

Как птицы нарушают правило Бейтмана

Ув. *natur_wonder* написал интереснейший текст, [что не так с половым отбором](#). К стыду своему, только оттуда узнал, что было переисследование классических опытов Бейтмана на дрозофилах, из которого следует, что его данные не позволяют вывести одноимённое правило ([п.6](#)) так, как оно сформулировано – с идеей фундаментальной асимметрии самцов и самок по характеру инвестиций в потомство. Мол, первые максимизируют число спариваний, не заботясь о долговременных устойчивых связях с партнёрами, а вторые – ищут заботливых отцов и стараются их максимально привязать к себе и максимально раскрутить привязанных на заботу о потомстве. Стратегия первых состоит в максимизации числа спариваний и числа сближений с разными партнёрами за часто ограниченный срок токового сезона, вторых – в максимизации прочности связи с «лучшим» партнёром, которого надо уметь оценить, выбрать и уметь поддерживать устойчивость связи вопреки нарушениям. Оказывается, эта идея не основана на фактах даже в «родительском» исследовании. Видимо, её подпитывает абстрактное рассуждение, что сперматозоидов много, яйцеклеток мало, в яйцеклетках много питательных веществ для зародыша, особенно в многожелтковых яйцах у птиц и костистых рыб, в спермии ничего такого и пр.

А что энергозатраты на поведение, обеспечивающее репродукцию, через установление таких взаимоотношений с сородичами, которые сделают её возможной и эффективной (с территориальными соседями не менее, чем с потенциальным партнёром) требуют существенно больше энергии, чем идёт на чистое продуцирование яиц, остаётся за кадром. Также как и затраты на заботу о потомстве от гнездостроения через выкармливания до вождения выводка.

Причём в очень многих группах, и именно с высокими затратами самок на формирование многожелтковых яиц (страусы, тинаму, трёхпёрстки, примитивные кулики, [клаустрофильные \(тоже более примитивные\) воробьиные](#), ряд костистых рыб, хвостатых и бесхвостых амфибий) забота о потомстве в значительной степени или полностью поручена самцам. Самкам достаточно посетить его и отложить яйца / отметать икру в построенное им гнездо; иными словами, в условиях действительно крупных затрат на репродукцию и сильно развитой заботы о потомстве пространственно-этологическая структура популяции строится так, чтобы связанные с этим тяготы и лишения распределялись примерно поровну, отсюда же следует существующая дифференциация ролей. Я [писал](#), что это показано при подсчёте такой универсальной меры инвестиций самцов и самок в потомство, как затраты энергии на соответствующее поведение.

Собственно, оно и понятно. Поскольку отбор имеет системный эффект, то есть не столько обеспечивает преимущество более приспособленных сколько [создаёт новые и совершенствует старые групповые адаптации](#), оптимизирующие структуру отношений в системе и «правилами игры» между «лучшими» и «худшими» индивидами, по которым они конкурируют за «позиции» в системе, in a long run эволюция скорей уводит от правила

Бейтмана, и точно не ведёт к нему. См. [п.6](#).

Скажем, чем дольше существует пара (моногамного вида), тем больше устойчивость связи становится самоподдерживающейся и обеспечивающей [резистентность обоих партнёров к ухаживанию «чужаков»](#). И действительно: [анализ «разводов»](#) в парах кайр *Uria aagle* показывает, что ни один из них, и даже «дезертир», не выигрывает от разрушения старых связей. В данной популяции кайр «разводов» 10,2% случаев, в 86% случаев один из партнёров (равновероятно самец и самка) перемещается в другое место и там находит пару (а может и нет), тогда как оставшийся гнездится с новым. Успех размножения снижается у обоих (сравнительно с сохранившимися парами), и отрицательно коррелирует с вероятностью «развода», выгоду получают лишь новые партнёры обоих. Так что последнее – чисто следствие социальной дезорганизации (вытеснения одного из партнёров рядом оказавшейся холостой особью), в большей или меньшей степени всегда присутствующей на птичьем базаре.

А вот во временных парах промискуитетных видов, сближающихся на токах, или характеризующихся полигинандрией, как только один из партнёров перестаёт вкладываться в стимуляцию другого, в поддержание отношений с ней, тот раз – и дезертировал, даже в середине периода насиживания или выкармливания.

