

Министерство образования и науки Украины
Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина
Кафедра зоологии и экологии животных

КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ»

6.040102 «Б И О Л О Г И Я»
(шифр и название направления подготовки)

Специализации зоология и экология животных
(название специализации)

Биологического факультета
(название факультета)

ХАРЬКОВ 2014

ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ. Курс лекций по учебной дисциплине для студентов по направлению подготовки 6.040102 – биология, 2014. 433 с.

С о с т а в и т е л ь : Атемасова Татьяна Андреевна, к. б. н., доцент

Тема 1.

Происхождение и ранняя эволюция птиц

Птицы филогенетически относятся к группе архозавров, самой замечательной и разнообразной группе рептилий. К собственно архозаврам относятся примитивные триасовые формы – текодонты, птицетазовые и ящеротазовые динозавры, крокодилы и птерозавры. Архозавры почти наверняка произошли от одной ветви, довольно рано, в конце палеозоя, отделившейся от диапсидных рептилий. Как группа в целом архозавры характеризуются рядом специализированных особенностей скелета, определявших положение тела в пространстве и возможность разнообразных движений. К этим признакам следует отнести особенности, связанные с вертикальным положением тела и более эффективным движением конечностей вперед-назад, по сравнению с примитивными диапсидами и лепидозаврами. Однако, единственный признак, отличающий все группы архозавров, включая наиболее примитивные формы, от других рептилий, – это наличие крупного отверстия спереди от глазницы – предглазничного окна.

Несмотря на то, что наличие предглазничного отверстия, и соответственно, одноименной полости – самый обычный и широко распространенный признак у всех архозавроморф, о его значении и возможной функции известно очень мало. Недавно была предпринята попытка реконструировать возможное положение вещей. Во-первых, было показано, что среди трех главных гипотез о соотношении между этим образованием и мягкими тканями должна быть признана гипотеза о том, что полость была паранасальным воздушным синусом, и не была местом размещения мышцы или железы. Во-вторых, утверждается, что главная его функция – пневматизация кости, связанная с определенным давлением, зависевшим от характерного режима биомеханической нагрузки на черепную коробку. У крокодилморф и орнитопод проявилась тенденция к закрытию этой полости, в то время как у теропод зафиксировано ее дальнейшее развитие. Таким образом, у последних давление в отношении уменьшения веса черепа продолжало существовать как мощный фактор морфологической эволюции.

Несколько слов о разных группах архозавров. Ранняя группа текодонтов объединяет самые разнообразные формы, связи между которыми практически неясны. Название их связано с расположением зубов в индивидуальных ячейках (этот же признак развился у мозазавров из лепидозавров, и у зверообразных рептилий). Помимо предглазничного окна у них были еще следующие отличительные признаки: сохранялась полная нижневисочная дуга, шея была относительно короткой и на предчелюстной, верхнечелюстной и зубной костях был один ряд зубов. Текодонты представляли собой третью волну радиации рептилий и были главными доминирующими рептилиями суши после пеликозавров и терапсид, давших начало млекопитающим. Время их расцвета – триас. Текодонты дали значительное число форм, среди которых были и покрытые чешуйчатым панцирем этозавры, и крокодилообразные, хищные, полуводные фитоавры, а также крупные и мелкие двуногие хищники. Большинство текодонтов были активными и очень быстрыми хищниками. Из всех текодонтов границу триаса и юры пережили только водные крокодилморфы.

Крокодилы – чрезвычайно обширная группа, испытывавшая на протяжении мезозойской эры три последовательные волны радиации. Всю группу отличает ряд очень стойких и существенных морфологических признаков – это массивность и прочность черепа, однако, и одновременно сложная пневматизация всех его костей (укрепление черепа связано с сопротивлением нагрузкам, возникающим при очень сильном и быстром укусе), тенденция к редукции предглазничного окна, хорошо развитый слуховой

анализатор, утрата ключиц и т.п. Среди крокодилов были бегающие бипедальные и квадрупедальные грацильные формы, а также высоко специализированные к водному образу жизни морские животные с хвостовым плавником. Интересно, что большинство специализированных признаков, характерных для современных водных форм, развились в позднем триасе у их еще наземных предков.

Динозавры, безусловно, преуспели больше всех рептилий и просуществовали в качестве основной группы наземных позвоночных дольше (около 140 млн. лет), чем любая другая группа, включая и господствующих ныне млекопитающих. Первые их находки датируются концом среднего триаса (205 млн. лет назад). Среди основных отличительных особенностей строения динозавров следует назвать специализацию суставов конечностей, в результате чего эти последние располагались непосредственно под телом и двигались вперед-назад без значительного отведения вбок. И структурно, и функционально наиболее близкой гомологией задней конечности динозавров является птичья нога. Скорее всего динозавры произошли от факультативно бипедальных текодонтов. Во всяком случае, наиболее древний их представитель был двуногой формой.

Динозавры подразделяются на две большие группы: птицетазовые и ящеротазовые, различающиеся по строению таза. У ящеротазовых удлинённые лобковая и седалищная кости вместе с подвздошной костью образуют трехлучевую структуру. У птицетазовых лобковая кость направлена назад и проходит вдоль седалищной. Строение таза ящеротазовых сходно с таковым у некоторых текодонтов, и, несомненно, более примитивно. Птицетазовые динозавры, вероятнее всего, произошли от ящеротазовых на самых ранних этапах радиации группы. Ящеротазовые подразделяются на две крупные группы: хищных, облигатно двуногих теропод и растительноядных, исключительно четвероногих зауропод. Тероподы, представляющие наибольший интерес для решения проблемы происхождения птиц, очень условно подразделяются на две большие группы: крупных карнозавров и относительно мелких целурозавров. Карнозавры – крупнейшие из хищных динозавров с непропорционально большими размерами головы и укороченными передними конечностями. Большинство целурозавров – мелкие формы с относительно меньшими размерами головы и более длинными передними конечностями. Тем не менее, сейчас известны роды, совмещавшие в себе признаки и тех, и других.

Птерозавры представляют собой уникальную группу архозавров, освоившую воздушную среду. Они впервые появились в позднем триасе (норий), их расцвет пришелся на юру и ранний мел, а в позднем мелу существовали лишь несколько родов и очень незначительное число видов. Последние птерозавры вымерли на рубеже мела и третичного периода. Птерозавры характеризовались наличием перепончатых крыльев, поддерживаемых только одним, сильно удлинённым четвертым пальцем. У ранних форм сохранялся длинный хвост, была короткая шея и морда, а также всегда имелись зубы. У наиболее продвинутых форм редуцировался хвост, резко увеличились размеры черепа, и образовалось подобие беззубого клюва. Многие особенности скелета птерозавров были связаны с развитием полета. У них была развита грудина с килем, проксимальная головка плечевой кости несла крупный пекторальный гребень для прикрепления мышц, опускающих переднюю конечность, медиальнее переднего края кисти находилась уникальная для птерозавров кость – птероид, служившая для прикрепления узкой перепонки, тянувшейся от основания шеи. Летательная перепонка прикреплялась сзади к туловищу и не достигала задних конечностей. Крылья у большинства птерозавров были сравнительно узкими. Кости птерозавров были полыми и тонкостенными. Хорошо был развит головной мозг, в частности, зрительные доли и мозжечок. Все это указывает на то, что они были способны к активному машущему полету, помимо обычного парения. Вероятно, почти все птерозавры были связаны с прибрежными биотопами, очень многие были искусными динамическими парителями. У некоторых развивалась перепонка между

пальцами ног для плавания, а также характерный цедильный аппарат из множества удлинённых, узких зубов на нижней челюсти для питания планктоном. Птерозавры были самыми крупными из летающих позвоночных. Позднемеловые формы достигали в размахе крыльев 12 м и массы тела в 65 кг. Происхождение птерозавров представляется достаточно таинственным вопросом. Неясны ни исходная группа (лагозухиды, какие-либо другие текодонты или даже эозухии), ни принцип возникновения полета. Одни исследователи (Падриан) считают, что они произошли от двуногих форм, другие (Вильд) выводят их от древесных, лазающих предков.

Итак, основные общие черты в эволюции разных линий архозавров – это тенденции к развитию двуногого передвижения и к облегчению черепа. В разных эволюционных ветвях архозавров они проявились с разной силой, порой даже сменялись на противоположные, но почти всегда были определяющими в возникновении и увеличении разнообразия в этой группе животных.

Палеорнитологи всегда завидовали своим собратьям, изучавшим более крепких по сложению животных. Пожалуй, сложности с сохранностью остатков птиц – наиболее серьезный тормоз на пути развития этой дисциплины. Сохранность останков птиц сильно затрудняется хрупкостью, легкостью, пневматичностью и небольшим размером их костей. Для большинства ископаемых птиц справедливо основное требование к сохранности их останков: из-за невероятной хрупкости костей, их сохранение возможно только в случае, если процесс фоссилизации протекает в среде, дающей исключительно мелкозернистые минералы типа сланцев. Фоссилизация в слоистых минералах сильно затрудняет осмотр сохранившихся экземпляров в дорзо-вентральном направлении. Ныне эта проблема решается с помощью техники цифрового СТ сканирования.

Три основных вопроса в решении проблемы происхождения птиц – это от какой группы произошли птицы, как это происходило и какие существа заслуживают того, чтобы называться птицами. Начнем с последнего вопроса.

Какие существа могут быть названы птицами? Кладисты утверждают, что это вопрос филогении. В этом случае в состав клада хищных теропод включают целурозавровых динозавров, археоптерикса, современных птиц и родственные им группы, считая, что все они происходят от одного общего предка. При этом кладистический взгляд учитывает только сходства, наличие определенных признаков, но не различия. Однако заданный вопрос можно рассмотреть и с другой точки зрения, – сравнительно-морфологической. Признаки птиц: наличие оперения, причем такого, которое может быть использовано не только как украшение или теплоизолирующий покров, но и для полета (асимметричное опахало), или, по крайней мере, есть основания полагать, что оно лишь вторично утратило функцию обеспечения полета; передние конечности, преобразованные в крылья, длина которых не меньше длины задних конечностей (опять же, если крылья редуцируются, то есть основания полагать, что это вторичное явление), наличие пряжки (сросшихся карпалей и метакарпалей) в составе крыла, как правило, наличие цевки, наличие обращенного назад первого пальца задней конечности, образование пигостилья из сросшихся позвонков хвостового отдела, наличие клюва (рамфотеки) и, как правило, отсутствие зубов, легкие, тонкостенные и полые внутри, пневматизированные кости, тенденция к редукции многих костей и к их срастанию воедино – необходимость жесткого скелета, грудина с крупным килем, наличие трехкостного канала, крючковидные отростки на ребрах, сложный крестец, большой и хорошо развитый головной мозг, хорошо развитое зрение и, наконец, гомойотермность. В целом, стоит еще отметить, что полет птиц при их теплокровности – это тип передвижения, требующий огромных метаболических затрат.

Рассмотрим основные гипотезы о происхождении птиц, дающие ответ на первый из заданных нами вопросов: от кого произошли птицы?

Доминирующей гипотезой о происхождении птиц в настоящее время является динозавровая. Согласно ей птицы произошли от мелких целурозавров в юрском периоде, а быть может даже в конце триаса, одновременно с их ближайшими родственниками, дейнонихозаврами. В соответствии с этой гипотезой древнейшей из птиц должен считаться археоптерикс. Гипотеза о происхождении птиц от динозавров была выдвинута очень давно, еще в 1868 году, Томасом Гексли. Она была основана на сравнении строения археоптерикса и маленького хищного динозавра *Compsognathus*. Гексли был поражен сходством в бипедальном положении тела, в строении мезотарзального соединения. Бипедализм – весьма редкое явление в мире наземных позвоночных, требующее развития специальных приспособлений для балансировки и поддержания равновесия. Изумление Гексли было вполне естественным, и неудивительно, что один из экземпляров археоптерикса долгое время (почти 20 лет) экспонировался как динозавр *Compsognathus*. Известный первооткрыватель меловых птиц, американец Отниель Чарльз Марш, обнаружив и изучив гесперорнисов и ихтиорнисов, согласился с выводами Гексли.

После длительного периода забвения динозавровая теория была реставрирована и основательно развита. Основными составляющими новой динозавровой теории происхождения птиц стали, во-первых, работы Джона Острома, посвященные анализу морфологического сходства между открытым им динозавром *Deinonychus antirrhopus* и археоптериксом и опубликованные в начале 70-х годов, и, во-вторых, работа по систематике (кладистика) диапсидных рептилий Жака Готье в середине 80-х годов. Среди основных адептов динозавровой теории, помимо Острома, следует еще упомянуть Марка Норрела и Луиса Чиаппе. Кевин Падриан и Луис Чиаппе ответственны еще и за распространение в средствах массовой информации нового лозунга динозавровой теории: «Птицы – это динозавры, также как люди или летучие мыши – это млекопитающие». Несомненно, это венец кладистической точки зрения по этому вопросу. Американские ученые, а главное, популяризаторы науки представляют дело так, как будто бы других теорий происхождения птиц вообще не существует, или они лишены всяческих оснований. Рассматриваются только американские работы, посвященные анализу связей между динозаврами и птицами. При этом забывают о том, что основополагающая работа Острома об общности птиц и динозавров основана на сравнении между дейнонихусом и археоптериксом, а отнюдь не современными птицами или другими птицеподобными существами.

Среди нынешних американских ученых осталось совсем немного таких, которые были бы несогласны с динозавровой теорией. Наиболее известные из них – Алан Федучча, Вальтер Бокк, Ларри Мартин и Старрс Олсон (последний активно борется с оголтелой популяризацией динозавровой теории на страницах таких изданий как *Nature* и *National Geographic*). Одним из важнейших возражений, выдвигаемых Федучча, является то, что большинство динозавров с типично птичьими признаками – это позднемеловые формы, возраст которых около 100 млн. лет. В то же время, совершенно ясно, что птицы сформировались значительно раньше. О параллелизме у Федучча нет ни слова, развитие птичьих признаков он объясняет конвергенцией. Федучча относится к сторонникам арбореальной теории происхождения птичьего полета.

Остром обнаружил 22 признака, общих между дейнонихусами и археоптериксом. Это, например, такие признаки, как трехпалая кисть, конструкция запястья и пястья, удлинненные передние конечности, морфология лопатки и коракоида, устройство стопы и плюсны с приподнятым первым пальцем, интертарзальное соединение, морфология и ориентация лобковой кости, непременно бипедальная осанка. Наиболее замечательное

сходство обнаруживается в строении передних конечностей дейнонихуса и археоптерикса. Ниже приводится перечень признаков, которые птицы разделяют с динозаврами, что отличает обе группы от других рептилий:

1. Лобковая кость постепенно меняет свою ориентацию, она направлена назад и несет в своей дистальной части небольшой выступ?
2. Удлиненные передние конечности с развитыми пальцами.
3. Большие орбиты.
4. Подвижное запястье с полулунными карпалями.
5. Полые, тонкостенные кости.
6. Передняя конечность с тремя цепкими пальцами, задняя конечность с четырьмя пальцами, однако, главных пальцев тоже 3.
7. Редуцированный, сделавшийся жестким хвост.
8. Удлиненные метатарзалии (кости стопы между лодыжкой и пальцами).
9. Изогнутая S-образно шея.
10. Прямая осанка с ногами, расположенными прямо под туловищем.
11. Сходная микроструктура яиц.
12. Зубы с сужением между корнем и коронкой.
13. Функциональной основой для возникновения подъемной силы крыла служат движения передних конечностей и плечевого пояса (движение начинается с опускания крыла вниз и его отведения вперед, а продолжаются путем его подъема и отведения назад, так что при взгляде сбоку это движение напоминает восьмерку).
14. Высокая степень пневматизации черепа.
15. В состав крестца входят пять или более позвонков.
16. Узкая лопатка?
17. Ключицы срастаются в вилочку.
18. Шарнирное соединение в голеностопном суставе?
19. Вторичное костное небо.
20. Наличие перьев.

Первые сомнения относительно верности динозавровой теории были высказаны еще в 1879 г. Маджем, обратившим внимание на то, что нет ни одной группы динозавров с большим числом общих с птицами признаков. Он же отметил, что динозавры были слишком специализированы для того, чтобы быть предками птиц. Признаки, которые

могут рассматриваться в качестве контраргументов к теории происхождения птиц от динозавров, это

1. Грудная клетка птиц уплощена в дорзовентральном направлении, а у динозавров она была уплощена с боков.
2. У динозавров были зазубренные зубы, а у птиц они напоминают колышки.
3. У динозавров был характерный сустав в нижней челюсти, которого нет у птиц.
4. Три пальца, сохраняющиеся в передней конечности динозавров и птиц, не гомологичны. У динозавров сохраняются 1, 2 и 3 пальцы (соответствующие человеческим большому, указательному и среднему), а у веерохвостых птиц – 2, 3 и 4 пальцы. Это одно из самых серьезных возражений против динозавровой теории происхождения для линии настоящих птиц. Однако против него также выдвинут контр-аргумент. Сторонники динозавровой теории Вагнер и Готье считают, что мезенхимальная закладка 2 пальца могла переместиться в положение, характерное для закладки 1 пальца. Причиной такого смещения могло быть сильное давление отбора в отношении сохранения 1 пальца, которое могло превосходить силы, приводящие к его редукции. Подобные смещения в мезенхимальной закладке пальцев известны для киви. Федучchia возражает на это, что непонятно, почему такое смещение произошло в передней конечности и не происходило в задней. Другие исследователи считают, что нет четких доказательств отсутствия гомологии. Они строят свои доводы на основе того, что один из пальцев у птичьего эмбриона утрачивается настолько рано, что невозможно точно определить порядок остальных. Эмбрионы же динозавров просто неизвестны. Проблема, по их мнению, просто неразрешима. Тем не менее, это по-прежнему самое уязвимое место динозавровой теории происхождения.
5. Наличие грудобрюшной диафрагмы у динозавров, которая во многом напоминает диафрагму крокодилов, и также использовалась при дыхании. Такой тип диафрагмы есть даже у небезызвестного динозавра с птичьими признаками *Sinosauropteryx*. В то же время, у птиц нет диафрагмы, которая разделяла бы полость тела на грудную и брюшную полости. Для дыхания они используют совершенно другой механизм нагнетания воздуха. На самом деле, это один из серьезнейших аргументов против динозавровой теории, так как птичий тип нагнетания воздуха из легких не может быть выведен из того типа, который существовал у динозавров. В целом, тип респираторной системы у птиц совершенно уникален, учитывая, например, то, что в отличие от всех других позвоночных она не может быть наполнена воздухом в момент рождения. Это связано, во-первых, с жестким закреплением положения легких в полости тела, и, во-вторых, с очень маленьким диаметром капилляров легких, а, следовательно, с очень большим поверхностным напряжением любой жидкости, находящейся в них. Процесс заполнения воздухом бронхов, пара-бронхов и легочных мешков начинается за три-четыре дня до вылупления. Только после того, как основные воздухопроводящие пути будут заполнены воздухом, может завершиться развитие всей системы воздушных капилляров.
6. У динозавров были парные яйцеводы.
7. Для динозавров была характерна арктометатарзальная стопа. По крайней мере, среди теропод группы с арктометатарзальной стопой включают ценогнатид,

тиранозаврид, авимимд, троодонтид и орнитомимозавров. Этот термин означает, что средняя метатарзальная кость была сжата у своей вершины. Этот признак представляет собой специфическую адаптацию для бега на двух конечностях. Наиболее продвинутым он был у мононикусов из группы альваресзаурид.

8. Для динозавров была характерна опистоцелия шейных позвонков, у птиц они гетероцельны.

Важным с точки зрения сторонников гипотезы о происхождении птиц от динозавров является факт обнаружения в последнее время свидетельств того, что представители некоторых из наиболее продвинувшихся в направлении орнитизации семейств динозавров, ранее известных в основном из позднего мела, обнаружены в более ранних отложениях. В частности, это зубы, по всей вероятности, принадлежавшие какому-то из дромеозаврид, из средней юры и т.п. Дромеозавриды, троодонтиды, орнитомимиды и овирапториды известны из раннего мела (баррема). При этом все признаки, по которым эти группы сходны с птицами, присутствуют и у этих ранних форм. Но, в то же время, все известные юрские динозавры, а также, в еще большей степени, динозавры триасового возраста почти напрочь лишены синапоморфий, связывающих их с птицами. И до сих пор приуроченность наиболее продвинутых динозавров «птичьего» типа к позднему мелу представляет очень серьезное затруднение для адептов динозавровой теории.

Сейчас вопрос состоит не в том, есть ли действительно нечто общее между птицами и динозаврами, а в том, произошли ли птицы уже сравнительно поздно от неких хищных динозавров, или они разделяют с ними неких общих предков в основании ствола архозавров.

Второй главной теорией происхождения птиц была высказанная в 1913 и 1914 гг. первооткрывателем псевдозухии *Euparkeria* Р. Брумом и Ф. Хюне гипотеза о происхождении птиц от генерализованных текодонт (псевдозухий) независимо от динозавровой линии развития. Эта теория защищалась Герхардом Хейльманом (его книга вышла на датском в 1916 году, и была переведена на английский в 1926 г.), и была наиболее популярной на протяжении почти всего двадцатого столетия. Ее поддерживали Б. Такер, Дж. Симпсон, Г. де Бир, В. Свинтон, А. Ромер, В. Бок.

Действительно ли текодонтная теория строится только на доказательствах от противного и на логических рассуждениях? Хейльман возражал против динозавровой теории, указывая на то, что у теропод не было ключиц и вилочки. Основываясь на правиле Долло о необратимости эволюции, он считал, что утрата ключиц динозаврами уже не могла быть восполнена. Предков птиц он нашел среди генерализованных текодонтов, псевдозухий, обладавших ключицами, из родов *Euparkeria* и *Ornithosuchus*.

И действительно, эти псевдозухии обладают необходимым набором исходных признаков для того, чтобы считаться и предками птиц, и предками динозавров. Однако отсутствие промежуточных форм между ними и птицами существенно ослабляет данную теорию. Возможно, в какой-то мере положение могло бы быть исправлено после находки протоависа, однако с этим ископаемым связан ряд неясностей, не позволяющих вполне определенно ставить его в основании ствола птиц (см. ниже).

Алик Уолкер после подробного изучения скелета триасового южноафриканского крокодиломорфа *Sphenosuchus* (текодонта крокодиловой линии развития) предложил гипотезу происхождения птиц от ранних, позднетриасовых крокодилов. Хотя впоследствии он на некоторое время отказался от этого необычного взгляда, сейчас он по-прежнему защищает эту точку зрения. Оказывается, в строении черепа ранних крокодилов и птиц

было очень много общих черт. К числу таких признаков следует отнести смещение проксимальной головки квадратной кости с конца парокципитального отростка на наружную поверхность проотики. Череп сфенозуха был стрептостилический, и квадратно-скуловая кость подвижно сочленялась с квадратной и чешуйчатой костями. Все это способствовало развитию кинетизма черепа. В частности, у сфенозуха имелась возможность к ограниченной подвижности носовой и предлобной костей по отношению к челюстной и заднелобной. Как и у птиц, желобок для слезного протока проходил в предлобной кости. Челюстная кость сфенозуха, как и у птиц, образовывала характерный небно-челюстной отросток, небные кости были заметно удлинены. Уолкер считает, что у сфенозуха имеются признаки развития солевой железы, залегающей в ямке на лобной кости, как и у птиц, причем проток железы у сфенозуха проникал в носовую полость в желобке между лобной и предлобной костями, то есть тоже в «птичьем» положении. Определенные черты сходства отмечаются также в строении внутреннего уха. Череп сфенозуха был сильно пневматизирован. Его состояние может считаться исходным по этому признаку и для крокодилов, и для современных птиц. Кстати, функциональное значение пневматизации, по крайней мере, у сфенозуха, остается неясным. Многие особенности строения черепа птиц могут быть выведены из особенностей строения черепа сфенозуха. У другого вероятно двуногого крокодила *Lesothosuchus* из триаса Южной Африки также обнаружили некоторые птичьи признаки: полая квадратная кость с двойным сочленением с мозговой коробкой, пневматическая периотика, парасаггитальное положение задних конечностей.

Сейчас уже ясно, что Уокер сильно преувеличил значение отдельных элементов скелета сфенозуха (например, пневматизации, которая развита и у многих теропод, вероятного бипедализма, удлинения коракоида, носящего совершенно иной характер, чем у птиц), но упустил из виду такой важный признак, как строение стопы. У сфенозуха не было интертарзального соединения, как и у других крокодилоидов и крокодилов. У всех этих форм пяточная кость неподвижно соединяется с костями голени, но в отличие от всех прочих архозавров, подвижно сочленяется посредством специального выступа с астрагалом. Одно это обстоятельство ставит под большое сомнение возможность происхождения птиц от ранних крокодилов. Во всяком случае, исследования Уолкера показывают, что по целому ряду важнейших признаков предки крокодилов и предки птиц развивались параллельно. Поэтому вполне логичным является допущение того, что и динозавры, и птицы, и крокодилы, были параллельно развивавшимися группами, произошедшими от общих предков. Этими предками могли быть только двуногие псевдозухии, подобные *Euparkeria*.

Помимо описанных трех основных теорий происхождения птиц были выдвинуты и другие, однако все они, конечно, не принимались всерьез. Это теория Г.П. Дементьева (1949) о происхождении птиц от эозухий, теория Фогта о родстве птиц и ящериц (1879) и теории о связи птиц с птерозаврами (Оуэн, Сили, 1875 и 1881 гг.). Последней среди теорий подобного рода была гипотеза Галтона о родстве птиц и птицетазовых динозавров, высказанная в 1970 г.

Второй вопрос, на который следует получить ответ, – это вопрос о происхождении полета. По существу, это вопрос экологический, требующий не только привлечения палеонтологических материалов, но и использования данных об экологии современных птиц и других летающих животных. Этот вопрос чаще решается на основе умозаключений, и далеко не всегда подтверждается фактами или серьезными, аргументированными выводами. Предполагают, например, что полет мог возникать для того, чтобы спастись от преследования хищниками, для того, чтобы успешнее ловить летающую или быстро бегающую добычу, для того, чтобы быстро перемещаться с места на место, для того, чтобы

освободить задние конечности, которые могли бы использоваться как оружие, для того, чтобы получить доступ к новым пищевым ресурсам.

Две главные экологические гипотезы происхождения полета у птиц – это происхождение от планирующих древесных животных (древесная, *trees down*) или происхождение от наземных бегающих форм (наземная, *ground up*). Самым главным аргументом древесной теории остается сам археоптерикс, благодаря наличию у него слишком слабых для активного полета «крыльев», грудины без киля, обращенного назад первого пальца задней конечности, когтей на крыльях, которые могли быть использованы для передвижения по древесно-кустарниковой растительности.

Наземная гипотеза была впервые сформулирована Самуэлем Виллистоном в 1879 г. Он просто предположил, что полет мог возникнуть в следующей серии движений: бег, подпрыгивание, прыжки, полет. Виллистон считал, что птицы происходят от бегающих динозавров, обитавших в открытых ландшафтах. В 1907 и 1923 гг. Франц Байрон Нопча развил наземную гипотезу, предложив конкретный механизм возникновения полета. Он считал, что крылья могли возникнуть как инструмент, увеличивавший скорость движения животного при беге. Прообразы крыльев создавали пропеллирующий эффект, увеличивали тягу и скорость бега до величины, необходимой для взлета. Этот малообоснованный взгляд сильно подорвал позиции сторонников наземной гипотезы. Число сторонников этой теории уменьшилось, хотя ее поддерживал автор теории происхождения птиц от псевдозухий Р. Брум.

Джон Остром предложил свое видение проблемы, основываясь на наземной гипотезе: крылья могли возникнуть из длинных передних конечностей, использовавшихся для того, чтобы схватывать насекомых. Он считает предками птиц длинноруких, оперенных, насекомоядных целурозавров. Остром предположил, что формирование прообразов маховых перьев из первоначально однообразного контурного оперения происходило в связи с потребностью этих животных в увеличении общей хватательной поверхности передних конечностей. Маховые перья сделали «руки» этих целурозавров более эффективной ловушкой для насекомых. В связи с этим развитие полета мыслится в виде следующей схемы: сначала предки птиц выметающими движениями спугивали насекомых с растительности, затем они перешли к машущим ударам по прыгающим и летающим насекомым, позже – к прыжкам за улетающей добычей.

Кевин Паддиан считает, что манипулирование даже небольшими крыльями могло иметь значительный стабилизирующий эффект при беге по неровной местности для преодоления препятствий и ускользания от хищников.

Кейпл, Бальда и Виллис в 1983 г. предложили одну из последних модификаций, согласно которой крылья возникли как структуры, обеспечивающие контроль равновесия тела при беге, скачкообразных движениях и приземлении. Противники этой гипотезы всегда говорят о том, что сопротивление воздуха при любом подсакивании снижает скорость движения на 30-40%. Специалисты в области функциональной морфологии сталкиваются здесь с очень сложной проблемой. Действительно, наземная гипотеза очень уязвима с точки зрения механики возникновения полета. Так, например, у бипедальных динозавров центр тяжести располагался где-то в районе тазовой области. Кроме того, у них была удлинённая и направленная вперед лобковая кость. В результате, очень трудно представить себе, как могло летать животное с такими ограничениями, ведь его задняя часть не могла быть вытянута так, чтобы образовалась аэродинамическая форма.

