деревья давно погибли, и мы достоверно не знаем, к какому облику растения следует относить те или иные бинарные названия. Кроме того, в России (и в Западной Европе?) на рубеже XIX и XX вв. некоторые таксоны были определены с ошибкой, и эти ошибки оказались повторены во всех отечественных публикациях XX в. Например, за американский *Populus balsamifera* L. был принят массово культивируемый сложный гибрид трех российских видов [Адвентивная флора Москвы.., 2012], который позднее был описан А.К. Скворцовым (2007) как *P.* × *sibirica*.

С начала XXI в. в основных ботанических центрах России (Санкт-Петербург, Москва и др.) положение стало меняться к лучшему: появились обзорные работы по городским тополям [Цвелёв, 2001; Адвентивная флора Москвы.., 2012], появились специалисты, которые могут определить значительную часть гибридов и культиваров городского озеленения, но вне этих центров многообразие городских тополей остается почти не изученным. Это, в свою очередь, означает, что мы не знаем распространение по стране многих гибридных таксонов и культиваров.

Чтоб исправить данную ситуацию, группой московских исследователей предприняты попытки предварительного описания многообразия городских тополей в разных городах России, в том числе в Саратовской области.

Материалы и методы

19–23 июня 2018 г. М.В. Костина изучила видовой состав тополей в городах Саратове и Энгельсе Саратовской обл. Исследования проводились маршрутным методом. Маршрут был проложен так, чтобы охватить различные по характеру застроенные и природные территории этих городов. Был собран гербарий тополей, переданный на хранение в Гербарий Главного ботанического сада РАН (MHA). Определение образцов в том же году было проверено и в отдельных случаях скорректировано М.В. Костиной и Ю.А. Насимовичем. Идентефикацию видов, гибридов и культиваров проводили по морфологическим признакам, используя публикации по тополям Санкт-Петербурга [Цвелёв, 2001] и Москвы [Адвентивная флора Москвы.., 2012]. Кроме того, в ходе полевых исследований произведена оценка встречаемости в городе тех или иных видов и гибридов тополей. Основное внимание было уделено секциям

черных и бальзамических тополей, хотя отдельные наблюдения были выполнены также по белым тополям.

Результаты

В ходе работы в городском озеленении были выявлены следующие виды и приравненные к ним межвидовые гибриды тополей, которые мы рассматриваем в стандартном порядке перечисления секций – белые, черные и бальзамические тополя, начиная с «чистых» видов и заканчивая гибридами; в конце рассматриваются межсекционные гибриды черных и бальзамических тополей в порядке от простых к сложным.

1. *Populus alba* L. [*P. alba* var. *alba*] – Тополь белый, серебристый (типичная форма – с широкой кроной). Присутствует в озеленении, но оценка встречаемости не производилась из-за визуального сходства со своими гибридами.

2. *P.* × *canescens* (Aiton) Sm. [*P. alba* L. var. *alba* × *P. tremula* L.] – Тополь сереющий. С раскидистой кроной. Культивар. Присутствует в озеленении, но оценка встречаемости не производилась из-за визуального сходства с другими тополями своей секции.

3. *P.* × *jablocowii* Jabl. [*P. bolleana* Lauche × *P. tremula*; *P. alba* var. *bolleana* × *P. tremula*] – Тополь Яблокова. С пирамидальной кроной. Культивар, созданный в XX в. А.С. Яблоковым – искусственный гибрид среднеазиатского тополя Болле и осины; в озеленительной практике – тополь Болле, что ошибочно. Нередко? Оценка встречаемости данного гибрида приводится со знаком вопроса из-за визуального сходства с *P.* × *sowietica pyramidalis* Jabl. [*P. alba* × *P. bolleana*; *P. alba* var. *alba* × *P. alba* var. *bolleana*] – тополем советским пирамидальным, наличие которого не исключается, хотя он не был найден.

4. *P. nigra* L. var. *nigra* – Тополь черный; Осокорь. С раскидистой кроной и сравнительно небольшими листьями. Дикая форма, типичная форма. В озеленении встречается изредка, но в большом количестве произрастает в естественных приречных биотопах. Однажды в озеленении найден экземпляр тополя черного с особенно крупными листьями. Возможно, это культивар. Какие-либо признаки гибридизации с другими видами, несмотря на внимательное рассмотрение гербарного образца, не выявлены.

5. *P. nigra* L. var. *italica* [*P. pyramidalis* Rosier; *P. italica* Moench] – Тополь итальянский, пирамидальный, черный пирамидальный, ломбардский; Раина. С пирамидальной кроной. Нередко. На втором месте по встречаемости среди своего подрода (среди черных и бальзамических тополей). Считается «чистым» представителем секции чер-

ных тополей, но имеет некоторые признаки межсекционного гибрида черных и бальзамических тополей: черешки иногда чуть опушены, листовые пластинки округлены и расширены, молодые веточки иногда чуть ребристы. Важно отметить, что севернее Саратова, в том числе в Москве [Якушина, 1982], в озеленении используется не настоящая раина, а более зимостойкий гибрид раины с типичной формой тополя черного. Визуально этот культивар, созданный А.С. Яблоковым (тополь «Русский»), не отличается от раины. Но мы можем утверждать, что в Саратове имеется и успешно культивируется настоящая раина, т.к. при создании ее северного аналога А.С. Яблоков скрестил раину именно из Саратова с тополем черным типичным (осокорем) из Уфы. Крона данного культивара пирамидальная, ствол прямой.