Впрочем, тут есть и исключения: *моногамные* виды, которым свойственны дезертирства (каменный воробей *Petronia petronia*, ремез *Remiz pendulinus*, некоторые ещё; причём более склонны дезертировать *самки*, что [неудивительно для клаустрофильного вида](#)), где это типичное явление на любой стадии репродуктивного цикла, а не редкое явление. Но и тут это присуще *обоим* партнёрам; то есть тут пары хотя и не временные, но необычайно «хрупкие» для моногамного вида, обычные «скрепы» между самцом и самкой тут не работают – но и тут расторжение брачных союзов следствие не односторонней «измены», а двустороннего разрыва.

В том числе воробьи, [как и большие синицы](#), «не сачкуют» при выкармливании птенцов; если в эксперименте искусственно затруднить самцам задачу выкармливания, это отнюдь не повысит вероятность дезертирства у самок но, напротив, интенсифицирует их брачную активность, обращённую на самца, то есть вклад в укрепление брачной связи. В том числе потому, что «нагруженные» самцы снижали уровень брачной активности, но не темп кормления птенцов (опять же вместо дезертирства), и рост данной активности у самок был компенсаторным ([link](#)). Если же затруднить задачу выкармливания первого выводка самкам, это увеличивает риск дезертирства и смены самца во втором. Однако в ответ на это самцы принимают меры – интенсифицируют выкармливание и брачную активность, направленную на самок, что способствует повторному гнездованию в том же составе ([link](#)).

Другой пример. При свободном образовании пары у голубей в отличие от случайного соединения в пары самцов и самок всякая птица ищет себе не «лучшего», а «наиболее подходящего» партнёра, почему все они соединяются в пары без «остатка» в

виде лузеров, не сумевших размножиться.

Исследователи сформировали 2 группы птиц: «свободного выбора» и «случайного объединения». В первой все голуби, самцы и самки, выпускались в одну общую вольеру, где могли ухаживать друг за другом и свободно объединяться в пары. Во второй пары сформировались принудительным объединением рецептивных самца и самки в небольшой клетке до тех пор, пока те не начнут ухаживать друг за другом; возникшую таким образом пару далее выпускали в общую вольеру (Klint, Enquist, 1981).

Критерием образования пары считали «поцелуи», демонстрацию гнезда и спаривание. В первые дни как самцы, так и самки демонстрировали интенсивное поведение ухаживания. Самец вначале демонстрировал перед каждой самкой, затем у него оформлялись индивидуальные привязанности и, наконец, образуется пара, которая, однако, может тут же распасться под влиянием токования «более подходящего» партнёра. После окончательного образования пар в обеих группах они были изолированы друг от друга, и им предоставили возможность приступить к размножению (Klint, Enquist, 1981).

Оказалось, что процесс ухаживания в группе свободного выбора длился значительно дольше, чем в группе случайного объединения, но размножение возникавших таким способом пар более эффективно. В группе свободного выбора пары раньше приступили к кладке, отложили больше яиц, и больше яиц оказалось оплодотворёнными. В группе случайного выбора самцы были существенно агрессивней и меньше времени уделяли токовому поведению (Klint, Enquist, 1981).

В обеих группах привлекательность разных особей для противоположного пола была резко неодинакова (как самцов, так и самок). Одним из них постоянно адресуются брачные демонстрации (привлекательность этих наиболее высока), другим – значительно реже, третьим совсем редко. Важным отличием группы свободного выбора является тот факт, что там пары образовывались из птиц со сходным уровнем привлекательности для противоположного пола (оба партнёра отличались высокой, средней или низкой привлекательностью). В группе случайного объединения эта конкордантность отсутствовала, что и объясняет большую успешность репродукции первых по сравнению со вторыми (Klint, Enquist, 1981).

Следовательно, свобода выбора с конкуренцией за «внимание» множества потенциальных партнёров значительно повышает точность оценки стимулирующих способностей каждого из них и успешность сочетания всех их в репродуктивные ячейки. Конкретный состав последних определяется «конструкцией» социальной системы конкретных видов – это могут быть пары у моногамных видов, гаремы у полигамных, полигинно-полиандрические коммуны у промискуитетных и т.д.

В самом деле, задача выбора партнёра в конкурентных условиях взаимного ухаживания состоит в поиске наиболее подходящего самца или самки для обоих участников, с соответствующим «согласованием интересов» обоих при последовательном переборе вариантов. Обоим следует найти не лучшего, но наиболее комплементарного

партнёра, поведенческая стратегия которого такова, что даст максимальный «результат» (наибольший репродуктивный выход и/или максимум жизнеспособности произведённых потомков) в конкретных условиях данной группировки и во взаимодействии с конкретным партнёром.