Возможное происхождение птиц от бипедальных бегающих форм недавно было проанализировано с точки зрения морфологических преимуществ изменения типа

локомоции. Дело в том, что двуногие динозавры обладали единственным локомоторным модулем, в состав которого входили задние конечности и хвост. Птицы же, у которых с появлением крыльев появилась и воздушная локомоция, развили в дополнение к этому модулю воздушного движения еще два дополнительных модуля. Фактически, произошло разделение единого для теропод модуля на два: хвостовой и модуль задних конечностей. Это увеличение разнообразия ответственных за передвижение подсистем дало птицам значительно большие возможности в плане развития более изощренных способов передвижения и освоения разных биотопов. Другими словами, это снизило давление в отношении ограничений структуры задних конечностей. И действительно, пропорции трех основных элементов задних конечностей у птиц подвержены значительно большей изменчивости в сравнении с динозаврами. У теропод, фактически, нет иных типов локомоции, кроме бипедального передвижения, а птицы вырвались в своеобразное новое измерение благодаря развитию крыльев.

Последние исследования показывают, что археоптерикс мог достаточно хорошо и быстро бегать, чтобы быть в состоянии взлететь с земли, что служит дополнительным подтверждением в пользу наземной теории происхождения полета у птиц. В то же время, изогнутость пальцев археоптерикса, и наличие у него инвертированного первого пальца, что, несомненно, позволяло ему сидеть на присадах, может свидетельствовать в пользу древесной гипотезы.

В 1880 г. О. Маршем была сформулирована древесная теория. Он считал, что перепрыгивание с ветки на ветку могло стимулировать развитие перьев, которые использовались для планирования. В качестве примеров он приводил шерстокрыла, белку-летягу, летучего дракона и веслоногую лягушку. Справедливости ради, следует отметить, что первые ее основы заложил все тот же Т. Гексли, высказавший мысли о древесном образе жизни предков птиц. Хорошо аргументированную критику древесной теории дал Дж. Остром, указавший, что у большинства планирующих древесных животных развивается не крыло, а перепонка между передними и задними конечностями. Кроме того, крылья могли развиваться только при освобождении передних конечностей, что с трудом представимо для лазающих форм (на самом деле представимо, но все равно не решает с легкостью вопроса об удлинении всей передней конечности, что, впрочем, сложно объяснить и в рамках наземной теории).

Древесная гипотеза, постулирующая происхождение птиц от небольших, древесных раннемезозойских текодонтов, обычно рассматривает развитие способности к полету как стадийный процесс. В этом случае различают стадию прыжков с ветки на ветку, стадию парашютирования, стадию планирования и стадию машущего полета. Древесная гипотеза хороша тем, что она не требует очень сложных допущений в отношении механики и аэродинамики развития полета. Сила и слабость гипотезы соединены воедино. Сила – в том, что она сразу исключает необходимость преодоления силы тяжести. Слабость – в том, что все известные древесные формы «летающих» позвоночных, за исключением летучих мышей, развили только способность к планированию и не больше того. Важным аргументом в защиту этой теории является наличие у большинства птицеподобных существ противопоставленного первого пальца задних конечностей. Этот признак указывает на то, что все они могли садиться на ветви.

Сейчас многие исповедуют комбинированную теорию, в соответствии с которой предки птиц сначала прошли бипедальную, бегающую стадию, а затем перешли к древесному образу жизни. Это такой вариант теории консенсуса, примиряющий непримиримые стороны и удовлетворяющий всех. Впервые комбинированную теорию высказал еще знаменитый М. Фюрбрингер в 1888 г., а позже ее поддержали Г. Осборн, Р. Брум, Ф. Хюне, Г. Хейльманн, Д. Ватсон. Наиболее разработанный вариант этой теории

содержится в трудах В. Бока. Он представляет эволюцию птиц в качестве многоэтапного процесса, на каждом из этапов которого под воздействием особых факторов отбора формировались определенные птичьи признаки. В. Бок выделяет наземную бипедальную, и древесные стадии: прыгающую, парашютирующую, планирующую и активно летающую.

Основная проблема комбинированной теории привнесена в нее еще из древесной теории. Прежде чем научиться летать, наземные предки птиц должны были освоить лазание по деревьям. А большинство авторов считает свободу передних конечностей от выполнения опорных функций важнейшим условием формирования крыла. Именно поэтому комбинированная теория – это по сути видоизмененная древесная, поскольку она постулирует, что полет начинался все же с деревьев.

Наземная и древесная гипотезы могут совмещаться по-разному. Одним из примеров служит гипотеза Л.А. Несова о происхождении полета при вспрыгивании на деревья с земли. Он исходит из предположения о том, что мелкие тероподы приобрели перья для защиты от излишней инсоляции. Далее эти же животные, жившие в разреженных сосновых лесах, были вынуждены выработать стратегию спасения, избегания крупных наземных хищников. Этой стратегией и явилась стратегия вспрыгивания на деревья.

Одной из важнейших эволюционных проблем, связанных с происхождением птиц, следует считать морфологические и экологические основы развития перьевого покрова. Нельзя забывать о том, что до недавнего времени перья считались исключительным, уникальным признаком класса птиц. Перья могли возникнуть как род теплоизолирующего покрова, как особое приспособление для активного полета или как украшение, необходимое для брачных демонстраций. Их первое появление могло произойти очень рано, ведь известно, что у триасовой псевдозухии *Euparkeria* роговая чешуя имела до некоторой степени перообразное строение: слабо выраженная центральная ось и симметричные насечки по краям. Сейчас, в свете находок китайских оперенных динозавров, принадлежавших к разным семействам теропод, можно с уверенностью утверждать, что перья или похожие на них структуры возникали в процессе эволюции неоднократно. Здесь мы опять сталкиваемся с параллелизмом в развитии.

Эволюция перьевого покрова включала в себя не только развитие самого пера как отдельной структурной единицы покровов, но и эволюцию комплексных систем окраски и развития рисунка перьевого покрова, системы подкожной мускулатуры и иннервации перьев, и сложнейшей системы линьки и ее контроля.

Современные данные по морфогенезу перьев подтверждают, что действительно, само перо и сосочек, из которого оно возникает, могут быть выведены из изолированной, уплощенной и удлинненной рептильной чешуи. Кроме того, становится ясным тот факт, что все многообразие перьев могло возникнуть на основе генерализованного контурного пера. Некоторые исследователи считают, что перо с большей вероятностью может быть выведено из конического сосочка, чем из плоской чешуи (Алан Браш). Предполагается, что минимальными условиями для возникновения первичного пера должна была быть способность особых клеток к синтезу соответствующих кератинов и появление фолликулярного механизма развития структуры пера. Появление самого простого структурного элемента, бородки, уже само по себе, означало возможности быстрой эволюции самых разных фенотипических вариантов. Такая бородка внешне могла выглядеть как щетинка. Однако, вероятно, она никогда не существовала как отдельная морфологическая структура, а только как элемент более сложной структуры, где многие бородки соединялись в своих проксимальных частях. Результатом такой эволюции могла стать структура, напоминающая нательный пух. После ее возникновения очень быстро

реализовалось большинство вариантов структуры перьев, поскольку все они с легкостью выводятся из первичного пера путем модуляции регуляторных процессов морфогенеза.

Одним из первых авторов теории возникновения оперения в связи с развитием способности к полету был К. Паркес (1966 г.). В рамках аэродинамической гипотезы происхождения перьев существует несколько теорий, объясняющих происхождение перьевого покрова. Согласно одной из них, недавно выдвинутой американцами Домиником Хомбергером и Кумудини де Сильва, в трансформации рептильного покрова в птичий сыграл роль направленный отбор, способствовавший приобретению обтекаемости контуров тела. Эта теория основана на современных представлениях о строении содержащего перья покрова у птиц как комплексной системы органов, включающей очень сложный, гидравлический, скелетно-мышечный аппарат перьев, дермально-подкожную мышечную систему и подкожную гидравлическую скелетную систему, образованную жировыми депо. Основные аргументы в пользу этой теории: 1). наличие мускулатуры, обеспечивающей прижимание перьев к телу, при том, что необходимости в такой системе как антагонисте мышц, выпрямляющих перья, нет; однако такая система необходима для противодействия внешним факторам, например, потокам воздуха; 2). само наличие усложненной, комплексной системы, обеспечивающей движения перьев и создание стабильной поверхности при внешнем воздействии; 3). ведущая роль перьевого покрова в создании самого контура тела птицы, всей поверхности тела; 4). аэродинамическая роль перьев как сенсоров давления и турбулентности и контролируемых турбулизаторов; 5). ведущая роль обтекаемой формы тела в процессе полета у птиц.

Другая теория происхождения перьев, развиваемая Гарнером с соавторами, может быть названа теорией «наскока протоптицы». Они считают, что птицы произошли от мелких бипедальных динозавров, практиковавших охоту из засады с наскоком на жертву сверху. При этом оперение могло возникнуть как приспособление, обеспечивающее устойчивость хищника не во время полета или планирования, а просто для того, чтобы приземлиться в нужном месте и в нужное время. Авторы протестировали свою гипотезу с точки зрения таких важных вопросов, как 1). вопрос о положении маховых перьев; 2). вопрос об асимметрии перьев; 3). адаптация к минимизации веса тела; 4). вопрос о птичьем положении тела. Они считают, что только их гипотеза удовлетворяет необходимой последовательности эволюционных событий. А она такова. Сначала возникают полностью функциональные перья, затем развивается летная поверхность крыла в направлении от дистального к проксимальному краю передней конечности, асимметрия пера возникает только после полного формирования крыла, а уже птичья постановка тела появляется после приобретения способности к активному полету. Эта теория неплохо согласуется с известными палеонтологическими данными о строении таких форм, как овирапториды, каудиптерикс и т.п.

Теория, предложенная П. Ригэлом в 1975 г. и развитая Р. Тальборном в 1984 г., предполагает, что перья возникли как род теплоизолирующего покрытия. Первоначально они несли функцию защиты от избыточной инсоляции, а впоследствии, уже после приобретения гомойотермности, препятствовали потерям тепла. Примитивные перья должны были походить на современные контурные перья, но не на пуховые перья. Вальтер Бок считает, что такой способ происхождения перьев обязательно предполагает древесную стадию в происхождении птиц.

Поскольку у многих из ранних форм птиц кости несут следы ежегодных процессов роста (то есть их гомойотермность весьма сомнительна), положение о связи между развитием перьевого покрова и теплокровностью ставится под сомнение. Это, соответственно, дает больше шансов другим гипотезам. И действительно, у археоптерикса были прекрасно развитые асимметричные маховые перья при явно низком уровне

метаболизма. На сегодняшний день известно, что и многие другие динозавры имели перья. При этом, часть из них имела только такие перья, которые можно назвать маховыми, обладавшими бородками и ассиметричным опахалом. Другие формы обладали только пуховыми перьями с симметричным опахалом. Наконец, встречались и такие, у которых были перья обоих типов.

Находки оперенных китайских целурозавров подкрепили теорию происхождения перьевого покрова как термоизолирующего покрытия и заставляют предполагать их теплокровность. Крупнейшим динозавром среди имевших теплоизолирующий покров из перообразных структур был бейпаозавр, весивший около 300-320 кг. Самые мелкие из динозавров, у которых достоверно не было никакого подобного покрова, весили 2,4 или, может быть, всего 1 т (*Albertosaurus* и *Carnotaurus*).

Во всяком случае, перья и структуры, напоминающие их, найдены у явно нелетающих динозавров, поэтому аэродинамическая теория сильно проигрывает после этих находок. Ее приверженцы должны либо доказывать происхождение китайских целурозавров от летающих форм, что крайне маловероятно, либо допускать множественность возникновения перьевых структур в процессе эволюции, причем еще и на разной функциональной основе.

Недавно, в 1994 г., Ричард Коуэн и Джерри Липпс выдвинули гипотезу о том, что перья развились у предков птиц еще задолго до того, как они приобрели способность к полету. И махание передними конечностями, и развитие мощных грудных мышц для обеспечения этих движений, и само появление перьев в «нужных» местах могло быть связано с брачным или демонстративным поведением. В качестве примера авторы приводят южноамериканских уток-пароходов, для которых чрезвычайно характерны бои с помощью крыльев, обладающих специальными наростами. Американские ученые, выдвинувшие эту гипотезу, считают, что строение археоптерикса вполне соответствует основным ее положениям. Они утверждают, что археоптерикс был проворным прибрежным хищником, охотившимся на ракообразных, рептилий и млекопитающих. Он приобрел все, что необходимо с точки зрения анатомии и поведения полета, будучи наземным, и не очень быстрым существом. При этом указанные авторы считают, что археоптерикс был способен только к подлетыванию, но не к активному полету. В какой-то степени эти соображения развивают гипотезу Острома о том, что развитие крыльев и оперения на них связано со специфическим способом охоты с помощью передних конечностей у предков птиц.

Другие экзотические теории развития перьевого покрова – это теория Э. Майра, связывающая появление перьев с окраской, и теория П. Мадерсона о роли оперения как механической защиты.

Интересным фактом, имеющим отношение к происхождению перьевого покрова, стала недавняя находка в Бразилии окаменевшего пера, возрастом 120 млн. лет, на котором явно заметны яйца паразитического клеща. Таким образом, подобные взаимодействия между птицами и перьевыми паразитами восходят к самым ранним стадиям эволюции оперенных существ.

На самом деле, даже на сегодняшний день количество эмпирического материала, могущего пролить свет на реальные функции прото-перьев и их возможную эволюцию, крайне недостаточно, чтобы признать хотя бы первенство одной из трех основных гипотез (теплоизоляция, аэродинамическая поверхность, поведенческие взаимодействия).

Существует еще одна гипотеза экологического толка о происхождении птиц, которая достаточно удачно решает некоторые серьезные проблемы этого вопроса. Ее выдвинул советский орнитолог, специалист по горным птицам, Э.А. Ирисов. Данная гипотеза существенно отличается от всех остальных тем, что объясняет возникновение уникальной дыхательной системы птиц. Этот важный вопрос, к сожалению, всегда находился на периферии при разработке других теорий. Гипотеза Э.А. Ирисова постулирует, что ранние этапы эволюции птиц проходили в горной среде. Именно в связи со специфическими горными условиями мог сформироваться тот тип дыхательной системы, который присущ птицам. Действительно, только птицы в силу особенностей своей респираторной системы способны нормально существовать на очень больших высотах, там, где другие позвоночные находятся на грани жизни и смерти. Они толерантны к таким факторам, как пониженное парциальное давление кислорода, гипобария, гиперинсоляция, гиперрадиация. Дыхательная система, в частности, система воздушных мешков, могла развиваться как эффективная адаптация к жизни на больших высотах. Э.А. Ирисов считает, что крылья могли развиваться у рептильных предков птиц, живших в горах, и пользовавшихся передними конечностями для балансировки при беге со склонов. Затем эти же, но уже видоизмененные конечности могли использоваться для планирования сверху вниз, а затем и для машущего полета. Появление защитного перьевого покрова Э.А. Ирисов связывает с мутагенными изменениями рептильного покрова вследствие повышенного ультрафиолетового облучения в горах. Тут же решается и вопрос об отсутствии ископаемых остатков промежуточных форм, – в горных условиях они просто не могли сохраниться.

Самым серьезным возражением против этой теории следует считать высказанное Р. Потаповым. Он обратил внимание на то, что бурные горообразовательные процессы далеко не были характерны в то время, когда предположительно происходила эволюция птиц (поздний триас – ранняя юра). Напротив, в это время господствовали равнинные ландшафты, а горы были не выше 2000 м. Тем не менее, даже наличие таких небольших по высоте гор могло стать достаточным условием для того, чтобы предки птиц начали эволюционировать в направлении развития специфической дыхательной системы.

Совершенно исключительное значение для вопроса о происхождении птиц, и, в частности, группы веерохвостых птиц, имеет находка поздне триасового архозавра протоависа. Протоавис (*Protoavis texensis*) был обнаружен в 1983 году в отложениях верхнего триаса (поздний карниан) Техаса (225 млн. лет назад) палеонтологом Санкарсом Чаттерджи, крупным специалистом по триасовым текодонтам (он уроженец Калькутты и переехал в США в 1979 г.), подробно исследован им же в 1986 году, однако первые подробные публикации появились лишь спустя еще 5 лет, в 1991 г. Всего известно два экземпляра протоависа. Протоавис оказался древнее археоптерикса на 75 млн. лет. Чаттерджи пытается доказать, что это птица. Но, во всяком случае, протоависа трудно назвать тероподным динозавром.

У протоависа были следующие птичьи признаки: подвижная шея, большой мозг, хорошо развитый мозжечок, большие глазницы, бинокулярное зрение, сходное с птицами строение черепа (то есть, общая легкость конструкции, слияние обоих височных окон, что, в свою очередь, вело к развитию стрептостилии квадратной кости и способности верхней челюсти к движениям вверх относительно остального черепа, то есть к прокинетизму, пневматизация ушной области черепа). Сравнительно крупный мозг в сочетании с прекрасным развитием зрительного анализатора указывают на то, что протоавис шел по пути развития высоко специализированной нервной системы, обеспечивавшей координацию движений и проприоцепцию. Зубы сохранялись только в концевых частях челюстей, а в глубине – редуцировались. Другие птичьи признаки – это наличие крупных каналов в телах шейных и спинных позвонков, гетероцельность (седловидность) шейных

позвонков, что обеспечивало значительную подвижность шеи. В строении сравнительно удлинённых передних конечностей таких признаков также было много: короткая и прочная плечевая кость с пекторальным гребнем, наличие на постаксиальном крае плечевой и локтевой костей маленьких ямочек, возможно связанных с прикреплением перьев, коракоид птичьего типа, острый угол в соединении лопатки и коракоида, вилочка, грудина с развитым килем, трехкостный канал для прохождения сухожилия надкоракоидной мышцы, вертлужное соединение в запястье, слияние 3 и 4 метакарпалей, удлинённый второй палец передней конечности, возможно поддерживавший перья. Наблюдались птичьи признаки и в строении таза и задних конечностей: глубокие почечные ямки на седалищных костях, срастание седалищной и подвздошной костей, присутствие антитрохантера вокруг ацетабулярного кольца, отсутствие дистального симфиза седалищной и лобковой костей, бедренная кость с латеральным мышцелком, большая берцовая кость с латеральным кнемальным гребнем, отсутствие пятой метатарзалии, способность к бипедальному передвижению. Примитивные признаки протоависа – сохранение четырех метакарпалей, короткий выступ на таранной кости, длинный хвост. Чаттерджи утверждает, что наличие целого ряда описанных выше признаков, безоговорочно указывает на способность протоависа к машущему полету. Бинокулярное зрение и характерная структура зубов, несомненно, указывают на хищный образ жизни протоависа.

Наиболее серьезным оппонентом Чаттерджи является профессор Остром, главный современный разработчик теории происхождения птиц от динозавров. Все критики Чаттерджи, а их сейчас очень много, утверждают либо, что протоавис – это химера (одни части принадлежат птерозавру, а остальные – какому-то из теропод), либо, что выводы относительно его строения неуместны, поскольку сделаны на материале неполной или плохой сохранности. Это и неудивительно, ведь находка Чаттерджи серьезно нарушает стройность динозавровой теории и отодвигает возможное время происхождения птиц далеко вглубь прошлого. С другой стороны, говорят о том, что Чаттерджи отказывается предоставить другим палеонтологам свои образцы для анализа. Это не совсем понятно, так как эти образцы выставлены на обозрение в музее Техасского университета. Кстати, сам Чаттерджи – сторонник динозавровой теории происхождения.

Кстати, в настоящее время есть несколько публикаций относительно следовых дорожек, которые очень напоминают птичьи, и найдены в исключительно древних формациях. Это следы поздне триасового - раннеюрского времени в Африке (Элленберг, 1974 г.), раннеюрские следы из Северной Африки и Северной Америки (Локли, 1992 г.), поздне триасовые следы протоависового типа из Вирджинии (Виммс и Киммель, 1993 г.). Значимость этих находок отвергается, поскольку они не подтверждены остеологическим материалом, и при этом находка протоависа полностью игнорируется.

Последние исследования поздне триасовой диапсидной рептилии *Megalancosaurus* показали, что ее череп сильно напоминал птичий и был очень похожим на череп *Protoavis*. Предполагается, что отдельные части *Protoavis* могли принадлежать рептилии такого типа. Однако следует иметь в виду, что *Megalancosaurus* – древесная форма, причем сильно специализированная. Ее посткраниальный скелет не несет каких-либо черт сходства с птицами.

Рассмотрим теперь те группы, которые достигли максимального развития птичьих признаков, и которые и по своему внешнему виду, и по особенностям строения вполне достойны того, чтобы называться птицами.

Птицы Конфуция из раннего мела Китая – самые древние из известных ныне птиц (существ с полностью птичьим обликом), обладавших настоящим клювом и способных к

активному полету. Первые находки этих птиц датируются 1994 г. Некоторые исследователи относят отложения, где обнаружены их остатки даже к позднеюрскому времени? (около 122 – 145 млн. лет назад). Группа *Confuciusornithidae* вместе с *Enantiornithes* и *Ornithurae* представляет собой три главных ветви птицеобразных существ, существовавших в меловом периоде. Находки птиц Конфуция приурочены к северо-восточным частям Китая. К настоящему времени описано уже не менее четырех разных видов рода *Confuciusornis*. При этом, например, для вида *Confuciusornis sanctus* известны сотни хорошо сохранившихся экземпляров с отпечатками перьев, что представляет собой редчайший случай в палеорнитологии. Считается, что он мог быть колониальным видом, жившим во множестве в окрестностях пресноводного озера Ляонин. Этот вид был размером с сороку, а его довольно массивный клюв мог использоваться для раскалывания семян и орехов. Родственный указанному вид *Confuciusornis suniae*, описанный в 1996 г., был не так массивно сложен.

У этих птиц, которые, несомненно, летали, используя активный машущий полет, помимо уже указанных птичьих признаков были кости облегченного типа, укороченный хвост, который мог быть использован в качестве руля, однако на крыле сохранялись три свободных, довольно длинных пальца с изогнутыми когтями. Эти последние могли быть использованы при передвижении по стволу дерева или по ветвям. Перья, формирующие крыло, поддерживались указательным пальцем, поэтому его фаланги были уплощены, а коготь отчасти редуцировался. Следует отметить, что это также древнейшая известная птица, имевшая контурное оперение на теле, а не только перья на крыльях, как у археоптерикса. Кроме того, у некоторых видов были оперены и ноги. Чрезвычайно характерными признаками отличалась плечевая кость птиц Конфуция. Во-первых, она была топорovidной формы. Во-вторых, на ее проксимальном конце было большое отверстие, явно служившее для увеличения пневматизации. В строении задней конечности обращает на себя внимание хорошо развитый тибіотарзус. Строение таза у птиц Конфуция приближалось к птичьему. Подвздошная кость была удлинена, лобковая кость обращена назад, а седалищная – как бы обрублена. У некоторых видов обнаружены явные половые отличия: у самцов был более длинный хвост с характерными выпеллообразными перьями в два раза превышавшими длину тела, а у самки он был короче, и пропорции тела были менее громоздкими. Так, например, у *Changchengornis* покровные перья были значительно крупнее, чем у *Confuciusornis*, а на хвосте было два очень длинных пера. При этом на перьях *Changchengornis* не были обнаружены бородки, характерные для перьев современных птиц.

До сих пор остается неясно, с чем можно связать утрату предками птиц Конфуция зубов и появление беззубого клюва. Возможно, эту утрату следует связывать с адаптацией к полету (облегчение тела), а может быть – это просто побочный результат полного преобразования передних конечностей в крылья.

Энанциорнисы представляют собой обширную группу птицеподобных существ, возникшую в раннем мелу и получившую широкое развитие в этом периоде. По другим данным, основанным на анализе географического распространения энанциорнисов, их происхождение датируют поздней юрой, причем считают, что они возникли раньше археоптерикса. Эта группа существ полностью птичьего облика явно независима в своем происхождении от настоящих, веерохвостых птиц. Название «энанциорнисы» в переводе означает противоположные птицам (настоящим), или – птицы наоборот. Оно связано с тем, что многие морфологические признаки в этой группе были как бы противоположны тем, что наблюдаются у современных птиц. Так, сочленение коракоида и лопатки у энанциорнисов и современных птиц было противоположным. У энанциорнисов на коракоиде был бугорок, входивший в ямку на лопатке, а у современных птиц – наоборот. Трехкостный канал был сформирован в основном за счет лопатки, а не за счет коракоида,

как у настоящих птиц. Форма коракоидов очень напоминает таковую у настоящих птиц. Вилочка была довольно массивной с вогнутой задней поверхностью. Кроме того, она была достаточно слабо изогнута. Киль на грудице часто занимал только ее заднюю часть. Мыщелок на дистальном конце плечевой кости был цилиндрической формы в поперечном сечении. Окостенение длинных костей у энанциорнисов начиналось с проксимального конца, у современных птиц оно начинается от средней части кости. Тарзалии и метатарзалии в составе цевки срастались вместе в направлении от верхних частей к нижним, а не наоборот, как у современных птиц, причем это срастание было неполным. Четвертая метатарзалия была явно более хрупкой, сравнительно со второй и третьей. Тарзальная чашечка отсутствовала. Однако, у энанциорнисов уже был настоящий тибіотарзус. Но на нем отсутствовал латеральный кнемиальный гребень. Медиальный мыщелок тибіотарзуса был существенно больше латерального мыщелка. Отличались энанциорнисы от веерохвостых птиц и по строению таза (оно было примитивным, динозаврового типа, и схоже с известным для археоптерикса), и по строению пальцев задних конечностей, которые были более сильными, подвижными и с очень длинными когтями. У всех энанциорнисов был крупный, направленный назад и несший большой коготь первый палец на задней конечности, что позволяло им садиться на ветви деревьев. Позвонки энанциорнисов серьезно отличались от позвонков настоящих, веерохвостых птиц. В состав сложного крестца (*synsacrum*) у энанциорнисов входили, по крайней мере, 8 позвонков, а у современных птиц 10-22. Ни у одного из известных энанциорнисов не было крючковидных отростков на ребрах, которые у настоящих птиц служат местом прикрепления мышц, ответственных за функционирование их уникальной дыхательной системы. Поскольку легкие настоящих птиц неэластичны, они вынуждены использовать дополнительный механизм для удаления воздуха. Для этого и служат указанные мышцы. Таким образом, вероятно, что процесс дыхания у энанциорнисов и у настоящих птиц существенным образом различался. Эти соображения вместе с некоторыми данными по строению костей (характеру их роста) можно принять во внимание, и предположить, что энанциорнисы, в отличие от современных птиц, не были полностью гомойотермными животными и сохраняли определенную степень пойкилотермности. В этом случае им нужно было значительно меньше кислорода при дыхании. Действительно, микроструктура костей у энанциорнисов носит следы годовичных колец, то есть периоды роста у них чередовались с периодами относительного покоя, в отличие от современных птиц, для которых характерен быстрый рост костей без всяких перерывов. У многих раннемеловых энанциорнисов были зубы, как впрочем, и у некоторых меловых птиц, однако к концу этого периода и среди них уже преобладали формы с беззубыми клювами. Точно также поздними формами были утрачены и свободные пальцы с когтями на крыльях. По некоторым данным птенцы энанциорнисов были выводкового типа. По крайней мере, это известно для рода *Gobipteryx*. Такие выводы были сделаны на основе анализа летательного аппарата, который уже у маленьких птенцов был достаточно хорошо сформирован. Предполагается, что они могли летать, также как птенцы сорных кур.

Одним из хорошо исследованных и самых древних энанциорнисов является *Sinornis santensis*, описанный в 1992 г. Эта птица размером с воробья была обнаружена в раннемеловых отложениях Китая (135-140 млн. лет назад). У синорниса еще не было настоящего клюва, размер черепной коробки был небольшим, имелись зубы, карпалии и метакарпалии еще не были объединены в пряжку, коракоид служил опорой для грудины, что играло особую роль в сопротивлении сдавливающим силам со стороны летательных мускулов, имелись гастралии (брюшные ребра), элементы тазового пояса были свободны, не было настоящей цевки. В отличие от археоптерикса, у синорниса была широкая грудь с килем, механизм, позволяющий складывать крыло, пигостиль и большой, направленный назад первый палец задней конечности. У синорниса была крупная вилочка с большим апофизом, локтевая кость была в два раза толще, чем лучевая. Таким образом, диаметр

костей, к которым прикреплялись маховые перья, локтевой и 2-ой метакарпалии, существенно увеличился. Первый и третий пальцы были укорочены. Число спинных позвонков уже было меньшим, чем у археоптерикса (11 против 14). Также сократилось и число позвонков хвостового отдела – осталось всего 8 свободных позвонков, а остальные срослись в пигостиль. Все указанные признаки позволяли синорнису неплохо летать и присаживаться на всевозможные присады.