6. *Populus simonii* Carriere ‘Subpendula’ – Тополь китайский, Симона, Пржевальского. Полуплакучая форма. Культивар. Изредка.

7. Круглолистный узконосый тополь – гибрид *P. nigra* L. и *P. suaveolens* Fisch. или возвратный к *P. suaveolens* гибрид тех же двух тополей. Листья аккуратные (похожи один на другой), совершенно круглые или чуть овальные, с ровным краем, вершина листа резко оттянута в узкий носик длиной 1–2 см. Без желёзок. Веточки не ребристы. Исключительно мужские особи, т.е., вероятнее всего, культивар. Вполне соответствует первоописанию тополя Разумовского (*P.* × *rasumovskoe* R.I. Schrod.) у М. Волькенштейна: «Гибрид с участием тополя черного, опыленного пыльцой *P. suaveolens*. Большое дерево, листья округлые, меньше, чем у предыдущего сорта (у тополя петровского. – М.К., Ю.Н.). Побеги цилиндрические» [Volkenstein, 1882, p. 108]. Изредка.

8. *P.* × *sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov [? *P.* × *moscowiensis* R.I. Schrod. (*P. laurifolia* Ledeb. × *P. suaveolens*) × *P. nigra*] – Тополь сибирский. Ошибочно бытует в среде озеленителей в качестве тополя бальзамического или (реже) в качестве гибрида бальзамического и черного тополей. Изредка. На четвертом-пятом месте по встречаемости среди своего подрода (среди черных и бальзамических тополей).

9. Крупнолистный тополь с закругленным основанием большинства листьев. С желёзками. Веточки в сечении округлые или чуть угловатые, но не сильно ребристые. Понимается нами как *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall × (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*), или *P. deltoides* × *P.* × *moscowiensis*, что то же самое. Изредка. На четвертом-пятом месте по встречаемости среди своего подрода (среди черных и бальзамических тополей). Возможно, соответствует так называемому «тополю крупнолистному», который иногда рассматривается как одна из форм *P.* × *angulata* Aiton. Тем не менее, сближение нашего гибрида

с *P.* × *angulata* вряд ли правильно, так как *P.* × *angulata* характеризуется сильно ребристыми веточками, из-за чего рассматривается нами как *P. deltoides* × *P. laurifolia*.

10. *Populus* × *petrovskoe* R.I. Schroed. ex Wolkenst (*P.* × *petrowskiana* R.I. Schroed. ex Dippel) – Тополь петровский. По контуру листовой пластинки в первом приближении похож на круглолистный узконосый тополь, но край листа неровный, основание сложное, часто с выемкой на каждой стороне. Порослевые побеги ребристые, часто с желёзками. Крона с некоторыми чертами полупирамидальности. По М. Волькенштейну: «Гибрид с участием *P. canadensis* [*P. deltoides* × *P. nigra*], опыленного пыльцой *P. Suaveolens*» [Volkenstein, 1882, p. 108]. Нередко. На первом месте по встречаемости среди своего подрода (среди черных и бальзамических тополей).

Наблюдались также сложные комбинации родительских видов, гипотетически включающие четыре родительских вида или только три, но в более сложном соотношении. Пример первого случая: *P. deltoides* (3/8), *P. laurifolia* (2/8), *P. suaveolens* (2/8) и *P. nigra* (1/4); изредка. Пример второго случая: *P. nigra* (1/2), *P. laurifolia* (3/8) и *P. deltoides* (1/8); редко.

Несколько другие комбинации тех же родительских видов 22.06.2018 г. удалось наблюдать в Саратове на песчаном пляже, расположенном на острове посреди Волги. Здесь был высажен культивар, напоминающий гибрид *P. nigra* L. var. *italica* и *P.* × *sibirica*. Кроме того, здесь наблюдались самосевные деревца, которые можно определить как:

1) *P. nigra* × *P. suaveolens* – листья, как у круглолистного узконосого тополя (см. выше), но менее аккуратные, разные по форме, т.е. речь идет не о культиваре, а о спонтанных гибридах;

2) *P. nigra* var. *italica* (3/4) × *P. suaveolens* (1/4)? – тополь итальянский с отдельными чертами бальзамических тополей и, прежде всего, тополя душистого: листья в кроне шире, чем у *P. nigra* var. *nigra*, иногда с чуть опушенными черешками и даже с бороздкой, на корневой поросли бороздки часто;

3) *P. nigra* × *P.* × *sibirica*, единично.

Обсуждение

Целесообразно сравнить состав культивируемых в Саратове и Энгельсе видов и гибридов тополей с аналогичным составом в Москве, где тополя городского озеленения в настоящее время, наверное, изучены подробнее всего ([Адвентивная флора Москвы.., 2012]; последующие наблюдения М.В. Костиной, Ю.А. Насимовича и др.). Кроме

того, московские тополя изучались теми же исследователями, а потому исключаются ошибки, связанные с разным пониманием систематики тополей.