Кто «подходит», кто нет, выясняется через обмен брачными демонстрациями при постепенном сближении самца и самки, у савки – в ходе коллективных демонстраций нескольких самцов перед самкой (-ами), из которых она выбирает не «лучшего», а «подходящего».

И дальше при устойчивой структуре популяций «лучшие» и «худшие особи», представители конкурентной и пациентной стратегий дают примерно равный репродуктивный выход, если считать полностью (п.6), хотя на первый взгляд первые раз за разом выигрывают конкуренцию у вторых и вроде бы должны оттеснить их от репродукции. Но нет, их лишь подталкивают специализироваться в роли, комплементарность которой с ролью «победителей» лишь увеличивает устойчивость целого, скажем, популяционной системы.

Сейчас вполне известно этологам, что у птиц и млекопитающих вопреки правилу Бейтмана аналогичное примерное равенство самцов и самок наблюдается для такого параметра, как число сближений и спариваний с партнёрами противоположного пола, и число потомков чужих самцов/самок, выкармливаемых данной родительской парой или родителем. У птиц последние возникают не только под действием внебрачных копуляций, но и внутривидового гнездового паразитизма, когда некоторые самки часть яиц или все кладут в чужое гнездо, и это может быть значительная часть яйцекладок в местной популяции.

Неприятный для социобиологов парадокс состоит в том, что чем выше интенсивность полового отбора, тем меньше самки отказывают себе в нарушении правила Бейтмана. Там же и хуже выражена постулируемая социобиологами асимметрия в выборе партнёра у обоих полов, если считать полностью, с учётом «теневого стороны социальности», её сближений и копуляций. В последние годы это выявили у многих видов птиц, где самцы собираются на токах, интенсивно взаимодействуют, привлекают самок, из них набирают себе гаремы или сближаются с ними, образуя временные пары, а потом привлекают новых. Собственно, именно у этих видов интенсивность полового отбора максимальна, если её мерить по доле самцов, проигрывающих взаимодействия на арене, и оказывающихся в положении лузеров, или по интенсивности конкурентных взаимодействий на «арене», или по % спариваний, там же осуществлённых «лучшим» самцом (-ами), или развитостью брачных украшений и полового диморфизма.

Например, у диких индеек *Meleagris gallopavo* множественные спаривания с перебором партнёров в равной мере характерны для самцов и для самок, также как множественное отцовство первых и гнездовой паразитизм вторых. В 45% выявлено

множественное отцовство; из 15 гнезд семь содержали яйца разных самок, причем в 4-х из этих случаев выявлен квазипаразитизм, при котором выводок самки-паразита усыновлялся тем самцом, который являлся отцом хотя бы одного птенца самки-хозяйки. И т.д. То же верно и для распределения усилий в заботе о потомстве, от «хороших родителей» до «полных кукушек», причём подкидывание яиц в чужое гнездо с высвобождением времени на сближение с другим самцом у индеек оказывается важным фактором «уравнивания шансов» самцов и самок. Аналогичное «второе дно» [найдено](#) в брачной системе перепелов *Coturnix coturnix*

У благородных оленей недавно [выяснилось](#), что самки не только нарушают правило Бейтмана с нетерриториальными самцами-рейдерами, но довольно свободно путешествуют от гарема к гарему «лучших» самцов. Эти занимается около половины самок, уже включённых в гарем первого самца, и 2/3 путешественниц беременеют от нового. Кошачьи, в принципе, одиночные существа, за некоторым исключением, см. [обзор](#) М.Н.Ерофеевой и С.В.Найденко (2011). Однако на деле они не менее социальные, чем стайные псовые, просто общение особей идёт не непосредственно, а опосредуется территорией с регулярно наносимой и обновляемой системой меток. Поэтому, скажем, у формально одиночных видов вроде рысей, тем более гепардов, регулярно встречаются совместные охоты нескольких особей.

Участок самца перекрывает несколько участков самок, и самцы в период ухаживания сближаются с несколькими из них, то есть полигинны. Однако и самки в период охоты резко увеличивают число дальних выходов за пределы участка, степень перекрытия их резко уменьшается, а поскольку животные нетерриториальны, и даже при очень высокой плотности (домашние кошки в населённых пунктах) всего лишь выстраивают ситуативную иерархию на местах прохода и местах сбора, самки очень часто взаимодействуют с двумя и более самцами сразу.