Таким же древним, как и синорнис, был *Cathayornis yandica*, описанный в 1992 году из тех же мест в Китае. У этого вида уже не было брюшных ребер.

У *Iberomesornis gomeralli* из раннего мела Испании был достаточно примитивный тазовый пояс, хотя коракоиды сильно напоминали птичьи. Все три тазовые кости, подвздошная, седалищная и лобковая, были параллельны друг другу и направлены назад. Строение черепа и задних конечностей сильно напоминало таковое у археоптерикса. У этого вида уже не было гастралий. Количество позвонков было промежуточным между археоптериксом и современными птицами, цевки все еще не было, зато имелся удлинённый пигостиль. Клюв нес мелкие, шипообразные зубы. В целом строение скелета напоминало таковое у ранних энантиорнисов из Китая. Сама птица была размером с воробья.

У гобиптерикса, относящегося к семейству *Alexornithidae*, и обитавшего на территории южной Монголии в позднем мелу, 75 млн. лет назад, квадратная кость в составе нижней челюсти сохраняла типичный динозавровый облик. Вместе с тем, у него был настоящий клюв, и отсутствовали зубы. Для гобиптериксов или очень сходных с ними существ известны находки яиц и эмбриональных скелетов. Яйца гобиптериксов и других энантиорнисов имели характерную удлинённую форму и обладали уникальной микроструктурой скорлупы, отличной от таковой у современных птиц.

Нанантиус (*Nanantius eos*) был размером с черного дрозда. Он обнаружен в отложениях раннего мела (альб) возле Булии в западном Квинсленде, Австралия. Сохранившиеся остатки нанантиуса – это тибиятарзус и позвонок (этот последний, обнаруженный в 1979 г., был сначала определен, как принадлежавший ящерице, затем птице, потом маленькому ящеротазовому динозавру, и лишь после этого было точно установлено, что он принадлежал энантиорнису). То, что найденная кость задней конечности принадлежит именно к какой-то форме из энантиорнисов, было установлено по округлой форме проксимальной суставной поверхности, сглаженному краниолатеральному гребню и широкому и вздутому медиальному мышцелку.

Другие виды энантиорнисов известны из маастрихта Аргентины (*Enantiornis leali*, *Neuquenornis volans*, *Yungavolueris brevipedalis*, *Soroavisaurus australis*), кампана Мексики (*Alexornis antecedens*) и Монголии (*Gobipteryx minuta*, *Nanantius valifanovi*, *Kholbotiaka*), из Узбекистана (*Kizylkumavis*, *Sazavis*) и из раннего мела (валанжин и баррем) Испании (*Noguerornis gonzalesi*, *Concornis lacustris*) и Китая (*Sinornis* и *Cathayornis*). В настоящее время уже описано не менее 19 родов этих птиц, относящихся, по крайней мере, к 6 семействам. Кроме того, известно еще не менее 6 родов, положение которых в системе неясно, однако ближе всего они стоят именно к энантиорнисам. По уровню разнообразия в меловом периоде энантиорнисы, вероятно, превосходили настоящих птиц. Размеры энантиорнисов варьировали в широких пределах. Например, у *Enantiornis* размах крыльев достигал 1 метра, то есть он был размером с грифа, а *Concornis*, *Longchengornis*, *Sinornis* – размером с воробья. Самым мелким из известных энантиорнисов был *Liaoxiornis delicatus* из баррема Китая. Длина его тела составляла всего 6 см, то есть он был размером с колибри. При этом у него был непропорционально длинный пигостиль. *Avisaurus archibaldi* из позднего мела штата Монтана в США и *Hulsanpes perlei* из позднего мела Монголии также могли принадлежать к этой группе. Энантиорнис *Boluochia zhengi* из позднего апта

Китай обладал крючковатым клювом и острыми когтями, и вероятно вел хищный образ жизни.

У энанциорнисов, также как и у настоящих птиц, были прекрасно развиты крылья, а задние конечности приспособлены для удержания на присадах (наличие обращенного назад первого пальца). Например, *Neuquenornis volans* и *Soroavisaurus* spp. из семейства Avisauridae из позднего мела Патагонии (коньяк-сантон) явно могли садиться на деревья, и в то же время они были прекрасными летунами, о чем свидетельствует строение крыла и пояса передних конечностей. У энанциорнисов была развита пряжка (карпометакарпус), то есть скелет крыла был близок по строению к скелету крыла настоящих птиц. Именно среди энанциорнисов известна форма, у которой впервые среди птицеподобных существ появилось крылышко (*alula*), группа перьев, прикрепленная к I пальцу, которая обеспечивает контроль активного полета, маневренность и движения при медленном полете. Это *Eoalulavis hoyasi* – птица с размахом крыльев 17 см из раннего мела Центральной Испании (Куенка; 115 млн. лет назад), найденная в 1995 г. Родовое название в переводе означает «первая птица с крылышком». До появления птиц с крылышком, их полет был весьма громоздким и не маневренным. Интересно, что остатки эоалулависа – это еще и древнейшая находка птицы с остатками пищи в желудке (ракообразные).

Сейчас все палеорнитологи согласны с тем, что среди мезозойских птиц именно энанциорнисы были самой процветающей, широко распространенной и сильно радиировавшей группой. Энанциорнисы сосуществовали с настоящими птицами в продолжение 70 млн. лет. Энанциорнисы, также как и последние динозавры, вымерли в конце мелового периода.

Существует мнение о том, что во второй половине мелового периода представители настоящих, веерохвостых птиц населяли преимущественно прибрежные биотопы, побережья морей и лагун, берега рек, а представители энанциорнисов доминировали в наземных экосистемах, например, в лесах и саваннах. Вероятно, так оно и было, причем энанциорнисы, обладая полным набором приспособлений для существования на деревьях, полностью доминировали в таких биотопах, не давая проникнуть туда настоящим птицам. Однако, недавняя находка в Монголии (возраст отложений – 80 млн. лет) птицы *Apsaravis ukhaana*, несомненно, связанной с линией настоящих птиц, но обитавшей в условиях, далеких от околотовных биотопов, несколько нарушает этот взгляд. Кроме того, среди энанциорнисов теперь уже известны и околотовные формы.

Третья и единственная дожившая до наших дней группа птиц, – группа Ornithurae – включает настоящих, веерохвостых птиц и ближайшие, родственные им группы, например, гесперорнисов. Одним из примитивных представителей этой группы был *Patagopteryx deferragiasi* из позднего мела (коньяк) Аргентины, описанный в 1992 г. Слишком короткие крылья этой птицы указывают на то, что она вторично утратила способность к полету. Тем не менее, строение пряжки в скелете крыла у этой формы очень напоминает таковое у современных птиц. В высоту она достигала 50 см. У нее были гетероцельные шейные позвонки, но процельные – в остальных отделах позвоночника. Таз был устроен очень своеобразно. Череп не сохранился, поэтому нельзя ничего определенного сказать по поводу наличия или отсутствия зубов и т.п.

Одной из древнейших настоящих птиц является *Liaoningornis longiditrus*, найденный в отложениях среднего баррема, то есть раннего мела (быть может, даже поздняя юра!) Китая и описанный в 1997 г. При этом у лияонингорниса уже была хорошо развита грудина с килем, как у современных птиц, и тарзальные кости срастались так же, как и у них, – от нижних частей в направлении верхних. Кроме того, на основе строения грудины предполагается, что у этой птицы была развита система воздушных мешков,

отсутствовавшая у археоптерикса и энанциорнисов. Это была птица размером с воробья. В отложениях того же возраста в Китае найдена и описана в 2000 г. еще одна очень интересная птица – *Protopteryx fengningensis*. Она была размером со скворца, с длинными хвостовыми перьями, но без бородок и дополнительных опахал.

Есть и другие находки орнитурных птиц, датируемые границей юры и мела (140 млн. лет назад), - это *Paleocursornis* и *Eurolimnornis*, а также *Wyleyia*.

Весьма интересным видом с неясным положением у основания ветви веерохвостых птиц является описанный сравнительно давно (в 1984 г.) из раннего мела Китая *Gansus yumenensis*. По возрасту он близок к древнейшим среди энанциорнисов, синорнису и катаяорнису. Эта птица по размерам и, вероятно, по образу жизни была близка к современным куликам, например, к вальдшнепу. Строение цевки гансуса обнаруживает существенные черты сходства с современными птицами.

Одной из удивительнейших птиц с неизвестным положением в системе является описанный в 1999 г. из сантона Китая *Yandangornis longicaudus*. Если это действительно была птица, то она – единственный пример совмещения исключительно длинного хвоста (около 20 позвонков, не срастающихся в пигостиль, хвост составлял около половины длины тела) и лишенного зубов клюва.

Найденный в отложениях неокома (125 млн. лет) Центральной Азии *Ambiortus dementjevi*, описанный в 1982 г. Е.Н. Курочкиным, вероятно, принадлежал к одной из древнейших линий настоящих птиц. У него была грудина с килем, удлинённые коракоиды и сросшиеся карпометакарпалии, как и у современных птиц, но в отличие от последних, у него сохраняется третья фаланга большого пальца крыла. Амбиортус был размером с галку. Эта форма выделена в особый отряд *Ambiortiformes*. Возможно, к этому же отряду относится и *Otogornis*, форма из раннего мела.

Кроме указанных признаков, у большинства описанных примитивных настоящих птиц было менее 11 спинных позвонков, ребра с крючковидными отростками, трехкостный канал формироавлся, в основном, за счет коракоида, было характерное сочленение лопатки с коракоидом (маленькая ямка на последнем), ветви вилочки шли достаточно параллельны и были способны испытывать сильное сжатие, киль на груди достигал ее передней части, две дистальные метакарпалии срастались, седалищная и лобковая кости были направлены более-менее параллельно и обращены назад, была тарзальная чашечка, на костях не было следов колец роста, то есть, определенно, эти птицы были теплокровными, у них был пигостиль и короткий хвост.

Древнейшие из известных находок неогнатных птиц – это семейства гракульавиды и пресбиорнитиды из отряда ржанкообразных, представители которых известны из позднего мела (кампан). Е.Н. Курочкин считает, что время происхождения подкласса неорнитес следует отнести к раннему мелу, если учесть находку птицы *Eurolimnornis* из вельда Румынии.

Гесперорнисы представляют собой высокоспециализированную группу настоящих птиц, жившую в меловом периоде. Наиболее ранний представитель известен из раннего мела Англии – это *Enaliornis*. Недавно обнаружены также новые представители этой группы в отложениях сеномана (начало позднего мела) Канады. Они были отнесены к новому роду *Pasquiaornis*. Самые мелкие из гесперорнисов были размером с курицу, а наиболее крупные превосходили по размерам современных крупных пингвинов (в длину – до 2 м). Это была группа высоко специализированная к нырянию. В качестве основного движителя использовались ноги, а крылья почти полностью редуцировались. Все

гесперорнисы были нелетающими формами и сильно напоминали современных гагар. У них не было киля на груди, передние ребра не были соединены с нею, развивался большой гребень на тарзометатарзусе для прикрепления мускулов, использовавшихся для гребковых движений (похожее приспособление есть у гагар и поганок, но оно другого происхождения), позвонки были гетероцельными (амфицельными?), как у современных птиц. Гесперорнисы явно не могли передвигаться по суше с помощью задних конечностей, то есть, фактически вынуждены были ползать на брюхе. У них не было зубов на премаксилле, однако на максилле и зубной кости они присутствовали. Возможно, у некоторых гесперорнисов кератиновый клюв был развит только на верхней челюсти. Череп был весьма похож на характерный для современных птиц, однако, с очень большим сошником. Могла быть развита надорбитальная слезная железа. Крестец был удлинённый, а хвост – сильно укороченный. Таз был очень удлинённым и узким, причем подвздошная кость не соединялась с седалищной, седалищная и лобковая кости полностью обращены назад и параллельны крестцу. Бедренная кость была сильно укорочена, причем развивалось дополнительное ее сочленение с тазом с помощью зубцеобразного выступа. Тибиотарзус напротив был удлинён. Цевка была сильно уплощена с боков. На пальцах задних конечностей были скорее кожистые лопасти, а не сплошная перепонка. Они могли быть направлены как вперед, так и назад. Пневматизация костей почти утрачивалась, хотя оставались воздушные синусы в черепе.

Ихтиорнисы жили также в меловом периоде и представляли собой обособленную группу зубастых рыбообразных птиц, населявших побережья морей и океанов. Они были прекрасными летунами и сильно напоминали современных крачек. Позвонки у них были амфицельными, в отличие от современных птиц. Кроме того, эти птицы отличались непропорционально большими размерами головы и очень маленькими лапками. Размах крыльев достигал полуметра. Могла быть развита надорбитальная слезная железа. Зубы помещались в отдельном желобке.

Появление подклассов гесперорнитес (известны с альба, верхи нижнего мела) и ихтиорнитес (известны с сеномана, низы верхнего мела) вероятнее всего следует отнести к раннему мелу, поскольку в позднем мелу эти две различные линии зубастых птиц появляются уже отчетливо оформленными самостоятельными таксонами высокого ранга.

Граница между меловым и третичным периодами отразилась на состоянии группы птицеподобных существ, однако, в меньшей степени, чем этого можно было ожидать. Энанциорнисы, а также такие группы настоящих птиц, как гесперорнисы и ихтиорнисы вымерли на этой границе, однако, с другой стороны, часть птицеподобных существ и даже настоящих птиц вымерла задолго до конца мела, а некоторые отряды современных птиц пережили позднемеловое вымирание. Данные молекулярной генетики (использование генов, для которых доказана достаточно стабильная скорость эволюции) позволяют сравнить возможное время дивергенции основных групп (например, отрядов современных птиц) с предполагаемым временем дивергенции, определенным по ископаемым остаткам. Например, время отделения отряда моа от основного ствола других палеогнатических птиц датируется данными молекулярной биологии как 82-85 млн. лет назад, то есть поздний мел (время отделения Новой Зеландии от Австралии и Антарктиды). Результаты таких исследований показывают, что дивергенция основных отрядов птиц приходилась на меловый период (100 млн. лет назад), в то время, как находки реальных ископаемых форм чаще всего приходятся на третичное время (50-60 млн. лет назад). Результаты другой группы молекулярных генетиков дали еще более раннюю дату расхождения – 140 млн. лет, то есть время археоптерикса. Таким образом, следует помнить, что то время происхождения, которое мы устанавливаем по ископаемым остаткам, может рассматриваться только как минимальное, а реальное может быть на 50% больше! Кстати,

время радиации современных птиц согласуется с данными глобальной тектоники по началу расхождения континентальных плит.

Из представителей современных отрядов в мелу известны трубконосые (альбатросы) из США и Монголии, гагары или очень близкие к ним формы (Чили, Узбекистан), веслоногие – фрегатообразные формы (Россия) и бакланы (Монголия), попугаи. Ржанкообразные уже упоминались, но они были представлены примитивными, уже вымершими семействами.

Палеоцен и эоцен (37-65 млн. лет назад) по-прежнему считаются временем интенсивной радиации современных отрядов птиц. Однако большинство отрядов современных птиц возникло уже к началу олигоцена, а некоторые известны и из эоцена. Вполне вероятно, что воробьиные, наиболее поздняя из групп, уже существовали в конце эоцена (находки в Австралии). К концу миоцена (то есть 7 млн. лет назад) на Земле обитали уже почти все представители современных родов птиц. В начале плейстоцена на Земле возможно обитало около 21000 видов птиц, однако к его окончанию уцелело только 10000 видов.

Рассмотрим проблему независимого появления отдельных птичьих признаков в разных группах динозавров. Такой сугубо птичий признак, как пигостиль (сращение позвонков хвостового отдела), был приобретен независимо, по крайней мере, в двух группах динозавров: он обнаружен у одного из овираптозавров (*Nomingia*) и у одного из мегаланкозавридов (*Drepanosaurus*). Долгое время считалось, что у динозавров полностью отсутствовали ключицы, однако это представление оказалось ошибочным. Сейчас уже известно, что у некоторых форм в составе пояса передних конечностей были ключицы (*Segisaurus*), а у иных из них они даже срастались, образуя вилочку, как у птиц (один из недавно найденных североамериканских видов *Velociraptor* из дромеозавридов, *Scipionyx*, представители двух родов из овирапторид – *Oviraptor* и *Ingenia*, троодонтиды, аллозавриды (*Allosaurus fragilis* и один из кархародонтозавров), целофизида (*Syntarsus* и *Coelophys*) и некоторые тиранозавры). Очень важно, что вилочка обнаружена не только у целурозавров, но и у крупных хищных карнозавров (две последние из указанных групп). Нынешние исследования показывают, что возможно, образование вилочки – примитивный признак, общий для многих теропод. На самом деле, у некоторых современных птиц ключицы также оказываются утраченными, так что этот признак должен восприниматься с некоторой осторожностью. В целом, строение пояса передних конечностей у некоторых динозавров весьма напоминает птичье, и это означает, что они сгибали переднюю конечность именно так, как это делали птицы. Например, у троодонта *Sinornithoides* были большие кораконды, внешняя поверхность которых была направлена вперед, они были сильно изогнуты на вытянутой лопатке, как у птиц. Полулунный карпальный блок, весьма характерный для птиц, ныне известен, по крайней мере, у 15 разных видов в 5-6 ветвях теропод. Хотя у большинства теропод были очень короткие передние конечности, что, конечно, может восприниматься как аргумент против динозавровой теории, тем не менее, и среди них встречались весьма длиннорукие формы, например, *Deinocheirus*, передние конечности которого были длиной 2 м, а также некоторые дромеозавриды и овирапториды (такие же длинные, как и у псевдозухий вроде *Euparkeria*). Потеря зубов также происходила в некоторых эволюционных линиях динозавров, у которых образовалось некое подобие ороговевающего клюва. Это – орнитомимиды и овирапторозавриды. Пневматичность костей обнаружена теперь у некоторых юрских динозавров.

Среди весьма близких птицам динозавров следует назвать также троодонтид. Эти мелкие динозавры обладали наиболее высоким среди всех форм этой группы индексом энцефализации, приближающимся к характерному для современных птиц. Их крупные глаза и цепкие передние конечности могут указывать на то, что они вели ночной образ

жизни и были хищниками. Строение же их зубов указывает на всеядность. Наличие втяжного серповидного когтя на задней конечности сближает их с дейнонихозаврами. Очень интересны последние находки прекрасно сохранившихся гнезд троодонтов. Они дают основания сделать определенные выводы относительно биологии размножения этих динозавров. Часть особенностей биологии размножения у них была схожа с известными для современных крокодилов (они отчасти прикапывали яйца и не переворачивали их), часть – с современными птицами (открытые гнезда, частично открытая кладка, насиживание взрослыми особями), а некоторые были уникальны (расположение яиц под очень большим углом наклона друг к другу).

Порадовало сторонников динозавровой теории и недавнее открытие в отложениях позднего кампана Монтаны (описан в 2000 г.) нового дейнонихозавра, *Vambiraptor feinbergorum*. Молодая особь этого вида достигала в длину 1 м, и весила 3 кг. У этого динозавра были достаточно длинные передние конечности и, в общем-то, вполне птичий облик. К тому же, он обладал самым большим из известных на сегодняшний день среди динозавров отношением размера мозга к общему размеру тела.

Рассмотрим теперь целый ряд динозавров, для которых было характерно развитие перьев или перообразных структур. Еще до недавнего времени перья считались исключительной прерогативой птиц, и археоптерикс был отнесен к птицам, прежде всего, потому, что обладал перьями. Сейчас ситуация изменилась кардинально, и перья более не могут рассматриваться в качестве уникального птичьего признака.

Юрский или раннемеловой (скорее последнее – 124 млн. лет) целурозавр *Sinosauropteryx prima* из отложений в провинции Ляонин в Китае, найденный в августе 1996 г. китайским фермером Ля Ин Фангом, был первым среди целой серии оперенных динозавров, потрясших палеонтологов. Это место, известное благодаря находкам оперенных целурозавров, содержит огромное количество ископаемых, погребенных под выбросами вулканического пепла в результате страшного извержения вулкана во Внутренней Монголии. О богатстве этого местонахождения можно судить хотя бы по тому факту, что уже в 1994 г., буквально через несколько лет после его открытия, оттуда было описано более 100 видов насекомых. У синозавроптерикса был длиннейший хвост из 59-64 позвонков (самый длинный среди теропод), удлинённый череп, короткие передние конечности и очень длинный коготь на втором пальце передней лапы. Расширенные концы нескольких ребер предполагают их приращение к вероятно несохранившейся хрящевой грудине. Были у этого животного и ребра, поддерживавшие брюшную полость. В задней лапе имелось пять костей плюсны, из них были хорошо развиты только расположенные в ряд вторая, третья и четвертая, которые не срастались друг с другом. По скелетным характеристикам этот динозавр ближе всего стоит к компсогнату. Синозавроптерикс был хищником, его челюсти несли очень острые зубы с зазубренными коронками (зубы на премаксилле были незазубренными), помогавшими ему разрывать на части крупную добычу. У одного из найденных экземпляров в желудке были обнаружены челюсти съеденного им мелкого млекопитающего, у другого – остатки ящерицы. Сейчас обнаружены остатки как взрослых, так и молодых синозавроптериксов.

Одна из самых замечательных особенностей синозавроптерикса - сплошная полоса покровных структур из тонких извилистых образований, длиной от 4 до 20 мм, расположенная вдоль части головы, спины и с обеих сторон хвоста, а также - местами по бокам головы, в области ребер, передних конечностей и бедер. Такие же образования, в среднем более длинные (до 40 мм), оказались и у второго, недавно описанного, более крупного экземпляра. Замечательно, что в области головы, бедер, задней части хвоста, где подстилающие кожа и мускулатура тонкие, эти покровные структуры расположены близко

к костям, а в области шеи, плеч и у основания хвоста (при жизни там имелся более толстый слой мышечной ткани) они дальше отстоят от костей.

В середине 1997 г. Академия естественных наук Филадельфии (США) финансировала исследования синозавроптерикса, в которых участвовали ведущие палеонтологи Дж.Остром, П.Вельнхофер (немецкий палеонтолог, специалист по археоптериксу), Л. Мартин (палеорнитолог, не разделяющий взглядов о происхождении птиц от динозавров) и А. Браш (специалист по птичьим перьям). Эксперты заключили, что нитевидные образования у синозавроптерикса не похожи на известные перьевые или пуховые структуры, а выглядят как щетинкоподобные волоски. Назвать их птичьими перьями невозможно, однако это могут быть образования, подобные тем, из которых развились настоящие птичьи перья. Среди тех структур, которые известны у настоящих птиц, ближе всего к этим образованиям синозавроптерикса стоят ресницы и щетинки, которые растут у некоторых птиц в уголках клюва.

В 1997 г. из отложений в Бейпао, в Северо-восточном Китае недалеко от побережья Желтого моря был описан близкий к дромеозавридам протархеоптерикс (*Protarchaeopteryx robusta*). Название этого целурозаврового динозавра, размер которого соответствовал размеру индейки, означает «предшествовавший археоптериксу». На самом деле, протархеоптерикс жил значительно позднее последнего – в среднем барреме (то есть уже в меловом периоде) Китая (в отношении хронологической привязки этих местонахождений нет полной ясности, и многие китайские ученые считают, что они позднеюрского возраста, то есть им 145 млн. лет). Вместе с тем, он был более примитивной формой.

У протархеоптерикса, найденного практически в том же месте, что и синозавроптерикс, "пуха" нет. Однако в районе хвоста сохранились отпечатки четырех длинных (хвостовых?) перьев, правда, противоестественно ориентированных по отношению к позвонкам. Около бедра и голени обнаружены еще отпечатки коротких контурных перьев. То, что это перья, сомнений нет, хотя относятся ли они именно к данному экземпляру - еще не ясно. Ведь в этом месте найдено множество скелетов птиц конфуциусорнисов с перьями. Перья протархеоптерикса обладают симметричными опахалами, и поэтому никак не могли быть использованы для полета.

Передние конечности протархеоптерикса на треть короче задних (то есть очень длинные), а длина костей предплечья немного короче плечевой кости. Такие длинные передние конечности могли с успехом использоваться для схватывания добычи. При этом огромную роль в обеспечении подвижности кисти несла полулунная карпalia. Кости плюсны и пясти полностью раздельны. На фрагментах челюстей обнаружено несколько зубов, уплощенных в поперечном сечении, в отличие от трехгранных у синозавроптерикса. Крестцовые позвонки не срастаются полностью друг с другом. В хвосте сохранилось 23 удлиненных позвонка, а всего их могло быть около 28-30 (то есть столько, сколько обычно бывает у теропод). У протархеоптерикса обнаружена тонкая и плоская грудина, неизвестная для синозавроптерикса.

Близкой к протархеоптериксу формой был *Caudipteryx zoui*, найденный в отложениях среднего баррема Бейпао в 1997 г. У него также были обнаружены перья обоих типов на передних конечностях и на сравнительно коротком хвосте. Это была нелетающая и хорошо бегающая форма, которая, скорее всего, относится к овираптозавридам. Перья каудиптерикса были явно лишены аэродинамических свойств (симметричное опахало и прямой, а не изогнутый очин), и могли использоваться как украшение в брачных церемониях. Дело в том, что на отпечатках сохранились полосы темного и светлого цветов на хвостовых перьях – первый или один из первых случаев, когда можно предполагать

сохранность природной пигментации! Однако у этой формы перья уже были с бородками и бородочками, способными формировать жесткий аэродинамический профиль пера.

Передние конечности у каудиптерикса были очень короткими. Весьма необычными были его зубы: длинные и тонкие, похожие на шипы (других таких примеров среди теропод неизвестно). Кроме того, передняя и задняя челюсти стали преобразовываться таким образом, что возникло подобие клюва. Эти преобразования, по-видимому, свидетельствуют о смене спектра питания в направлении преобладания более мелких пищевых объектов. Между прочим, в желудке каудиптерикса обнаружены гастролиты, что свидетельствует о возможной частичной растительнойности этого динозавра. У обеих форм была U-образная вилочка. И у протархеоптерикса, и у каудиптерикса были обнаружены гастролиты, как у многих современных птиц, таких находок у теропод ранее не было. У обоих динозавров обнаружены гастралии. У каудиптерикса было уменьшенное количество хвостовых позвонков (22), как у археоптерикса, причем они в дистальной части хвоста срастались. Малая берцовая кость была уменьшенного размера. Последние исследования показывают, что его задние конечности были приспособлены для удержания на присадах. На лобковой кости отсутствовало ступнеобразное расширение. Головка бедренной кости была округленной формы (все это более птичьей, чем динозавровые признаки). В сравнении с археоптериксом, у обеих описанных форм были зубы большего размера и значительно более короткие передние конечности.

Находки протархеоптерикса и синозавроптерикса возродили старую теорию о происхождении птиц от динозавров типа компсогнат, хотя в последние годы чаще всего в качестве прародительской группы рассматривались дромеозавриды (характерным представителем является *Velociraptor*). Кстати, некоторые авторы считают, что у компсогнатуса тоже могли быть перья, похожие на перья синозавроптерикса.

В 1998 г. в Бейпао в отложениях раннего мела (124 млн. лет назад) были найдены остатки динозавра, весьма близкого к дейнонихусам, и названного *Sinornithosaurus millenii*. Его кожа была покрыта перообразными структурами, в определенной степени напоминавшими даже перья птиц Конфуция. Они похожи также на пуховые перья современных птиц. Особенно следует отметить, что его передние конечности были очень длинны для динозавра. Они составляли 80% длины задних конечностей. Кстати, это были первые известные отпечатки кожных покровов дромеозаврид. Синорнитозавр был размером с орла. В 2000 г. в Бейпао были обнаружены остатки еще одного динозавра, близкого к дейнонихусам, с прекрасно сохранившимися отпечатками перообразных структур с очинком и опахалом.

В 1999 г. также в Бейпао были обнаружены остатки молодого манирапторида (относится либо к дромеозавридам, либо к троодонтидам, либо к овираптозавридам, но до сих пор не описан), хвост которого нес плюмажеподобные пуховые перья.

У обнаруженного совсем недавно, в 1999 г. в Китае *Beipiaosaurus inexpectus* (названного в честь весьма богатого местонахождения ископаемых в Бейпао), рядом с костями передних и задних конечностей (лучевая, локтевая, большеберцовая кости) обнаружены покровные структуры, напоминающие пуховые перья или щетинки. Большинство этих структур в длину составляют 50 мм, а самые длинные – 70 мм. У некоторых из этих филламентов обнаруживаются следы ветвления в концевой части. Систематическое положение этой формы неясно, но, скорее всего, он относится к теризинозаврам, группе с не вполне выясненным систематическим положением среди теропод. Бейпайозавр был длиной около 2 м.

В том же Бейпао был найден динозавр *Microaptor*, у которого обнаружены покровные структуры, напоминающие перья с очинком, скорее, щетинообразные перья. Эти покровные структуры сходны с обнаруженными у синорнитозавра. Микрораптор родствен дромеозавридам и троодонтидам. Это самый маленький из известных на сегодняшний день динозавров. Он был размером с голубя. Достаточно сильные ноги, вероятно, использовались для бипедальной локомоции, однако, не исключено, что микрораптор мог передвигаться и по ветвям деревьев, так как на передних конечностях у него были характерные изогнутые когти. На задних конечностях первый палец был направлен назад, то есть микрораптор определенно мог сидеть на ветвях.

