

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

В.С. Фридман

3.2.2. Эволюция социальной жизни высших пестрых дятлов

3.2.2.1. Социальное поведение видов рода *Picoides* и его эволюция

3.2.2.1.1. Социальная система *P.* (*tridactylus*?) *tianschanicus*; внутренние противоречия и пути их решения

У трехпалых дятлов сохраняется раздельная охрана территории как следствие их происхождения от вида, близкого к *D. kizuki*. Однако при способе закладки функциональных зон, характерном для рода, единство пары сильно ослабляется после ее “приемки”. Дело в том, что в конфликтах с соседями-самцами и соседями-самками партнеры участвуют поодиночке, выступая против особей своего пола. При этом члены пары не контактируют друг с другом тем сильнее, чем выше частота залетов соседей и больше число соседей у данной пары ($r = +0,762$; $P < 0,01$ и $r = +0,849$; $P < 0,001$). Однако это число уже не меньше 5 по причине близости социальной жизни к типу *D. kizuki*.

Тогда для поддержания единства пары необходимо возникновение добавочных социальных контактов, связывающих партнеров и оптимизирующих как территориальное, так и брачное поведение. Они могут состоять лишь в доминировании одного пола при росте агрессивности к токующим особям своего пола при ее падении к особям другого пола. Эти контакты, названные нами брачным доминированием (Фридман, 1995б), объясняют 69,3 % – 98,2 % дисперсии единства пары и ее репродуктивного успеха у пестрых дятлов ($F = 8,43 - 12,54$; $P < 0,01$).

У *P. t. tianschanicus* брачное доминирование неизбежно ситуативно — доминирует член пары, вносящий наибольший вклад в охрану ее общего внегнездового участка. Он же становится и активным партнером во время тока, организуя и иницируя его.

Возникнув, брачное доминирование приводит к падению территориальной активности субдоминанта, ведущее к сокращению его поля охраны, но росту поля охраны доминанта до размеров поля использования. Частые территориальные стычки повышают склонность доминанта к инициации тока ($F = 7,83$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,525$); для его успешности требуется снизить частоту конфликтов, что легче всего делается расширением участка ($F = 12,22$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,929$).

Действительно, у тьяншанского трехпалого дятла чем успешнее защита территории, тем быстрее ее расширяет доминант ($r = +0,672$; $P < 0,05$) и сужает субдоминант ($r = -0,593$; $P < 0,05$).

Тогда границы участка становятся более проницаемыми для субдоминанта и менее — для доминанта. Как только участок субдоминанта сравняется с функциональной зоной, то на нем сможет осесть вторая птица его пола в качестве сателлита; вероятность этого тем выше, чем большее число участков сателлитов укладывается в участок доминанта ($F = 6,73$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,631$).

При наличии у *P. t. tianschanicus* раздельной охраны территории оседать на ней с правом наследования без “приемки”, может лишь образовавшаяся пара ($F = 10,00$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,866$). Единственная причина ее принятия в состав поселения — подчиненное положение по отношению к доминанту; оно тем сильнее, чем сильнее брачное доминирование и чем позже после образования пары резидентов осели сателлиты ($F = 8,93$ и $10,02$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,766$ и $0,869$).

3.2.2.1.2. Социальная система *P. t. alpinus*; независимое формирование брачного доминирования самца

Способность резидентов допускать поселение сателлитов объясняется совокупным действием раздельной охраны территории и ситуативного брачного доминирования ($F = 11,65$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,783$).

У всех пестрых дятлов самцы более социально активны при низких частотах контактов, а самки — при высоких (Фридман, 1995б). Поэтому с расширением поля охраны участка доминантом снижении частоты стимуляции имеет интересные следствия. Чем сильнее расширилось поле охраны участка доминантом, вероятнее распад и (или) снижение репродуктивного успеха пар с доминантом-самкой при ситуативном доминировании ($F = 10,83$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,906$); также вероятнее рост успешности брачных отношений в парах с доминантом-самцом ($F = 12,27$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,947$). В результате, при обитании на участке доминантной и сателлитной пар у *P. t. alpinus* в доминантной паре ситуативное доминирование перерождается в брачное доминирование самца. В паре сателлитов, обитающей в специальной функциональной зоне, сохраняется ситуативное доминирование.

* Окончание. Начало см. “Беркут” т. 6, вып. 1-2, 1997.

* End. Beginning see “Berkut” vol. 6, is. 1-2, 1997.

После становления брачного доминирования самца, пороги всех территориальных и брачных реакций растут скачком из-за формирования положительной обратной связи между снижением частоты стимуляции и силы проявлений брачного доминирования, необходимых для запуска социального поведения на участке ($F_{\text{необходимое}} = 9,84$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,854$; $F_{\text{достаточное}} = 9,96$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,958$). Тогда с ростом длительности жизни пары растет и роль социального опыта общения с конкретным партнером для успешного токования (F растет от 4,33 до 6,69; $P < 0,05$; R^2 растет от 0,178 до 0,409); этот эффект усиливается при падении частоты контактов и росте силы доминирования самца ($r = -0,872/+0,886$; $P < 0,0001$).

Тогда токующие соседи становятся менее способными к адюльтеру; более того, так как при брачном доминировании в постоянных парах конкретный сексуальный опыт влияет с начала тока, попытки адюльтера безуспешны с начала токования, что еще более усиливает брачное доминирование самца ($F = 8,04$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,773$). Сеголетки могут присоединяться к паре резидентов, если (*P. t. alpinus*), в сателлитной паре с ситуативным доминированием они были доминантами ($F = 13,45$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,951$).

Ситуативное брачное доминирование в сателлитной паре *P. t. alpinus* не связано с территориальным поведением и “приемкой” участка. Замена этих контактов — отношения подчинения резиденту-доминанту. Пока они имеются и доминант из пары сателлитов успешно подчиняется самцу-резиденту, пара сателлитов не распадается и может наследовать участок ($F = 10,65$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,899$). Прогресс брачного доминирования у пары резидентов подпитывается не только нуждами обеспечения собственного тока, но и профилактикой превращения претензий сателлитной пары на часть участка.

Так как рост силы брачного доминирования и тщательности исполнения сателлитом своей роли приводит к повышению устойчивости сателлитной пары, то все большая сила брачного доминирования требуется для сдерживания на стабильном уровне территориальных амбиций сателлитов, запускаемых их токованием ($F = 11,64$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,982$, рис. 5А). При этом неизбежно растет территориальный консерватизм птиц, особенно доминирующих самцов, ведя к превращению их ранга в наследуемый ($r = +0,862$; $P < 0,0001$) и большей вероятности получить на участок сателлитов; для подавления же их токования нужна еще большая сила брачного доминирования (рис. 5А, $r = +0,784$; $P < 0,001$).

Поэтому у *P. t. alpinus* стратегия сателлита из факультативной становится облигатной не только из-за роста силы брачного доминирова-

ния резидентов, но и из-за поведения сеголеток, стремящихся к облигатности статуса сателлита в ущерб самостоятельной закладке участка (рис. 5Б). При этом строго территориальные сеголетки, влившиеся в поселение ранее, должны “принять” такую пару в члены поселения, без чего токование не может начаться. Но с ростом силы брачного доминирования растут и размеры участков птиц, приводя к росту времени закладки и “приемки” участка ($b = +0,678$; $P < 0,001$), падению числа соседей ($b = +0,814$; $P < 0,001$) и временных затрат на территориальное поведение по причине неопределенности состава соседей — вероятных претендентов ($b = +0,913$; $P < 0,0001$; рис. 5Б).

С ростом территории, охраняемой доминантом, плата сеголеток непомерно возрастает по сравнению с выигрышем, когда площадь участка достигнет 25300–25800 м², а частота взаимодействий доминирования — 0,674 в час (рис. 5Б; скачок ранее постоянного отношения платы к выигрышу при $P = 0,000073$). Затем вероятность следования сеголеток сателлитной стратегии растет по экспоненте ($b = +0,713$; $P < 0,0001$), приводя к моментальному падению числа соседей, способных “принять”, почти до нуля (рис. 5Б). Это делает территориальную стратегию сеголеток облигатно невыгодной, и в популяциях *P. t. alpinus* с территориальным поведением, соответствующим области после скачка графика рис. 5Б, все сеголетки являются сателлитами ($F = 11,61$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,936$).