Более того, они весьма приветствуют множественные спаривания и заведения котят от обоих, в первую очередь потому, что у это стимулирует овуляцию – у кошек она идёт по индуктивному типу: множественные спаривания с несколькими самцами выступают триггером выброса гипофизом большого количества лютеинизирующего гормона, и окончательного созревания ооцитов и овуляции. Поэтому у всех кошек, кроме леопардовой *Leopardalis wiedi*, на пенисе присутствуют небольшие иглы или шипики, усиливающие стимулирующий эффект спаривания для ускорения овуляции. То же самое верно для случая, когда несколько котов одновременно ухаживают за одной кошкой (рысью и пр.). У них проявляется эффект облегчения в группе, и каждый из них спаривается успешней и интенсивней, чем если бы был в одиночку. Опять же из всех хищных у кошек кость в пенисе (*os baculum*) наименьшего размера, что компенсируется вышеописанной системой.

Аналогичная ситуация при индуктивном типе овуляции описывалась у грызунов (пенсильванская полёвка и пр.). В итоге правило Бейтмана или идёт лесом, или переворачивается с ног на голову.

Вообще, множественное спаривание самок, в том числе на разных токах, сейчас рассматривается как важный и недооценённый компонент полового отбора у «токовых» видов, где он наиболее интенсивен, также как и парадоксальный эффект победы «лучших» над «лузерами». Чем убедительней победа, чем больше первые бьют и гоняют вторых, тем эффективнее те сближаются с самками из гаремов (или привлекаемых током = демонстрациями «лучших», центральных самцов) и производят внебрачные копуляции.

И наоборот: где конкуренция самца за самку низка, так же, как пространственная сближенность особей, взаимная асимметрия в правилах выбора партнёра таки есть! Но, увы, не та, что предписывается правилом Бейтмана, а та, которая следует из общей конструкции пространственно-этологической структуры популяции конкретно данного вида, причём на протяжении всего годового цикла, а не только в репродуктивный сезон, и у близких видов, дающих плодовитых гибридов, оно может отличаться до противоположности. Вот один пример, а другой – из социальной жизни моих пёстрых дятлов. В зависимости от характера брачного доминирования в паре (самка доминирует над самцом или наоборот), в одном случае самцы конкурируют за самку, а та достаточно безучастно смотрит, чем завершится борьба, в другом – наоборот, в период весеннего возбуждения самки сталкиваются из-за самцов.

Наиболее выраженный первый вариант наблюдается у большого пёстрого дятла *Dendrocopos major*, наиболее выраженный второй – у белоспинного *D.leucotos*, прочие виды располагаются между этими полюсами градиента изменений «конструкции» социальных систем. Причём это не единственное различие; по другим признакам, определяющим для «конструкции» социальной организации, эти два вида также представляют собой полные противоположности, хотя с половым отбором это почти не связано или связано не очень. При этом оба вида весьма близки! Настолько, что в условиях коллапса популяций белоспинного дятла в Финляндии, в меньшей степени в Швеции, он стал скрещиваться с большим пёстрым и давать плодовитые гибриды.

<u>Большой пёстрый дятел</u>	<u>Белоспинный дятел</u>
Пары распадаются на зиму, когда оба пола охраняют мелкие (0,04-0,06 км ²) одиночные территории вне зависимости от пола и возраста соседних владельцев. Весной пары воссоздаются вновь объединением одиночных территорий самца и самки, в большинстве случаев не в прежнем составе. Критически важный	Многолетнее постоянство пар, занимающих очень крупные (1 км ² и более) неохраемые участки обитания. Пары образуются, в основном осенью, подселением кочующих одиночек к птицам, ранее занявшим свободную территорию или потерявшим партнёра. Образование пар даже весной не зависит