Всего в озеленении Саратова и Энгельса выявлены 2 местных вида (*Populus alba*, *P. nigra*), 1 вид из другого региона (*P. simonii*) и примерно 10 межвидовых гибридов, преимущественно культиваров. *P. nigra* представлен двумя хорошо различимыми формами. В озеленении Москвы (в лесопарках) присутствует только 1 местный вид (*P. tremula*), т.к. в этом регионе вообще имеется лишь 1 местный вид тополя, зато «чистых» видов из других регионов выявлено 7: *P. alba*, *P. nigra*, *P. deltoides*, *P. laurifolia* (в прошлом), *P. longifolia*, *P. suaveolens*, *P. simonii*, а межвидовых гибридов – не менее 15; кроме того, *P. nigra* и *P. suaveolens* представлены двумя резко различными формами ([Адвентивная флора Москвы.., 2012]; новые данные Ю.А. Насимовича). Значит, в Саратове и Энгельсе выявлено почти в 2 раза меньше видов, гибридов и форм тополей, что частично отражает реальность, а частично объясняется малым временем сбора данных. Поэтому в данном случае для нас важнее сравнить города не по общему числу выявленных таксонов, а по соотношению преобладающих таксонов и по особенностям этих таксонов (гибриды или «чистые» виды, простые или сложные гибриды, гибриды российских или американских видов, спонтанные гибриды или культивары и т.д.).

При таком сравнении обнаруживается, прежде всего, сходство между городами. Гибриды везде преобладают над «чистыми» видами, хотя в Саратове и Энгельсе это тополь петровский, а в Москве – тополь сибирский. Сложные гибриды (те же тополя петровский и сибирский) везде преобладают над простыми гибридами. Всю совокупность гибридов везде можно свести к результату гибридизации между теми же несколькими видами и, прежде всего, российскими видами (*P. nigra*, *P. laurifolia*, *P. suaveolens*); из американских в качестве исходного вида везде «ощущается» присутствие одного только *P. deltoides*. Везде культивируются как спонтанные гибриды, так и культивары, созданные селекционерами. Из видов, не участвующих в гибридизации, в обоих случаях отмечен *P. simonii*. Какие-либо специфические южные виды или гибриды (кроме «настоящей» раины, почти не отличимой от ее северного варианта) не найдены, и можно утверждать, что если они даже имеются, то не являются обычными в городском озеленении.

Тем не менее, между городами имеются существенные отличия. Сразу же бросается в глаза, что в Саратове и Энгельсе заметно выше доля пирамидальных форм (*P.* × *jablocowii*, *P. nigra L.* var. *italica*),

и одно из объяснений – более южное положение этих городов. Пирамидальность вообще (не только у тополей) более свойственна югу, т.к. она, вероятнее всего, является приспособлением к более жаркому и сухому климату: деревья хорошо освещаются при низком солнце, а в середине дня, в максимальную жару, они подставляют высоко поднявшемуся солнцу малую часть своей поверхности. Кроме того, в условиях открытой местности (вне леса) пирамидальность и компактность кроны предохраняют дерево от ветра: уменьшают вероятность поломки ствола, снижают испарение влаги. Конечно, в данном случае мы говорим о культиварах, но и они подбирались с учетом устойчивости к окружающей среде.

Важно также, что в Саратове и Энгельсе доля тополей в городском озеленении вообще существенно ниже, чем в Москве. Отчасти это объясняется наличием большого числа южных древесных пород, которые не могут расти в Москве, но, наверное, это также результат сознательной деятельности местных озеленителей и властей. Вероятно, в условиях сравнительно небольших городов им лучше удается сорганизоваться и придерживаться единой озеленительной политики, чем в Москве, где независимо действует множество озеленительных организаций, а посадочный материал привозится из многих питомников.

Той же сорганизованностью местных озеленителей можно объяснить преобладание в Саратове и Энгельсе культиваров над спонтанными гибридами. В Москве спонтанные гибриды и, прежде всего, сильно «пылящий» *Populus* × *sibirica* преобладают над другими тополями.

Во всех городах роль *P. nigra* в гибридизации весьма велика, но в Москве имеются также гибриды без участия этого тополя (*P.* × *wobstii*, *P.* × *angulata*, *P.* × *jackii* и ряд безымянных). В Саратове и Энгельсе таких гибридов меньше: из выявленных – только *P. deltoides* × *P.* × *moscowiensis*, и это может объясняться нахождением Саратова и Энгельса внутри природного ареала *P. nigra*.

Интересно также, какие именно виды и гибриды тополей не наблюдались в Саратове и Энгельсе, т.е. отсутствуют или редки. Из достаточно обычных московских видов и гибридов это *P. longifolia* Fisch. и его гибриды (*P.* × *wobstii* R.I. Schrod. ex Dippel и др.), а также *P.* × *berolinensis* K. Koch. *P.* × *berolinensis* мог быть просмотрен из-за сходства с *P.* × *sibirica* и *P.* × *petrovskoe*, но просмотр *P.* × *longifolia* и его гибридов вряд ли возможен. Наверное, этот северный тополь там редок или вообще отсутствует, а потому отсутствуют и его гибриды.

Выводы

1. В Саратове и Энгельсе в культуре отмечены 2 местных вида рода *Populus* (*P. alba*, *P. nigra*), 1 вид из другого региона (*P. simonii*) и около 10 межвидовых гибридов, преимущественно культиваров. *P. nigra* представлен двумя хорошо различимыми формами: *P. nigra* var. *nigra*, *P. nigra* var. *italica*. Гибриды и особенно сложные гибриды преобладают над «чистыми» видами; из сложных гибридов оказалось больше всего *P.* × *petrovskoe*; из «чистых» видов больше всего *P. nigra* var. *italica*, хотя «чистота» этого культивара нуждается в доказательстве.

2. Ситуация с тополями в озеленении Саратова и Энгельса в первом приближении сходна с тем, что можно видеть в Москве: гибриды преобладают над «чистыми» видами; среди гибридов больше всего сложных гибридов; всю совокупность гибридов можно свести к результату гибридизации между теми же несколькими «чистыми» видами и, прежде всего, российскими видами (*P. nigra*, *P. laurifolia*, *P. suaveolens*); из американских в качестве исходного вида «ощущается» присутствие только *P. deltoides*; из видов, не участвующих в гибридизации, отмечен только *P. simonii*.