Но, став облигатными сателлитами, сеголетки сталкиваются с тем, что выигрыш сателлита-доминанта от присоединения к паре резидентов в составе трио выше, чем от поддержания сателлитной пары и ожидания наследования участка (причины см. выше). В составе трио птицы линейно доминируют друг над другом; ранг особи тем выше, чем раньше она вошла в состав трио ($F = 9,09$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,914$). Тогда для сеголетка выгоднее всего такая стратегия: сперва в серии территориальных стычек стать доминантом в сателлитной паре, а затем перейти из ее состава (как можно раньше) в состав трио. Но успех первой части этой сложной стратегии тормозит успех ее второй части, и наоборот ($F = 10,65$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,939$).

Из-за доминирования самца самки-сателлиты легче входят в состав трио и размножаются в нем ($r_A = +0,784$; $P < 0,001$), однако им труднее стать доминантами при ситуативном доминировании в паре сателлитов, особенно если участок самца-хозяина растет вместе с силой его доминирования, так как агрессия сателлита к резиденту складывается с агрессией к противоположному полу ($r_s = -0,897$; $P < 0,001$).

В итоге с ростом доли сателлитных пар в поселении, занимающих все меньшую часть учас-

Рис. 5. Характеристики социальной системы *P. tridactylus alpinus*.

А. Социальные контакты доминантной и сателлитной пар.

Обозначения: Ось X — сила влияния (R^2) деспотического поведения доминантной пары на точность исполнения сателлитом своей роли; ось Y — социальные контакты доминантной и подчиненной пар: 1 — вероятность распада сателлитной пары; 2 — сила брачного доминирования в резидентной паре (доля бюджета времени, затраченная на эту форму активности x вероятность правильного протекания взаимодействий доминирования); 3 — вероятность оседания сателлитной пары на участке в следующем сезоне. ДИ = 0,048, $P < 0,05$ ($n = 132$).

Б. Влияние доли участков резидентов с сателлитами на выбор этой стратегии сеголетками.

Обозначения: Ось X — доля резидентных пар, имеющих сателлитов; ось Y — параметры социальной структуры поселения: 1 — вероятность перехода сеголеток к стратегии сателлитов; 2 — сила брачного доминирования; 3 — площадь дефинитивных участков (m^2); 4 — длительность закладки дефинитивного участка и его приемки; 5 — затраты на территориальное поведение по поддержанию участка в неприкосновенности (% бюджета времени); 6 — число соседей, способных осуществить приемку участка. ДИ = 0,062, $P < 0,05$ ($n = 123$).

В. Влияние вариабельности социального поведения сеголеток на выбор ими социальной стратегии во взрослом состоянии.

Обозначения: Ось X — вариабельность исполнения сеголетками типичного социального поведения (CV); ось Y — выбор сеголетками социальной стратегии: 1 — вероятность реализации стратегии завоевания доминантного статуса в паре сателлитов; 2 — вероятность реализации ее альтернативы. ДИ = 0,102, $P < 0,05$ ($n = 99$).

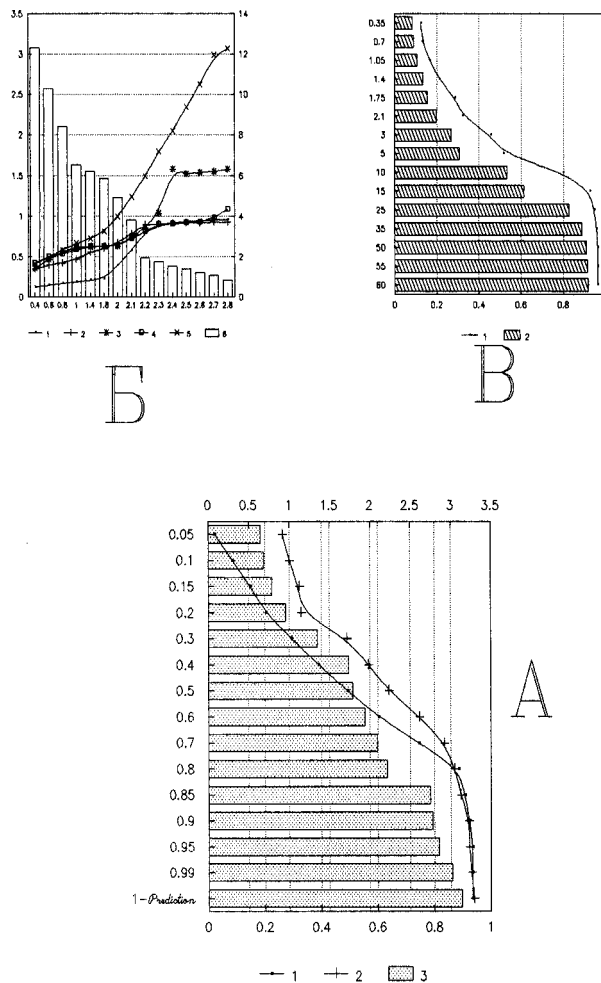
Fig. 5. Features of the social system of *P. tridactylus alpinus*.

A. Social contacts of dominant and satellite pairs.

Designations: X-axis — force of influence (R^2) of the despotic behaviour of the dominant pair on accuracy of performance by the satellite of its role. Y-axis — social contacts of dominant and subordinated pairs: 1 — probability of disintegration of the satellite pair; 2 — force of the breeding domination in the resident pair (part of the time budget spent in this form activity x probability of the correct course of domination interactions); 3 — probability of settling of the satellite pair on the range in the following season. CI = 0,048, $P < 0,05$ ($n = 132$).

Б. Influence of part of resident's ranges with satellites on the choice of this strategy by yearlings.

тков резидентов, это противоречие все сложнее разрешить. Причина этого — способность сателлитной пары образовать собственную иерархию, утратив зависимость от резидентов, с ростом части участка, свободной от сателлитов ($F = 8,59$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,801$). Для подавления этой иерархии хозяин еще более усиливает брачное доминирование, увеличивая отчетливость выявления доминанта в сателлитной паре ($r_k = +0,769$; $P <$



Designations: X-axis — part of resident pairs having satellites. Y-axis — parameters of social structure of the settlement: 1 — probability of transition the yearlings to the strategy of satellites; 2 — force of the breeding domination; 3 — area of definitive ranges (m^2); 4 — duration of founding the definitive range and its acceptance; 5 — expenses for territorial behaviour on maintenance of the range in inviolability (% of time budget); 6 — number of neighbours capable to carry out acceptance of the range. CI = 0,062, $P < 0,05$ ($n = 123$).

В. Influence of variability of the social behaviour of yearlings on the choice by them of the social strategy in the adult condition.

Designations: X-axis — variability of performance of the typical social behaviour by yearlings (CV); Y-axis — choice of the social strategy by yearlings: 1 — probability of realization of the strategy of gaining the dominant status in a pair of satellites; 2 — probability of realization of its alternative. CI = 0,102, $P < 0,05$ ($n = 99$).

0,01) и снижая его шансы войти в состав трио ($r_k = -0,894$; $P < 0,0001$). Как только влияние этого противоречия на поведение сателлитов (R^2) возрастет до $0,897 \pm 0,065$, вероятность распада сложной стратегии сателлитов на две антагонистические стратегии подскакивает ($P = 0,0083$; $F_{\text{подавления}} = 12,26$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,974$).

Первая стратегия делает сателлитный статус сеголеток и ситуативное брачное доминирова-

ние в паре сателлитов облигатными. У них почти исчезает способность размножаться и осваивать новые территории, и они могут лишь, в соответствии с рангом в сателлитной паре, замещать резидентов того же пола после их исчезновения с участка. Эта стратегия нацелена на повышение ранга сателлита в паре, повышающее вероятность наследования участка.

Интересно, что после распада сложной сеголеточьей стратегии вероятность первой стратегии легче повышается (рис. 5B), чем второй ($P = 0,00069$). Это означает большую легкость формирования первой стратегии, чем второй, и большую близость формы, ее использующей, к *P. t. alpinus*. Такая социальная система реализуется у *P. arcticus*, вида, наиболее близкого к *P. t. alpinus* морфологически (Short, 1971, 1982).