<p>параметр при образовании пар, увеличивающий скорость процесса, позволяющий начать гнездование в более ранние сроки – способность партнёров снизить/уменьшить взаимную агрессивность, поскольку сперва они воспринимают друг друга как территориальных захватчиков.</p>	<p>от способности потенциальных партнёров преодолеть и уменьшить агрессивность друг друга.</p>
<p>Во внегнездовое время одиночные территории используются каждой особью независимо от других. После объединения территорий самца и самки при образовании пары обе птицы перемещаются на участок самца, где и строится гнездо или – при наличии лучших местообитаний – вообще гнездятся за пределами исходно охраняемого пространства.</p>	<p>Пространство участка используется парой совместно (с разделением на зоны использования самца и самки или нет, когда пара вместе обследует весь участок), но всегда без потери связанности перемещений партнёров.</p>
<p>В процессе ухаживания самцы конкурируют за внимание самок, которые в случае их столкновения равнодушно ждут, какой из них оттеснит другого, после чего сближаются и образуют пару именно с ним. Поэтому в конце марта-начале апреля видно несколько самцов, летающих за одной самкой и вопящих при набрасывании друг на друга.</p>	<p>В процессе ухаживания самки конкурируют за внимание самцов (поскольку пары многолетнее-постоянны, то или одиночная самка пытается вытеснить самку из пары, или 2 одиночных самки – за обладателя участка). Тот в случае столкновения самок пассивно ждёт, какая из них выйдет победительницей. Поэтому в середине-начале марта видно несколько самок, дерущихся друг с другом в присутствии самца в некотором отдалении.</p>
<p>Территориальность развита наиболее полно из всех пёстрых дятлов, присутствуют все 4 её формы – обмен специфическими демонстрациями в территориальных конфликтах, дистантная</p>	<p>Территориальность отсутствует вовсе, охраняется не пространство, а индивидуальная дистанция вокруг кормящихся птиц. Агрессия, в том числе ритуализированная, опосредованная</p>

<p>угроза, когда те же самые демонстрации адресуются оппоненту на расстоянии, позволяя пресечь ещё не начавшееся нарушение границы, и патрулирование последней, в т.ч. демонстративным полётом, маркировка участка барабанными дробями и криком «кик». При высокой плотности населения в осенне-зимних группировках (выше 15 особей/км²) поле маркировки и поле охраны совпадает с полем использования, территориальные границ проходят с точностью до нескольких метров и «общеизвестны», т.е. учитываются не только владельцем и его соседями, но и «третьими особями», включая вселенцев, пытающихся закрепиться в данной группировке.</p>	<p>агонистическими демонстрациями, происходит лишь при случайном столкновении особей разных пар или пар с «проходящими» птицами, так что очень редка. Победа или поражение в стычке лишь восстанавливают (случайно) нарушенную индивидуальную дистанцию между особями, не имеют последствий и не ведут ни к территориальным захватам, ни к монополизации владельцем участка соответствующего пространства – соседи туда проникают свободно. Маркировка участка отсутствует, дробь и крики в период весеннего возбуждения служат именно и только ухаживанию между самцом и самкой, но не «очерчивают» охраняемое пространство для соседних пар или особей.</p>
<p>Развитость территориальности жестко связана с плотностью поселений, как осенне-зимних, так и гнездовых, также как % участка обитания, «покрытого» полем наиболее строгой охраны. Многолетней привязанности к участкам нет ни к зимовочным, ни к гнездовым. При исключительно жёсткой охране первых или достаточно жёсткой вторых их размещение между годами изменчиво и зависит от экологической обстановки, притом что филопатрия имеется – после ряда неурожайных лет отсутствовавшие меченые птицы возвращаются на место зимовки в предшествующие урожайные годы.</p>	<p>Многолетняя привязанность к территориям повсеместна и никак не связана с плотностью населения, даже там, где последняя высока (дубово-буковые леса Прикарпатья-Карпат, старовозрастные широколиственные леса средней полосы, политдоминантные хвойно-широколиственные леса Приморья). Птицы верны данному участку обитания (также как и партнёру) до собственной гибели или до полной невозможности кормления или гнездования там</p>
<p>Рост эффективности коммуникации по ходу образования пары или распределения территорий сопряжён с</p>	<p>По ходу развития брачных взаимодействий рост эффективности сближения самца и самки сопряжён с</p>

<p>учащением взаимодействий, интенсификации демонстраирования (хотя скорей в части экспрессивности телодвижений, чем стереотипности предъявления форм), с их концентрированием во времени (всё более длинные серии с меньшими перерывами) и в пространстве. Соответственно особи, одиночные или в парах, исходно рассредоточенные и независимые на собственных участках, всё больше концентрируют собственную активность в пространстве, а их взаимодействия всё более связаны друг с другом во времени. То есть социальная коммуникация организована как не только самоподдерживающаяся, но и автокаталитическая реакция, правда, сперва больше работающая на рост интенсивности, чем эффекта.</p>	<p>прогрессирующей изоляцией соседних пар друг от друга с одновременным урежением взаимодействий, со снижением уровня возбуждения участников и экспрессии используемых демонстраций при росте стереотипности. Социальная коммуникация построена как самотерминирующаяся реакция, достижение эффекта которой уменьшает возбуждение участников, а не увеличивает его.</p>
---	---