3. Тем не менее, имеются существенные отличия, обусловленные более южным положением городов (преобладание пирамидальных и полупирамидальных форм); малой площадью этих городов в сравнении с Москвой (озеленителям удалось соорганизоваться и не допустить массового присутствия в городе сильно «пылящего» *P.* × *sibirica*; культивары преобладают над стихийными гибридами; тополя вообще составляют небольшую долю в городском озеленении); нахождением городов внутри ареала *P. nigra* (преобладают гибриды с участием *P. nigra*); нахождением городов вне ареала массового распространения *P. longifolia* Fisch. (этот вид и его гибриды не наблюдались, т.е. редки или отсутствуют).

Библиографический список / References

1. Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. М., 2012. [Mayorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti [Adventive flora of Moscow and the Moscow region]. Moscow, 2012.]

2. Скворцов А.К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2007. Вып. 193. С. 41–45. [Skvortsov A.K. About the Siberian Balsamic Poplar. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada*. 2007. Vol. 193. Pp. 41–45.]

3. Цвелёв Н.Н. О тополях (*Populus*, *Salicaceae*) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 2. С. 70–78.

[Tsvelev N.N. About poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of St. Petersburg and Leningrad region. *Botanicheskii Zhurnal*. 2001. Vol. 86. № 2. Pp. 70–78.]

4. Якушина Э.И. Древесные растения в озеленении Москвы. М., 1982. [Yakushina E.I. Drevesnye rasteniya v ozelenenii Moskvy [Woody plants in landscaping Moscow]. Moscow, 1982.]

5. [Wolkenstein M.]. New Plants at the Moscow Exhibition. *The gardeners' chronicle*. *A weekly Ellustrated Journal or Horticulture and Allied Subjects*. 1882. Vol. XVIII. New series. July to December. P. 108.

Статья поступила в редакцию 21.08.2018

The article was received on 21.08.2018.

Костина Марина Викторовна – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Kostina Marina V. – Dr. Biol. Hab.; professor of at Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education

E-mail: mkostina@list.ru

Насимович Юрий Андреевич – экскурсовод эколого-просветительского центра «Конный двор», Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы «Мосприрода»

Nasimovich Yuri A. – guide of the ecological-educational center, State environmental protection budgetary institution of Moscow «Mospriroda»

E-mail: nasimovich@mail.ru

DOI: 10.31862/2500-2964-2018-3-43-61

В.В. Бобров

**Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
117091 г. Москва, Российская Федерация**

Герпетологические исследования в заповедниках России: современное состояние и перспективы развития

Спустя 30 лет после выхода в свет сборника, посвященного герпетологическим исследованиям в заповедниках СССР, рассмотрено состояние этих исследований в соответствии с намеченными тогда приоритетными направлениями. Предложены некоторые новые направления герпетологических исследований в заповедниках России, в частности, изучение критически значимых территорий для земноводных и пресмыкающихся и исследование видов-вселенцев.

Ключевые слова: герпетология, пресмыкающиеся, земноводные, Россия, заповедники.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Бобров В.В. Герпетологические исследования в заповедниках России: современное состояние и перспективы развития // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 43–61.

DOI: 10.31862/2500-2964-2018-3-43-61

V.V. Bobrov

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117091, Russian Federation

Herpetological research in Russian nature reserves: Current status and perspectives of development

The article is devoted to the herpetological research of USSR nature reserves that were described in the scientific journal published over 30 years ago. The author proposes some new directions of herpetological research in nature reserves of Russia, in particular, studying of critically significant territories for amphibians and reptiles and the research of invasive species.

Key words: herpetology, reptiles, amphibians, Russia, nature reserves.

CITATION: Bobrov V.V. Herpetological research in Russian nature reserves: Current status and perspectives of development. ***Socialno-ecologicheskie technologii***. 2018. № 3. Pp. 43–61.

30 лет назад вышел в свет сборник статей, посвященных герпетологическим исследованиям в заповедниках СССР [Амфибии и рептилии заповедных территорий, 1987], в котором была представлена информация по степени изученности земноводных и пресмыкающихся в существующих на тот момент заповедниках, в том числе в 53 заповедниках РСФСР [Боркин, Кревер, 1987; Даревский, 1987] и четырех заповедниках Крыма [Котенко, 1987], находящегося в тот момент в составе Украинской ССР. В заглавной статье сборника [Гаранин, Даревский, 1987] была предложена программа герпетологических исследований в заповедниках, в которой в качестве приоритетных были выделены 3 направления, или этапа:

1) инвентаризация герпетофауны;

2) сбор того минимального количества данных, которое позволяет контролировать ход природных процессов в заповеднике (выявление

сезонной и многолетней динамики численности отдельных видов; изучение их фенологии и факторов, ее определяющих; изучение влияния на герпетофауну заповедника различных антропогенных факторов);

3) проведение более глубоких исследований отдельных сторон биологии земноводных и пресмыкающихся (как правило, это может осуществляться при наличии в заповеднике специалиста-герпетолога): выявление популяционной структуры герпетофауны; изучение поло-возрастной структуры отдельных популяций и ее динамики; изучение питания разновозрастных групп земноводных и пресмыкающихся; изучение размножения отдельных видов; изучение влияния герпетофауны на кормовые объекты и роль земноводных и пресмыкающихся в питании хищников.