Вторая стратегия связана с редукцией сателлитного состояния и включением сеголеток в пары резидентов в составе трио; чем раньше это произойдет, тем выше рост их ранга по отношению к резиденту и вероятнее его вытеснение из состава трио, так как вероятность размножения птицы из трио линейно возрастает с ростом разницы в сроках начала токования партнера с каждым из членов трио ($b_{\text{прямой}} = +0,948$; $P < 0,001$).

При доминировании самца эта стратегия пригоднее для самок, чем для самцов, так как границы для самок более проницаемы, а дополнительные самцы рассматриваются как территориальные претенденты, особенно если они токуют. Это различие вероятности размножения на первом году жизни усиливается с ростом брачного доминирования и разницы в проницаемости границ для полов ($F = 7,66$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,666$); сила же брачного доминирования растет для подчинения самцу обеих самок из трио ($F = 8,87$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,868$).

Тогда в популяциях накапливается много бродячих самцов, могущих образовать пару лишь с самками-субдоминантами в полигинических трио, отвергнутыми самцами ($F = 9,04$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,873$). Они нетерриториальны, и с ростом силы брачного доминирования их доля возрастает из-за прессинга на субдоминантов в трио ($r = +0,748$; $P < 0,01$). Поэтому возникает разрыв связи брачного доминирования с территорией; оно формируется и у бродячей пары без территории. С достижением этого появляется социальная система *P. t. tridactylus*, при которой парная территориальность редуцируется, так как поддержание единства пары берет на себя брачное доминирование.

3.2.2.1.3. Социальная система *P. t. tridactylus*; брачное доминирование как организатор тока

Однако усиление редукции территориальности ведет к невозможности разрушения трио, ставших бесполезными, как только сеголетки

смогли образовывать пару самостоятельно. Из-за меньшей стойкости и подавления размножения субдоминантов в полиандрических трио по сравнению с полигиническими возникает ситуация, при которой успешность размножения самок много выше таковой самцов (в поселениях *P. t. tridactylus* у самок — $3,65 \pm 1,23$ слетка/самку ($n = 76$), у самцов — $3,07 \pm 1,08$ слетка/самца). С ростом силы брачного доминирования доля неразмножающихся самцов возрастает сильнее, чем самок в составе полигинических трио ($b_{\text{самцов}} = +0,782 > b_{\text{самок}} = +0,439$; $P < 0,01$). Для ограждения нормального размножения от отрицательного эффекта токования этих самцов, надо еще усилить брачное доминирование, что усугубляет проблему. В результате мы видим, что эволюция социальной системы в данном филуме зашла в тупик, выход из которого невозможен без смены общей конструкции социальной жизни пестрых дятлов.

3.2.2.2. Высшие пестрые дятлы рода *Dendrocopos* — установление градаций совершенства социальной организации поселений

3.2.2.2.1. Социальная система высших пестрых дятлов с доминированием самца **3.2.2.2.1.1. Способы выделения и описания уровней социальной организации — град**

Рассмотрим вопрос об уровнях совершенства социальной организации у пестрых дятлов — градах. Первый уровень есть прямое воплощение прототипа социальной системы. Тогда для качественной характеристики данной грады *per se* мы должны отыскать особенности социальной системы, общие для всех видов грады, которые:

1) описывают существенную часть дисперсии интегральных параметров социальной системы; 2) отличают данную граду от любых других по собственным признакам-маркерам грады, но не входящих в нее видов.

Для этой процедуры мы применили дискриминантный анализ, обнаруживший эти признаки для первой грады (в столбцах анализируемой таблицы находились различные черты социальной жизни, в строках — отдельные поселения, на пересечении строк и столбцов — влияние переменных на дисперсию устойчивости и социальной асимметрии поселений).

Эти признаки таковы. 1) Поочередная закладка функциональных зон при формировании охраняемой территории без закладки ядра в целом ($F = 9,72$; $P < 0,05$). 2) Раздельная охрана территории ($F = 6,83$; $P < 0,05$). 3) Индукция брачной системы территориальной: для нормального размножения необходимо не только без сбоев пройти все этапы закладки участка, но и постоянно и успешно охранять его ($F = 16,84$; $P < 0,01$). 4) Отсутствие обратного влияния брач-

ного поведения на территориальное и отсутствие особого режима охраны гнездовой территории ($F = 12,65$; $P < 0,01$).

Чем выше $F_{\text{признака}}$, тем сильнее его влияние на интегральные параметры социальной системы и меньше корреляции с иными признаками, влияющими слабее ($r = -0,513$; $P < 0,05$), но больше корреляции с более весомыми признаками ($r = +0,713$; $P < 0,01$). Тогда оказывается, что признаки, ранжированные по убыванию их значимости для дискриминации грады (F), могут использоваться для объяснения большей ($P < 0,001$) доли дисперсии интегральных параметров социума, нежели взятые независимо. Такая разница в R^2 не зависит от родственных связей вида ($r_s = -0,064$; $P > 0,05$), приводя нас к выводам:

1) в этом анализе выделены признаки грады как таковые;

2) чем большая часть дисперсии интегральных параметров социума вида объясняется признаками грады, тем раньше он достигает этой грады;

3) полнота описания социальной системы вида лишь признаками его грады, убывает с молодостью вида, однако точность такого описания возрастает.

Самый низкий уровень развития социальной системы представлен лишь острокрылыми дятлами — *D. kizuki* и *D. canicapillus*. Во все следующие грады входят представители различных подродов, образуя пара-, но не монофилетические группы. В состав второй грады входят *P. t. tianschanicus*, *D. minor*, *D. major* (рис. 6).

На основании выведенных закономерностей можно описать ход социальной эволюции, приводящий к переходу от грады к граде. Виды второй грады отличаются по социальным системам от видов других град иерархией признаков; признаки низшего ранга действуют лишь после реализации признаков высшего ранга. Эти признаки есть индикаторы грады:

1) слабое брачное доминирование, связанное лишь с периодами токовой активности, обеспечивающее из условий образования пары, ранее гарантируемых территориальностью, лишь переход от внегнездовой одиночной к гнездовой парной территории ($F = 8,64$; $P < 0,05$);

2) одновременная закладка всех функциональных зон; ее сроки и размеры территории определяются силой брачного доминирования ($F = 12,87$; $P < 0,01$);

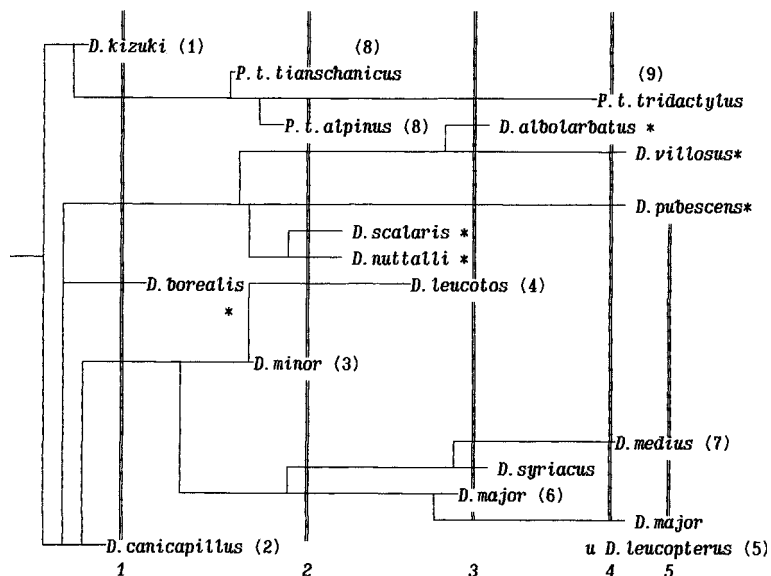


Рис. 6. Филогенетическое древо пестрых дятлов, выстроенное на основании сходства сигнальных репертуаров.

Обозначения: двойные линии — уровни развития социальной структуры поселений в ряду пестрых дятлов (грады); 1–5 — их номера в порядке возрастания функционального и структурного совершенства; * — североамериканские виды, положение которых на филогенетическом древе определено лишь по литературным данным об их сигнальном репертуаре.