Находки китайских оперенных динозавров произвели необыкновенный фурор в прессе и несколько затуманили умы, так что некоторые даже стали считать их формами, вторично утратившими способность к полету. Проблема, вероятно, заключается в магическом действии на человеческое сознание самой возможности того, что перья могут покрывать не только птичьи тела. На самом деле, тот же авимим (которого мы рассмотрим ниже), фактически, обладавший крыльями, намного более интересен, чем найденные недавно динозавры с перьями.

И еще о находках перьев. В середине 70-х годов в поздней юре Каратау было найдено А.Г. Шаровым и описано А.С. Раутианом перо, по строению очень напоминавшее перья современных птиц, в частности, страусов, что подтверждено сравнительно-морфологическими исследованиями, в том числе и с применением сканирующей электронной микроскопии. Обнаруженное перо массивнее перьев известных птиц, и обладает хорошо выраженным очинком и бородками первого порядка. Носитель пера был отнесен первоописателем к птицам и назван *Praeorinis sharovi*. О ее систематическом положении ничего не известно.

Далеко не все палеонтологи согласны с мнением А.С. Раутиана о принадлежности находки из Каратау именно к птицам. Так, известный палеорнитолог Л.А. Несов считает, что пером может быть названа только структура, обладающая помимо очина и бородок первого порядка, еще и бородками второго порядка и крючочками. Только последние способны сформировать опахало, обладающее единством и способностью восстанавливаться при слабых повреждениях. Он, как впрочем, и другие авторы, предполагает, что это перо могло принадлежать не птице, а какому-либо динозавру или другому представителю архозавров. Еще более вероятным Л.А. Несову кажется принадлежность отпечатка листовой пластинке какого-то растения из цикадовых. В свете последних открытий оперенных целурозавров с этим мнением приходится считаться.

Вполне возможно, что текодонт *Longisquama insignis* (обнаруженный палеонтологом Шаровым в Киргизии еще в 1969 г.) обладал похожими на перья покровными структурами на хвосте (но не настоящими перьями), а также на спине и передних конечностях. Эти структуры обладали подобием полого очина и бородок первого уровня. Недавнее переизучение этого ископаемого показало, что это действительно возможно (хотя Шаров первоначально описал их как шлейф из удлиненных чешуй). При этом было обнаружено молодое «перо», развивающееся из трубочки (колодочки) так, как это происходит у современных птиц. Вполне вероятно, что перья как род покровных структур возникли очень рано в процессе эволюции архозавров, еще во времена господства текодонтов. Лонгискама жила 220 млн. лет назад, за 75 млн. лет до археоптерикса. Эта находка сторонникам динозавровой теории не нравится, также как и протоавис. Между тем, у этой рептилии обнаруживаются и другие птичьи признаки в строении зубов и черепа, у нее была вилочка (!). Лонгискама могла быть планирующим животным, и сейчас предполагается, что перовидные структуры могли быть использованы для такого пассивного полета.

Группа с неясным систематическим положением, *Alvarezsauria*, поначалу помещенная в составе целурозавров, добавляет проблем как сторонникам динозавровой теории, так и ее противникам. Род *Alvarezsaurus* представляет собой, в общем-то, достаточно явных целурозавров (размеры – 2 м в длину). Единственный представитель недавно открытого рода *Mononykus olecranus* обладает как птичьими чертами (череп, грудина с килем, строение таза, строение задних конечностей), так и явно отличными от птиц признаками (длинный хвост), а также чертами арктометатарзальных целурозавров. 2-4 метатарзалии совершенно не срастались, а третья была сильно укорочена у проксимального конца. Сложный крестец состоял из семи позвонков. Подвздошная кость несла антитрохантер. У мононикуса сохранялся лишь единственный более-менее нормально развитый палец на передней конечности, что связывают с возможной адаптацией к рытью почвы. Ключица, вероятно, была утрачена. Мононикус жил приблизительно 72 млн. лет назад, в конце мелового периода. Это было совсем небольшое животное, длиной около 70 см. Открытие рода *Patagonykus* в 1996 г. позволило построить эволюционный ряд внутри этой группы, так как он занимает промежуточное положение между указанными родами. Патагоникус был длиной около 2 м. Он жил около 90 млн. лет назад. Все южноамериканские представители альваресзаурид (*Alvarezsaurus* и *Patagonykus*) геологически древнее и более примитивны по сравнению с монгольским *Mononykus*. Вообще очень важным является факт широкой распространенности альваресзаурид в разных континентальных биотах в мезозое. Для группы альваресзаурид характерны следующие постоянные признаки: процельные позвонки крестцового и хвостового отделов и мощный коготь на первом пальце передней конечности. У всех альваресзаурид были необычайно мощные ноги, возможно в связи с их использованием для рытья. Поэтому и развитие кия на грудине скорее связано с рытьем почвы? Сейчас полагают, что они могли питаться колониальными насекомыми типа термитов или муравьев, и поэтому обладали характерным крючковатым когтем на ноге. Сторонники объединения птиц с динозаврами считают альваресзаурид примитивными птицами (хотя они очевидно не были способны к полету), другие палеонтологи сближают их с орнитомимидами. Чиappe относит к группе альваресзаурид и авимима. Чаще всего альваресзаурид рассматривают как группу, более близкую современным птицам, чем археоптерикс. Некоторые исследователи полагают, что это были животные, вторично утратившие способность к полету, но сохранившие (в отличие от современных нелетающих птиц, которые, как правило, очень быстро утрачивают и крылья и мышцы, обеспечивавшие полет) почти все соответствующие приспособления. При этом, если общий уровень метаболизма у них в бытность их летающими существами был низок, то и не было такой насущной необходимости в избавлении от чрезвычайно затратных приспособлений (крылья, большая грудная мышца, грудина с килем), как у современных островных нелетающих птиц.

В группе альваресзаурид одна из форм (*Shuvuuia*) была обнаружена в окружении мелких белых волокон. Химический анализ этих покровных элементов показал, что это пероподобные структуры или даже настоящие перья, очень похожие на наиболее примитивные перья современных птиц и на перья синозавроптерикса. Кроме того, челюсти *Shuvuuia* обладают целым рядом птичьих признаков (очень маленькие, крошечные зубы; но самое замечательное – кинетизм черепа, то есть способность верхней челюсти к подъему относительно черепной коробки, а это совершенно птичий признак; «шуву» по-монгольски означает птица). Этот динозавр, достигавший в длину 1 м, был обнаружен в отложениях кампана Монголии.

Археоптерикс во многом считается одним из символов эволюционизма, и примером прозорливости Дарвина, предсказавшего существование промежуточных форм в эволюции крупнейших таксонов. Археоптерикс в переводе с древнегреческого означает «древнее крыло». Это животное было размером с ворону, одним из наиболее уникальных признаков археоптерикса было наличие перьевого покрова. При этом перья были асимметричны и

несли бородки, в точности, как у современных птиц (признаки, свидетельствующие о возможной способности к полету). Перья покрывали все тело археоптерикса, включая крылья и длинный хвост. Поскольку покровные перья этого животного были у основания опушены, предполагается, что у него был не только контурный покров, но и пуховой. К числу птичьих признаков археоптерикса можно отнести также ключицы, соединенные в вилочку, кольцо склеротики. Гораздо больше признаков объединяет археоптерикса с рептилиями, а точнее, с динозаврами. Те, кто считает археоптерикса птицей, обычно придерживаются динозавровой теории происхождения, поскольку фактически археоптерикс представляет собой не более чем оперенного динозавра.

В настоящее время известно шесть более-менее полных скелетов археоптерикса и одно отдельное перо этого же вида. Последний экземпляр был найден в 1987 г. в частной коллекции ископаемых мэра Зольнхофена. Один из экземпляров, найденный в 1956 г. и экспонировавшийся в музее Зольнхофена, был изъят оттуда владельцем и потерян для научных исследований. Он отказывался предоставить этот экземпляр для обследования даже на короткий срок. После его смерти отпечаток возможно был похищен из личного собрания. Возраст археоптерикса – 153 млн. лет.

Таблица. Известные экземпляры археоптерикса.

Вид, экземпляр	Год обнаружения	Год определения	Полнота
Перо	1860	-	-
Лондон	1861	-	-
Берлин	1876	-	+
Максберг	1956	-	-
Гарлем	1855	1970	-
Эйхштатт	1951	1970	+
Зольнхофен	-	1987	+
A. bavarica	1992	1993	+

Некоторые считают, что зольнхофенский экземпляр представляет собой новый род и вид – *Wellnhoferia grandis*.

Самым существенным птичьим признаком археоптерикса является наличие перьев. При этом перьевой покров на передних конечностях образовывал подобие птичьего крыла с явно выраженными маховыми перьями. Важнейшей особенностью перьев археоптерикса была асимметрия опахала, что явно указывает на формирование аэродинамического профиля, и, соответственно, на способность к полету. Кроме того, очин маховых перьев был искривлен также, как и у современных птиц, что также указывает на их приспособленность для полета. Помимо указанных птичьими признаками можно считать следующие:

1. Удлиненная и узкая, направленная вперед premaxillae, с длинными nasal ходами (похожие признаки есть у булатозавров и даже у не относящегося к динозаврам *Megalancosaurus*, но все же эти признаки уникальны для археоптерикса и птиц).

2. Максиллярный ход premaxillae сокращается настолько, что maxilla в значительной степени участвует в формировании внешней ноздри (то же у троодонтид).
3. Строение небной кости с тонкой каудальной частью, и вероятно без добавочных небных окон. Такое строение сближает археоптерикса с гесперорнисами.
4. Увеличенные размеры черепной коробки (до некоторой степени похожие изменения наблюдаются у булатозавров, теризинозавроидов и у недавно обнаруженных новых форм дромеозавров).
5. Двухмышечковая квадратная кость меняет свое положение с дистального на более антеромедиальное (однако, возможно, похожие преобразования были и у троодонтид).
6. Зубы на максилле и зубной кости сокращаются в размерах и количестве, причем их коронки теряют зубчатость, а корни увеличиваются, что полностью препятствует замещению зубов между ними (в какой-то степени похожие преобразования наблюдаются у троодонтид, примитивных орнитомимид и у некоторых дромеозавров).
7. Наличие вилочки (имелась также у некоторых овирапторозаврид, дромеозаврид, и возможно, даже у аллозаврид).
8. Лопатка с более-менее выраженным акромеальным отверстием для соединения с ключицами с помощью связок, отношение длины лопатки к ее ширине в средней части превышает 9 (у пингвинов меньше), и в дистальной части она сходит на конус.
9. Бугристость акрокоракоида больше, чем у других целурозавров.
10. Коракоид увеличен и изогнут постеромедиально в большей степени, чем у других целурозавров.
11. Кольцо склеротики вокруг глаза (признак, общий для птерозавров, птиц и многих типично водных рептилий).
12. Резко удлинённая передняя конечность, составляющая у археоптерикса 120-140% длины задней конечности, причем предплечье составляет более 87% длины плеча, а метакарпалии II составляет около половины длины плеча.
13. Сжатая и погруженная дорзовентрально седалищная кость.
14. В сравнении с другими тероподами, большая и малая берцовые кости, а также метатарзалии вытянуты по отношению к бедру (вообще, в этом отношении археоптерикс занимает промежуточное положение между птицами и тероподами, т.к. у птиц при увеличении размеров тела длина указанных костей становится больше, а у теропод – меньше).
15. Малая берцовая кость истончается в дистальном направлении, и может не достигать конца большой берцовой кости.

16. Проксимальные тарзалии у взрослых животных срастаются друг с другом и прирастают к большой и малой берцовым костям (то же у некоторых цератозавров).
17. Дистальные тарзалии и метатарзалии срастаются между собой, по крайней мере, в своих дистальных частях у взрослых экземпляров (то же у некоторых цератозавров, элмизавров и *Hulsanpes*).
18. Первый палец задней конечности удлиннен и обращен назад.
19. Метатарзалия I присоединена к дистальной четверти метатарзалии II.
20. Длина хвоста ограничивается 23 свободными хвостовыми позвонками.

Однако большинство признаков археоптерикса сближает его с динозаврами, а не с птицами. У него были зубы, причем развивались специфические межзубные пластинки (маленькие, вторичные окостенения в промежутках между зубами; этот признак характерен для большинства теропод, но не встречается у зубастых птиц типа гесперорнисов и ихтиорнисов), предглазничное окно было разделено на три части, что наблюдается еще только у хищных динозавров. У археоптерикса не было характерного для птиц клюва, а черепная коробка была относительно небольшой (промежуточная по относительному размеру между рептилиями и настоящими птицами). Сам череп и головной мозг были совершенно рептильного типа, средний мозг не был прикрыт сверху мозжечком, как это наблюдается у современных птиц, а большие полушария были гладкими, достаточно хорошо были развиты обонятельные доли головного мозга, ноздри открывались в передней части морды, имелись брюшные ребра. Большая и малая берцовые кости были равной длины, проксимальные элементы стопы не срастались с ними, причем астрагал образовывал длинный восходящий отросток, известный еще только у хищных динозавров. Метакарпальные кости еще сохраняли самостоятельность, и цевка не была образована. Хвостовые позвонки (их было 23) не срастались (как, впрочем, и позвонки других отделов), каждый из них нес по два пера. В составе крестцового отдела позвоночника было всего 6 позвонков (у птиц – 11-23). Однако их количество, в среднем, вдвое меньше, чем это обычно было у динозавров. На груди археоптерикса отсутствовал киль. Оценки отношения массы большой грудной мышцы к массе всего тела для археоптерикса – 9%, в то время, как у современных птиц эта величина составляет около 20-35%. Для того, чтобы взлететь с места необходимо, чтобы это соотношение было не меньше 16%. Вместе с тем, этот недостаток можно компенсировать длинным разбегом. Не было у археоптерикса и трехкостного отверстия, через которое у птиц проходит сухожилие надкоракоидной мышцы, поднимающей крыло. Коракоид был построен также, как у хищных динозавров, имея вогнутый медиальный и выпуклый латеральный края. Карпалии и метакарпалии были несросшиеся, также как и тарзалии и метатарзалии. Три пальца передней конечности были свободными и несли когти. Часть исследователей считает археоптерикса неспособным к полету, например, еще и потому, что на локтевой кости не обнаружено следов прикрепления перьев. Несомненно, однако, что характер плечевого сустава археоптерикса не мог позволить ему совершать подъем крыла (передней конечности) в том объеме, как это доступно современным птицам и необходимо для нормального полета. Ребра археоптерикса были лишены крючковидных отростков и не были соединены с грудиной. Крыло археоптерикса было эллиптической формы, похожим на крылья птиц, приспособленные к полету среди зарослей растительности. Первостепенных маховых перьев было 9 (у современных птиц – 9-12), второстепенных маховых – 14 (у современных птиц от 7 до 32). Положение лобковой кости остается под сомнением. Считалось, что она была направлена назад, как у современных птиц, однако, данных, которые могли бы достоверно подтвердить это мнение, нет. На всех экземплярах она могла изменить свое

положение уже после смерти животных. В настоящее время более вероятным считается предположение о том, что она была направлена вертикально вниз. Цепкие и длинные передние конечности, изогнутые когти на концах пальцев на них, - дополнительные признаки, отличающие археоптерикса от птиц. Собственно, все эти, и большинство других, более специальных признаков строения скелета явно указывают на сходство археоптерикса и целурозавровых динозавров.

Ларри Мартин считает, что строение таза археоптерикса и его задних конечностей, указывает на его прямую осанку, как у приматов, что в сочетании с удлинёнными фалангами пальцев и сильно изогнутыми когтями определенно говорит о лазании по стволам деревьев как основном способе передвижения этого существа. Он определенно не был способен к активному полету (отсутствие трехкостного канала) и не мог взлететь с земли.

В настоящее время можно с определенной уверенностью утверждать, что археоптерикс был плохо летающим динозавром, причем у него действительно не было ни одного уникально птичьего признака, который не наблюдался бы у других представителей теропод (может быть единственным исключением служит большой, обращенный назад, первый палец задней конечности). Нет никаких достоверных данных, указывающих на то, что череп археоптерикса имел характерную для птичьего черепа кинетику. Структура черепной коробки и неба у археоптерикса полностью динозавровая. Передняя конечность известного, описанного Остромом дейнонихуса, представляет собой всего лишь увеличенную реплику «крыла» археоптерикса. Строение кисти особенно напоминало характерное для целурозавров. Одним из мнений современных палеонтологов является также мнение о принадлежности археоптерикса к дромеозавридам. Некоторые из известных ныне динозавров обладают большим числом более существенных признаков, роднящих их с птицами (это и авимимиды, и дромеозавриды, и троодонтиды, и овирапториды). Кстати, первым, кто рассматривал археоптерикса как оперенного динозавра был англичанин Лоу. Такое предположение он выдвинул еще в 1935 г. Оно было встречено почти всеми специалистами в штыки и вскоре позабылось.

Найденные экземпляры археоптерикса различаются по размерам и пропорциям тела. Сейчас считается, что эти различия соответствуют каким-то возрастным стадиям этого животного. Это дополнительный аргумент в пользу его существенного отличия от современных птиц. Дело в том, что птицы претерпевают очень быстрый период роста до достижения определенных размеров, а затем уже более не растут на протяжении всей жизни. Рептилии, и в том числе, динозавры, растут на протяжении всей жизни. В настоящее время предполагаемые аллометрические соотношения для различных возрастных стадий археоптерикса уже проанализированы в специальной работе. Это позволило сделать ряд выводов, например, о том, что, по крайней мере, взрослые археоптериксы вряд ли могли присаживаться на ветви, из-за того, что относительные размеры их больших берцовых костей и фаланг пальцев становились с возрастом меньше. Возможно, это указывает на бипедальную локомоцию археоптерикса.

В современной литературе доминирует мнение о бипедальной локомоции археоптерикса. Помимо указанных частных соображений относительно морфологии задних конечностей археоптерикса и общих выводов о большей реальности происхождения крыловых структур у бипедальных форм, дополнительным аргументом в пользу этого мнения служит анализ растительных остатков в той местности и в то время, когда жили археоптериксы. Выясняется, что в составе этой растительности совершенно не было деревьев, а крупнейшие растения достигали в высоту не более 3 м. На самом деле, отложения в Зольнхофене – это лагунные отложения. Вся Европа представляла тогда архипелаг, и эти немецкие сланцы образовались именно как донные отложения в лагунах.

Там найдено множество остатков как морских, вроде рыб и ихтиозавров, так и околоводных животных (например, птерозавры). Остатки таких наземных форм как археоптерикс попадали туда случайно. Однако, трудно предположить, что остатки такого хрупкого существа могли долго плыть по реке, прежде, чем они попали в лагуну. Скорее всего, они жили в непосредственной близости от лагун. В этих отложениях археоптерикс встречается чаще, чем *Compsognathus*, но реже, чем остатки птеродактилей. Среди современных образований более всего походит на Зольнхофен лагуна островов Кайкос.

Отдельно хотелось бы рассмотреть тех представителей динозавров, морфология которых представляет собой причудливую смесь из собственно динозавровых и, казалось бы, исключительно птичьих признаков, причем последних гораздо больше, чем у археоптерикса. Большинство этих динозавров было открыто совсем недавно. Первым среди них следует назвать авимима *Avimimus portentosus*, описанного еще в 1981 году С.М. Курзановым из верхнего мела Южной Монголии и до сих пор остающегося одним из наиболее близких к птицам динозавров, если судить по степени развития птичьих признаков. Этот динозавр представляет отдельное семейство авимимид, стоящее несколько особняком среди других целурозавров.

Главной особенностью строения авимима является преобразование передних конечностей в укороченные крылья. Среди специфически птичьих признаков передних конечностей авимима следует назвать бобовидную форму сочленовной головки плечевой кости, форму локтевого и лучевого мыщелков и образование крупных надмыщелков, проксимальное срастание метакарпальных костей в подобие пряжки. У авимима образовался «автоматический» механизм пронации-супинации предплечья и приведения-отведения кисти, был развит гребешок на локтевой кости, что вместе с образованием пряжки указывает на возможность развития у него перьевого покрова. Некоторые авторы находят на костях передних конечностей своеобразные прямые рубцы, которые могут трактоваться как места прикрепления перьев (второстепенных маховых).

Авимим обладал еще целым рядом уникальных признаков, сближающих его с птицами. Это особенности строения черепа: куполообразная форма крыши черепа (в связи с развитием мозговых полушарий) с отпечатками на ней кровеносных сосудов, опускание квадратной кости и преобразование квадратно-скуловой и скуловой костей. У авимима развился кинетический механизм, обеспечивавший некоторую подвижность надклювья относительно нейрокраниума, появился механизм блокировки челюстного сустава и усилилась медиальная порция длинного мускула шеи, возможно, в связи с питанием мелкими позвоночными. По сравнению с другими тероподами количество шейных позвонков было увеличено – минимально 12, причем их размеры существенно уменьшались в краниальном направлении.

В строении позвоночника следует отметить развитие гипапофизов на первых четырех спинных позвонках и срастание крестцовых позвонков между собой и с подвздошными костями в сложный крестец. Очень много птичьих признаков было у авимима в строении таза и задних конечностей: таз был широким с очень пологой постановкой задних флангов подвздошных костей, на заднебоковой стороне вертлужной впадины развивался антитрохантер, что обеспечивало близкое к горизонтальному направление бедренной кости в статичном положении, у бедренной кости была шаровидная головка, сидящая под прямым углом к телу, проксимальные элементы предплюсны полностью срастались с большой берцовой костью, дистальные элементы предплюсны срастались между собой и с плюсневыми костями, а последние срастались проксимально в подобие птичьей цевки. Постановка задних конечностей авимима в статичном положении была аналогична птичьей: почти горизонтальная бедренная кость и вертикальная берцовая. При этом центр тяжести смещался назад. У авимима отсутствовал

длинный хвост, о чем говорит уменьшение крестцовых позвонков в размерах в каудальном направлении. С.М. Курзанов считает, что авимим мог быть теплокровным животным.

Исключительная ценность находки авимима состоит в том, что он является реальным примером формирования птичьей морфологии у бегающих, бипедальных теропод, что свидетельствует о возможности появления полета у наземных животных без промежуточного древесного этапа. Авимим – прекрасный пример параллельного развития теропод в «птичьем» направлении. Он продвинулся исключительно далеко по пути орнитизации.

Еще одно удивительное существо подобного типа – *Rahonavis ostromi* (“угрожающая из тумана птица Острома”). Этот целурозавр из маастрихта (75 млн. лет назад) Северо-западного Мадагаскара размером с крупного ястреба или ворона, обнаруженный в 1995 г. Кэтрин Форстер и ее сотрудниками из Университета Нью-Йорка, по набору признаков являет собой промежуточную форму между дромеозавридами и птицами. У него был большой серповидный втяжной коготь на втором пальце задней конечности, как у дромеозавров и троодонтов (дейнонихуса, велоцираптора, троодона), уникальные для теропод и альваресзаурид (*Patagonykus*) дополнительные соединения позвонков (гипосфеново-гипантровые) и лобковая кость, но и крылья с перьями, как у птиц. Сами перья у найденных экземпляров не сохранились, однако хорошо заметны места их прикрепления (небольшие выпуклости) на локтевых костях. Предполагается, что всего на локтевой кости крепилось 10 второстепенных маховых (у археоптерикса – 12-14). Размах «крыльев» рахонависа составлял около 60 см. Кстати, именно у рахонависа с применением новейших методов исследования иммунореактивности были впервые выявлены следы β-кератина, характерного для рептилий и птиц, в составе отпечатков когтей. На лопатке была развита специальная суставная поверхность для коракоида (как у энанциорнисов!), что свидетельствовало о продвинутом подвижном соединении, как у оформленных птиц. Хорошо развитый акромеальный отросток выдавался в сторону сочленовной поверхности на коракоиде, как у уненлагии, археоптерикса и птиц. Положение лопатки говорит о том, что рахонавису были доступны более совершенные движения плечевой кости вверх и механизм складывания крыла. У рахонависа были очень крупные каналы в позвонках, сходные с таковыми у птиц, а также пневматические отверстия на спинных позвонках, как у некоторых энанциорнисов. Очень схожим с птичьим был и крестец. Количество крестцовых позвонков – 6, то есть на один больше, чем у теропод и столько же, сколько у археоптерикса. При этом они полностью срастались в сложный крестец, как у птиц. Тазовый пояс очень напоминал таковой у уненлагии и археоптерикса. В дистальной части лобковая кость образовывала своеобразное ступнеобразное расширение, которое встречается у теропод, археоптерикса, патагоникуса и энанциорнисов (например, у *Sinornis* и *Cathayornis*)!!! По многим другим признакам строения тазового пояса рахонавис также весьма сходен с уненлагией, археоптериксом, энанциорнисами и птицами Конфуция. Первый палец задней конечности был направлен назад, то есть рахонавис мог садиться на присады. Некоторые палеонтологи считают, что рахонавис был способен к полету. Другие признаки рахонависа типичны для целурозавровых динозавров: длинный, сильный хвост (по крайней мере, 13 позвонков), несросшиеся метатарзалии. В целом же скелет рахонависа производит впечатление очень легко построенного, как у птиц. Его первооткрыватели считают его птицей, основываясь на результатах детального кладистического анализа (вместе с рахонависом в состав птиц попадают и археоптерикс, и уненлагия). Рахонавис был сравнительно поздней формой, и его остатки найдены вместе с останками настоящих птиц (*Vorona berivotrensis*).

К целурозаврам относилась также и *Unenlagia comahuensis*, найденная в 1996 г. и описанная в 1997 г. из турона-коньяка Северо-западной Патагонии в Аргентине (90 млн. лет назад). Родовое название в переводе с языка индейцев мапуче означает «полуптица».

Это был не мелкий динозавр, длиной 2,5 м и высотой около 1,2 м. Для него характерна обращенная назад лобковая кость, что сближает уненлагию с дромеозавридами и птицами (в нынешних кладограммах она помещается между ними). У уненлагии был направленный латерально гленоид, признак впервые обнаруженный не среди представителей Aves. Сам по себе этот динозавр был слишком большим, чтобы летать, поэтому предполагают, что он мог быть формой, вторично утратившей способность к полету (!). Вместе с тем, его передние конечности очень сильно напоминают крылья, причем он явно мог пользоваться ими для удержания равновесия при быстром беге. Передние конечности двигались не так, как у большинства динозавров, а латерально, то есть уненлагия могла «махать» крыльями. Поскольку она обнаружена в тех же местах, что и мегараптор, существует мнение, что это всего лишь молодая форма этого последнего. Были ли перья у этого динозавра – неизвестно.

Заключение

1. Эволюция птиц, также как и многих других крупных таксономических групп, происходила путем параллельного развития, то есть по пути приобретения характерных, «птичьих» черт организации независимо шли несколько эволюционных ветвей архозавров. Процесс «орнитизации» затронул целый ряд групп, например, ранних крокодилов, и сильнее всего проявился в разных семействах мелких теропод (хищных динозавров), где параллельная эволюция в направлении приобретения птичьего уровня организации прослеживается наиболее четко.
2. Многие признаки, считавшиеся ранее характерными исключительно для птиц, оказались на самом деле распространенными и среди более или менее близких им групп. Так, некоторые мелкие динозавры приобрели перья, этот казалось исключительно птичий признак, а также кинетизм черепа, вилочку, полулунный карпальный блок, сложный крестец, пигостиль, цевку, обращенный назад первый палец задней конечности, пневматичность костей и т.д., а у отдельных представителей динозавров передние конечности преобразовались в подобие крыльев. Сейчас можно почти со 100% вероятностью утверждать, что среди динозавров были летающие формы, и первой среди таких форм следует с уверенностью назвать археоптерикса. Большинство динозавров с птичьими признаками жили в одно время с уже вполне сформировавшимися птицами, и, скорее всего, они приобрели эти признаки независимо. Помимо динозавров много исключительно птичьих признаков обнаружено у поздне триасового архозавра протоависа.
3. Среди теорий происхождения птиц лидирующее положение занимает динозавровая, особенно в последние годы в США. Впервые она была высказана Т. Гексли еще в 1868 году. Сейчас уже нет сомнений в том, что наиболее близкими к птицам позвоночными были динозавры. Однако происхождение непосредственно от них доказано лишь для одной группы птиц в широком смысле слова, – для энанциорнисов. Постепенно набирающий силу взгляд на современных птиц, как на сохранившихся до наших дней представителей динозавров, может быть оспорен. Этот взгляд обусловлен безоговорочным господством кладиристики (филогенетической систематики) в современных эволюционных исследованиях. Тем не менее, и по своей своеобразной эволюционной истории, и по исключительно высокому уровню метаболизма и совершенным адаптациям к активному полету, включая уникальную дыхательную систему, птицы вполне заслуживают выделения в отдельный класс. Теория происхождения птиц от псевдозухий, примитивных

архозавров из группы текодонтов, впервые выдвинутая в 10-х годах прошлого века Р. Брумом и Ф. Хюне и ставшая наиболее популярной после появления в 1926 г. на английском языке книги Г. Хейльманна о происхождении птиц, ныне оперирует только доказательствами от противного и пользуется общими соображениями. Однако по-прежнему нельзя исключать, что именно псевдозухии, давшие начало динозаврам, были исходной группой и для формирования ветви настоящих птиц. В этом случае веерохвостые птицы и динозавры делят между собой общего предка.