В том же 1987 г. начала выходить серия «Флора и фауна заповедников СССР», издаваемая Комиссией АН СССР по координации научных исследований в государственных заповедниках СССР, впоследствии переименованной в Комиссию РАН по заповедному делу (в настоящее время серия носит название «Флора и фауна заповедников» и издается Комиссией РАН по сохранению биологического разнообразия (Секция заповедного дела)), в которой к настоящему времени вышло уже более 25 выпусков, посвященных позвоночным животным различных заповедников России.

Двумя годами ранее, в 1985 г., была основана серия «Заповедники СССР» (позднее – «Заповедники России»), в которой по каждому из существовавших на тот момент заповедников была приведена информация по фауне, в том числе земноводных и пресмыкающихся.

В 2003 г. вышел в свет справочник «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России», в котором приведена информация о наличии на территории 76 заповедников России 26 видов амфибий и 57 видов рептилий [Орлова, 2003].

В настоящей статье сделана попытка провести анализ всей имеющейся на данном этапе информации по земноводным и пресмыкающимся в заповедниках нашей страны и, пользуясь намеченными 30 лет назад направлениями, или этапами [Даревский, Гаранин, 1987], обозначить состояние изученности по каждому заповеднику по балльному признаку: 1 балл соответствует первому намеченному тогда направлению, или этапу, а 2 и 3 – соответственно, второму и третьему. Прочерк означает то, что ко времени публикации указанных выше статей с видовыми списками эти заповедники еще не были созданы, а книги из серии «Флора и фауна заповедников», посвященные этим заповедникам, не были опубликованы (таблица 1).

ISSN 2500-2961

Таблица 1

Экспертная оценка объема и объективности информации по герпетофауне заповедников России [Expert assessment of the volume and objectivity of information on the herpetofauna of Russian nature reserves]

Заповедник (субъект РФ)	Источник информации					Общий балл
	Список видов в сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» и (или) в справочнике «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России»	Выпуск из серии «Флора и фауна заповедников»	Книга из серии «Заповедники СССР (России)»	Статьи по герпетофауне заповедника	Сайт заповедника	
Азас (Республика Тыва)	1	–	–	–	1	1
Алтайский (Республика Алтай)	1	–	3	3	1	3
Астраханский (Астраханская обл.)	1	1	3	3	3	3
Байкало-Ленский (Иркутская обл.)	1	–	1	1	1	1
Байкальский (Республика Бурятия)	1	–	1	1	1	1

Баргузинский (Республика Бурятия)	1	1	1	2	1	2
Басеги (Пермский край)	1	1	2	–	1	2
Бастак (Еврейская автономная обл.)	1	–	–	1	2	2
Башкирский (Республика Башкортостан)	1	–	2	1	2	2
Белогорье (Белгородская обл.)	1	–	2	2	2	2
Богдинско-Баскунчакский (Астраханская обл.)	–	–	–	3	2	3
Болоньский (Хабаровский край)	–	–	–	–	–	0
Большая Кокшага (Республика Марий Эл)	1	–	–	2	1	2
Большехехцирский (Хабаровский край)	1	1	3	3	3	3
Ботчинский (Хабаровский край)	1	–	–	1	–	1
Брянский лес (Брянская обл.)	1	1	–	2	2	2

ISSN 2500-2961

Продолжение табл. 1

Заповедник (субъект РФ)	Источник информации					Общий балл
	Список видов в сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» и (или) в справочнике «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России»	Выпуск из серии «Флора и фауна заповедников»	Книга из серии «Заповедники СССР (России)»	Статьи по герпетофауне заповедника	Сайт заповедника	
Буреинский (Хабаровский край)	–	–	–	2	–	2
Верхне-Тазовский (Ямало-Ненецкий автономный округ)	1	–	1	–	1	1
Висимский (Свердловская обл.)	1	1	1	–	–	1
Витимский (Иркутская обл.)	1	–	1	–	–	1
Вишерский (Пермский край)	1	–	–	2	1	2
Волжско-Камский (Республика Татарстан)	1	–	3	3	2	3
Воронежский (Воронежская обл.)	1	1	1	2	2	2

Воронинский (Тамбовская обл.)	1	–	–	2	–	2
Галичья гора (Липецкая обл.)	1	1	1	3	–	3
Дагестанский (Республика Дагестан)	1	–	1	2	–	2
Дальневосточный морской (Приморский край)	1	–	1	3	–	3
Дарвинский (Вологодская и Ярославская обл.)	1	1	2	3	2	3
Даурский (Забайкальский край)	–	–	1	1	1	1
Денежкин камень (Свердловская обл.)	–	–	–	1	–	1
Джергинский (Республика Бурятия)	–	–	2	–	3	3
Джугджурский (Хабаровский край)	–	–	–	–	2	2
Жигулёвский (Самарская обл.)	1	–	1	3	–	3
Зейский (Амурская область)	1	–	1	3	3	3
Ильменский (Челябинская обл.)	1	–	–	2	2	2

ISSN 2500-2961

Продолжение табл. 1

Заповедник (субъект РФ)	Источник информации					Общий балл
	Список видов в сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» и (или) в справочнике «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России»	Выпуск из серии «Флора и фауна заповедников»	Книга из серии «Заповедники СССР (России)»	Статьи по герпетофауне заповедника	Сайт заповедника	
Кабардино-Балкарский (Республика Кабардино-Балкария)	1	–	1	2	1	2
Кавказский (Краснодарский край)	1	1	2	3	–	3
Казантипский (Республика Крым)	–	–	–	–	–	0
Калужские засеки (Калужская обл.)	–	1	–	–	2	2
Кандалакшский (Республика Карелия и Мурманская обл.)	1	–	2	–	2	2
Карадагский (Республика Крым)	1	1	2	3	3	3