(фото показываю с разрешения В.В.Солодушкина)

[Тут нужно отступление общего характера. В.В.Иваницким в работе 1981 г. по социодемографическим системам близких видов воробьиных предложено [разделение их на А- и Б- стратегов, которое сильно пересекается с наблюдаемым у дятлов](#). Те же полюса-противоположности не только «конструкции» социальных систем, но и правил организации взаимодействий между особями – жёсткая территориальность vs рыхлая или полукOLONиальность, взаимодействия редкие, малоэмоциональные с сильным последствием vs частные, интенсивные, с воплями по нарастающей, но слабым последствием и пр. Только характеристики социальности, на которые обращал внимание он, несколько иные, чем важные мне.

Обобщая всё это, можно выделить такие общие правила, по которым идёт противопоставление А-стратегов Б-стратегов (что важно, у видов близких экологически и филогенетически! Также как близки друг к другу [«социальные» и «несоциальные» виды](#) птиц или млекопитающих, по этому признаку идёт их противопоставление а, значит, разделение ниш.

Соответственно, у А-стратегов коммуникация работает в основном на сильное последствие, с успешным благодаря этому рассредоточением особей и

дифференциацией ролей внутри пары и статусов у разных пар, занявших соседние участки. Поэтому успех социальных взаимодействий здесь сопровождается последовательным снижением их частоты & разнесением центров активности соседей (и даже в паре самец и самка по ходу укрепления брачной связи могут всё больше удаляться друг от друга, не теряя координированного участия в токованиях или строительстве дупла.

Иными словами, у *A*-стратегов взаимодействия организованы так, что урежаются и прекращаются сами собой именно в случае успеха, после чего птицы переходят к следующей стадии годового цикла. Исполнение демонстраций, которыми обмениваются особи, здесь неброское, их форма не вычурна, не-экстравагантна, но с очень высокой стереотипностью. Крики негромкие, но чёткие, разные вокализации хорошо дифференцированы друг от друга.

У *B*-стратегов успешная коммуникация больше всего преобразуется в рост общего возбуждения, на фоне которого птицы стараются максимально сблизить центры активности, учащают взаимодействия так, что в конце концов сцепляются в вопящий клубок, а их социальная активность, исходно «размазанная» по участкам, концентрируется всего в 2-3 точках на стыке последних. У *A*-стратегов, напротив, «размазанность» увеличивается.

И лишь потом, на фоне этой волны возбуждения и «ударного» учащения взаимодействий, проявляется специфическое действие демонстраций, выступающих как «островки устойчивых и чётко дифференцированных форм» телодвижений животного на фоне исключительно изменчивого континуума экспрессивных реакций, вызванных вышеописанным «нагоном» общего возбуждения. Специфический результат коммуникации в виде дифференциации поведенческих ролей, образования пар, распределения территорий и пр. формируется в зависимости от степени контраста первого со вторым, тогда как у *A*-стратегов – по контрасту стереотипно воспроизводимых форм демонстраций с «низкоэмоциональным» и малоэкспрессивным «фоном» повседневной активности.]

Ещё один парадокс: [где есть жёсткое сопровождение самки – много внебрачных копуляций, оно ничуть не боится от них](#). И наоборот у облигатных моногамов вроде [шелковистого свиристеля *Phainopepla nitens*](#) никакого сопровождения самок нет, нет и внебрачных копуляций из-за отсутствия попыток: самцы не пытаются спариваться на участке с посторонними самками, а те не совершают рейды по чужим территориям в целях адюльтера. Оно и понятно, второе – следствие дезорганизации, а первое – симптом. Да и [у людей в традиционном обществе % адюльтера, доводящего до внебрачного отцовства](#), прямо связан с такими социальными факторами, как конкретный вид традиционной религиозности и её смена какой-то из мировых религий, то есть следует из той организации (в других аспектах – дезорганизации) жизни, которую вносят те и другие.