4. Приобретение способности к полету у предков птиц, скорее всего, происходило у двуногих, бегающих форм, и не было связано с первоначальным приспособлением к планированию у древесных животных. Вероятнее всего, развитие крыльев и перьевых структур было связано с необходимостью удержания равновесия и увеличения маневренности при сложных движениях (прыжки, бег). Сейчас известен целый ряд двуногих, бегающих форм динозавров, у которых развивались структуры, напоминающие крыло, и вероятно, также – перьевой покров. Таким образом, теория происхождения птиц от бегающих форм получила очень серьезные доказательства в свою пользу. Арсенал же аргументов в пользу теории древесного происхождения весьма невелик и большинство из них по-прежнему базируется на данных о строении археоптерикса. Нельзя исключать возможной роли в формировании перьевого покрова таких факторов, как необходимость терморегуляции у мелких форм или использование перьев в различных поведенческих взаимодействиях, особенно учитывая параллельное приобретение этого признака разными группами.

5. Характерный, отличающий класс птиц комплекс признаков был приобретен независимо, по крайней мере, тремя разными группами: это птицы Конфуция (*Confuciusornithidae*), энантиорнисы (*Enantiornithes*) и настоящие птицы (*Neornithes*). В этот комплекс входят: перьевой покров, передние конечности, преобразованные в крылья, наличие вилочки, пигостиль, возможно, полная или частичная гомойотермность. Кроме того, все эти существа, несомненно, обладали способностью к активному полету. Таким образом, если мы будем по-прежнему полагать, что имеющие такие признаки существа следует называть птицами, то нам необходимо будет смириться с полифилетическим происхождением этой группы.

6. Птицы Конфуция, известные из отложений самого начала мела, а может быть и из поздней юры (122-145 млн. лет назад), – самые древние из птиц в широком смысле слова. Наряду с вполне оформившимся клювом без зубов, полностью сформированным перьевым покровом и крыльями, у них были некоторые примитивные (свободные когти на крыльях) и уникальные (особый тип пневматичности плечевой кости) признаки, существенно отличавшие их от других групп птицеподобных существ. Возможно, что птицы Конфуция произошли от целурозавровых динозавров.

7. Первые энантиорнисы известны из отложений раннего мела. Они обладали рядом существенных признаков, характерных и для археоптерикса, и, несомненно, указывавших на их происхождение от мелких хищных динозавров. Многие морфологические признаки энантиорнисов, например, особенности строения пояса передних конечностей, были совершенно иными, чем у современных птиц. Вместе с тем, они приобрели полностью птичий облик. В отличие от веерохвостых птиц, энантиорнисы не были в полной мере гомойотермными, и сохраняли явные признаки пойкилотермности. Они были широко распространенной в меловом периоде группой, причем, в отличие от современных им настоящих птиц, встречались преимущественно в лесах и саваннах, а не в прибрежных биотопах. По уровню разнообразия в меловом периоде энантиорнисы превосходили веерохвостых

птиц. Самое замечательное – то, что и птицы Конфуция, и энантиорнисы, и настоящие птицы параллельно шли по пути совершенствования птичьего уровня организации, последовательно приобретая беззубый клюв, крылышко, теряя свободные пальцы с когтями на крыле и т.п.

8. Настоящие, веерохвостые птицы отличаются настолько характерными признаками, что сейчас ни у кого не остается сомнений в монофилетическом происхождении этой группы. Вопрос о непосредственных предках, стоявших в основании этой ветви, пока не может быть решен определенно. Только у открытого сравнительно недавно протоависа, жившего в триасовом периоде, 225 млн. лет назад, было достаточно много уникальных признаков (гетероцельность шейных позвонков, трехкостный канал, большой мозг с хорошо развитым мозжечком и т.п.), сближающих его с современными птицами. Если эта форма действительно связана с группой настоящих птиц, то их отделение от общего ствола архозавров должно датироваться средним триасом, то есть временем появления первых динозавров. Сейчас представители веерохвостых птиц известны уже из раннего мела. Даже у древнейших из найденных форм обнаружены признаки, указывающие на развитие у них уникальной и характерной только для веерохвостых птиц дыхательной системы, а, следовательно, и гомойотермности. Своеобразная дыхательная система настоящих птиц представляет собой очень важный с эволюционной точки зрения признак. Способность к активному полету не предполагает обязательного развития подобной системы (ее, например, не было у энантиорнисов). Таким образом, этот признак может сыграть важную роль в прояснении вопроса о филогении современных птиц.

9. В раннем мелу одновременно существовало сразу несколько групп летающих позвоночных: это были птерозавры, настоящие птицы и несколько групп птицеподобных существ. В дальнейшем именно настоящие птицы остались единственной процветающей группой. Остальные близкие им ветви вымерли, и это вместе с довольно ранним открытием археоптерикса послужило поводом для того, чтобы долгое время рассматривать эволюцию птиц, как чистый пример монофилетического происхождения крупного таксона.

10. Радиация современных, настоящих птиц началась гораздо ранее, чем это полагали еще недавно, а именно, в среднем мелу. В отложениях верхнего мела уже известно пять современных отрядов птиц. Это – трубконосые (альбатросы), гагары, ржанкообразные, веслоногие (бакланы) и попугаи. Вместе с тем, настоящие птицы испытали в конце мелового периода влияние общего кризиса биоты. В результате вымерло несколько крупных групп (гесперорнисы, ихтиорнисы). К началу эоцена определенно существовали уже все современные отряды птиц, за исключением появившихся в олигоцене воробьиных, быстро завоевавших лидирующие позиции в пределах класса (сейчас – 60% всех видов). Вполне возможно, что именно в эоцене за период времени, охватывавший от 5 до 10 млн. лет, то есть очень быстро, возникли многие современные отряды. Современные семейства формировались, начиная с позднего эоцена и в раннем олигоцене. В миоцене возникло большинство современных родов птиц, и с этого времени уже вполне оправдано применение метода гибридизации ДНК для датировки времени дивергенции отдельных групп. Это связано со стабилизацией темпов эволюции. С этого момента данные по гибридизации ДНК хорошо согласуются с данными по ископаемым остаткам. Миоцен был временем грандиозной радиации воробьиных.

11. Палеорнитология представляет собой одну из наиболее бурно развивающихся ветвей палеонтологии позвоночных. Ежегодно становятся известными новые,

ошеломляющие открытия. В таких странах, как Китай и Монголия находки новых ископаемых форм птиц и близких им групп происходят ежегодно. За последние двадцать лет число известных нам меловых форм удвоилось. Эти интереснейшие открытия во многом изменили устоявшиеся представления об эволюции птиц, да и позвоночных в целом. Они сделали палеоорнитологию одной из наиболее открытых для новых идей областей палеонтологии.

Тема 2.

ПОЛЕТ ПТИЦ

Птерозавры - летающие рептилии - исчезли 80-100 млн. лет назад, в период, когда вымерли многие рептилии. Период их существования охватывал 50-60 млн. лет. По своему строению птерозавры напоминали планеры с перепончатыми крыльями, поддерживаемыми единственным вытянутым пальцем. Это были животные весьма различных размеров - от небольших, величиной с воробья, до таких, как, например, птеранодон, у которого при сравнительно небольшом теле (с лебедя) размах крыльев достигал 7 метров. Птерозавры, видимо, не имели мощной летательной мускулатуры, судя по тому, что грудная кость у них была небольшой. Обитали они, вероятно, на отвесных приморских скалах, откуда планировали вниз для ловли рыбы, а затем снова взлетали к своим гнездам.

Единственная группа млекопитающих, способных к активному полету, - летучие мыши. Их перепончатые крылья поддерживаются несколькими пальцами передних конечностей, задними конечностями и у некоторых видов хвостом. Многие из этих животных невелики, однако у крыланов размах крыльев может достигать полутора метров. Летучие мыши чаще всего ведут ночной образ жизни, ориентируясь с помощью ультразвуковой локации (система эхолокации, использующая высокочастотные звуки, не слышимые человеческим ухом). Аналогичную систему, но в диапазоне слышимых нами частот используют южноамериканские птицы гуахаро, живущие в темных пещерах и вылетающие на поиски пальмовых орехов.

У некоторых животных, не способных к настоящему длительному полету, имеются крылоподобные структуры, позволяющие им планировать. Такие приспособления есть у различных рыб, лягушек и рептилий. Например, летучий дракон-ящерица длиной около 20 см, обитающая в юго-восточной Азии, - имеет уплощенное тело и похожие на крылья кожные перепонки, прикрепленные к последним шести или семи ребрам. Во время ухаживания животное планирует с дерева на дерево, совершая в воздухе полный оборот.

Строение крыла приспособлено к образу жизни данной птицы, будь то ласточка, парящий кондор или передвигающийся по земле фазан.

Наиболее обычные типы крыла:

1. *Эллиптическое крыло.* Птицы, живущие в лесах и на земле, такие как куриные, голуби, дятлы и многие воробьиные, имеют короткие широкие крылья с множеством щелей (изменяемых промежутков между маховыми перьями первого порядка). Такое строение обеспечивает высокую маневренность и быстрый взлет.

2. *Высокоскоростное крыло.* Птицы, кормящиеся подобно стригам в воздухе или совершающие длительные миграции, как, например, крачки, имеют длинные, относительно узкие крылья. Такое крыло лучше приспособлено к быстрому равномерному полету, чем к скоростному взлету и маневрированию в ограниченном пространстве.

3. *Крыло с высоким отношением длины к ширине.* Очень длинные, узкие крылья парящих морских птиц, таких как альбатросы и буревестники, приспособлены к высокоскоростному планированию при сильных устойчивых ветрах.

4. *Щелевое крыло, создающее большую подъемную силу.* Птицы, парящие над сушей, такие как кондоры, грифы, орлы и совы, имеют длинные широкие крылья с множеством щелей. Такое строение крыла позволяет сочетать маневренность с плавным скольжением, дает возможность птице кружить в небольших восходящих потоках теплого воздуха, образующихся над землей.

В статье Дж. Сторера «Аэродинамика птиц» изложены некоторые общие принципы аэронавтики, лежащие в основе полета птицы и самолетов. Автор рассматривает, каким образом относительно неподвижная проксимальная часть крыла обеспечивает подъемную силу, а пропеллерообразные движения дистальной части крыла и маховых перьев первого порядка толкают птицу вперед.

Если обычные птицы-это планеры, у которых роль пропеллера выполняют перья на концах крыльев, то колибри можно сравнить с вертолетами. Эти удивительные создания могут подниматься вертикально вверх, зависать и даже летать «задним ходом»! Крылья их по своему строению отличаются от крыльев других птиц: они почти не гнутся, малоподвижны в запястном и локтевом суставах, но свободно вращаются в плечевом суставе. Во время зависания крылья движутся вперед, вниз, назад и вверх, описывая восьмерку, как будто эта крошечная птичка гребет веслами в воздухе.

Одним из важнейших факторов в авиации является отношение площади крыльев к весу летательного аппарата; величины этого отношения у птиц могут служить уроком математики, преподанным нам природой.

В таблице приведены данные о площади крыльев и весе тела у некоторых птиц. У более тяжелых птиц на единицу веса приходится относительно меньшая поверхность крыла по сравнению с легкими. Иными словами, чем меньше птица, тем относительно больше площадь ее крыльев по отношению к весу.

Таблица Площадь крыла и вес тела некоторых птиц

	Вес, г	Площадь крыла, см ²	Отношение площадь крыла вес, см ² /г
Колибри	3,0	12,4	4,2
Домовый крапивник	11,0	48,4	4,4
Гаичка	12,5	76,0	6,1
Деревенская ласточка	17,0	118,5	7,0
Печной иглохвост	17,3	104,0	6,0
Американский певчий воробей	22,0	86,5	3,9
Северная качурка	26,5	251,0	9,5
Пурпурная ласточка	43,0	185,5	4,3
Краснокрылый трупиял	70,0	245,0	3,5
Скворец	84,0	190,3	2,2
Плачущий голубь	130,0	357,0	2,4
Поганка	343,5	291,0	0,8
Сипуха	505,0	1 683,0	3,4
Серая ворона	552,0	1 344,0	2,4
Серебристая чайка	850,0	2006,0	2,4
Сокол-сапсан	1 222,5	1 342,0	1,1
Кряква	1 408,0	1 029,0	0,7
Большая голубая цапля	1905,0	4436,0	2,3
Полярная гагара	2425,0	1 358,0	0,6
Беркут	4664,0	6 520,0	1,4
Канадская казарка	5 662,0	2 820,0	0,5
Лебедь-шипун	11602,0	6 808,0	0,6

Это можно объяснить тем, что крупные птицы приближаются по размерам к верхнему пределу. Они не могут стать еще больше, не жертвуя относительной

величиной крыльев. Данные, приведенные в таблице, указывают на то, что площадь крыльев у птицы приблизительно пропорциональна весу тела, взятому в степени $2/3$.

Интересно, что птицы, у которых отношение площади крыльев к весу тела меньше обычного, такие как колибри, гагары и гуси, плохо приспособлены к парящему полету в отличие от таких, как, например, цапли и орлы, у которых это отношение больше обычного и которые могут превосходно парить. Создается впечатление, что в ходе эволюции возникали небольшие отклонения в росте крыльев и тела, смещавшие это соотношение в ту или иную сторону от изначального среднего в зависимости от экологической ниши.

Процесс парения изучался путем наблюдения с планера за парящими грифами. Анализируя способность к парению, «конструкция» тела и образ жизни двух видов грифов, один из которых охотится на ограниченном пространстве, а другой перемещается вслед за большими стадами копытных (зебра и газель Томпсона), Пенникуик обнаружил, что в овладении той или иной экологической нишей большое значение имеет такой фактор, как отношение площади крыла к весу тела (или обратная величина-нагрузка на единицу площади крыла).

Энергетику полета птиц изучали уже не в природе, а в лаборатории. Автор исследовал затрату энергии в полете, измеряя метаболизм у птиц, приученных «летать» в аэродинамической трубе с газовой маской на голове. Результаты говорят о том, что полет – весьма экономичный способ передвижения. Расход энергии при подъеме компенсируется ее экономией при планировании или парении. Когда бегун перестает двигать ногами, он останавливается, птица же, прекратившая летательные движения, продолжает продвигаться вперед.

Как влияет величина птицы на ее энергетические потребности ?

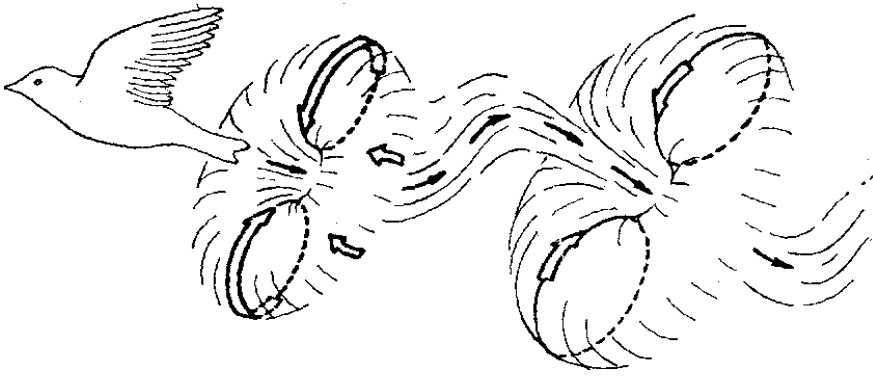
С малыми размерами большинства птиц связана высокая интенсивность их метаболизма. У мелких животных велико отношение поверхности к объему, поэтому они отдают значительную часть образующегося в организме тепла. Маленькие птички должны часто кормиться, чтобы получать количество пищи, достаточное для поддержания высокой температуры тела.

Аэродинамика полета птицы

С помощью киносъемки удалось показать, что птица не толкает себя вперед, ударяя крыльями назад. Крылья, опускаясь, одновременно смещаются вперед, а не назад. В то время, когда птица поднимает крылья, она не теряет высоты, как можно было бы ожидать, а плавно летит на одном уровне.

Воздух, подобно всякому другому газу, имеет вес и давит на любую поверхность погруженного в него тела -сверху вниз, снизу вверх и по направлению внутрь со всех сторон (на уровне моря давление воздуха равно 760 мм рт. ст.). Поэтому воздух будет создавать силу, поддерживающую полет, если летящий объект сможет каким-то образом снизить давление на верхнюю поверхность до величины, меньшей, чем подъемное давление снизу, и уменьшить давление на переднюю поверхность или увеличить -на заднюю. У птиц и самолетов это достигается с помощью надлежащей формы крыльев и пропеллеров, с помощью которых они могут двигаться вперед под нужным углом и с необходимой скоростью.

Аэродинамические проблемы можно исследовать, обдувая тот или иной объект в трубе дымом, который делает токи воздуха видимыми. Струя дыма, наталкиваясь на препятствие, не обтекает его плавно около поверхности и не смыкается сразу же позади него. Вместо этого струя разбивается и отклоняется от преграды таким образом, что воздух уже не давит на все поверхности обтекаемого им тела с одинаковой силой. Кроме того, воздушная струя смыкается позади препятствия, лишь пройдя какое-то расстояние, так что давление на его заднюю поверхность уменьшается. Остается несоразмерно повышенное давление на переднюю поверхность, которое называют «лобовым сопротивлением», если движется не воздух, а находящийся в нем объект.



1 схема структуры аэродинамического следа за летящей птицей

Предположим, что мы заполнили чем-то пространство, которое оставалось свободным, когда струи воздуха отклонялись, обходя первоначальное препятствие. Воздушные потоки теперь плавно обходят получившийся новый объект, и давление с разных сторон распределяется более равномерно. Лобовое сопротивление уменьшилось. Мы сделали форму препятствия «обтекаемой». Слегка изменяя конфигурацию нашего предмета, мы можем изменять относительное давление на его различные поверхности. Давайте сделаем нижнюю сторону чуть более плоской и уменьшим таким образом отклонение воздушной струи вниз. Теперь давление на нижнюю поверхность, направленное вверх, более близко к нормальному, а давление на верхнюю поверхность, направленное вниз, остается по-прежнему ниже нормы. Давление снизу больше, чем давление сверху! Если обтекаемая модель достаточно легка, движущийся воздух будет поднимать ее. Это уже прообраз крыла.

Если передний край этого примитивного крыла отклонить совсем немного кверху, так что воздушный поток будет уже в какой-то мере прямо набегать на нижнюю поверхность, подъемная сила увеличится. Чем больше отклонено крыло, тем больше будет эта сила - но до определенного момента. Как только угол наклона приблизится к прямому, давление на нижнюю поверхность начнет толкать крыло назад, а не вверх. В конце концов, если крыло самолета наклонить чересчур сильно, подъемная сила исчезнет, а лобовое сопротивление настолько возрастет, что самолет остановится — произойдет то, что в авиации называют «потерей скорости». Самолет должен снова обрести правильный угол наклона и скорость, иначе он разобьется.

Если у нас уже есть обтекаемое крыло, то следующий шаг, необходимый для полета, состоит в том, чтобы двигать его в воздухе достаточно быстро для создания подъемной силы. Этого мы достигаем, снабдив машину пропеллером, который является, по существу, разновидностью крыла, но его «подъемная» сила направлена вперед, а не вверх. Лопасти пропеллера работают лучше, если их форма и угол наклона несколько иные, чем у крыла, но принцип их работы тот же.

Таким образом, мы имеем единый в своей основе механизм, который в одном случае удерживает самолет в воздухе, а в другом — продвигает его вперед. Теперь, если мы рассмотрим анатомию птицы, мы обнаружим точно такой же механизм, используемый теми же двумя способами.

Крыло птицы состоит из двух отделов, выполняющих две совершенно разные функции. Оно подразделяется на внутреннюю (проксимальную) половину, приводимую в движение мускулатурой плечевого сустава, и наружную (дистальную), которая независимо поворачивается около «запястья», лежащего посередине длины крыла. Внутренняя часть крыла ответственна почти исключительно за создание подъемной силы. Она довольно жестко удерживается под небольшим углом, подобно крылу самолета, и имеет такую же

обтекаемую форму: дугообразно изогнутые кроющие перья образуют искривленную поверхность.

На переднем краю запястья, где соединяются внутренний и наружный отделы крыла, есть небольшая группа перьев, называемая **крылышком**. У птиц она служит дополнительным профилем, помогающим при взлете и приземлении. Птица может приподнимать крылышко, и при этом между ним и остальными перьями крыла образуется щель. Без крылышка птица не в состоянии благополучно взлетать и приземляться.

Ну, а где же пропеллер? Это может показаться удивительным, но каждая птица имеет пару пропеллеров, хотя они далеко не сразу бросаются в глаза. Действие их лучше всего можно рассмотреть при замедленной демонстрации соответствующих кинокадров. Во время движения крыльев вниз маховые перья первого порядка на их концах образуют почти прямой угол к остальной части крыла и траектории полета. Это и есть пропеллеры. При каждом взмахе они принимают такую изогнутую форму только на доли секунды, но эта способность крыльев изменять форму и есть основа полета птицы. Такая способность крыльев автоматически регулировать свою форму, приспособляясь к давлению воздуха и аэродинамическим требованиям в разных фазах цикла полета возможна благодаря особенностям строения пера.

У маховых перьев в результате асимметричности опахала создается сила, закручивающая перо наподобие пропеллера. При опускании крыла давление воздуха на широкую сторону опахала поворачивает перья вверх до тех пор, пока крыло не приобретет форму и угол наклона, необходимые для пропеллерной функции. Перья не прикреплены к крылу неподвижно, а удерживаются гибкой перепонкой, предоставляющей каждому перу значительную свободу передвижения. Т.о., птица летит, не затрачивая особых усилий, только поворачивая концы перьев наподобие пропеллера. Если птица спешит и ударяет крыльями по воздуху с большой силой – вся наружная часть крыла от запястья может закручиваться под давлением воздуха в один большой пропеллер.

При опускании крыла этот пропеллер движется вниз и вперед, при подъеме – вверх и назад.

Внутренняя часть крыла удерживается горизонтально, сохраняя угол, обеспечивающий необходимую подъемную силу. Т.о., внутренняя часть работает как плоскость, а наружная – как пропеллер. Рулевым устройством служит хвост, который может складываться и раскрываться, отклоняться вниз, вверх и в стороны.

Парящий полет

Восходящие потоки, в которых **парят** или скользят птицы, могут быть обусловлены двумя различными причинами. Одна из них – препятствия, отклоняющие воздушную струю вверх, такие как, например, океанская волна, берег или склон холма. В таких потоках часто можно наблюдать планирование пеликана или альбатроса, скользящего над гребнем волны без единого взмаха крыльев, или неподвижное зависание чайки в струе ветра, отраженной от мыса, или парение сокола в воздушном потоке, устремляющемся вверх по склону горы.

Восходящие потоки второго типа – термические – это потоки нагретого воздуха. Нагретое солнцем поле отдает свое тепло воздуху, который в результате расширяется и поднимается вверх. Если поле окружено более прохладным лесом, нагретый воздух может подниматься в виде большого пузыря или столба. Вероятно, все видели птиц, парящих над землей широкими кругами: обычно они парят по периферии восходящего потока. Над океаном, если вода согревает находящийся над нею воздух, образуются целые группы воздушных столбов, в плане напоминающие пчелиные соты. Сильный ветер может наклонить эти столбы так, что они будут лежать горизонтально над поверхностью воды. Такие горизонтальные столбы могут вращаться вокруг своей оси, каждый – в направлении, противоположном по отношению к соседнему. Это явление было смоделировано в лаборатории: окрашенный дымом воздух над теплой поверхностью сдували струей с

возрастающей скоростью, соответствующей усилению ветра над океаном. Это можно представить себе, если сложить вместе два кулака и поворачивать их - правый по часовой, а левый против часовой стрелки; вы увидите, что внутренние поверхности кулаков поднимаются вместе. Точно так же две соседние воздушные колонны, вращающиеся в противоположных направлениях, будут выталкивать вверх поток воздуха в виде гребня. Вдоль такого гребня могут скользить птицы.

Альфред Вудкок в Институте океанографии (Вудс-Хоул) исследовал парение морских чаек в различное время года. Летом, когда воздух теплее воды, чайки парят редко. Гораздо чаще парящий полет можно наблюдать осенью, когда вода теплее воздуха, что вызывает повышенную тягу. По движениям чаек иногда можно видеть контуры восходящих столбов. Если ветер относительно слабый, до 25 км/ч, чайки парят по спирали, т.е. столбы расположены вертикально. Но стоит только ветру усилиться, траектории полета птиц меняются; при скорости ветра до 38 км/ч все чайки парят по прямой. Птицы скользят по направлению сильного ветра на неподвижных крыльях, набирают высоту и исчезают вдаль.

Парящий полет грифов

Восточноафриканские грифы могут пролетать до 200 км, умело используя восходящие воздушные потоки. Изучение этих птиц проводилось при помощи планера, снабженного двигателем.

Достаточно посмотреть на грифов, часами легко парящих над головой, чтобы убедиться, что эти птицы принадлежат к числу самых лучших мастеров пилотажа. Однако бывают моменты, когда грифы вообще не могут летать. Ранним утром на равнинах восточной Африки часто можно увидеть небольшие группы этих птиц, которые накануне вечером слетелись к пище и заночевали около нее. Если грифов испугнуть, они взлетают, но очень скоро вновь опускаются на землю. Повторив это несколько раз подряд, птиц можно настолько утомить, что их легко будет поймать голыми руками. Таким способом ничего не стоит ловить, например, представителей двух весьма распространенных видов: африканских сипов (*Gyps africanus*) и сипов Рюппеля (*Gyps ruppellii*). Позже – около девяти утра – так удастся иногда поймать грифа, отяжелевшего от пищи. Чаще же птица некоторое время летит прямо вперед, а затем круто сворачивает в сторону и в то же время начинает набирать высоту. Временами взмахивая крыльями, гриф делает несколько небольших неправильных петель, после чего начинает парить, описывая широкие круги. При этом он продолжает подниматься, не работая крыльями, и постепенно смещается в направлении ветра.

Трудности, возникающие при полете за счет мускульной энергии, связаны у грифов с чересчур большим весом тела. Существует соотношение между мощностью, необходимой для полета, мощностью мышц и весом тела, которое ограничивает размеры животного, способного подняться в воздух за счет энергии мышц. Крупные грифы, аисты и пеликаны вплотную приближаются к этой границе, и они вряд ли могли бы долго держаться в воздухе, если бы не научились извлекать энергию для полета из атмосферных процессов.

Траектория птицы, планирующей с постоянной скоростью и не машущей крыльями, неизбежно отклоняется вниз. Поэтому скорость имеет составляющую, направленную вертикально вниз, - скорость снижения. Если скорость восходящего потока, пересекаемого птицей, превышает скорость снижения, то птица набирает высоту и накапливает тем самым потенциальную энергию, которая может быть использована при планировании в неподвижном воздухе. Любая система маневров, основанных на использовании атмосферных процессов, называется парением.

В технике парения можно выделить несколько вариантов соответственно характеру атмосферных процессов, приводящих к возникновению восходящих потоков. Однако существование восходящего потока достаточно интенсивное и – это лишь внешняя предпосылка, необходимая для парения. Птица должна, прежде всего, обнаружить поток, а найдя его – выполнить нужные маневры, чтобы им воспользоваться. После ошибочного ма-

невра она чаще всего теряет эту возможность. Парящая птица может использовать несколько видов восходящих потоков, например потоки обтекания, возникающие, когда ветер набегает на склон горы; термические потоки, когда воздух, нагретый горячей землей, столбом поднимается вверх; волновые потоки, когда воздух, совершая колебательные движения, поднимается с подветренной стороны препятствия. При использовании потока обтекания подходящим маневром служит челночное курсирование над наветренным склоном. Если же птица попадает в термический поток, ее тактика меняется: она описывает круги, смещаясь в направлении ветра. В отличие от этого участок волнового потока не изменяет положения относительно земли, и птица должна использовать его так же, как поток обтекания, с той лишь разницей, что основной ориентир – склон здесь отсутствует.

Парящие птицы отнюдь не самая удобная для изучения группа, отчасти потому, что обычный наблюдатель, в традиционных резиновых сапогах и с биноклем, часто теряет птицу из виду, так как заметно уступает ей в подвижности; кроме того, с земли очень трудно судить, какой воздушный поток использует в данный момент птица. Даже самые тщательные наблюдения с земли позволяют делать лишь ограниченные выводы, и, в общем-то, со времени выхода в 1913 г. классического труда Э. Хэнкина «Полет животных» этот подход лишь немного добавил к нашим познаниям в данной области.