Fig. 6. Phylogenetic tree of pied woodpeckers built on the basis of similarity of signaling repertoires.

Designations: double lines — levels of development of the social structure of settlements in series of pied woodpeckers (grads); 1–5 — their numbers in ascending order of functional and structural perfection; * — North American species, which position on the phylogenetic tree is determined only on the literature data on their signaling repertoire.

3) охрана границ гнездового участка при помощи как брачного доминирования, так и обычного территориального поведения; непроницаемость границ для соседей определяется последним фактором и не зависит от пола претендента, а изгнание соседей — ими обоими, слабо завися от пола претендента ($F = 19,84$; $P < 0,01$);

4) связь всплесков брачного доминирования лишь с сезоном от образования до консолидации пары; далее охрана гнездового участка производится лишь обычной территориальной активностью ($F = 24,67$; $P < 0,001$);

5) отсутствие влияния брачного доминирования на вероятность распада пары после ее консолидации — в это время пары распадаются лишь из-за дефектов территориального поведения ($F = 29,76$; $P < 0,001$).

Сформировавшись при переходе ко второй граде, любая форма брачного доминирования ведет к смещению причин, удерживающих пару от распада из сферы внегнездового территориального поведения в сферу брачного. Последнее у

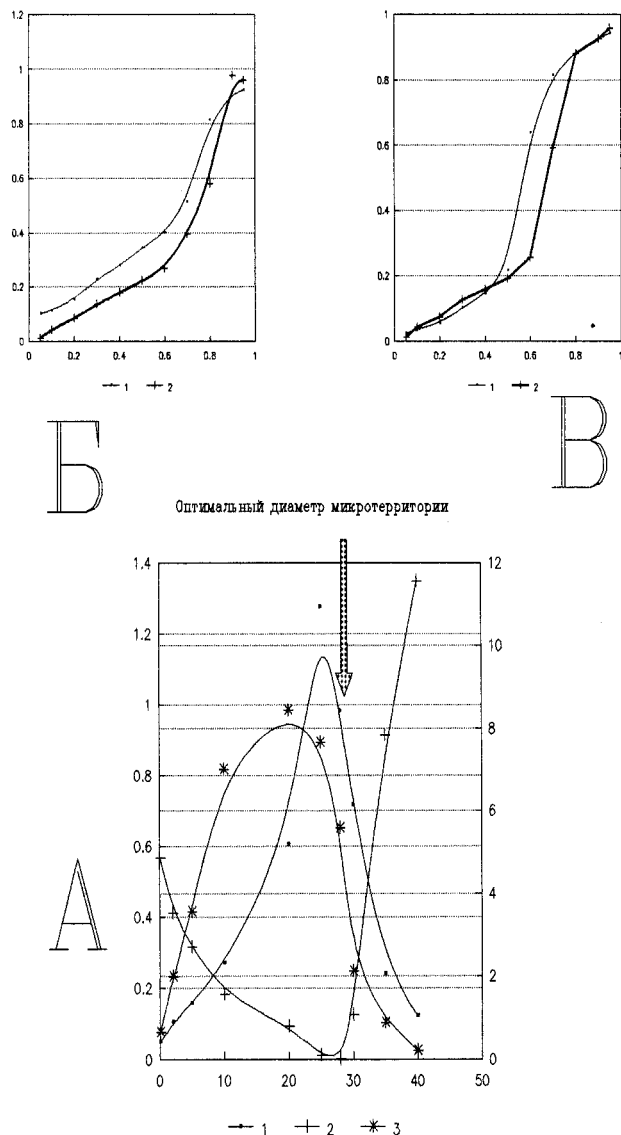


Рис. 7. Закономерности эволюции брачного доминирования у *D. major* и *D. minor*.

А. Характеристики охраны микротерритории вокруг субдоминанта у сеголеток, вызванной брачным доминированием.

Обозначения: Ось X — степень тождественности охраны подвижной микротерритории и стационарной территории (вероятность победы доминанта x расстояние от центра микротерритории (м)); ось Y — параметры социальной системы: 1 — частота токований ($N/\text{ч}$); 2 — интервалы между последовательными токо-

ваниями в серии (с); 3 — вероятность возобновления тока. ДИ = 0,030, $P < 0,01$ ($n = 1286$).

Б. Рост эффективности брачного доминирования при приближении размеров подвижной микротерритории к стационарной.

Обозначения: ось X — % площади стационарной территории, охваченный охраной микротерритории; ось Y — параметры брачного доминирования: 1 — вероятность победы доминанта; 2 — сила брачного доминирования при равномерном распределении взаимодействий территориальной охраны. ДИ = 0,036, $P < 0,05$ ($n = 2057$).

В. Влияние приближения подвижной микротерритории к стационарной на положительную связь успеха брачного доминирования с агрессивностью птиц.

Обозначения: Ось X — % площади стационарной территории, охваченный охраной микротерритории; ось Y — параметры брачного доминирования: 1 — корреляция коэффициента регрессии между успехом брачного доминирования и показателя агрессивности при брачном доминировании; 2 — вероятность запуска брачного поведения. ДИ = 0,042, $P < 0,05$ ($n = 1760$).
Fig. 7. Regularities of evolution of the breeding domination in *D. major* and *D. minor*.

А. Features of protection of the microterritory around the subdominant in yearlings caused by the breeding domination.

Designations: X-axis — degree of identity of protection of mobile microterritory and stationary territory (probability of a victory of the dominant x distance from the centre of microterritory (m)); Y-axis — parameters of the social system: 1 — display frequency (N/h); 2 — intervals between consecutive displays in a series (s); 3 — probability of renewal of the display. CI = 0,030, $P < 0,01$ ($n = 1286$).

Б. Growth of efficiency of the breeding domination at approach of the sizes of mobile microterritory to stationary one.

Designations: X-axis — % of the area of stationary territory covered by protection of microterritory; Y-axis — parameters of breeding domination: 1 — probability of victory of the dominant; 2 — force of breeding domination at uniform distribution of interactions of territorial protection. CI = 0,036, $P < 0,05$ ($n = 2057$).

В. Influence of approach of mobile microterritory to stationary one on the positive connection of success in the breeding domination with aggression of birds.

Designations: X-axis — % of the area of stationary territory covered by protection of microterritory; Y-axis — parameters of breeding domination: 1 — correlation of regression coefficient between success of breeding domination and parameter of aggression in breeding domination; 2 — probability of start of the breeding behaviour. CI = 0,042, $P < 0,05$ ($n = 1760$).

острокрылых дятлов служит лишь для обеспечения нормального гнездования и копуляции, а поддержание устойчивости пары осуществляется иными механизмами.

3.2.2.2.1.2. Развитие брачного доминирования у высших пестрых дятлов

3.2.2.2.1.2.1. Социальные последствия формирования брачного доминирования

После формирования брачного доминирования оно приводит к охране доминантом микро-

территории вокруг субдоминанта (Фридман, 19956). На сеголетках видов второй грады видно, что эта охрана резко повышает частоту токований, сокращает интервал между токованиями и увеличивает эффективность токования — вероятность возобновления тока ($F = 11,43$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,948$). Этот эффект слабеет при перемещении субдоминанта к периферии территории и усиливается при копировании птицами внутри этой микротерритории строения внегнез-

дового участка — ядро и периферию ($F = 13,75$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,967$, рис. 7А).

Анализ последовательности контактов вида “территориальное $\Rightarrow$ токовое” и “территориальное взаимодействие брачного доминирования $\Rightarrow$ токовое” показывает, что без брачного доминирования внегнездовая территориальность подавляет иное поведение активности, включая и брачное, тем успешнее и на большее время, чем успешнее прошла территориальная стычка. Поэтому успех охраны территории индуцирует брачное поведение тем сильнее, чем меньший промежуток времени разделяет охрану участка и токование ($F = 9,08$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,943$), но именно в это время оно подавляется сильнее всего. Однако при разделении территориальных и токовых контактов брачным доминированием картина иная.