Катунский (Республика Алтай)	–	–	1	3	1	3
Кедровая падь (Приморский край)	1	–	1	3	–	3
Керженский (Нижегородская область)	–	–	–	3	1	3
Кивач (Республика Карелия)	1	1	3	3	1	3
Кологривский лес (Костромская область)	–	–	–	–	2	2
Комсомольский (Хабаровский край)	1	1	–	2	–	2
Костомукшский (Республика Карелия)	1	–	1	2	–	2
Кроноцкий (Камчатский край)	1	–	1	2	–	2
Крымский (Республика Крым)	–	–	2	3	1	3
Кузнецкий Алатау (Кемеровская обл.)	–	–	1	3	2	3
Курильский (Сахалинская обл.)	1	–	1	3	1	3
Лазовский (Приморский край)	1	–	2	2	2	2

ISSN 2500-2961

Продолжение табл. 1

Заповедник (субъект РФ)	**Источник информации**					**Общий балл**
	Список видов в сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» и (или) в справочнике «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России»	**Выпуск из серии «Флора и фауна заповедников»**	**Книга из серии «Заповедники СССР (России)»**	**Статьи по герпетофауне заповедника**	**Сайт заповедника**	
Лапландский (Мурманская обл.)	1	1	2	1	1	2
Магаданский (Магаданская обл.)	1	–	3	–	1	3
Малая Сосьва (Ханты-Мансийский автономный округ)	1	–	1	1	1	1
Мордовский (Республика Мордовия)	1	1	1	3	3	3
Мыс Мартьян (Республика Крым)	–	–	2	3	–	3
Ненецкий (Ненецкий автономный округ)	–	–	–	–	–	0

Нижне-Свирский (Ленинградская обл.)	1	–	2	–	2	2
Норский (Амурская область)	1	–	–	3	–	3
Нургуш (Кировская область)	–	–	–	–	1	1
Окский (Рязанская обл.)	1	1	1	3	2	3
Олекминский (Республика Якутия)	1	–	–	1	1	1
Опукский (Республика Крым)	–	–	–	3	–	3
Оренбургский (Оренбургская обл.)	1	–	1	–	–	1
Пасвик (Республика Карелия)	1	–	–	1	–	1
Печоро-Илычский (Республика Коми)	1	1	1	3	3	3
Пинежский (Архангельская обл.)	1	1	2	–	–	2
Полистовский (Псковская обл.)	–	–	–	–	1	1
Поронайский (Сахалинская обл.)	–	–	–	–	2	2

ISSN 2500-2961

Продолжение табл. 1

Заповедник (субъект РФ)	Источник информации					Общий балл
	Список видов в сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» и (или) в справочнике «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России»	Выпуск из серии «Флора и фауна заповедников»	Книга из серии «Заповедники СССР (России)»	Статьи по герпетофауне заповедника	Сайт заповедника	
Приволжская лесостепь (Пензенская обл.)	1	–	–	2	1	2
Приокско-Террасный (Московская обл)	1	1	1	3	–	3
Присурский (Республика Чувашия)	1	–	–	2	–	2
Путоранский (Красноярский край)	1	–	2	–	–	2
Рдейский (Новгородская обл.)	1	–	–	2	–	2
Ростовский (Ростовская обл)	1	–	–	2	1	2
Саяно-Шушенский (Красноярский край)	1	–	1	2	–	2

Северо-Осетинский (Республика Северная Осетия)	1	–	1	2	1	2
Сихотэ-Алинский (Приморский край)	1	–	3	2	1	3
Сохондинский (Забайкальский край)	1	–	2	–	–	2
Столбы (Красноярский край)	1	–	2	1	2	2
Тебердинский (Республика Карачаево-Черкесия)	1	1	2	1	–	2
Тигирекский (Алтайский край)	1	–	1	2	1	2
Тунгусский (Красноярский край)	–	–	1	–	1	1
Убсунурская котловина (Республика Тыва)	1	–	–	2	–	2
Уссурийский (Приморский край)	1	–	3	3	3	3
Утриш (Краснодарский край)	–	–	–	3	1	3
Хакасский (Республика Хакасия)	1	–	1	2	2	2

ISSN 2500-2961

Окончание табл. 1

Заповедник (субъект РФ)	Источник информации					Общий балл
	Список видов в сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» и (или) в справочнике «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России»	Выпуск из серии «Флора и фауна заповедников»	Книга из серии «Заповедники СССР (России)»	Статьи по герпетофауне заповедника	Сайт заповедника	
Ханкайский (Приморский край)	1	–	–	2	1	2
Хинганский (Амурская обл.)	1	–	–	1	1	1
Хопёрский (Воронежская обл.)	1	1	2	3	1	3
Центрально-Лесной (Тверская область)	1	1	3	–	3	3
Центральносибирский (Красноярский край)	1	–	1	–	1	1
Центрально-Чернозёмный (Курская область)	1	–	3	3	3	3
Чёрные земли (Республика Калмыкия)	–	1	–	–	3	3

Шайтан-Тау (Оренбургская обл.)	–	–	–	1	1	1
Шульган-Тащ (Республика Башкортостан)	1	1	1	1	–	1
Эрзи (Республика Ингушетия)	–	–	–	–	–	0
Юганский (Ханты-Мансийский автономный округ)	1	–	2	1	1	2
Южно-Уральский (Республика Башкортостан и Челябинская обл.)	1	–	–	1	3	3
Ялтинский (Республика Крым)	–	–	1	3	–	3

По заповедникам Крыма информация приведена в специально посвященной этому вопросу статье [Котенко, Кукушкин, 2010], и ей вполне может быть присвоен балл 3. Видовым спискам в статьях в сборнике «Амфибии и рептилии заповедных территорий» (1987), информации в справочнике «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России» и выпусках из серии «Флора и фауна заповедников» можно присвоить только 1 балл. Максимальным числом баллов для любого заповедника может быть только 3, а не сумма баллов по разным позициям.