Обычно птицы восточной Африки парят в потоках обтекания и в термических потоках. Первые, разумеется, можно использовать только в холмистых районах и на относительно небольшой высоте, так что главный источник подъемной силы для этих птиц – термические потоки. Наблюдая за взлетом грифов, легко заметить, что они используют какие-то вполне определенные атмосферные возмущения, а не энергию турбулентных завихрений, распределенных случайным образом. Как только один гриф начинает набирать высоту, к нему сразу присоединяются другие (а часто и птицы других видов), так что скоро уже целая группа птиц кружится вокруг общей оси. Эта ось соответствует центру термического потока, который на небольших высотах может быть колончатого типа или типа «песчаных чертиков». Название «песчаные чертики» связано с тем, что над сухой землей интенсивные потоки такого типа поднимают крутящиеся столбы пыли. В более высоких слоях могут образовываться вихрекольцевые потоки. Термические потоки часто бывают увенчаны кучевыми облаками. С позиций парящей птицы или пилота термический поток любого типа можно рассматривать как цилиндрический восходящий поток, смещающийся в направлении ветра. Наилучшее маневрирование в этом случае сводится к движению по окружности наименьшего возможного радиуса, чтобы оставаться все время вблизи центра потока, где его подъемная сила максимальна.

Способность птицы использовать термические потоки для того, чтобы удерживаться в воздухе или перемещаться над землей, зависит от ее аэродинамического качества.

Многие хищные птицы пользуются термическими потоками главным образом для того, чтобы с воздуха разыскивать пищу. Африканский воинственный орел (*Polemaetus bellicosus*), питающийся птицами, использует восходящие потоки так же, как более мелкие орлы и ястребы-скалы или телеграфные столбы. В поисках пищи он поднимается в термическом потоке на умеренную высоту, обычно 300-600 м и, опустив голову, медленно планирует, высматривая жертву.

Грифы разыскивают падаль примерно таким же способом, но их тактика связана с необходимостью быстро оказаться там, где появилось мертвое животное. Поочередно то поднимаясь в термических потоках, то планируя в разных направлениях, они осматривают территорию с высоты 200-500 м. С высоты 300 м гриф может в течение шести минут достичь любого места в радиусе около 4,5 км. В более близких точках он может, круто спланировав, оказаться еще быстрее, чем больше угол планирования, тем быстрее скользит вниз гриф. Питающиеся падалью звери, в частности пятнистые гиены (*Crocuta crocuta*), тоже внимательно следят за активностью животных в окружающем районе (в том числе и за снижающимися грифами), но им гораздо труднее вовремя добраться до нужного места, предельная скорость четвероногих много меньше. Таким образом, грифы, хотя они и не

смогли бы отогнать гиен от падали в случае прямого столкновения, все же успешно конкурируют с ними благодаря огромному преимуществу – возможности быстро оказаться возле неожиданно появившегося источника пищи.

У африканских грифов и сипов выработались две различные стратегии поиска пищи. Одна стратегия состоит в том, чтобы хорошо изучить определенную местность и все время тщательно обследовать ее. В районах, где дичи мало, других возможностей просто нет. Однако для фауны восточной Африки характерны крупные популяции мигрирующих копытных, а это открывает другую нишу для питающихся падалью животных, способных использовать такую ситуацию. Например, в Серенгети сотни тысяч антилоп гну в течение года перемещаются по кругу длиной около 500 км; такие же миграции совершают и не уступающие им по численности популяции зебр и газелей.

Для питающегося падалью оседлого животного мигрирующие стада временно обеспечивают избыток потенциальной пищи, но они перемещаются несколько хаотично и часто исчезают так же неожиданно, как появляются. Поэтому животное, приспособившееся к питанию за счет мигрирующей дичи, вынуждено обходиться без постоянного района обитания и следовать за стадом, а значит – не может изучить территорию так основательно, как его оседлые конкуренты.

По-видимому, из четырех видов крупных восточноафриканских грифов и сипов два являются оседлыми, а два – странствующими. К такому выводу несколько лет назад пришел Ганс Круук, изучавший особенности поведения этих птиц при кормежке. Представители двух оседлых видов – ушастый гриф (*Torgos tracheliotus*) и африканский белоголовый гриф (*Trigonoceps occipitalis*) – никогда не собираются в большом числе; редко можно увидеть около одного трупа более восьми ушастых или двух белоголовых грифов. Эти птицы прилетают к месту кормежки первыми гораздо чаще, чем можно было бы ожидать, исходя из их малочисленности; это указывает на то, что они используют стратегию «тщательного поиска». Напротив, африканские сипы и их сородичи, сипы Рюппеля, часто собираются возле крупных трупов сотнями, хотя очень редко прилетают первыми. Было бы преувеличением сказать, что они никогда не находят пищу сами. Однако эти птицы, видимо, больше полагаются на наблюдение за хищными зверями и грифами, чем на самостоятельный поиск. В отличие от грифов они никогда не дерутся в воздухе. Территориальное поведение у них, очевидно, тоже отсутствует, хотя стычки между сипами во время кормежки – дело обычное.

Различное поведение в воздухе можно наблюдать и с планера. Когда есть термические потоки, ушастые и белоголовые грифы встречаются почти повсеместно, обычно парами, тогда как африканские сипы и сипы Рюппеля концентрируются, часто в весьма внушительных количествах, над мигрирующими стадами (особенно над стадами гну). Если эти сипы встречаются в стороне от стад, это обычно связано с перелетами между меняющимися местами кормежки и постоянными районами гнездования. Именно такая пространственная разобщенность и требует от сипов способности использовать термические потоки не только для парения над одним местом, но и для длительных путешествий.

Самые дальние перелеты приходится совершать сипам Рюппеля, которые гнездятся колониями на скалах. Эта особенность, отличающая их от африканских сипов (гнездящихся на деревьях), возможно, отражает тот факт, что ареал этих птиц приурочен главным образом, к более северным засушливым районам, и Серенгети является, по существу, его границей. В окрестностях парка для гнездования пригодны только восточные склоны гор Голь, где насчитывается около 500 гнезд сипов Рюппеля. Птенцов эти птицы обычно выкармливают в сезон дождей – с февраля по май. В это время основная масса копытных концентрируется на равнинах Серенгети и Салеи, поблизости от гнездовий на скалах. Однако сезон дождей часто прерывается периодами засухи; зебры и гну в это время мигрируют на юг и на запад. В результате сипам приходится пролетать по 100 и более километров в один конец, чтобы ежедневно кормить птенцов.

В благоприятную для парения погоду (преобладающую во время засухи) сипы могут двигаться со средней скоростью около 45 км/ч. Значит, путь от гнезд к месту кормежки или

обратно должен занимать у них два-три часа. В ветреную погоду сипы начинают парить около скал в потоках обтекания с первыми лучами солнца. Преобладающие восточные ветры помогают им двигаться на запад от склона к склону до края равнины Серенгети. Здесь они вынуждены дожидаться первых слабых термических потоков, которые появляются обычно в 8-9 часов утра. С появлением восходящих потоков птицы начинают перемещаться по ветру над равниной.

Наиболее удобно для парения время между 11 часами утра и 4 часами дня, когда часто встречающиеся термические потоки обеспечивают подъем со скоростью 2-4 м/с в большом диапазоне высот: почти от земли (примерно 1600 м над уровнем моря) до слоя облаков (обычно около 3500 м над уровнем моря). Подъем на такую высоту требует около 10 минут, после чего сип может планировать в любом направлении.

Скорость прямолинейного планирования обычно достигает 70-85 км/ч. При таких скоростях уклон планирования составляет примерно 1:10, т. е. на каждые 10 м горизонтального полета птица снижается на 1 м. Если общего подъема воздушных масс нет, то за 15 минут сип может пролететь около 18 км, прежде чем возникнет нужда в очередном термическом потоке. Общее время, затрачиваемое на такой перелет, составит 25 минут, включая время, необходимое для набора высоты; это дает среднюю скорость горизонтального передвижения 43 км/ч. На самом деле птицы обычно не используют весь доступный диапазон высот; чаще всего они ограничивают подъем 2500-3000 метрами над уровнем моря. Кроме того, они существенно уменьшают угол планирования, снижая скорость в восходящих потоках и повышая ее в промежутках. Однажды я сопровождал на планере сипа Рюппеля, который, используя эту тактику, вообще обошелся без круговых полетов на протяжении 32 км пути. За это время он снизился всего на 520 м, т. е. достиг среднего уклона планирования менее 1 : 60!

Способность сипов добывать пищу на расстоянии около 100 км от гнезда дает им еще одно преимущество перед таким серьезным конкурентом, как пятнистая гиена. На протяжении первых нескольких месяцев жизни детеныши гиены не покидают норы; поэтому, когда поблизости нет стад, матери приходится иногда пробегать много километров в поисках пищи, причем она вынуждена периодически возвращаться, чтобы кормить детенышей своим молоком. Радиус зоны поисков у гиен в точности не известен, но он, без сомнения, гораздо меньше, чем у сипов, из-за меньшей скорости передвижения по земле и большей затрате энергии.

Основное преимущество, которое дает птице малая нагрузка на крыло, - это возможность парения в начале дня, когда термические потоки еще слабы. При поисках пищи это очень важно: чем раньше утром гриф сможет подняться в воздух, тем больше у него шансов обнаружить останки погибших или растерзанных хищниками за ночь животных. В жаркое время дня термические потоки становятся шире и мощнее, и преимущество скорости подъема, связанное с малой нагрузкой на крыло, теряет смысл: средняя скорость полета возрастает из-за более медленного планирования. В известном смысле у птиц оптимизированы оба элемента парения, так как для ускорения планирования они могут уменьшать площадь крыльев. Но, несмотря на это, по средней скорости они все же уступают планерам.

Если, используя двойную логарифмическую шкалу, графически сопоставить нагрузку на крыло с весом тела у разных птиц, будет видно, что грифов можно разделить на две группы. У оседлых ушастых и белоголовых грифов нагрузка на крыло небольшая: они специализированы для парения в очень слабых восходящих потоках. У *Gyps ruppellii* и *G. africanus*, совершающих длительные перелеты, нагрузка на крыло больше.

Об экологии двух видов мелких грифов-стервятника *Neophron perhopterus* и африканского стервятника - известно немного. Эти птицы посещают человеческое жилье и свалки, что нехарактерно для крупных видов. Они также часто собираются возле павших и убитых хищниками животных, подбирая остатки от пиршества более крупных сородичей. Стервятников можно отнести к группе птиц с высокой нагрузкой на крыло. Их сближает с

сипом Рюппеля и то, что они строят гнезда на скалах, хотя и не образуют колоний. Африканские стервятники, относящиеся к группе птиц с малой нагрузкой на крыло, часто собираются у останков в большом числе, но гнездятся на деревьях отдельными парами.

Даже при сильных конвекционных потоках ни птица, ни планерист не могут позволить себе просто скользить в одном направлении, надеясь случайно встретить следующий термический поток. При такой тактике столкновение с землей слишком часто происходит раньше, чем попадаете нужный поток. Термические потоки, за исключением сильных «песчаных чертиков», обычно невидимы, но вероятность встречи с ними можно повысить, если летать под собирающимися кучевыми облаками или над участками земли, которые могут нагреваться на солнце больше, чем окружающая поверхность.

Грифы и орлы прекрасно умеют отыскивать лучшие восходящие потоки, и похоже, что при этом они используют те же видимые признаки, что и планеристы. Например, для восточной Африки характерно объединение термических потоков в своего рода «улицы», которые отмечены цепочками кучевых облаков. В этих случаях восходящие потоки иногда располагаются так близко друг к другу, что птица или планер может, обходясь без круговых полетов, просто планировать от одного потока к другому и, не теряя высоты, пролетать таким образом до 80 км. Грифы даже отклоняются от своего маршрута, чтобы воспользоваться подобной «улицей».

Грифы следуют также за другими птицами (или планерами), которые уже начали подниматься в термическом потоке, так что иногда образуются довольно большие группы. Группы эти, однако, нельзя назвать стаями из-за непродолжительности их существования. Когда отдельные птицы набирают достаточную для их целей высоту, они выходят из потока независимо от других, и группа исчезает.

Совершенно другое поведение можно наблюдать у белых аистов (*Ciconia ciconia*). Эти птицы совершают самые дальние по сравнению с другими парящими видами перелеты - из северной Европы в южную часть Африки, причем они почти всецело полагаются на парение в термических потоках. Этот вид относится к группе с высокой нагрузкой на крыло. В некоторые годы сотни аистов зимуют в восточной Африке, вместо того чтобы продвигаться дальше на юг. Там часто можно видеть, как они разыскивают места для кормежки.

В поисках термических потоков белые аисты полагаются на координированное стайное поведение. Поодиночке эти птицы встречаются очень редко; обычно стаи состоят, по меньшей мере, из 20 особей, но часто их число достигает нескольких сотен. Между термическими потоками птицы держатся избранного направления независимо от видимых признаков атмосферных процессов. Они могут сделать крюк, чтобы избежать ливня, но не для того, чтобы следовать направлению «улицы» или двигаться от облака к облаку. В полете птицы рассредотачиваются в боковом направлении и планируют параллельными курсами. Как только часть птиц наталкивается на термический поток, эта группа начинает подниматься относительно остальной стаи. Тогда другие аисты меняют направление полета, приближаясь к тем, которые поднимаются быстрее всех. Скоро все они собираются в колонну, где, двигаясь по спирали, все время изменяют положение описываемых кругов, следуя за птицами, набирающими высоту с наибольшей скоростью. В верхней части термали птицы одновременно начинают планировать и вновь образуют широкий фронт для поисков следующего восходящего потока. Подобная тактика повышает вероятность нахождения потока, так как поиск идет в полосе шириной 200-300 м.

Белые аисты обычно проводят больше времени на больших высотах, у основания облачного слоя, чем грифы. Меньшая плотность воздуха дает здесь примерно тот же эффект, что и увеличение нагрузки на крыло; при достаточной ширине и мощности термических потоков это увеличивает среднюю скорость полета. Планеристы нередко поднимаются в кучевые облака, но для успешного использования этой тактики требуются компас и хотя бы один гироскоп. Точно неизвестно - могут ли аисты проникать достаточно

глубоко в облака. В нижней части облака они иногда (а возможно, и всегда) прекращают спиральный подъем и летят параллельно основанию до края облака. Одна из самых интересных парящих птиц в восточной Африке - марабу (*Leptoptilos crumeniferus*). Эти птицы много времени проводят в болотах и на отмелях, но, кроме того, они питаются и падалью, разыскивая ее подобно грифам. Их полет кое в чем сходен с полетом белых аистов; иногда, например, они путешествуют стаями. Однако можно отметить очень интересное отличие: хотя во время прямолинейного планирования марабу, как и белые аисты, строго поддерживают определенный строй, они обычно рассредотачиваются не поперек, а вдоль направления полета. Это позволяет предположить, что при поиске термических потоков марабу в меньшей степени, чем белые аисты, полагаются на стайное поведение. В пользу этого говорит и то, что марабу, подобно грифам, часто парят поодиночке и движутся по термическим «улицам».

Роль стайного поведения в поиске термических потоков наиболее ярко выражена у розового пеликана (*Pelecanus onocrotalus*). В промежутках между потоками стая, часто насчитывающая несколько сотен птиц, вытягивается в длинную ломаную линию. Когда пеликаны набирают высоту, они собираются плотной группой, которая кружится как одно целое, так что издали видны периодические белые вспышки: солнце отражается от перьев множества птиц. Таким образом, стаи пеликанов кочуют с озера на озеро в пределах восточноафриканской зоны разломов.

Главный источник энергии при парящем полете это, несомненно, атмосферные процессы. Однако парение требует энергетических затрат и от птиц. Их крылья не просто закреплены в горизонтальном положении, а удерживаются при помощи грудных мышц. У всех парящих птиц независимо от их эволюционного происхождения грудная мышца подразделяется на две части, одна из которых — тоническая — приспособлена к длительному напряжению. Пока еще не совсем ясно, сколько для этого требуется энергии, но, без сомнения, намного меньше, чем для машущего полета. У мелких птиц экономия энергии при парении не очень значительна, так как интенсивность метаболизма у них и в покое весьма высока, так что затраты на полет относительно невелики. У крупных птиц удельная интенсивность обмена гораздо ниже, поэтому парение позволяет им сберечь большую долю всей энергии. Некоторые мелкие птицы, например стрижи, тоже парят в полете, но парение как основной способ передвижения все же характерен главным образом для крупных видов, у большинства которых возможности обычного полета весьма ограничены. Подобно человеку, парящие птицы используют для передвижения внешние источники энергии; возможно, в этом отношении они составляют уникальную группу в животном мире.

С какой скоростью летают птицы?

По этому поводу было высказано множество самых разных мнений. Скоростные способности птиц точно не известны и сложны для исследования. На скорость полета оказывают влияние такие факторы, как ветер, наклон траектории и многое другое.

Скоростные возможности птиц, конечно, весьма различны. Фазаны и тетерева имеют короткие крылья, приспособленные к маневрированию в подлеске; им приходится с большой частотой махать крыльями и развивать значительную скорость, чтобы держаться в воздухе. То же самое можно сказать об утках, которым нет необходимости иметь большие крылья, так как они легко садятся на воду. Цапли, с другой стороны, должны приземляться медленно, чтобы не повредить свои длинные тонкие ноги, которые нужны им при поисках пищи в воде. Их большие нескладные крылья очень удобны для медленного приземления, но при полете создают такое большое трение и лобовое сопротивление, что цапли не могут летать достаточно быстро.

Скорость 96 км/ч довольно велика для птицы, и сокол-сапсан, самый быстрый из известных видов, способен развивать скорость не более 280-288 км/ч. Конечно, эти скорости намного ниже скоростей современных самолетов, но некоторые из них приближаются к

скоростям первых аэропланов. Интересно наблюдать, как сближаются конструкции, созданные природой, с лучшими образцами современной техники.

Скорость полета береговой, городской и деревенской ласточки¹ редко превышает 50 км/ч, более высокие скорости достигаются при скольжении с потерей высоты, с помощью ветра или при ускорении под воздействием внешних факторов. Скорость полета береговой и городской ласточек достоверно выше скорости полета деревенской ласточки, а скорость полета береговой ласточки несколько выше скорости полета городской. Сравнение индексов органов полета этих трех видов показало, что они достоверно различаются по индексу ширины крыла и слабо различаются по индексу остроты крыла. Деревенская ласточка имеет достоверно большее крылышко, что косвенно указывает на худшие ее скоростные качества, поскольку у быстро летающих птиц крылышко относительно небольшое. У этой же ласточки и самый длинный хвост, что также указывает меньшую скорость ее полета, но большую по сравнению с другими ласточками маневренность. Наиболее короткий хвост, как и следовало ожидать, оказался у береговой ласточки, так как укороченный хвост характерен для птиц с относительно большей скоростью полета.

Наилучший морфологический показатель скоростных ВОЗМОЖНОСТЕЙ ласточек — относительная длина хвоста. Более быстро летающие птицы имеют относительно более короткий хвост. Судя по морфологическим показателям, наиболее быстрым полетом обладают нитехвостая и скальная ласточки, наименее быстрым деревенская и рыжепоясничная, однако они более маневренны; береговая и городская ласточки по скорости полета занимают промежуточное положение.

Энергетика полета птиц

Изучение метаболизма чаек и волнистых попугайчиков проводилось в аэродинамической трубе во время полета по горизонтали, с подъемом и со спуском. Исследование показало, насколько экономно птицы могут расходовать «топливо».

Даже самые мелкие птицы не только часами находятся в воздухе, но и пролетают без остановки сотни и даже тысячи миль со скоростью, доступной лишь самым быстрым из наземных животных. Определялся расход энергии у волнистых попугайчиков и смеющихся чаек, летящих с разными скоростями в аэродинамической трубе. Прямые данные получены только для этих птиц, относящихся к тем немногим видам, о которых подобная информация вообще имеется.

Скорость и длительность, делающие полет птиц столь интересным, в то же время затрудняют измерение энергетических затрат. Для определения расхода энергии при обычном полете и зависании применялись самые разные методы, в том числе аэродинамические расчеты, измерения потери веса во время полета, анализ выведения меченых веществ, исследование потребления кислорода. Последний метод точнее остальных, которые опираются на не очень достоверные предположения. Все эти приемы имеют один общий недостаток — они не позволяют изменять скорость, длительность и направление полета в эксперименте, а значит, и соотносить эти факторы с параметрами метаболических процессов.

Именно в этом и состоит преимущество использования аэродинамической трубы. В начале эксперимента попугайчика или чайку помещают в испытательную камеру трубы таким образом, чтобы птица летела навстречу воздушному потоку. Так, можно заставить птицу лететь относительно движущегося воздуха с такой же скоростью, как в естественных условиях, и при этом она будет неподвижной по отношению к экспериментатору. Экспериментатор может заставить птицу лететь быстрее или медленнее, варьируя скорость

¹ А. Н. Цвельх Различия в скорости полета у ласточек // Зоологический журнал. — 1982. — Т. LXI, вып. 5

воздушного потока. Он может также устанавливать различную длительность полета и менять траекторию с горизонтальной на восходящую или нисходящую.

Для имитации восходящей траектории трубу наклоняют так, чтобы ее передний конец приподнялся. Птица летела в прозрачной маске, - выдыхаемый воздух собирался и анализировался (определялась скорость высвобождения энергии при расщеплении жиров и углеводов); измерялось количество потребляемого кислорода и выдыхаемой углекислоты. Согласно расчетам, 70 % энергии для полета дает расщепление жиров.

Затраты энергии на полет зависят от скорости полета и угла подъема. Про полете по горизонтали для волнистого попугайчика оптимальной была скорость 35 км/ч – затраты энергии при этом составляли 105 кал/г-час; при меньшей и большей скоростях – затраты энергии возрастали. При полете с подъемом затраты энергии возрастают и при полете со снижением – падают при увеличении скорости с 19 до 35 км/ч. Для чайки диапазон скоростей наиболее экономного полета 30-44,5 км/ч. при восходящем потоке чайки летели в трубе не более нескольких минут. Наблюдениями в природе эти данные были подтверждены – показатели скорости были близки к экспериментальным, а набор высоты для чайки более характерен именно с использованием восходящих потоков, а не машущих движений.

Данные исследований в аэродинамической трубе наводят на мысль о том, что птицы в естественных условиях могут экономить энергию, выбирая энергетически оптимальный маршрут. При оптимальных скоростях волнистый попугайчик расходует 1,1 % массы своего тела, сжигая жир, а чайки – до 0,55 %. Поскольку некоторые птицы способны накапливать жир в количестве до половины массы тела, то можно предположить, что этого хватает на десятки часов перелета. При крейсерской скорости 35-42 км/ч волнистый попугайчик тратит 0,05 % массы тела на 1,6 км пути. Оптимальная скорость при полете на дальность для этого вида – 41,5 км/ч, включая подъем и снижение.

Эти данные подтверждают сведения о птицах, которые пролетают более 3000 км, не питаясь в пути (бурокрылая ржанка).

Эффективность полета птиц – отношение между затратами энергии и совершаемой работой. Т.е., - какая часть расходуемой энергии идет на совершение полезной работы ?

В отличие от обычного показателя КПД – для птиц расчет эффективности логичнее будет соотнести изменение мощности на выходе при отклонении вниз или вверх от горизонтальной траектории и соответствующими изменениями затрат энергии (мощности на входе).

Для волнистых попугайчиков характерен высокий КПД на минимальной скорости при наборе высоты (более 50%). При увеличении скорости он падает до 15-18%. Высокий КПД при увеличении тяги на небольшой скорости вполне соответствует биологии попугайчиков, собирающих корм на земле и поднимающихся в воздух с большой скоростью на большую высоту. Благодаря высокой эффективности использования энергии на малых скоростях птица может подняться в воздух и достичь нужной скорости с минимальными затратами энергии.

Изучение КПД попугайчиков наводит на мысль, что полет некоторых дятлов и вьюрков с характерными частыми спусками и подъемами возможно, служит средством экономии энергии, - если КПД выше для подъема, чем для спуска, птица может экономить энергию, летая волнообразным полетом.

Удельные затраты энергии (перенос 1 г массы тела на 1 км) для летающих и бегающих животных неравнозначно, - летающие животные расходуют энергию более экономно. Наземные четвероногие равной массы затрачивают энергии в 10-15 раз больше.

Полет голубя более экономичен, чем полет легкого самолета, а полет казарки по удельным затратам энергии менее емок, чем у реактивного транспортного самолета.

Тема 3. МИГРАЦИИ ПТИЦ

Птицы совершали перелеты над сушей и морем задолго до того, как на Земле появились люди. В течение миллионов лет в процессе миграций у многих видов птиц биологические и физиологические процессы оказались в совершенстве сбалансированными с экологическими условиями среды в разных географических районах.

Чем больше мы узнаем о перелетах птиц, тем больше возникает вопросов, подчас невероятно сложных. Как птицы ориентируются в пути днем и ночью, пролетая тысячи километров? Как объяснить их фантастически точную привязанность к определенным местам гнездования после перелетов на 8—10 тысяч километров?

Как находят птицы не только прошлогодние местообитания в северных широтах, но и традиционные места зимовок в тропиках? Как могут птенцы самостоятельно преодолевать тысячи километров, чтобы провести зиму в определенных для данного вида тропических районах, и возвращаться следующей весной именно туда, где они появились на свет?

Что заставляет перелетных птиц покидать некоторые районы зимовки у экватора, где нет сезонных климатических контрастов и много пищи, именно в то время, когда места гнездования за полярным кругом еще покрыты снегом и льдом, и чем объяснить то, что они прилетают на север как раз тогда, когда там наступает наиболее благоприятная пора для существования данного вида? Какие факторы — внешние или внутренние либо и те и другие, вместе взятые, — определяют сроки перелетов птиц?

Мы перечислили лишь немногие загадки миграций птиц. Однако самая главная из них: как и почему возникли перелеты? Пока на этот счет имеются только гипотезы. Истина своими корнями уходит в далекое прошлое, и, может быть, ее никогда не удастся выяснить до конца.

Миграции птиц не ограничены определенными частями нашей планеты. Они происходят всюду, где обитают пернатые. Надо, впрочем, сказать, что в мире животных мигрируют не только птицы. Среди млекопитающих, пресмыкающихся, земноводных, рыб, насекомых, ракообразных и других групп организмов есть виды, которые регулярно или на разных стадиях развития совершают миграции. Однако эти группы животных, во-первых, не всегда возвращаются в прежние места, а, во-вторых, по своим масштабам и регулярной сезонной повторяемости эти миграции, как правило, не идут ни в какое сравнение с перелетами птиц.

О перелетах птиц в преданиях и поверьях

Люди с древнейших времен обращали внимание на регулярное появление и исчезновение перелетных птиц. Во всяком случае, такие сведения дошли до нас с античной эпохи, но, по-видимому, перелеты птиц отмечались и первобытными людьми, которые на протяжении тысячелетий были гораздо теснее связаны с природой, чем народы Средиземноморья в античное время.

Первые упоминания о сезонных миграциях птиц можно встретить в старинной литературе, например в Ветхом завете, и у греческих и римских авторов — Гомера, Анакреона, Аристофана, Аристотеля, Плиния и др. Во многих произведениях античных историков сообщается, что внезапное появление птиц рассматривалось как признак больших событий. Нередко перелетных птиц принимали за посланцев богов и считали, что они могли оказывать влияние на решение важных политических и военных проблем, а тем самым и на судьбы людей.

Аристотель был первым ученым, который подробно изучил перелетных птиц. В своей «Истории животных» он подразделил их на три группы: 1) птицы, мигрирующие в другие широты, например журавли и пеликаны; 2) птицы, совершающие перелеты в вертикальном направлении, т. е. те, которые «зимой и в холодную погоду» спускаются с гор на равнины, а летом, наоборот, возвращаются в горы; 3) птицы, которые в

холодную погоду впадают в спячку там же, где они обитают. Аристотель полагал, что к последней группе относятся многие птицы, и в качестве примеров приводил красного коршуна, аиста, горлицу, ласточку, жаворонка и дрозда.

Устойчивости представления о зимовке некоторых птиц на дне моря, вероятно, способствовали наблюдения за поведением деревенской ласточки. Перед отлетом эти птицы имеют обыкновение скапливаться в прибрежных зарослях тростника. Там они обычно ночевали, а на следующий день отправлялись в дальние края и прилетали вновь лишь весной. Деревенские ласточки действительно могут впасть в состояние оцепенения. К тому же при нехватке пищи какая-либо ласточка из позднего выводка в поиске водных насекомых могла нырнуть в воду, а затем попасть в сеть к рыбаку, что могло породить легенду о зимовке этих птиц на морском дне. Да еще очевидец свидетельствовал, что ласточка была выловлена из сети, а затем ожила. Однако после обследования такой добычи нередко оказывалось, что это не ласточка, а оляпка.

Господствовавшее в античную и средневековую эпохи мнение о том, что ласточки впадают в спячку в холодное время года, оказалось живучим. Интересно напомнить, что в самые последние десятилетия установлено: ласточки, стрижи, козодои, колибри и ряд других птиц при внезапном похолодании действительно могут впасть в полубессознательное состояние на непродолжительное время, при этом температура их тела понижается и функции организма затормаживаются. У североамериканского спящего козодоя (*Phalaenoptilus nuttallii*) зимняя спячка может продолжаться до трех месяцев, но, конечно, не в воде.