Чем сильнее развито брачное доминирование, тем выше стимуляция территориальной агрессией агрессии доминирования ($F = 8,97$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,769$). Ее сила определяется успехом территориальной агрессии; стимуляция в каждом следующем акте действует с учетом успешности предыдущего. Чем больше успешных агрессивных актов, тем выше влияние стимуляции ($r = +0,717$; $P < 0,01$), описывающееся экспонентой ($b = +0,913$; $P < 0,001$), а это приводит к более раннему ее прерыванию брачным доминированием ($r = +0,954$; $P < 0,0001$). Но так как ингибирующий эффект территориальной охраны на токование зависит от ее длительности ($F = 10,68$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,895$), а индуцирующий — лишь от факта успешности охраны ($r_A = +0,919$; $P < 0,001$), то введение брачного доминирования позволяет сохранить территориальную индукцию брачного поведения, сняв ингибирующее действие территориальной охраны.

Более того, успех контактов брачного доминирования *per se* индуцирует повторение токовых с ростом их успеха ($F = 11,02$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,943$). Если успех брачного доминирования, ведущий к сокращению индивидуальной дистанции у субдоминанта и увеличению ее у доминанта, выше, то выше и успех токования ($b_{\text{прямой}} = +0,876$; $P < 0,001$). Но если территориальность однонаправленно индуцирует токование, то источником агрессивности в доминировании может быть только территориальная агрессия, отсутствующая в брачном поведении. Поэтому здесь источник контактов брачного доминирования — территориальное поведение, с ростом силы которого растет успех брачного доминирования, что мы и видим при его формировании у *D. minor* и *D. major* в первый год жизни ($F = 10,48$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,941$).

Однако накопление территориальной агрессии зависит от суммарного времени территориальных конфликтов. Они же организованы в серию, после которых птицы приобретают либо

утрачивают часть территории (Фридман, 1993а, 1995а, 1995г). Тогда сила территориальной агрессии может быть оценена как $f(P_{\text{победы}}) \times \tau_{\text{конфликта}}$ ($F = S_{\text{охраняемой территории}} 13,49$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,981$). При формировании брачного доминирования у сеголеток *D. minor* и *D. major* эта зависимость также обнаружена ($b_{\text{прямой}} = +0,992$; $P < 0,0001$).

Но тогда успех и сила брачного доминирования при равномерном распределении территориальных конфликтов начнут расти по экспоненте с ростом доли участка, охваченной микротерриторией, создаваемой при брачном доминировании. Скачок экспоненты при локализации основных территориальных конфликтов у границы будет при значении этой доли в 85–90 %, как это и наблюдается (рис. 7Б). Отсюда видно, что лишь после этого скачка брачное доминирование настолько крепнет, что может запустить токование (рис. 7В, сеголетки *D. minor* и *D. major*).

Возникнув с необходимостью, брачное доминирование имеет успех лишь при полном замещении им внегнездовой территориальности на время — от образования до консолидации пары. Это произошло у видов второй грады. Так как брачное доминирование не располагает собственными сигналами (Фридман, 1995б), то сигналы охраны гнездовой территории могут взяться лишь из поведения, стимулируемого брачным доминированием, — брачного. Так возникает гнездовая территориальность, обеспечиваемая сигналами брачного репертуара.

3.2.2.2.1.2.2. Возникновение гнездовой (брачной) территориальности и ее влияние на образование пар

Поскольку охрана гнездовой территории сперва нужна лишь для запуска образования пары, то она существует у видов второй грады лишь с момента образования пары до первой копуляции. Только в этот период существует и брачное доминирование, причем самый первый контакт доминирования запускается не токованием, еще не возникшим, но внегнездовым территориальным поведением (Фридман, 1995б). Так как в это время брачное доминирование лишь стимулирует токование, то оно пока неспособно предотвратить залет противника на участок, но может содействовать его изгнанию ($F = 5,48$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,543$). Брачное доминирование обеспечивает лишь стимуляцию токования, но не постоянство пары — последнее зависит от успеха охраны гнездовой территории, независимого от брачного доминирования. В итоге распад образовавшейся пары находится пока вне компетенции брачного доминирования. Эта модель объясняет все особенности социальной жизни видов второй грады.

После формирования гнездовой территориальности возникает вопрос — как будет осуществлен запуск самого первого контакта брачного

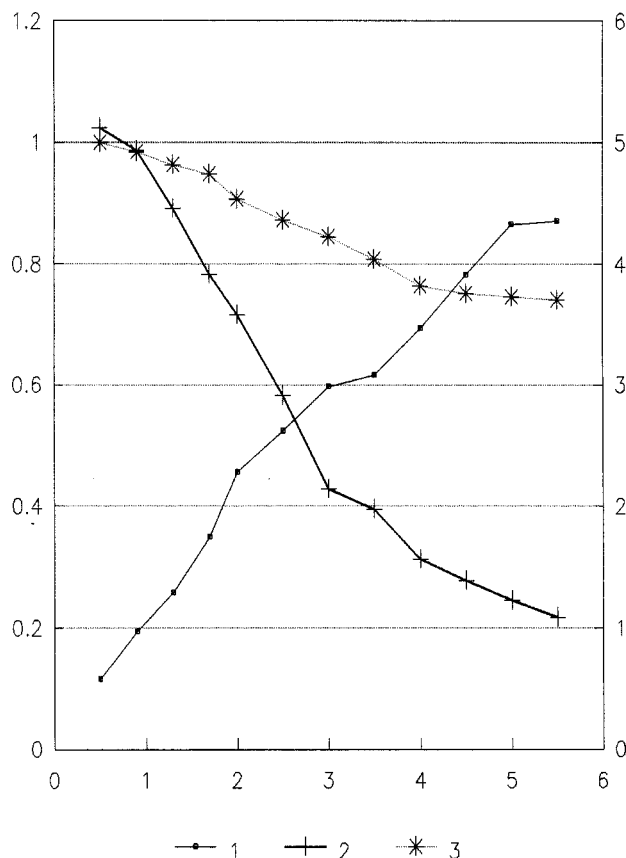


Рис. 8. Провокация отклонений от моногамии у видов с развитым брачным доминированием. Обозначения: Ось X — сила брачного доминирования; ось Y — параметры сексуальной системы в поселениях: 1 — разность долей территориальных побед, необходимая для занятия следующего ранга; 2 — отношение рангов доминантов и субдоминантов; 3 — соотношение полов в поселении. ДИ = 0,017, $P < 0,05$ ($n = 4085$).

Fig. 8. Provocation of deviations from monogamy in species with the advanced breeding domination. Designations: X-axis — force of the breeding domination; Y-axis — parameters of the sexual system in settlements: 1 — difference of parts of territorial victories, necessary for occupation of the following rank; 2 — relation of ranks of dominants and subdominants; 3 — correlation between sexes in the settlement. CI = 0,017, $P < 0,05$ ($n = 4085$).

доминирования, если ранее его индуцировала (вместе с токованием) внегнездовая территориальность? Единственный выход состоит в распространении брачного доминирования не только на охрану, но и на формирование гнездовой территории, так как уже существующая стимуляция им токования брачного поведения сломана быть не может без распада пары.

В то же время увеличение успеха токования приводит ко все более раннему проявлению брачного доминирования ($r = +0,874$; $P < 0,01$, *D. minor*). Это вызывает появление его на 4–5

дней раньше взаимодействий образования пары и, чтобы пара образовалась требуется, чтобы гнездовой участок уже был сформирован при помощи брачного доминирования. В результате именно брачное доминирование, а не охрана территории, становится ответственным за все аспекты образования пары.

В результате брачное доминирование распространяется на весь гнездовой сезон — от начала брачного возбуждения до вылета птенцов. Всплеск территориальных конфликтов в конце апреля — начале мая, обычный при разделении гнездовых и зимовочных стаций, разрешается резидентами как средствами гнездовой территориальности, так и брачного доминирования. Последнее начинает служить не только изгнанию токующего соседа из поселения, но и недопущению нарушения им границы *per se*; эффективность этих действий по отношению к доминантам много сильнее, чем к субдоминантам.