Анализ литературы и информации, содержащейся на сайтах заповедников (в настоящее время подавляющее большинство заповедников России имеют собственные официальные сайты, на которых выкладывается информация как по видовому составу фауны, так и основополагающие научные публикации), показывает, что даже просто списки герпетофауны для своей территории имеют далеко не все заповедники, а работы экологического характера проводились и вовсе на территории весьма ограниченного числа заповедников, в основном, в тех, где в штате были профессиональные герпетологи, как и предполагали авторы той статьи в указанном сборнике. К таковым можно отнести следующие заповедники: Алтайский, Волжско-Камский, Галичья гора, Кавказский, Кивач, Кузнецкий Алатау, Мордовский, Окский, Центрально-Чернозёмный.

В 7 заповедниках нет ни одного вида земноводных и (или) пресмыкающихся (Большой Арктический, Гыданский, Командорский, Корякский, Остров Врангеля, Таймырский и Усть-Ленский). Также мы не рассматриваем вновь созданные в последние годы заповедники (Васюганский и Восток Финского залива), которые еще не имеют никакой опубликованной информации о своей герпетофауне.

Понятно, что продолжение как инвентаризации, так и экологических исследований должны оставаться приоритетными направлениями, особенно в тех заповедниках, в которых эти исследования находятся на начальном этапе или вовсе не начинались. Сюда входят такие заповедники, как Болоньский, Ненецкий, Эрзи.

Но за последние годы появились новые направления исследований в области биоразнообразия, которые можно разрабатывать и в рамках герпетологических исследований.

В частности, ведется разработка проблемы «критически значимых территорий» (КЗТ), которая находится пока в состоянии обсуждения,

намечены только некоторые общие положения [Аспекты..., 2016; Концепция... 2017; Бобров, 2017], и авторы разработки надеются на широкое обсуждение различных аспектов со стороны сотрудников заповедников – специалистов по различным группам животных. И в этом плане заповедники должны сыграть ключевую роль, ведь именно на территориях заповедников ведутся многолетние планомерные исследования, а сотрудники, проводящие эти исследования, досконально знают ситуацию в своих заповедниках.

В настоящее время еще одна актуальная проблема привлекает внимание исследователей во всем мире: влияние на экосистемы видов-вселенцев – видов растений и животных, появляющихся в новых для себя местах обитания за пределами своих исконных ареалов. Особое внимание должно уделяться видам-вселенцам на территории заповедников, которые призваны сохранять уникальные экосистемы и редкие виды, часто встречающиеся только на территориях заповедников. Пока что подобные исследования видов-вселенцев на территориях заповедников проведены, главным образом, для млекопитающих [Бобров и др., 2008].

Виды земноводных и пресмыкающихся, естественно, не могут причинять столь заметного ущерба аборигенным экосистемам, как, скажем, млекопитающие, насекомые или рыбы, но, тем не менее, их появление надо тщательно отслеживать. В фауне России наибольшее внимание должны привлекать такие виды, как озерная лягушка (*Pelophylax ridibundus*) и красноухая черепаха (*Trachemys scripta*). Первый из перечисленных видов в последние годы расширяет свой ареал [Кузьмин, 2012] и, будучи активным хищником, может оказывать существенное влияние на фауну беспозвоночных и мелких позвоночных в местах обитания. Красноухая черепаха часто интродуцируется в дикую природу после выпуска особей, содержавшихся в неволе, и может пополнить фауну в заповедниках южных регионов страны, где ей это позволяют климатические условия, сходные с таковыми в местах ее обитания в Северной Америке. В Европе этот вид широко распространился и включен в число наиболее агрессивных инвазийных видов. В России пока есть только отдельные случаи регистрации этого вида, но потенциально он может представлять существенную угрозу [Семенов, 2009], поэтому необходим постоянный мониторинг и фиксация проникновения вида на территорию заповедников.

Библиографический список / References

1. Амфибии и рептилии заповедных территорий / Под ред. И.С. Даревского и В.Г. Кревера. М., 1987. [Amfibii i reptilii zapovednyh territoriy [Amphibians and reptiles of protected areas]. I.S. Darevskiy, V.G. Krever (eds.). Moscow, 1987.]

2. Аспекты территориального управления сохранением млекопитающих: значимые территории и ключевые территории / Ильяшенко В.Ю., Хляп Л.А., Мищенко А.Л. и др. // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X съезд Териологического общества при РАН. 1–5 февраля 2016 г., г. Москва). М., 2016. С. 149. [Ilyashenko V.Yu., Khlyap L.A., Mishchenko A.L. et al. Aspects of territorial management of mammal preservation: Significant territories and key territories. *Teriofauna Rossii i sopredel'nyh territoriy*. *Mezhdunarodnoe soveshchanie* (*X s'ezd Teriologicheskogo obshchestva pri RAN*. *1–5 fevralya 2016 g*., *g*. *Moskva*). Moscow, 2016. P. 149.]