Миграции журавлей отмечались и Аристотелем и Плинием Старшим. Это свидетельствует о том, что в античное время птицы данного вида регулярно совершали массовые перелеты над Италией и Грецией. В настоящее время над Грецией они не пролетают. Возможно, распространение и плотность популяций журавлей в античную эпоху были иные, чем теперь, но не исключается и то, что призывные крики журавлей и их перелеты стаями и тогда обращали на себя большее внимание по сравнению с миграциями птиц других видов.

В конце XV в. впервые было опровергнуто мнение Аристотеля о том, что аисты впадают в зимнюю спячку, а в 1517 г. П. Белой по материалам поездки в Средиземноморье написал и опубликовал орнитологическую работу, в которой доказывалось, что красные коршуны, горлицы, перепела и ласточки относятся к перелетным птицам.

Первые сведения о перелетных птицах Нового Света дал Овиедо в 1526—1535 гг. Он описал их регулярную массовую миграцию над Кубой и Панамой.

Миграция птиц , как предмет научного исследования

Хотя люди тысячелетиями наблюдали и стремились познать миграции птиц, научный подход к этому явлению начался относительно недавно. В 1757 г. Линней опубликовал труд о миграциях птиц, в котором рекомендовал организовать постоянные пункты наблюдений. Систематические исследования начались с середины XIX в. Методика исследований все более совершенствовалась, но большие успехи в изучении перелетных птиц были достигнуты лишь в начале нынешнего столетия благодаря распространению кольцевания. Впоследствии стали применяться и другие технические нововведения, например радиолокаторы.

Наблюдения путей миграций

Первым, кто всерьез занялся систематическими наблюдениями за перелетами птиц, был немецкий ученый Г. Гетке, поселившийся в 1837 г. на острове Гельголанд в Северном море. Здесь на протяжении тысяч лет птицы регулярно останавливались на отдых во время перелетов. Гетке стал изучать, какие птицы совершают перелеты через Гельголанд, какие из них мигрируют днем, какие ночью. На острове была создана станция по исследованию миграций птиц, которая действует до сих пор.

Примерно в те же годы, когда Гетке работал на Гельголанде, русский ученый А. Ф. Миддендорф организовал сеть орнитологических наблюдений на всей европейской части России, т. е. на большей части Европы. В результате была получена очень ценная информация. Прежде всего выяснилось, что весной перелет птиц к северу происходит широким фронтом через обширную территорию России, причем у каждого вида выдерживаются свои сроки прилета.

Наблюдения у маяков довольно рано предоставили дополнительные возможности для изучения ночных перелетов птиц. Сигнальные огни маяков привлекают пролетающих мимо птиц. При столкновении с наземными и плавучими маяками птицы часто погибают. Особенно много птиц разбивается о башни маяков во время массовых ночных перелетов. Погибших птиц начали собирать и анализировать в Великобритании (в 1879—1887 гг.), затем в Ирландии, Дании, Германии и США.

Гораздо позднее учет птиц, разбившихся у маяков, стали вести в Швеции. Постепенно, по мере учреждения орнитологических станций, располагавшихся к тому же нередко поблизости от маяков, наблюдения приобретали большую эффективность и целенаправленность.

К тому времени когда началось систематическое изучение перелетных птиц в Европе, интерес к орнитологическим исследованиям пробудился и в США. Дж. Одюбон, Дж. Бахман, С. Бэрд и У. Кук организовали наблюдения за наиболее массовыми перелетами птиц в Северной Америке.

В начале XX в. в Великобритании (1905—1913 гг.), Венгрии, Швейцарии и США была создана на добровольных началах сеть постоянных наблюдательных постов. Результаты этой деятельности оказались особенно плодотворными в Великобритании, расположенной на путях массового перелета птиц, и в США. Для ранних исследований перелетных птиц в Скандинавии и Европе в целом особенно значительной была работа И. Пальмена, опубликованная в Финляндии в 1874 г. В ней рассматривались важнейшие пути перелета птиц на севере Европы. Пальмен считал, что перелетные птицы пользуются определенными путями, по которым перемещаются узким фронтом. Как отмечалось выше, это представление впоследствии изменилось, но все же в нем заключалась доля истины, потому что у птиц различных видов перелет осуществляется по-разному. Одни виды летят широким фронтом, другие — узким.

В период колониальной экспансии европейских стран в Африке и Азии (в XIX в. и несколько позднее) в Европу проникли важные сведения о **зимовках** европейских птиц в тропиках и субтропиках. В некоторых районах, например в долинах Нила и Инда, изучался ход миграций птиц. На рубеже XIX и XX вв. в общих чертах выяснилось, где проводят зиму многочисленные аисты, цапли, утки и кулики Европы. Миграции воробьиных птиц трудно изучать в полевых условиях, но постепенно на карту были нанесены пути перелетов и этих птиц. Это удалось сделать главным образом благодаря кольцеванию, сыгравшему революционную роль в изучении миграций всех птиц.

Римляне метили птиц металлическими кольцами, хотя и не занимались выяснением тайн перелета пернатых. Древнейшее из найденных колец, вероятно, носила одомашненная цесарка, которая примерно 2 тыс. лет назад подверглась мечению в занятой римлянами Британии.

С XIII в. владельцы соколов и других хищных птиц стали их метить в целях опознавания. В XIX в. и в Европе и в Северной Америке птиц стали метить в исследовательских целях, но сами методы не были совершенными. Эти опыты не имели научного значения, кроме кольцевания вальдшнепов У. Перси в Нортумберленде (Англия) в 1890 г. На кольцах выбивалась буква «N» и год. Часть колец Перси получил обратно. В 1866 г. француз Милле предложил метить птиц шейными кольцами с номерами, но это предложение не было реализовано.

18 сентября 1887 г. близ островов Триггз у западного побережья Австралии был обнаружен альбатрос неизвестного вида, на шее которого было закреплено кольцо, сделанное из металлической консервной банки. На нем было выпарапано трагическое послание на французском языке: «13 человек, потерпевших кораблекрушение, нашли пристанище на островах Крозе 4 августа 1887 г.». Сведения были переданы по телеграфу французским властям, которые направили с Мадагаскара фрегат на острова Крозе, находящиеся в южной части Индийского океана. Было установлено, что в этом районе 9 марта 1887 г. действительно произошло кораблекрушение. К сожалению, потерпевшие бедствие так и не узнали, что альбатрос пролетел с их посланием расстояние в 4843 км за 46 суток. Они, видимо, погибли в море за два месяца до прибытия французского фрегата на Крозе 2 декабря 1887 г. Альбатрос явно летел гораздо быстрее, чем двигалась спасательная экспедиция.

МЕТОДЫ НАБЛЮДЕНИЯ МИГРАЦИЙ ПТИЦ

Организация кольцевания и средства ловли птиц

Новая эра в изучении миграций птиц началась с того времени, как в 1899 г. датчанин Х. Мортенсен стал метить птиц, прикрепляя к их ногам легкие металлические кольца, на которых указывались порядковый номер и адрес. Мортенсен начал с того, что окольцевал 164 скворца (это ближние мигранты, совершающие перелеты на относительно небольшие расстояния), и уже в 1899—1901 гг. получил столь хорошие результаты, что его метод в 1902 г. стали применять в Германии и США, в 1908 г. — в Венгрии, Франции и Антарктиде (!), в 1909 г. — в Канаде, России и Великобритании, в 1910 г. — в Югославии, в 1911 г. — в Нидерландах, Швейцарии и Швеции, в 1912 г. — в Австралии, в 1913 г. — в Финляндии и Австрии, в 1914 г. — в Норвегии и т. д. В настоящее время кольцевание птиц систематически проводится на всех материках. В Европе оно официально осуществляется во всех странах, кроме Греции и Албании.

В США эта функция возлагается на государственную организацию — Службу рыбы и дичи, которая до 1973 г. окольцевала примерно 23 млн. птиц в США и Канаде. Доля повторных встреч птиц составила 9,1%. В Арктике регулярное кольцевание птиц особенно широко проводится в Гренландии копенгагенским Зоологическим музеем совместно с Министерством по делам Гренландии. В Швеции с 1911 по 1972 г. было окольцовано около 2 630 тыс. птиц, главным образом на орнитологических станциях Оттенбю на острове Эланд и Фальстербу на полуострове Сконе, а также естественноисторическими музеями в Стокгольме и Гётеборге. По самым общим оценкам, с 1899 г. в мире было окольцовано примерно 50 млн. птиц, из них повторно встречено свыше 1 млн. Ежегодно кольцеванию подвергается более 2 млн. птиц.

В последние несколько десятилетий применялись также нумерованные метки, закрепляемые на крыльях птиц из отрядов гусиных, куриных, чистиков и пингвинов.

Вначале проводилось мечение преимущественно пойманных птенцов, не умеющих летать (например, уток и куриных). Затем были предложены другие методы, позволяющие метить летающих птиц. На некоторых орнитологических станциях стали применять различные виды дымовых завес, а также ловушек, которые ставили в местах, удобных для массового отлова птиц. Для разных групп птиц использовались различные методы поимки. Большие устойчивые ловушки — так называемые гелголандские ловушки — отлично подошли для ловли мелких птиц. Кроме того, для ловли мелких птиц служат так называемые паутинные сети, изготовленные из нейлона по японскому образцу. Сеть вяжут из темной нити, которую трудно заметить на фоне растительности. Расставленную сеть держат под непрерывным наблюдением и регулярно выбирают попавших в нее птичек. Для отлова крупных промысловых птиц, держащихся стаями, например, гусей, используются более грубые сети — ракетные, или пушечные, которые поднимают в воздух ракетами. У птиц, держащихся в гнездовой сезон большими колониями, например фламинго или линных гусей, птенцов, не умеющих летать, загоняют в обнесенный сетями наземный или водный участок. Этот метод успешно применялся для ловли фламинго в Камарге (Франция) и

короткоклювых гуменников в Исландии*. Поскольку смертность среди птенцов и молодых птиц гораздо выше, чем среди взрослых особей, более целесообразно проводить мечение последних. Однако в этом случае утрачивается возможность узнать место происхождения птиц. Следовательно, наилучшие результаты при изучении перелетов данного вида достигаются путем мечения как молодых, так и взрослых особей в различных местах обитания: в местах гнездования, отдыха на пролете, зимовки, а при изучении отдельных видов (гуси и утки) также в местах линьки.

Орнитологические станции

В последние десятилетия кольцевание в значительной степени концентрировалось на орнитологических станциях. В настоящее время в разных частях света функционирует свыше 300 таких станций. Одни из них работают круглый год, другие — только в периоды перелета птиц. Самая первая орнитологическая станция, основанная Гетке на Гельголанде, теперь является филиалом станции в Вильгельмсхафене (Германия).

В 1901 г. И. Тинеманн, один из пионеров изучения перелетных птиц, основал орнитологическую станцию на Куршской косе. В поселке Рыбачий, была отстроена советская орнитологическая станция.

На юге Германии функционирует станция Радолфцелл на берегу озера УнтерЗе. В ГДР действует известная орнитологическая станция на острове Рюген.

В Великобритании первостепенное значение имеет станция на острове Фэр-Айл, между Оркнейскими и Шетландскими островами. Среди других британских станций следует отметить остров Малл в заливе Ферт-оф-Форт в Шотландии, Скокхолм в Уэльсе, Сперн в Йоркшире, Гибралтар-Пойнт в Линкольншире и Данджнес в Кенте.

В Швеции наиболее значительны две вышеупомянутые станции — Оттенбю и Фальстербу. Они находятся в ведении Шведского орнитологического общества и его местного филиала — Сконского орнитологического общества. Шведское орнитологическое общество располагает также орнитологической станцией на острове Капри в Италии, где с 1956 г. ведутся наблюдения во время весеннего перелета. Основательные исследования перелетных птиц проводятся также на мысе Торхамнс-Удде в Блекинге, у Квисмаре-на в Нерке и на острове Хаммарен в северной части озера Венерн.

В Финляндии самые крупные станции — Сигнильшер, Логшер, Тауво и Вальсорет. В Норвегии в первую очередь надо отметить станцию Сту-ре-Фердер, затем Ретванген, Йомфруланн; весьма известна также станция на острове Утсира. Датское орнитологическое общество проводит исследования перелетных птиц в районе мыса Блованс Хук на западе Ютландии. Значительные результаты были получены также на островах Кристиансё близ Борнхольма и Хесселе севернее Зеландии. (На Кристиансё в настоящее время наблюдения не ведутся.) Кроме того, надо отметить еще орнитологическую станцию на мысе Скаген.

В Нидерландах действует десять орнитологических станций. В Бельгии работа по изучению перелетных птиц сконцентрирована на станции Звин в северо-западной части этой страны. В Венгрии функционируют орнитологические станции на берегах озер Веленце и Киш-Балатон. В Румынии одна орнитологическая станция, которая в 1968 г. переместилась с побережья Черного моря в глубь страны. В Швейцарии успешно работает орнитологическая станция в Земпахе.

Во Франции биологическая станция в Камарге — крупнейшая из орнитологических станций Средиземноморья. Это важный центр экологических исследований, но основное внимание там уделяется птицам. В Италии насчитывается около 30 станций по кольцеванию птиц, а в Испании изучением перелетных птиц прежде всего занимаются два научно-исследовательских стационара, расположенные в дельте Гвадалквивира.

В США работа по кольцеванию птиц сосредоточена в заповеднике Патуксент (штат Мэриленд), который подчинен Службе рыбы и дичи. Соответствующую деятельность в Канаде ведет Служба дичи. Обе упомянутые государственные организации применяют одинаковые кольца, и обо всех повторных встречах птиц

информация направляется в Патуксент. В Австралии Государственная организация научных и промышленных исследований в основном контролирует деятельность по кольцеванию птиц на всей материке, однако пять других организаций тоже ведут подобные работы, но только в соответствующих штатах.

В Южной Африке действуют три орнитологические станции и Институт орнитологии Африки при университете Кейптауна.

В крупных масштабах систематическое изучение перелетных птиц проводится в Болгарии, Исландии, Югославии, Польше, Португалии, странах бывшего СССР, Чехословакии, Австрии, Эфиопии, Гане, Кении, Либерии, Нигерии, Зимбабве, Сенегале, Уганде, Заире, Замбии, Кипре, Филиппинах, Индии, Индонезии, Израиле, Японии, Малайзии, Таиланде, Турции, Новой Зеландии и некоторых других странах.

Орнитологические станции занимаются не только кольцеванием птиц. Наблюдения за самим перелетом и связанными с ним явлениями тщательно ведутся также и после мечения птиц и дают важную дополнительную информацию. На орнитологических станциях некоторых стран, прежде всего Швеции, Дании и России, обычно ведутся систематические подсчеты численности пролетающих птиц в течение продолжительных интервалов времени т. е. во время дневных перелетов.

В итоге за последние десятилетия науке был предоставлен исключительно ценный материал, который до сих пор лишь частично удалось обработать. встречах окольцованных птиц. Этот показатель сильно колеблется для разных групп птиц. Для относительно крупных птиц, имеющих охотничье-промысловое значение, он относительно велик. По данным Спенсера в Англии доля повторных встреч белолобого гуся составляет 31,8%, серого гуся — 24,3, широконоски — 23,3, хохлатой чернети — 20,2, большого баклана — 19,6 и шилохвосты — 14,5%.

Повторные встречи окольцованных птиц (возвраты колец)

В чем выражается результат огромной работы по кольцеванию птиц в сугубо количественном отношении?

О том, насколько незначительна частота повторных встреч мелких птиц, можно судить по следующим примерам. Для 13 видов воробьиных эта величина варьирует от 0,3 до 0 %, а для шести других видов из этого же отряда — от 1,1 до 1,7%. Очень малы показатели для пеночки-веснички (0,31%), камышевки-барсучка (0,38%), серой славки (0,46%), черноголового чекана (0,50%), белопопной каменки (0,55%), черноголовой славки (0,59%) и тростниковой камышевки (1,18%).

Возможность обстоятельно исследовать ночные перелеты птиц впервые появилась только с применением радиолокации, что позволило исключить воздействие на наблюдения погодных условий. Еще в годы второй мировой войны было замечено, что перемещения даже небольших воробьиных птиц фиксируются на экранах радиолокаторов. С помощью этой техники можно изучать как ночные, так и дневные перелеты независимо от характера облачности и освещенности в радиусе примерно 90 км и на высотах до 7 тыс. м. Материалы исследований, независимо выполненных в Швейцарии, Великобритании и США в 1950-х годах, существенно изменили представления о масштабах и характере ночных перелетов.

Дело еще не дошло до того, чтобы на экранах радиолокаторов определять виды перелетных птиц, но с помощью этого устройства вполне возможно устанавливать их размеры и приблизительное число особей в стае. Поскольку фиксируется каждый взмах крыльев, то по этим движениям можно распознать, является ли птица представителем отряда воробьиных или, например, одним из мелких куликов.

Наблюдения за ночными перелетами

Птицы, совершающие перелеты по ночам, сами выдают свое присутствие: в это время все пространство наполняется криками пролетающих пернатых. На это явление люди, вероятно, давно обращали внимание, однако в античной и средневековой литературе о нем упоминается мало.

Сведения о птицах, разбившихся ночью у маяков, ясно показывают, что очень большое число видов совершает в основном ночные перелеты. Естественно, такие перелеты труднее изучать, чем дневные. Вначале исследователи удовлетворялись тем, что опознавали голоса пролетающих птиц, а также отмечали повторяемость и направление ночных миграций. Эта методика была усовершенствована в США благодаря применению техники, регистрирующей крики птиц на расстоянии, вчетверо превосходящем возможности человеческого слуха, с соответствующей записью на пленку.

Еще в 1881 г. американцу У. Скотту удалось получить довольно интересные результаты при изучении ночного пролета птиц на фоне луны, но лишь в 1945 г. этот метод был взят на вооружение со значительно более совершенной техникой. Он дал ценную информацию о структуре, повторяемости, направлении и сроках ночных перелетов, а также об их погодных условиях.

Эффективность методики

Дневная миграция изучается следующими методами:

1. Визуальные (с употреблением при необходимости бинокля) наблюдения по традиционной («классической») методике орнитологов. Профессиональный орнитолог, имеющий опыт визуальных наблюдений, выбирает наблюдательный пункт в месте наиболее плотного потока пролетающих птиц, обеспечивающем наибольший обзор. Он же выбирает наиболее подходящую, по его мнению, ширину полосы наблюдений. Наблюдения проводятся 4 утренних часа непрерывно, и наблюдатель стремится установить видовую принадлежность всех пролетающих птиц, подсчитать их число, и сделать записи с указанием времени, численности, направления полета, высоты и характера стай. Высота наблюдения не ограничена, и учитываются все обнаруживаемые птицы, в том числе и видимые в бинокль. Многие орнитологи считают этот метод наиболее приемлемым, а получаемые им результаты наиболее информативными и количественными; многие полагают, что обнаруживаемые этим методом птицы — это и есть весь поток пролетающих в данном месте птиц.

2. Визуальные наблюдения формализованные.

В этом методе сконцентрированы некоторые идеи упрощения и стандартизации визуальных наблюдений, высказывавшиеся или применявшиеся в последние годы, а также те упрощения, которые возникли в среде наблюдателей — не орнитологов. Полоса наблюдений по этому методу в ширину заранее ограничена вехами, а в высоту — 100 м. Наблюдения проводятся по 15 мин. в час, и результаты экстраполируются на полный час. Виды птиц по сходству облика, размеров и систематической близости объединяются в несколько групп, принятых еще до начала наблюдений.

Наблюдатель относит птиц к одной из этих групп. Число пролетевших птиц не считают поштучно, вместо этого число птиц в стае «на глаз» относят к одному из нескольких уровней, установленных заранее, в предварительных наблюдениях, при которых после оценки числа птиц в стае следовал подсчет. Записи формализованы и сведены к минимуму.

3. Оптические наблюдения в неподвижный вертикально установленный телескоп (или бинокль). Наблюдатель в течение 20 мин. регистрирует всех птиц, пересекших поле зрения прибора и время, за которое они пересекли поле. Из этого времени, с учетом скорости полета, высчитывается высота, на которой летела птица, а по высоте вычисляется сечение конуса обзора прибора на этой высоте.

4. Радиолокационное обнаружение птиц.

Экран радиолокатора, настроенный на лучшее обнаружение птиц, снимался на кинопленку. Число эхо-сигналов от летящих птиц или стай подсчитывалось под бинокуляром.

5. Отлов пролетных птиц стационарными ловушками с известной высотой и шириной входа. Учитывалось число попавших в ловушку птиц.

Ночная миграция обнаруживалась и учитывалась следующими методами:

6. Сейлорметрический: регистрация видовой принадлежности и числа птиц, пролетевших в поле зрения телескопа, наведенного на луну. С помощью ряда расчетов

устанавливается высота полета, азимут и плотность потока птиц. При ясной погоде метод применим в течение двух недель в месяц.

7. Регистрация видовой принадлежности и числа птиц, пересекающих луч вертикально направленного прожектора. Наблюдение ведется в бинокль до высоты слоя облаков. С помощью ряда расчетов устанавливается высота полета птицы, азимут и плотность потока.

8. Регистрация видовой принадлежности и числа птиц, пролетевших над освещенной площадкой. Метод обнаруживает низко летящих птиц.

9. Учет видового состава и числа птиц, пойманных в ловушки и в паутинные сети на рассвете, ночью и при старте.

Примененный комплекс методов позволяет обнаруживать пролет птиц на всех высотах, в любое время суток и при любых погодных условиях.

Сравнение результатов учета пролета птиц осенью 1977 г. на Куршской косе Балтийского моря пятью методами дало следующие результаты.

1. За период наблюдений за дневной миграцией наибольшее число птиц было учтено формализованным визуальным методом, далее следуют классический визуальный, оптический и отлов ловушками. За весь период наблюдений ловушкой было учтено 162030 птиц, визуальное — 4947629 птиц и оптически — 2039310 птиц.

2. Колебания плотности пролета в последовательные дни коррелируют при обнаружении их разными методами следующим образом: классический — формализованный: 0.678; классический — отловы: 0.174; формализованный — радарный: 0.421; формализованный — отлов: 0.560; оптический — радарный: 0.167. Низкие коэффициенты корреляции между поднебными изменениями численности птиц, учтенными разными методами, объясняются: а) колебаниями высотного распределения пролетающих птиц; б) субъективными ошибками наблюдателей при подсчете; в) низкой эффективностью классического метода; г) помехами, создаваемыми низкой облачностью для оптического метода; д) невозможностью для обзорных радиолокаторов обнаруживать низко летящих птиц, и неоднозначностью между эхо-сигналом и числом птиц, образовавшим его.

3. Расхождения между двумя визуальными наблюдателями в подсчете числа птиц колеблются в пределах одного порядка; они могут давать систематические расхождения более, чем в 1.5 раза.

4. Учет в течение первых 4 часов дает 68.5% от числа птиц, зарегистрированных в течение всей светлой части суток; корреляция между поднебными колебаниями, учтенными за 4 часа и полный день, равна 0.859.

5. Снятие с визуального наблюдателя ограничений шириной полосы и высотой учета птиц, в сочетании с требованием подсчета всех птиц по видам, приводит к недоучету 50% пролетевших птиц, а при интенсивном пролете — до 75%.

6. Точность визуального учета может быть увеличена сокращением полосы регистрации, ограничением высоты учета и применением вместо подсчета числа птиц учета числа стай, с отнесением их к одной из нескольких градаций.

7. Ни один из 5 методов не обнаружил пролет на всех высотах, при любой погоде, или какую-либо устойчивую часть этого пролета. Следовательно, ни один из методов в отдельности не пригоден для объективного обнаружения и количественного учета дневного пролета.

СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ УЧЕТА НОЧНОГО ПРОЛЕТА СЕМЬЮ МЕТОДАМИ НАБЛЮДЕНИЙ

Среди исследователей все более усиливается мнение, что нет «идеального метода» изучения миграций птиц в естественных условиях, и все существующие методы обнаружения и учета птиц имеют большие ограничения. Еще Д. Лэк в начале 60-х годов показал существенные недостатки дневных визуальных наблюдений за пролетом и учетов приземлившихся ночных мигрантов (Lack, 1960). Внедрение в последующие годы в

исследования миграции новых методов, в том числе и радиолокационных наблюдений, не привело к появлению «универсального способа». Наоборот, появился целый ряд новых методических проблем (Richardson, 1978).

Применительно к ночной миграции было предпринято много попыток выявить границы достоверности отдельных методов — дневных учетов «ночных мигрантов», радиолокационных, лунных, сейлометрических наблюдений, учетов голосов пролетающих птиц. В то же время отсутствуют работы, в которых эффективность всех применяемых методов подвергалась бы одновременной количественной проверке. В лучшем случае ночная миграция исследовалась путем синхронного применения только четырех методов (Lindgren, Nillson, 1975).

Было предпринято синхронное исследование ночной миграции птиц с помощью семи методов применительно к осенней миграции 1977 г. на Куршской косе Балтийского моря в период с 14 августа по 1 ноября. Лунные, сейлометрические, площадочные наблюдения и учеты птиц по голосам проведены в п. Рыбачий, а отловы ночных мигрантов днем стационарными ловушками — в пункте «Фрингилла» в 11 км к юго-западу. Пункт радиолокационных наблюдений располагался в г. Паланга, в 75 км северо-восточней основной точки.

Синхронное применение семи методов наблюдений за ночной миграцией осенью 1977 г. на Куршской косе позволило провести количественную проверку объективности каждого из методов, сравнимости их результатов и зависимости методов от ряда погодных условий.

Сравнение численности птиц, пролетевших в зонах обнаружения визуальных методов, показало, что при наблюдениях на фоне диска луны учитывается 96.4% от общей плотности миграции на всех высотах, сейлометрическим методом — 22.2%, а методом освещенной площадки — лишь 3.6%. В отдельные часы ночи в зоне обнаружения сейлометрического метода пролетало до 66.3% всех птиц, а площадочного — до 22 %

При наличии ночного пролета лунный и сейлометрический методы всегда обнаруживали летящих птиц, площадочный же метод в 58.8% случаев не давал положительной информации.

В ясные ночи коэффициенты корреляции между колебаниями плотности пролета, установленными лунным методом, с одной стороны, и результатами всех других методов составляли: 0.522 (с сейлометрическим), —0.047 (с методом освещенной площадки), 0.491 (с радиолокационным), 0.597 (с акустическим), 0.345 (с методом учета птиц, приземлившихся в период утренних сумерек), 0.203 (с методом учета птиц, приземлившихся ночью), 0.545 (с методом отлова «ночных мигрантов» стационарными ловушками в предшествующий день).

Корреляция между лунными и радиолокационными оценками плотности миграции была наиболее высокой при высотных ветрах попутных и попутно-боковых направлений (0.745), но практически отсутствовала при сильных встречных ветрах (0.174). Корреляция между данными лунных наблюдений и акустических учетов возрастала в период пролета видов, издающих сигналы (вплоть до 0.659). Учеты птиц, прекращавших полет ночью и в утренние сумерки, объективно отражали реальные колебания плотности миграции от ночи к ночи в период пролета видов, издающих послепосадочные сигналы. Коэффициенты корреляции между данными лунных наблюдений и результатами учетов птиц, севших на контрольную площадку ночью и утром, составляли 0.993 и 0.983 соответственно.

Объективность количественных оценок миграции сейлометрическим, площадочным и акустическим методами зависела от погодных условий. Наибольшие плотности миграции в луче прожектора, над освещенной площадкой и по данным учетов сигналов имели место в ночи со сплошной облачностью в сочетании с туманом и дождем и были связаны с положительной реакцией птиц на свет и резким усилением сигнализации при этих погодных условиях. Влияние сплошной облачности и тумана определяло, во-первых, полное отсутствие корреляции между поднебными колебаниями плотности миграции, установленными радиолокационным методом, с одной стороны, и сейлометрическими,

площадочными и акустическими учетами, с другой; во-вторых, очень высокие значения коэффициентов корреляции между данными сейлометрических, площадочных и акустических, учетов (от 0.873 до 0.951).

При качественном сопоставлении данных совпадение картин ночного пролета, установленных разными методами, не превышало 88.9%.

ТЕЛЕМЕТРИЯ

Подобранного в Венди (Франция) не летающего змееяда² (*Circaetus gallicus*) содержали 10 мес в неволе, а по окончании реабилитации выпустили с радиопередатчиком. Осенний пролет его длился с 3 сентября по 6 октября, зимовал в Мали (4045 км от места выпуска). Скорость пролета составила 100-234, в ср. 135 км/день. На участке 157 км крейсерская скорость составила 43 км/ч. Лишь однажды птица отдыхала около 4 дня в долине Нигера. Летняя территория охотничьего участка около 92 км², зимняя - 410 км².