Тогда доминанты при прогрессе брачного доминирования увеличивают экспоненциально минимальный ранг — процент побед в конфликтах — необходимый для возрастания ранга резидента на константу (рис. 8; $b = +0,783$; $P < 0,01$). Это ведет к исчезновению низкоранговых доминантов из поселений, и падению отношения числа рангов у доминантов и подчиненных, сдвигает отношение полов ($b = +0,638$; $P < 0,01$; рис. 8). Создается избыток субдоминантов при формировании гнездовой территории — предпосылка отхода от строгой моногамии к полиандрии при доминировании самки и полигинии при доминировании самцов. На этом уровне социальной организации (града 3) находятся *P. t. alpinus*, *D. leucotos*, *D. syriacus*, *D. m. japonicus*, *D. m. candidus*.

Однако при социальной системе типа грады 3 отход от строгой моногамии пока невозможен — во внегнездовое время все резиденты равноценны, а соотношение полов во внегнездовых поселениях поддерживается близким к 1,000 ($\chi^2_{1:1} = 0,893$; $P > 0,05$). Доминанты, не востребованные при образовании пар, и скопившиеся во внегнездовых биотопах, в начале мая наполняют гнездовые биотопы, срывая своим токованием и территориальными амбициями попытки образования полигамных групп ($F = 9,10$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,791$). Для нейтрализации этого эффекта требуется участие брачного доминирования в охране и внегнездовой территории круглогодично. Это происходит лишь при возникновении брачного доминирования до и прекращения после брачного возбуждения, что характерно для видов грады.

3.2.2.2.1.2.1. Виды с доминированием самца

При доминировании самца растет постоянство пары вместе с территориальным консерватиз-

мом (Фридман, 1994, 19956). Это при усилении брачного доминирования ведет ко все большей его длительности и растянутости осеннего образования пар, при укорочении их весеннего восстановления — этот процесс хорошо документирован при взрослении сеголеток *D. leucotos* ($r_k = +0,936$ и $-0,944$; $P < 0,0001$). Тогда эти 2 периода действия брачного доминирования в годовом цикле смыкаются, внегнздовая территориальность исчезает полностью, а стимуляция тока осуществляется брачным доминированием. Оно сохраняет лишь 2 функции исчезающего территориализма — обеспечение сильного территориального консерватизма и стимуляцию токования, растянутого на весь год.

3.2.2.2.1.2.2.2. Виды с доминированием самки

Доминирование самок также распространяется на весь гнездовой период, задавая два возможных варианта развития этого процесса. При высоких частотах контактов попытки поддержать единство пары мало успешны: в этом случае сгущаются и все субдоминанты в поселении постоянно имеют визуальный контакт. Так как проницаемость границ для них повышена, то возникает нужда в закрытии границ для субдоминантов в середине — конце апреля и во время “поискового тока” — пиков вероятности распада пары. Это происходит так.

1) Развивается гнездовая территориальность самцов *de novo* и, вместе с токованием запускающаяся брачным доминированием, и постепенно охватывающая весь годовой цикл. Эта трансформация начинается у *D. major*, достигая пика у *D. leucopterus* — круглогодичной парной территориальности с охраной участков самцами. Формирование гнездовой территориальности запово подтверждается тем, что она ослабевает одновременно с брачным доминированием к началу яйцекладки ($F = 9,73$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,768$), а при усилении брачного доминирования в ряду подвидов, ведущему к *D. leucopterus*, распространяется и на прочие этапы годового цикла ($r_s = +0,932$; $P < 0,0001$).

2) Развитие одиночной территориальности обоих полов на время в период “поискового тока”, с одновременной ликвидацией брачного доминирования. Тогда первоначальная встреча партнеров обеспечивается общей территориальной активностью осенью и зимой, затем запускается брачное доминирование (его сила растет по причине все меньшей длительности, отпущенной на удержание партнера и индукцию токования, $F = 7,83$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,733$). Рост силы брачного доминирования требует еще более строгой одиночной территориальности, что поддерживает направленность данной эволюции. Так формируется социальная система *D. syriacus*; ее основа — одиночная добрачная территори-

альность типа имеющейся у *D. minor*. Следовательно, виды с доминированием самки произошли от видов с доминированием самцов, но не напрямую от острокрылых дятлов.

3.2.2.2.1.2.2.3. Возникновение тенденций к полигамии на основе эффектов брачного доминирования

Сформулируем особенности социальных систем, уникальные для видов третьей грады.

1) Брачное доминирование — единственный индуктор брачного поведения — возникает до и исчезает после прохождения всего брачного цикла; гнездовая территориальность от этого отстранена ($F = 14,82$; $P < 0,01$).

2) Брачное доминирование полностью определяет не только успех стычек с залетевшим соседом, но и влияет на шансы его залета на чужой участок, дистантно ингибируя территориальную активность соседа. Среди всех его залетов при усилении брачного доминирования падает доля чисто территориальных, но растет число залетов с целью внебрачной копуляции. После ослабления гнездового территориализма с началом яйцекладки при ослаблении полигамных потенций доминанта из-за отсутствия опыта внебрачного токования и трудности пересечения границы мы получаем группы, полигинические при доминировании самца и полиандрические — самки. В них активно происходят внебрачные копуляции. Иерархия в таких группах, естественно, обратная, доминант имеет максимальный опыт внебрачного токования и низший ранг по территориальной активности ($F = 24,85$; $P < 0,001$).

3) Социосексуальная система видов третьей грады моногамна, при сохранении моногамии лишь на время охраны гнездовых территорий. Как только гнездовая территориальность исчезает с началом яйцекладки, брачное доминирование приводит к формированию полигамных групп. В годы с поздней весной или (у *D. major*) при обильном урожае шишек и большом различии гнездовых и зимовочных стаций пары, птицы прибывают в гнездовой биотоп поздно, а их территориальность реализуется среди пар, среди уже начавших нестись. Тогда при доминировании самца отмечена полигиния, при доминировании самки — полиандрия или сдвоенное гнездование, если самка “принимает” дупло самца-субдоминанта, но сам он изгоняется самцом-доминантом в ячейке. В этих полигамных группах у преобладающего пола устанавливается линейная иерархия с доминированием птицы, раньше всего избавившейся от гнездовой территориальности ($F = 34,89$; $P < 0,0001$).

На уровне четвертой грады происходит окончательная подмена гнездовой территориальности брачным доминированием, отбирающей у нее ее последнюю функцию — пресечение внебрач-

ных токований и копуляций и соблюдение моногамии. После этого моногамия исчезает, а ее место занимает промискуитет при редукции брачного доминирования, полигинандрическая система при доминировании самца и полиандрогиическая — при доминировании самки. Это происходит у высших пестрых дятлов — *D. m. major*, *D. medius* и *P. t. tridactylus*.

3.2.2.2.1.2.4. Формирование переменных не моногамных социосексуальных систем у видов четвертой грады

Рассмотрим вероятный путь перехода социальной системы к состоянию четвертой грады. После возникновения полигамных ячеек в период насиживания, с внебрачными копуляциями в них, формируется система иерархии, обратная существующей и основанная на итогах территориальных стычек. Тогда основная стратегия птицы, участвующей во внебрачных копуляциях, — быстрейшая редукция гнездовой территориальности, но с защитой номинального партнера птицы до начала яйцекладки номинальная брачная доминированием от адюльтера. У *D. m. major* и *P. t. tridactylus* именно стратегия редукции рассредоточивающей доминантов функции гнездовой территориальности и ее перенос на брачное доминирование — единственная причина успеха доминантов в полигамических ячейках ($F = 10,66$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,804$).

Но оказывается, что успех токования этих птиц (частота копуляций), в титульной паре и во внебрачных копуляциях скоррелирован ($r = +0,954$; $P < 0,001$). Этот феномен возникает, когда функция сдерживания не только токовых, но и территориальных залетов особей перейдет от гнездовой территориальности к брачному доминированию — этот фактор объясняет 92,78 % дисперсии описанной выше корреляции и является единственным ($F_z = 3,86$; $P < 0,05$; $R_z^2 = 0,069$).