Поэтому, думаю, теорию полового отбора давно пора заменить **теорией отбора**

социального, о которой [пишет Джоан Раугарден](#). Ведь отбор оценивает не успех индивидов сам по себе, а долговременную устойчивость воспроизводства популяционной структуры вопреки некому (исторически типичному) набору средовых «шумов» и «напряжений» изнутри популяционной системы, связанных с неопределённостью перемещений и взаимодействий индивидов, или со спецификой их персонального состава в сообществе. Специально выделять репродуктивный период и связанную с ним конкуренцию в таком случае также неразумно, как скажем, спасенье от хищников: «критический период», задающий пространственно-этологическую структуру популяций на весь год, у разных видов может быть очень разный. У разных оседлых видов, вроде пёстрых дятлов или синиц-гаичек, гренадёрок и пр. это ранняя осень, когда распределяются осенне-зимние территории, оно же детерминирует образование пар весной. А у 19 видов перелётных певчих птиц на с.-з. России, как показано Л.В.Соколовым (1999. Популяционная динамика воробьиных птиц. // Зоол. журн. Т. 78. № 3. С. 311 - 324.), численность в каждом из сезонов размножения отрицательно коррелирует с плохими погодными условиями *в апреле-начале мая*, то есть в период распределения территорий, формирования пространственно-этологической структуры местных популяций, но *не коррелирует* с погодными условиями в июне-июле, непосредственно в период выкармливания птенцов. Важно подчеркнуть, что в работе рассматриваются весьма протяжённые временные ряды наблюдений, охватывающие около 60 лет, и включающие в себя всё разнообразие «хороших», «плохих» и «промежуточных» сезонов размножения в количестве, достаточном для репрезентативности и статистического анализа.

Ну, и конечно, надо сменить философию, лежащую в основе самого подхода, от радикального редукционизма перейти к системному подходу. Он предполагает выделение целого «морфологическим методом» (предполагающим объективное описание присущей ему структуры, той же пространственно-этологической структуры популяции или «конструкции» социальной системы вида) и исследование взаимодействий индивидов в рамках целого, как управляемых частей, устойчивость целого вместо успеха «лучших» как критерий эволюционной оптимизации, определяющий направление развития.

И действительно: социальное целое, хоть и «реальность лишённая телесности», [устойчиво вопреки неустойчивости частей-индивидов](#), про [средовые шумы и не говорю](#). Ведь итоговую приспособленность нельзя реализовать в одиночку, и самые «лучшие» из особей живут и размножаются ровно в той степени, в какой занимают определённую «позицию» в структуре системы, и в кооперативных взаимодействиях с другими особями воспроизводят всю систему «позиций», их видоспецифический набор, называемый пространственно-этологической структурой популяций. Да ещё при условии несильного нарушения «правил игры», организующих взаимодействия животных в сообществе, распределяющих выигрыш и проигрыш между участниками и пр.

Притом что некоторые нарушения, вызванные «эгоистическими» интересами

участников, всегда будут, и несколько дезорганизуют взаимодействия. Но дезорганизаторов удаляют механизмы социального контроля, а устойчивость групповых адаптаций (того же стереотипного предъявления видовых демонстраций, информирующих *обоих участников* процесса) к соответствующим «шумам» отбирает и совершенствует последние.

Так, исследования тока каменных петушков *Rupicola rupicola* (примитивные воробьиные) в Суринаме показали важную роль социально обусловленных помех брачному поведению самцов как фактора отбора «лучших демонстраторов», которые в основном и спариваются с самками. «Помехи» состоят во вторжениях соседних взрослых самцов (30%), реже – годовалых самцов (11%; они регулярно посещают ток и демонстрируют в присутствии самок, хотя обзаводятся территорией лишь к 3-4 годам).

Ещё реже помехи создают сами самки, когда реагируют агрессией на попытки сближения самцов. Посторонние особи вторгаются обычно в момент сближения владельца территории с привлечённой им самкой. *Что важно подчеркнуть, они начинают немедленно преследовать самца, совершенно не интересуясь самкой.* Следовательно, «помехи» - просто «сбой» в системе территориальной коммуникации, определяющей распределение участков разного «качества» на току между самцами в зависимости от успешности участия последних в территориальных конфликтах друг с другом, а совсем не проявление побуждений спариваться с «чужой» самкой.

У центральных самцов, осуществляющих 30-40% копуляций, успех спариваний *не коррелирует* значительно с частотой внешних вторжений, в противоположность самцам со средним и низким успехом, где корреляция положительна. Частота вторжений на участок самца прямо пропорциональна посещаемости территории самками и успеху спаривания хозяина: максимальное «давление» помех приходится на успешных «центральных» самцов, а их брачное поведение более устойчиво к помехам этого рода.

После прерванной (вторжением) копуляции самки чаще прерывают брачное поведение и контактируют с большим количеством самцов, чем после успешного спаривания. Каждая самка контактирует с небольшим кругом самцов на току, а спаривается только с 2-4 за несколько последовательных посещений. Самцы, регулярно вторгающиеся на соседние участки и успешно прерывающие ухаживание соседней, сами спариваются в среднем чаще ([Trail, 1985](#); [Trail, Koutnick, 1986](#)).