3. Бобров В.В. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся и разработка концепции критически значимых территорий // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2017. Т. 22. № 5–1. С. 841–845. [Bobrov V.V. Rare species of amphibians and reptiles and development of concept of critically important territories. *Tambov University Reports*. *Series Natural and Technical Sciences*. 2017. Vol. 22. № 5–1. Pp. 841–845.]

4. Бобров В.В., Альбов С.А., Хляп Л.А. Оценка влияния чужеродных видов млекопитающих на естественные экосистемы на примере Приокско-Террасного биосферного резервата // Экология. 2008. № 4. С. 307–314. [Bobrov V.V., Al'bov S.A., Hlyap L.A. Impact of invasive mammal species on natural ecosystems: An example of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve. *Russian Journal of Ecology*. 2008. № 4. Pp. 307–314.]

5. Боркин Л.Я., Кревер В.Г. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках РСФСР // Амфибии и рептилии заповедных территорий / Под ред. И.С. Даревского, В.Г. Кревера. М., 1987. С. 39–53. [Borkin L.Ya., Krever V.G. Protection of amphibians and reptiles in the reserves of the RSFSR. *Amfibii i reptilii zapovednyh territoriy*. I.S. Darevskiy, V.G. Krever (eds.). Moscow, 1987.]

6. Гаранин В.И., Даревский И.С. Программа изучения амфибий и рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий / Под ред. И.С. Даревского, В.Г. Кревера. М., 1987. С. 5–8. [Garanin V.I., Darevskiy I.S. Program for the study of amphibians and reptiles in reserves. *Amfibii i reptilii zapovednyh territoriy*. I.S. Darevskiy, V.G. Krever (eds.). Moscow, 1987.]

7. Даревский И.С. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Кавказа // Амфибии и рептилии заповедных территорий / Под ред. И.С. Даревского, В.Г. Кревера. М., 1987. С. 85–101. [Darevskiy I.S. Protection of amphibians and reptiles in the reserves of the Caucasus. *Amfibii i reptilii zapovednyh territoriy*. I.S. Darevskiy, V.G. Krever (eds.). Moscow, 1987.]

8. Концепции значимых и критически значимых территорий, выделенных для оптимизации управления биоразнообразием: описание значимых территорий / Ильяшенко В.Ю., Хляп Л.А., Ильяшенко Е.И. и др. // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2017. Т. 22. № 5–1. С. 906–910. [Il'yashenko V.Yu., Hlyap L.A., Il'yashenko E.I. et al. Concepts of significant and critical areas identified for optimization of biodiversity management: Description of significant areas. *Tambov University Reports*. *Series Natural and Technical Sciences*. 2017. Vol. 22. № 5–1. Pp. 906–910.]

9. Котенко Т.И. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Украины // Амфибии и рептилии заповедных территорий / Под ред. И.С. Даревского, В.Г. Кревера. М., 1987. С. 60–80. [Kotenko T.I. Ohrana amfibiy i reptiliy v zapovednikah Ukrainy. *Amfibii i reptilii zapovednyh territoriy*. I.S. Darevskiy, V.G. Krever (eds.). Moscow, 1987. Pp. 60–80.]

10. Котенко Т.И., Кукушкин О.В. Аннотированные списки земноводных и пресмыкающихся заповедников Крыма // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». Ялта, 2010. Вып. 1. С. 225–261. [Kotenko T.I., Kukushkin O.V. Annotated lists of amphibians and reptiles of Crimea's reserves. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika «Mys Mart'yan»*. Yalta, 2010. Vol. 1. Pp. 225–261.]

11. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М., 2012. [Kuz'min S.L. Zemnovodnye byvshego SSSR [Amphibians of the former USSR]. Moscow, 2012.]

12. Орлова В.Ф. Амфибии и рептилии // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 1. Позвоночные животные / Отв. ред. Д.С. Павлов, И.С. Даревский. М., 2003. С. 50–71. [Orlova V.F. Amphibians and reptiles. *Sovremennoe sostoyanie biologicheskogo raznoobraziya na zapovednyh territoriyah Rossii*. Vol. 1. Vertebrate animals. D.S. Pavlov, I.S. Darevskiy (eds.). Moscow, 2003. Pp. 50–71.]

13. Семенов Д.В. Красноухая черепаха, *Trachemys scripta elegans*, как инвазивная угроза (Reptilia, Testudines) // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 28–34. [Semenov D.V. Slider turtle, *Trachemys scripta elegans*, as invasion threat (Reptilia; Testudines). *Russian Journal of Biological Invasions*. 2009. № 1. Pp. 28–34.]

Статья поступила в редакцию 21.03.2018

The article was received on 21.03.2018

Бобров Владимир Владимирович – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Bobrov Vladimir V. – PhD in Biology; senior researcher at the Laboratory of Biodiversity Conservation and Use of Biological Resources, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow

E-mail: vladimir.v.bobrov@gmail.com

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

Издание
подготовили
к печати:
редактор
А. А. Козаренко,
корректор
А. А. Алексеева,
обложка, макет,
компьютерная
верстка
Н. А. Попова

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕХНОЛОГИИ

**Природа и человек:
экологические исследования**

2018.3

Электронная версия журнала:
www.soc-ecol.ru

Подписано в печать 29.09.2018 г.
Формат 60×90 1/16. Гарнитура «Times New Roman».
Объем 7,25 п. л. Тираж 1000 экз.