Смысл его действия состоит в том, что, чем раньше птица завершила токование в титульной паре, тем ниже вероятность ее распада не из-за брачных, но из-за чисто территориальных причин, которые брачным доминированием не купируются ($F = 9,95$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,787$). Успех токования в титульной паре ($r_s = +0,899$; $P < 0,001$) и в полигамической ячейке растет из-за более раннего исчезновения гнездовой территориальности — эти данные получены нами на особях номинальных подвидов *D. major* и *P. tridactylus*. У видов третьей грады гнездовая территориальность была необходима для поддержания единства пары длительное время, в ходе которого ее прочность может подвергнуться территориальному испытанию. Перед ними такая проблема не стояла, но как только брачное доминирование усилилось, став способным не только изгонять претендентов, но и предупреждать их залет, гнездовая территориальность сразу же оказалась ненужной.

3.2.2.2.1.2.5. Социальная система видов четвертой грады — отход от моногамии

Это вызывает у *D. medius*, *D. m. major* и *P. t. tridactylus* дальнейшее усиление брачного доминирования, рождающего стратегию “двойного размножения” одной и той же птицы — в титульной паре и в полигамной ячейке. Тогда брачное доминирование после исчезновения гнездовой территориальности должно усилиться (и мы наблюдаем это у названных видов) до такой степени, чтобы заранее предупреждать любые претензии на статус резидента особей из прочих поселений — единственного источника помех этой стратегии. Но все нарастающая ставка птиц на стратегию двойного размножения ведет к росту доли птиц, ищущих внебрачных копуляций за пределами своего поселения ($r = +0,768$; $P < 0,001$), так как для следования этой стратегии надо изменить свой ранг, что в собственном поселении невозможно из-за уже сложившейся системы соседних пар ($F = 12,23$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,933$); кроме того, чем дальше отлетает такая птица, тем выше ее шансы сделаться доминантом в полигинной ячейке.

Но формирование повышенной агрессивности к токованию чужаков может в соответствии с принципом стимуляции подобного подобным (Гольцман, 1983, 1984; Гольцман и др., 1994) привести к росту сексуальных амбиций соседей за счет сильного смягчения иерархических отношений внутри поселения к моменту появления вселенцев. У *D. m. major* и *P. t. tridactylus*, чем успешнее сопротивляется данная пара подключению к ней токующих вселенцев, тем легче к ней подключаются соседи ($r = -0,807$; $P < 0,001$). Тогда пары-доминанты по силе брачного доминирования будут легче и раньше переходить к размножению в составе полигамической ячейки, сокращая срок токования в титульной паре (F возрастает от 7,62 при $0,092 \pm 0,004$ вселенца/пару резидентов до 12,78 при $2,438 \pm 0,178$ вселенца/пару резидентов; $P < 0,05$; R^2 растет от 0,472 до 0,963). Но так как плотность вселенцев в поселениях растет с усилением брачного доминирования и сокращением времени токования доминанта в титульной паре ($r_k = +0,714$; $P < 0,01$ и $r_k = +0,893$; $P < 0,001$), то, чем сильнее брачное доминирование, тем выше расслоение рангов пар и выше необходимость субдоминантам покидать поселение ($F = 9,82$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,784$).

Как только формирование пары будет сведено к единичному акту, позволяющему также птице копулировать с соседями в соответствии с их рангами, стратегия размножения только в титульной паре становится невозможной. Дело в том, что у доминанта нет средств, способных предотвратить внебрачную копуляцию своего партнера. Ранее такие птицы не могли влиять на социальную систему поселения, так как были

в худшем положении по причине внебрачных копуляций и наличия “двойного размножения”. Теперь их существование невозможно вовсе, так как успех токования в полигамной ячейке положительно влияет на результат токования в титульной паре ($F = 8,11$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,562$), как только иерархия птицы в такой ячейке становится более важной для успеха токования в титульной паре, чем брачное доминирование в ней самой ($F = 9,67$; $P < 0,05$; $R^2 = 0,868$).

После образования такой социальной системы, каждая пара становится центром полигамной (полигинической при доминировании самца и полиандрической при доминировании самки) ячейки, успех токования в которой и в титульной паре скоррелированы ($r_s = +0,784$ — $+0,986$; $P < 0,01$) тем сильнее, чем сильнее брачное доминирование и короче период формирования титульной пары ($F = 10,73$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,873$). Так как при этом формируются две системы иерархии — одна в полигамных ячейках, другая между титульными парами, то, чем выше ранг птицы, тем к большему числу ячеек она может принадлежать одновременно, успешно токуя (данные по *D. m. major* — $r_s = +0,612$; $P < 0,05$). Эта социальная система является промискуитетной, хотя структура каждой единичной ячейки жестка и неизменна: либо полигиния, либо полиандрия.

Тогда основными признаками-отличиями видов четвертой грады от всех остальных, будут:

1) формирование наряду с титульными парами полигинических ячеек, в которых происходит нормальное размножение, вместе с двойной системой иерархии и возникновением промискуитета в андрогинической при доминировании самки либо гинандрической при доминировании самки форме ($F = 30,64$; $P < 0,0001$);

2) появление корреляции между успехом размножения птицы в титульной паре и полигамической ячейке вместе со сведением процесса образования титульной пары к одноактному событию при окончательной редукции какого-либо влияния территориальной системы на брачную — образование пары приобретает собственную устойчивость ($F = 35,84$; $P < 0,0001$).

4. Заключение

1) Уникальная черта социальной системы пестрых дятлов — запуск токового поведения только после установления территориальной системы социальных контактов.

2) В ряду социальных систем различных видов пестрых дятлов выявлено падение влияния территориальных отношений на брачное поведение, усиление роли брачного доминирования, снижение относительных временных и энергетических затрат на создание и поддержание социальных систем.

3) Обнаружены следующие закономерности эволюции социальных систем пестрых дятлов:

- все меньшая степень развитости и успешности территориального поведения требуется для индукции брачного поведения;
- возрастают ее сила и длительность действия;
- в филогенезе пестрых дятлов осуществляется переход от обеспечения постоянства пары общностью территории к его обеспечению брачным доминированием.

4) Обнаруженные нами уникальные направления эволюции социальной системы пестрых дятлов позволяют произвести таксономическую ревизию группы, результаты которой существенно улучшают ту ее систему, которая имеется в настоящее время (Short, 1982). Находясь на позиции эволюционных систематиков, мы признаем монофилетичность пестрых дятлов в целом, равно как и рода *Picoides*, но парафилетичность рода *Dendrocopos*, плезиоморфного по отношению к первому и являющегося его непосредственным предком. Каждое уникальное направление эволюции социальной системы в роде *Dendrocopos* с позиций эволюционной систематики, маркирует подрод с доказанной монофилией; грады являются ступенями совершенства социальных отношений в группе. В пределах группы пестрых дятлов такое разбиение рода *Dendrocopos* на подроды производится впервые;

5) В этом случае система изученных видов пестрых дятлов приобретает такой вид:

1. Род *Dendrocopos*
 - 1.1. Подрод *Yungipicos subgen. nov.*
 - 1.1.1. Малый острокрылый дятел — *D. kizuki*.
 - 1.1.2. Большой острокрылый дятел — *D. canicapillus*.
 - 1.2. Подрод *Dendrodromas subgen. nov.*
 - 1.2.1. Малый пестрый дятел — *D. minor*.
 - 1.2.2. Белоспинный дятел — *D. leucotos*.
 - 1.3. Подрод *Dendrocopos*.
 - 1.3.1. Большой пестрый дятел — *D. major*.
 - 1.3.2. Сирийский дятел — *D. syriacus*.
 - 1.3.3. Средний пестрый дятел — *D. medius*.
2. Род *Picoides*.
 - 2.1. Тяньшанский трехпалый дятел — *P. (tridactylus?) tianschanicus*.
 - 2.2. Трехпалый дятел — *P. tridactylus*.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. (1994): Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd. 1-227.
- Гольцман М.Е. (1983): Социальный контроль поведения млекопитающих; ревизия концепции доминирования. - Итоги науки и техники. Сер. зоол. позн. М.:ВИНИТИ. 1: 71-150.
- Гольцман М.Е. (1984): Социальное доминирование и социальная стимуляция: частные проблемы и общие принципы. - Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пуццо. 108-134.
- Гольцман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В. и др. (1994): Синдром социальности: сравнительное исследование поведения песчанок. - Журн. общ. биол. 55 (1): 49-69.