Следовательно, устойчивость собственных брачных демонстраций к «помехам» и способность создавать «помехи» собственной активностью – две *равноправные стороны* конкуренции за партнёра между самцами на току, как сеть и трезубец гладиатора на *арене*, щит и меч воина в сражении и т.д. Этот дуализм эффективности собственных направленных действий животного с эффективным созданием «помех» развёртыванию однотипных действий конкурента у зафиксирован во всех формах социальной активности, в первую очередь – при любом обмене демонстрациями в коммуникативном процессе, как агонистическими, так предостерегающими об опасности, брачными, умиротворяющими и

пр.

Тогда «помехи» в виде активных вторжений соседей именно в момент сближений территориального самца с привлечённой самкой становятся фактором отбора особей, наиболее способных к устойчивой демонстрации сигнальных инвариантов. За счёт этой устойчивости форм сигналов подобные самцы наиболее привлекательны для партнёров и одновременно эффективней других в охране собственной территории, поскольку предшествующим успехом территориальной коммуникации минимизируют риск вторжений соседей.

Так что одновременно получается сразу три плюса. Первый – проигрывают «нарушители склонные не демонстрировать должным образом у себя, а напрямую сближаться с чужими самками. Они зря потратили время – и привлечённую самку самца не могут победить, так как он агонистически с ними взаимодействовать не собирается, тем более отвечать как-то на неритуализованную агрессию (выигрыш несёт лишь ритуализованный ответ, через вступление в обмен демонстрациями), ни самок не могут трахнуть, а часто и не пытаются. Второй – совершенствуется предъявление видовых демонстраций, оно делается всё более и более стереотипным вопреки нарушениям, связанным с вторжением, и деформациям их специфических образов, вызванных возбуждением и стрессом самцов, подвергшихся вторжениям нарушителей. То есть видовые сигналы отбираются на всё более точное распознавание в условиях шума, а это увеличивает эффективность считывания информации с них, как участниками, так и зрителями взаимодействия. Третий – обильно вознаграждаются «честные самцы», тупо-стереотипно демонстрирующие нужные демонстрации в нужные моменты взаимодействия с самкой, хотя их подмывало рвануть с места и вмазать вторгающимся.

Последнее не метафора – исследования гормонального состояния и пр. показывают, что в момент нарушений мотивация «лучших» самцов реально меняется от сексуальности к агрессии. Но поскольку видовые сигналы в той мере в какой они сигналы, а не просто стимулы, ретранслирующие воздействие, и не экспрессивные телодвижения индивида, эмансипированы от мотивационного состояния, он демонстрирует с должной стереотипностью, «не меняясь в лице». С учётом индивидуальной вариабельности в точности воспроизведения видоспецифических форм брачных демонстраций – в среднем тем большей, чем более жёсткие требования к скорости/вычурности и стереотипности исполнения одновременно предъявляет та конкурентная система, в которой конкуренция особей опосредована данными демонстрациями – тем лучший здесь материал для отбора, совершенствующего групповые адаптации вида. В данном случае точность воспроизведения особями форм демонстраций, с награждением лучших воспроизводящих; см. пример у золотистого короткокрылого манакина *Manacus vitellinus*, выделяющего особо головокружительные пируэты, в которых требуется не уронить стереотипность воспроизведения при максимальной скорости исполнения (самки любят именно это).

См. [1-2-3-4](#).

Кстати, именно таков [механизм элиминации «олений-убийц»](#), о котором писал ув. Макроэволюционист (и А.П. Расницын в статье «О Черной Королеве, поступательности размножения и групповом отборе // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Сб. научн. трудов. Владивосток: БПИ ДВО. С.47-53.). На деле никакого группового отбора не надо – достаточно индивидуального, но с системными эффектами, где конкуренция особей происходит не напрямую, но в системе видоспецифических отношений, связывающих их в социальную организацию, за лучшую «позицию», и лучшую «позицию», устойчивое удержание лучшей позиции в условиях массы конкурентов, стремящихся тебя спихнуть вниз, важнее немедленного успеха здесь и сейчас, будь то победа над противником или спаривание с самкой.

P.S. И под конец – обмен мнениями о том, [почему так получается, что в научном сообществе столь устойчиво держатся суждения общего характера, у которых сомнительны исходные факты, или которые уже давно вошли в противоречие с фактами, добываемыми натуралистами в поле.](#)