- Иваницкий В.В. (1994): Эколого-этологические аспекты эволюции воробьев (*Passeridae, Aves*) и родственных им птиц. - Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ. 1-54.
- Иорданский Н.Н. (1994): Макроэволюция: системный подход. М.: Наука. 1-134.
- Лакин Г.Ф. (1989): Биометрия. М.: Высшая школа. 1-211.
- Левченко В.Ф. (1993): Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука. 1-384.
- Любарский Г.Ю. (1991а): Изменение представлений о типологическом универсуме в западноевропейской науке. - Журн. общ. биол. 52 (3): 319-333.
- Любарский Г.Ю. (1991б): Обьективация категории таксономического ранга. - Журн. общ. биол. 52 (5): 613-626.
- Любарский Г.Ю. (1993а): Метод общей типологии в биологических исследованиях. I. Сравнительный метод. - Журн. общ. биол. 54 (4): 408-427.
- Любарский Г.Ю. (1993б): Метод общей типологии в биологических исследованиях. II. Гипотетико-дедуктивный метод. - Журн. общ. биол. 54 (5): 515-534.
- Любарский Г.Ю. (1994): Рец. на книгу В.Ф. Левченко "Модели в теории биологической эволюции". - Журн. общ. биол. 55 (3): 319-326.
- Любищев А.А. (1982): Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 1-280.
- Малышев С.И. (1966): Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: АН СССР. 1-327.
- Мейен С.В. (1984): Принципы исторических реконструкций в биологии. - Системность и эволюция. М.: Наука. 7-31.
- Мейен С.В. (1988): Принципы и методы палеонтологической систематики. - Современ. палеонтол. М.: Недра. 1: 447-465.
- Наумов Н.П. (1973): Сигнальные биологические поля и их значение в жизни животных. - Журн. общ. биол. 34 (6): 806-818.
- Павлинов И.Я. (1992а): О формализованных моделях в филогенетике. - Филогенетика млекопитающих. Тр. НИ ЗМ МГУ. 29: 223-246.
- Павлинов И.Я. (1992б): Метафора эволюционного конуса и проблемы надежности филогенетических реконструкций. - Журн. общ. биол. 53 (3): 293-306.
- Павлинов И.Я. (1995): Классификация как гипотеза: вхождение в проблему. - Журн. общ. биол. 56 (4): 411-424.
- Панов Е.Н. (1973): Птицы Южного Приморья. Новосибирск: Наука. 1-376.
- Панов Е.Н. (1978): Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 1-303.
- Панов Е.Н. (1983а): Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 1-417.
- Панов Е.Н. (1983б): Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. - Итоги науки и техники. Зоол. позн. М.: ВИНТИ. 12: 5-70.
- Песенко Ю.А. (1991): Методологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции как научные гипотезы. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 234: 61-155.
- Познанин Л.П. (1949): Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни. - Тр. ин-та морфол. животных. М.: АН СССР. 3 (2): 1-110.
- Поливанов В.М. (1981): Экология птиц-дуплогнезников Приморья. М.: Наука. 1-150.
- Попов С.В. (1986): Социальные взаимодействия и социальная структура — возможные связи характеристик поведения и популяционных структур. - Методы исследований в экологии и этологии. Пушино. 121-140.
- Попов С.В., Чабовский А.В. (1989): О репродуктивных стратегиях у краснохвостой песчанки (*Meriones libycus*). - Зоол. журн. 68 (3): 99-106.
- Раутиан А.С. (1988): Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. - Современ. палеонтология. М.: Недра. 2: 76-118, 356-371.
- Симкин Г.Н. (1976): О территориальном и токовом поведении большого пестрого дятла. - Орнитология. М.: МГУ. 12: 149-159.
- Фридман В.С. (1992): Онтогенез некоторых ритуализированных демонстраций большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*). - Журн. общ. биол. 53 (4): 587-597.
- Фридман В.С. (1993а): Коммуникация в агонистических взаимодействиях большого пестрого дятла. - Бюлл. МОИП. Сер. биол. 98 (4): 34-45.
- Фридман В.С. (1993б): Об эволюционном соотношении релизерной и нерелизерной коммуникации у птиц. - Журн. общ. биол. 54 (5): 554-567.
- Фридман В.С. (1993в): Механизмы коммуникации в парах, образованных различными видами дятлов: действие этологических препятствий к скрещиванию. - Журн. общ. биол. 54 (3): 294-310.
- Фридман В.С. (1994): О территориальном и токовом поведении белоспинного дятла. - Бюлл. МОИП. Сер. биол. 99 (4): 18-36.
- Фридман В.С. (1995а): Существует ли отбор на ритуализацию: новая теория эволюции демонстративного поведения птиц. I. Прямая эмпирическая проверка утверждений теории (на примере видов отряда *Piciformes*). - Беркут. 4 (1-2): 51-61.
- Фридман В.С. (1995б): Брачное доминирование у пестрых дятлов (роды *Dendrocopos* и *Picoides*) и его причинный анализ. - Бюлл. МОИП. Сер. биол. 100 (5): 44-61.
- Angelstam P., Mikusinski G. (1994): Woodpeckers assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest — a review. - Ann. Zool. fenn. 3: 157-172.
- Blume D. (1961): Über die Lebensweise einigen Spechtarten (*Dendrocopos major*, *Picus viridis*, *Dryocopus martius*). - J. Ornithol. 102. Sonderheft: 1-112.
- Blume D. (1962): Grünspecht, Grauspecht, Schwarzspecht. Neue Brehm Bücherei. Wittenberg Lutherstadt. 1-231.
- Craig J., Jamieson J. (1987): Critique of helping behaviour in birds: a departure from functional explanation. - Perspect. Ethol. 7: 79-98.
- Crook J. (1970): Social organization and environment: aspects of contemporary social ethology. - Anim. Behav. 18: 197-209.
- Crook J. (1989): Socioecological paradigms, evolution and history: perspectives for the 1990s. - Comparative Sociobiology. The behavioural ecology of human and other mammals. (Eds. Standen V. & Foley R.). Oxford, London: Blackwell Sci. Publications. 1-36.
- Davies N.B. (1980): The economics of territorial behaviour in birds. - Ardea. 68: 63-74.
- Davies N., Houston A. (1981): Owners and satellites: the economics of territory defence in the pied wagtail, *Motacilla alba*. - J. Anim. Ecol. 50: 157-180.
- Goodge W. (1972): Anatomical evidence for phylogenetic relationships among woodpeckers. - Auk. 89: 65-85.
- Jamieson J. (1988): Provisioning behaviour in a communal breeder: an epigenetic approach to the study of individual variation in behaviour. - Behaviour. 104 (3-4): 262-280.
- Short L.L. (1971): Systematics and behaviour of some North American woodpeckers, genus *Picoides*. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 145: 5-118.
- Short L. (1973): Habits of some Asian woodpeckers (*Aves: Picidae*). - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 152: 1-364.
- Short L.L. (1982): Woodpeckers of the world. - Delavar. Mus. Natur. Hist. Monogr. 4: 1-676.
- Spring L. (1965): Climbing and pecking adaptations in some North American woodpeckers. - Condor. 67: 457-488.
- Tinbergen N. (1951): The study of Instinct. Oxford: Clarendon Press. 1-320.
- Tinbergen N. (1959): Comparative study of the behaviour of gulls (*Laridae*): a progress report. - Behaviour. 15: 1-70.
- Walter J. (1990): Red-cockaded woodpecker: a "primitive" co-operation breeder. - Cooper. breed. in birds. Cambridge etc., s. a. 67-102.
- Waser P., Wiley R. (1979): Mechanisms and evolution of spacing in animals. - Handbook of behavioural neurobiology. N.Y.-L. 3 (Social behaviour and communication): 1-159.
- Wittenberger J.F. (1979): The evolution of mating system in birds and mammals. - Handbook of behavioural neurobiology. N.Y.-L. 3 (Social behaviour and communication): 271-350.
- Wittenberger J.F., Hunt G.L. (1985): The adaptive significance of coloniality in birds. - Current Ornithol. N.Y.: Acad. Press. 8: 2-77.



Россия (Russia),
103009, г. Москва,
ул. Герцена, 6, Зоомузей МГУ.
В.С. Фридман.