Спутниковое прослеживание черных казарок, мигрирующих через Гренландский ледяной щит³ показало, что атлантические черные казарки (*Branta bernicla hrota*) накапливают весной в Исландии значительные энергетические резервы (порядка 48% от тощего веса) для дальнего (2600-3500 км) перелета на гнездовья в северной Канаде. При этом они вынуждены пересекать Гренландский ледяной щит, высота которого достигает 2500-3000 м. н. у. м. Подъем на такую высоту при большой весовой перегрузке теоретически лежит на грани возможностей организма птицы. Сверх того, в высоких широтах резко затруднена ориентация: использование солнечного компаса осложнено проблемой временной компенсации из-за ускоренных перемещений по долготе, во время полярного лета практически невозможно ориентироваться по звездам, невидимым на светлом небе, а геомагнитное ориентирование крайне ненадежно из-за близости северного магнитного полюса. Для выяснения деталей протекания миграции 10 отловленных в Исландии в мае 1992 и 1993 гг. казарок были снабжены приклеиваемыми к оперению спины передатчиками (масса 57 г, размеры 99*34*17 мм), работавшими через спутник системы ARGOS и обеспечивавшими определение местоположения птицы с точностью до 1 км. Успешное пересечение Гренландского ледяного щита удалось проследить на 5 казарках. Траектории их движения оказались различными, что можно связать с трудностями ориентации, которая у птиц, по-видимому, основывалась на сочетании использования солнечного компаса и ландшафтных ориентиров. Этого все же оказалось достаточно, чтобы избежать пересечения Гренландского ледяного щита в его наиболее широких и возвышенных участках. Дальность проделанного казарками пути от Исландии до западного побережья Гренландии составила у разных особей от 1500 до 1890 км. Расстояние отсюда до мест гнездовья - еще 1700-2100 км. Рассчитанная скорость движения птиц над Гренландским ледяным щитом была в среднем от 0,7 до 3,9 м/с, при вертикальной скорости подъема 0,01-0,06 м/с (нормальная крейсерская скорость полета у казарок - 16 м/с). При спуске с Гренландского ледяного щита скорость была выше - в среднем 8,2-15,5 м/с. Эта разница скорее всего объясняется более частыми остановками птиц на поверхности льда в фазе подъема. Во время остановок, по-видимому, ликвидируется возникший кислородный долг и происходит перекалибровка внутренних часов, необходимая для удовлетворительного использования солнечного компаса.

КАКИЕ ПТИЦЫ МИГРИРУЮТ?

Преобладающая часть видов птиц, встречающихся в арктических и умеренных широтах северного полушария, относится к перелетным. Доля перелетных видов

² Meyburg Bernd-U., Meyburg Christiane, Paction Christian. Migration automnale d'un Circaete Jean-le-Blanc *Circaetus gallicus* suivi par satellite // *Alauda* № 3, 1996, т.64, 339-344.

³ Gudmundsson Gudmundur A., Benvenuti Silvano, Alrstam Thomas, Papi Floriano, Lilliendahl Kristjaen, Akesson Susanne. Examining the limits of flight and orientation performance: Satellite tracking of brent geese migrating across the Greenland ice-cap // *Proc. Roy. Soc. London. B* № 1360, 1995, т.261, 73-79.

уменьшается по мере повышения средних зимних температур, т. е. в районах, расположенных в более низких широтах или вблизи от океанов. Так, в Европе птицы, обитающие на Британских островах, могут быть оседлыми, а те же виды, гнездящиеся в Центральной и Восточной Европе, — перелетными. Например, горная трясогузка является оседлым видом в Англии, Германии и Дании, однако часть популяций или особей, гнездящихся в Германии, проводит зиму в Юго-Западной Европе, а из Восточной Европы с ее более суровым континентальным климатом эти птицы совершают перелеты в Африку, где проникают далеко на юг, вплоть до Танзании и Малави. Горные трясогузки из Восточной Азии мигрируют до острова Новая Гвинея и иногда достигают Австралии.

В субтропических и тропических районах доля перелетных видов сильно сокращается. Так, только 12,5% всех видов, гнездящихся в Южной Африке, относится к перелетным, а в Заире — даже менее 1 %. Сходные соотношения наблюдаются и в Новом Свете.

Основная часть из примерно 8600 видов птиц, обитающих на нашей планете, не относится к перелетным. Здесь, однако, следует учесть колоссальное обилие видов птиц, постоянно живущих в районах влажных тропических лесов, где климатические условия и биотопы характеризуются небольшой сезонной изменчивостью. Зато из 380 видов птиц, обитающих в Швеции, не менее 300 перелетных. Впрочем, это вовсе не означает, что остальные 80 видов подлинно оседлые. Надо также оговорить, что перелеты тропических птиц в тропиках пока еще очень слабо изучены. Известно, что как в Африке, так и в Южной Америке птицы совершают регулярные сезонные передвижения. Вероятно, в целом примерно половина всех видов птиц в мире меняет свои местообитания в разные сезоны года.

Миграционное состояние⁴

Миграционное состояние складывается из значительного числа компонентов; большая часть из них является скрытой, существующей на фоне миграционного беспокойства и миграционного увеличения массы тела, вызванного миграционным ожирением (Дольник 1975).

Краснозобые коньки *Anthus cervinus* приобретали «средние» запасы жира за 10-15 дней до окончания линьки. Желтоголовые трясогузки *Motacilla citreola*, варакушки *Luscinia svecica*, каменки *Oenanthe oenanthe*, черноголовые чеканы *Saxicola torquata*, белобровики *Turdus iliacus*, веснички *Phylloscopus trochilus*, овсянки-крошки *Emberiza pusilla*, пуночки *Plectrophenax nivalis*, лапландские подорожники *Calcarius lapponicus*, юрки *Fringilla montifringilla* совмещали завершение линьки с началом ожирения. У всех этих видов часть птиц начинала накапливать жир до окончания линьки, часть — через 1-10 дней после её окончания. Белые *Motacilla alba* и жёлтые *Motacilla flava* трясогузки, луговые коньки *Anthus pratensis*, теньковки *Phylloscopus collybita*, камышовые овсянки *Emberiza schoeniclus* приобретали средние запасы жира через 5-15 дней после окончания линьки.

Максимальную массу тела лапландские подорожники имели через 10-20 дней после начала ожирения; жёлтые трясогузки, луговые коньки, варакушки, овсянки-крошки, камышовые овсянки, юрки — через 20-40 дней; краснозобые коньки и веснички — через 60-70 дней. В этот период масса птиц была выше зимней тощей у жёлтой трясогузки в среднем на 22.9% ($n = 6$), у белой трясогузки — на 24.1% ($n = 9$), у лугового конька — на 46.9% ($n = 8$), у краснозобого конька — на 62.3% ($n = 4$), у варакушки — на 41.6% ($n = 5$), у веснички — на 65% ($n = 5$), у овсянникрошки — на 64% ($n = 9$), у камышовой овсянки — на 39.3% ($n = 4$), у лапландского подорожника — на 46.6% ($n = 3$), у юрка — на 42.5% ($n = 5$). Длительность периода миграционного ожирения у птиц одного вида и даже выводка отличалась в 1.5-2 раза. В течение 2-3 месяцев сохраняли запасы жира белые трясогузки,

⁴ Рыжановский В.Н. 1991. Осеннее миграционное состояние у воробьиных Субарктики // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Минск, 2, 2: 186-188.

луговые коньки, варакушки, овсянки-крошки, камышовые овсянки, юрки; до 4 месяцев – жёлтая трясогузка, весничка; краснозобые коньки и лапландские подорожники имели умеренные запасы жира до весны.

Локомоторная активность у белой и жёлтой трясогузок, лугового конька, веснички была велика в период послегнездовых кочёвок, снижалась к моменту завершения линьки, вновь возрастала до максимальных величин с началом накопления жира и сохранялась на достаточно высоком уровне в течение 2-3 месяцев, до конца ноября – декабря. У варакушки, овсянки-крошки, лапландского подорожника, юрка активность была высокой в период послегнездовых кочёвок, умеренной – в период миграций, в декабре-январе она снизилась до минимума. Все эти птицы беспокоились и в ночное время. Хорошо выраженное ночное беспокойство демонстрировали жёлтые трясогузки, краснозобые коньки, лапландские подорожники; умеренная ночная активность была у весничек, варакушек, овсянок-крошек, камышовых овсянок и юрков. Луговые коньки беспокоились ночью редко и непродолжительное время.

Сроки окончания ночного беспокойства и снижения уровня локомоторной активности до зимнего минимума у большинства видов совпали с началом редукции жировых запасов. У краснозобых коньков и лапландских подорожников прекращение ночного беспокойства не сопровождалось полной редукцией подкожных жировых резервов.

Подразделение на группы

В дальнейшем изложении мы подразделяем птиц на перелетных, кочующих, инвазионных и оседлых, а среди перелетных выделяем ближних и дальних мигрантов. Следует, однако, сразу же заметить, что многие виды, популяции и даже отдельные особи могут относиться не только к одной из упомянутых групп. Это так называемые частично перелетные виды. Мы уже приводили в качестве примера горную трясогузку, которая в Западной Европе является оседлым видом, в Центральной — ближним мигрантом, а в Восточной — дальним мигрантом. Не исключено, что при дальнейшей обработке результатов кольцевания окажется, что среди горных трясогузок есть и кочующие особи. Типичная перелетная птица — пеночка-весничка. Она гнездится в палеарктических районах Евразии, зиму проводит в тропиках и субтропиках южного полушария. Очень многие виды перелетных птиц ежегодно совершают сезонные миграции между упомянутыми районами. Это пример дальних мигрантов, которые ежегодно совершают перелеты между двумя взаимно удаленными районами с очень разными климатическими условиями.

Другой тип перелетных птиц — **ближние мигранты**. Они тоже регулярно совершают перелеты между двумя разными территориями, но, как показывает этот термин, путь их перелета оказывается более коротким, и чаще всего перелет не выходит за пределы одного климатического пояса. Примеры ближних мигрантов — певчий дрозд, зарянка и ушастая сова. Из Северной Европы эти виды осенью улетают в Центральную, а иногда и Южную Европу.

К **кочующим** птицам относят те виды, которые в течение всего года, кроме гнездового сезона, совершают кочевки в пределах своих ареалов. Примеры таких птиц в Европе — ворон, хохлатая синица и дрозд-рябинник.

Инвазионные виды — это те, которые обычно являются оседлыми или кочующими, но иногда могут совершать массовые сезонные миграции в разных направлениях и при этом на более или менее длительные периоды оставаться в районах нового заселения. Иногда подобные инвазии могут распространяться на очень большие территории, например на большую часть Западной Европы. Типичные инвазионные виды в Европе — кедровка (ореховка), свиристель и многие клесты.

К **оседлым** птицам относятся такие виды, которые круглый год живут в области гнездования. Эта группа включает преобладающее большинство видов птиц в тропиках, но в умеренном и арктическом поясах северного полушария лишь небольшую часть от общего

числа видов. Примеры европейских оседлых птиц — дубонос, обыкновенная овсянка и домовый воробей.

Однако большая часть оседлых видов одновременно относится и к кочующим. Между этими двумя группами нет резких различий, так же как и между кочующими видами и ближними мигрантами. В Швеции, например, многие виды одновременно являются оседлыми, кочующими и перелетными, т. е. разные популяции одного вида или даже особи одной и той же популяции проявляют разные привычки в образе жизни. Подобные популяции могут рассматриваться как **частично перелетные**. Примеры таких видов — орлан-белохвост, кречет и черный дрозд.

Миграция и анатомия птиц

Установлено, что перелетные птицы имеют иное строение, чем оседлые той же таксономической группы. Это особенно проявляется в строении крыльев. Как правило, у перелетных птиц крылья длиннее и имеют более заостренную форму, чем у оседлых птиц того же рода или даже вида. В качестве примера приведем рыжегрудого воробьиного вьюрка (*Zonotrichia capensis*), представленного в Южной Америке 22 подвидами, 21 из которых — оседлые и имеют короткие крылья, закругленные на концах. У подвида же *Z. c. australis*, гнездящегося на крайнем юге этой части света и мигрирующего оттуда примерно на 2,9 тыс. км к северу, крылья удлиненные и заостренные. Оседлый подвид *Z. c. sanborni* тоже отличается длинными крыльями, но все же они короче, чем у подвида *Z. c. australis*. Дело в том, что подвид *Z. c. sanborni* гнездится в Андах на больших высотах и может рассматриваться как вертикальный мигрант.

Соответствующая ситуация в Старом Свете иллюстрируется на примере жаворонков, у которых перелетные виды отличаются более длинными крыльями, чем оседлые. То же самое относится и к тропическому роду иволг и к космополитическому роду дроздов, а также практически ко всем группам птиц, в которых представлены и оседлые и перелетные популяции: вертишейкам, сизоворонкам, козодоям, славкам, жуланам и др.

Имеются, однако, исключения. Так, хотя самые северные популяции галстучника мигрируют дальше (из Арктики в Южную Африку) по сравнению с остальными популяциями, тем не менее, они имеют более короткие крылья, чем, например, датская популяция, совершающая перелеты в юго-западную часть Европы. А оседлая британская популяция отличается еще большей длиной крыльев по сравнению с датской и арктической популяциями. Объяснение этого парадокса следует искать в экологических условиях в местах зимовок: в тропиках меньшая поверхность тела дает преимущества, а в северных районах — наоборот.

Это так называемое правило Бергмана, согласно которому у северных подвидов одного и того же вида размеры тела обычно бывают больше, чем у южных, так как первые обитают в более холодных условиях. Приведенный выше пример показывает, что в этом случае тропическая среда оказала большее влияние на анатомию галстучника, чем арктическая.

КОГДА И ГДЕ ВОЗНИКЛИ ПЕРЕЛЕТЫ ПТИЦ?

На этот счет было выдвинуто множество гипотез, но ни одна из них не оказалась убедительной и не стала общепринятой. Птицы могут быстро приспосабливаться к изменившимся условиям среды и заселять новые территории. Никакие другие животные не перемещаются в пространстве так быстро, как птицы. Миграции птиц возникали, вероятно, многократно, и поводы для этого были различные для каждого вида. Таким образом, рассматриваемый процесс повторялся на протяжении миллионов лет. Повидимому, одни виды мигрировали много раз, а другие становились оседлыми. Некоторые виды стали мигрантами лишь в нынешнем столетии, что можно подтвердить на конкретном примере.

Канареечный выюрок, гнездящийся в Сконе с 1940-х годов, — вид субтропического происхождения, но за последние 200 лет ареал его сильно расширился. Он охватывает теперь Северную Африку и Западную Европу вплоть до полуострова Сконе и берегов Финского залива. На юге Европы и в Африке канареечный выюрок является оседлым, а в других районах современного ареала — частично перелетным. Следовательно, за короткое время расширения ареала канареечного выюрка он из оседлого вида превратился в перелетный, быстро приспособившись к экологическим условиям в районах недавнего заселения.

Таким образом, **сезонная миграция птиц — это последовательное расширение ареала** данного вида в течение длительного времени в результате отсутствия благоприятных предпосылок для оседлого образа жизни в течение всего года. Отмеченное расширение ареалов происходит, видимо, не только в местах гнездования, но и в районах зимовок.

В спорах о происхождении миграций необходимо рассматривать взаимосвязи перелетных птиц и оптимальных условий среды с учетом всей предыдущей истории развития. Тогда будет легче понять, почему перелетные виды стали вести такой образ жизни, при котором они **регулярно и в определенные сезоны оказываются в экологически наиболее благоприятных местообитаниях** на нашей планете. к быстрому распространению, а также изменчивость ареалов в пространстве и времени благоприятствовали видообразованию.

Благодаря своим перелетам и подвижности, которые были **ответной реакцией на изменения климата и других факторов среды в течение миллионов лет**, птицы чаще, чем другие позвоночные животные, могли создавать в разных частях земного шара свои центры распространения, откуда стали возникать сезонные миграции. Так, в частности, вероятно, сформировались миграции большей части уток и куликов, у которых первоначальный ареал, видимо, не охватывал нынешние тропики.

Распространение птиц и образование видов

Около 15—20 млн. лет назад птицы стали совершать перелеты, по характеру сходные с современными, и это помогло им распространиться на Земле. Они быстрее других позвоночных заселили новые районы и материки, а благодаря сезонным миграциям смогли использовать территории, различающиеся по климатическим условиям и далеко расположенные одна от другой. Из наземных позвоночных животных подобные миграции могли осуществлять только летучие мыши. Перелет требует огромной затраты энергии, поэтому большим преимуществом перелетных птиц является возможность проводить каждый сезон в наиболее благоприятной природной среде. Очевидно, сезонная миграция имела значение для выживания видов перелетных птиц, в противном случае она бы давно прекратилась. Способность совершать перелеты глубоко укоренилась у многих видов птиц и превратилась в наследственный признак. Его можно обнаружить и у многих типично оседлых птиц, которые периодически проявляют перелетное беспокойство и стремление к смене обстановки (в Швеции, например, этим отличаются сорока, желна). Такие тенденции свидетельствуют о том, что все виды летающих птиц можно считать потенциально перелетными. Миграции птиц и связанная с этим способность

Где это началось?

Какие же районы стали стартовыми площадками для птиц, когда они начали совершать перелеты? Стали ли южные птицы совершать перелеты к северу и осваивать новые гнездовые районы, или же северные виды стали расширять или менять свои места зимовок, мигрируя дальше к югу? Вероятно, происходило и то и другое. Эти миграции совершались как до четвертичных оледенений, так и в послеледниковое время. Оледенениям нередко придается большое значение при выяснении причин возникновения сезонных миграций птиц.

Разумеется, оледенения способствовали усложнению миграции птиц в пространстве и времени, обусловив расширение и сокращение, ареалов в зависимости от экологических

изменений, сопровождавших длительные процессы разрастания или убывания ледниковых покровов. По мнению одних исследователей, в четвертичном периоде, охватывавшем последний миллион лет, было всего четыре материковых оледенения, другие же ученые насчитывают не менее 10 оледенений. Не трудно представить себе, что сезонные миграции птиц и сами пути перелетов многократно изменялись.

До четвертичного периода птицы, вероятно, совершали перелеты, подобные теперешним, так как на Земле постоянно были холодные области (правда, их географическое положение не всегда совпадало с современным). Нынешние арктические области, видимо, возникли несколько миллионов лет назад, и в четвертичном периоде именно там развивались оледенения, причем площадь этих областей существенно изменялась. Современные миграции птиц на Земле обнаруживают четко выраженную регулярность в пространстве и времени, которая могла оформиться под влиянием колебаний климата в послеледниковое время, продолжавшееся всего несколько тысяч лет.

Климат, погода и пищевые ресурсы

До сих пор в спорах о возникновении миграций птиц большое внимание уделялось изменениям климата и других факторов среды в четвертичный период в северных областях. Однако не менее значительные преобразования среды происходили и в тропических областях, где сухие и влажные периоды, в общих чертах соответствовавшие межледниковьям и оледенениям, вероятно, оказывали большое воздействие на обстановку, в которой происходили миграции птиц. Обширные песчаные просторы Сахары 5 тыс. лет назад были частично покрыты кустарниковой и древесной растительностью, а еще ранее эта пустыня простиралась на 450 км дальше к югу, чем в настоящее время. В условиях таких резких природных изменений выживанию птиц, несомненно, благоприятствовала их способность к мобильному передвижению. Таким образом, за миллионы лет птицы «научились» использовать оптимальные природные условия, которые наиболее подходили для существования каждого вида. В то же время нельзя забывать и о том, что климатические изменения — это медленный процесс.

Сезонные миграции птиц в северном полушарии рассматривались также как стремление птиц возвращаться в свои северные местообитания, откуда во время оледенений они были оттеснены к югу. Как отмечалось выше, миграции птиц, вероятно, сложились задолго до того, как начались оледенения, и поэтому проявлялись не только за последний миллион лет. Не приходится отрицать, что оледенения оказали большое влияние на изменения ареалов птиц и путей их перелетов. Тем не менее, оледенения были лишь эпизодами в продолжительной истории существования перелетных птиц.

К основным причинам, вызывающим ежегодные сезонные миграции птиц, относятся **климат, погода и пищевые ресурсы**. Благодаря миграциям виды, гнездящиеся в высоких широтах северного и южного полушарий, избегают резких похолоданий и связанного с ними исчезновения насекомых и других источников пищи. Изменения погоды могут стимулировать перелеты у многих видов птиц, но дальние мигранты улетают в тропики (что гораздо дальше, чем необходимо) задолго до того, как их вынуждает к этому голод или нехватка пищи. Они совершают перелеты в обоих направлениях в весьма определенные сроки из года в год, тогда как сроки перелетов ближних мигрантов в определенной степени зависят от раннего или позднего наступления весны или осени. Поскольку ход миграций во времени и пространстве весьма различается у разных видов птиц, то это вновь свидетельствует о том, что причины сезонных миграций нельзя трактовать как простое стремление избежать неблагоприятное время года. Видимо, эти причины имеют гораздо более глубокую подоплеку.

Дрейф материков

Недавние геологические, палеонтологические и биогеографические исследования подтвердили существование единого обширного южного материка — Гондваны.

Южноамериканская, Африканская, Антарктическая, Австралийская и Индийская плиты соединялись воедино и, кроме того, имели тесные связи с Северной Америкой и Евразией. Здесь необходимо упомянуть о гипотезе А. Вольфсона, согласно которой родина птиц находилась в южном полушарии и происхождение их миграций связывалось с перемещением материков. Соответственно птицы стали заселять северное полушарие после распада южного материка Гондваны на ряд материковых плит, когда последние еще не отошли далеко одна от другой. Впоследствии миграции птиц предопределялись темпами дрейфа материков. Вольфсон опирался на гипотезу дрейфа материков, выдвинутую А. Вегенером в 1915 г. Раньше многие ее не признавали, но в последнее время она была возрождена и в определенной мере подтверждена палеофаунистическими находками в Антарктиде в конце 1960-х годов.

Представления Вольфсона о причине сезонных миграций птиц мало кто принимает всерьез. Дрейф материков, вероятно, был медленным процессом. Он происходил в триасовом и юрском периодах (200—135 млн. лет назад), хотя связь Австралии с Антарктидой не утрачивалась, видимо, до конца мелового периода (около 70—65 млн. лет назад). Однако все эти перемещения материков в целом относятся к тем этапам геологической истории, когда еще не было птиц современного типа. Судя по палеонтологическим данным, такие птицы, способные преодолевать по воздуху большие расстояния, появились только около 36 млн. лет назад. Амадон, Дарлингтон и другие исследователи привели основательные аргументы, опровергающие гипотезу Вольфсона.

В последние годы отдельные ученые выдвинули предположение, что перемещения материков происходили на гораздо более позднем этапе, чем считали до сих пор. Крэкфорт убежден в том, что между материками, особенно в южном полушарии, поддерживались сухопутные связи еще в конце мелового периода или в начале палеогенового, т. е. около 65—60 млн. лет назад. Этот ученый пришел к выводу, что Гондвана была очагом распространения многих отрядов и семейств птиц. Поэтому выяснение положения материков до их перемещения приобретает важное значение для понимания современной биогеографии птиц. Однако требуется немало доказательств тому, что современные миграции птиц являются следствием дрейфа материков.

Любопытно, что у многих видов более взрослые особи остаются круглый год в гнездовых районах, тогда как молодые птицы совершают перелеты. Это может означать, что популяции подобных видов, охватывающие все возрастные группы, в прошлом совершали перелеты, а в настоящее время эта особенность поведения постепенно исчезает с возрастом.

Нерегулярные миграции, или инвазии, по мнению О. Калела, могли способствовать развитию регулярных миграций птиц.

Пути расселения

Былые пути распространения многих видов птиц, по крайней мере, по окончании последнего оледенения, нередко можно проследить по путям современных перелетов. Каждой весной в течение нескольких недель определенный вид птиц точно повторяет путь, который его предки совершали тысячи лет в ходе последовательного расселения. Этому имеется много наглядных подтверждений. Например, пеночка-таловка, которая гнездится на крайнем севере Лапландии, два раза в год мигрирует через Северную Сибирь и другие районы, которые в прошлом последовательно заселялись данным видом. В Северо-Восточной Азии путь ее осеннего перелета поворачивает к югу и ведет в Таиланд, Малайзию, Индонезию, Бирму и на Филиппины, где она проводит зиму. Эта птица обитает также на Аляске, где представлена подвидом *Phylloscopus borealis kennicotti*, отличным от евразийского. Аляскинский подвид тоже зимует в Южной Азии, и к западу от Берингова пролива пути перелетов обоих подвидов совпадают вплоть до тропических районов Азии. Для скандинавских пеночек-таловок путь перелета составляет около 12,5 тыс. км, и преодолевается дважды в год. Желтая трясогузка населяет Африку, Европу и

Азию и представлена многими подвидами, распространенными от самых северных районов до субтропиков, но все эти птицы зимуют в тропиках, как в Африке, так и в Азии. Данный вид проник на Аляску тоже из Северо-Восточной Азии; местный подвид (*Motacilla flava tschuktschensis*) совершает перелет через Берингов пролив, следует далее вдоль тихоокеанского побережья Азии и достигает Филиппин и Новой Гвинеи. У рассматриваемого вида есть популяции, которые развились в самостоятельные подвиды или с разными путями перелетов, или с разными зимними местообитаниями. Не исключено, что эти птицы давно проникли из Африки или Азии в новые районы Евразии (на что указывает само образование подвидов) и благодаря случайному заносу и естественному отбору стали совершать перелеты в зимние местообитания ближе к новым районам гнездования. Однако все это происходило задолго до оледенений. Обыкновенная каменка тоже хорошо известная птица в Швеции. Разные подвиды ее распространены по всей Европе и во многих районах палеарктической Азии. Из Азии каменка проникла на Аляску, а из Европы — в Гренландию, Лабрадор и Онтарио. Но на зимовку все подвиды направляются в Африку! Особенно интересен путь перелета гренландского подвида (*Oenanthe oenanthe leucorrhoa*); дважды в год он пролетает над Атлантическим океаном, следуя вдоль западного берега Европы в Тропическую Африку и обратно. Большинство перелетных птиц Гренландии мигрирует в Северную Америку, откуда пернатые заселяли остров в прошлом. Такие же модели перелетов выявлены у многих других азиатских птиц, например золотистой шурки (*Merops apiaster*), черно-белой хохлатой кукушки (*Clamator jacobinus pica*), юго-восточного подвида обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus telephonus*), черной крачки, змеяда и др. Все приведенные примеры путей миграции указывают на последовательность географического распространения птиц. В районах, которые в четвертичном периоде покрывались ледником, миграции стали происходить в относительно недавнее время. Примерами могут служить пеночка-таловка и овсянка-реме́з, распространившиеся в Швеции лишь за последние 100 лет.

Миграционные отклонения и приспособления

Птицы могут быстро изменять миграционное поведение. Отклонение от обычного хода миграции можно проследить на примере **рябинника**, который является перелетной и кочующей птицей в Европе. Северная популяция этого вида обычно совершает сезонные миграции. Штормовой ночью в январе 1937 г. стая рябинников, летевшая из Норвегии в Англию, была унесена ветром на Ян-Майен и северо-восточное побережье Гренландии. Примерно через 10 дней рябинники полетели на юг Гренландии и достигли южной оконечности этого острова, где они основали оседлую гнездовую популяцию, существующую до сих пор.

Приведенные примеры демонстрируют невероятную способность перелетных птиц к адаптации. Такое случайное отклонение, как занос рябинников ветром в Гренландию, положило там начало оседлой популяции. В то же время мы знаем, что гренландский подвид каменки регулярно совершает миграции между Гренландией и Африкой. Данный подвид, вероятно, заселил Гренландию отнюдь не случайно, а в результате последовательного распространения. Гренландская каменка, так же как и галстучник, осталась в Гренландии перелетным видом. Надо, правда, заметить, что и каменка, и галстучник являются дальними мигрантами и соответственно имеют иные миграционные привычки, чем ближний мигрант — рябинник.

По-видимому, ответ на вопрос, почему птицы совершают перелеты, прост. Птицы постоянно заняты поисками наиболее подходящих местообитаний. Они полностью используют свою физическую мобильность, чтобы лучше обеспечить биологическую возможность каждого вида выжить и произвести потомство.

Вероятно, миграции возникли тогда, когда птицы смогли летать на дальние расстояния. Естественный отбор способствовал развитию перелетов птиц. Этот процесс, очевидно, благоприятствовал возникновению многих видов и их более дробной дифференциации. Он продолжается и в современных условиях. Кроме того, естественный

отбор, видимо, сыграл важную роль в становлении и наследовании летних и зимних местообитаний перелетных птиц. Весьма наглядный пример — полярная крачка, которая гнездится в Арктике, а зимует в гораздо более южных областях, вплоть до Антарктиды. Происхождение этой птицы, видимо, не было связано с полярными областями. Благодаря постепенному изменению путей перелета и естественному отбору полярная крачка обосновалась во многих районах, где имеются для нее оптимальные условия среды. Эти преимущества столь значительны, что компенсируют трудности дальнего перелета и затраты энергии в пути (путь в оба конца составляет примерно 36 тыс. км).

Перелеты узким фронтом

Только небольшая часть птиц совершает перелеты узким фронтом. Однако многие виды, летящие обычно широким фронтом, вынуждены на отдельных участках пути под влиянием особенностей рельефа перемещаться узким фронтом. Причина перелета узким фронтом не всегда связана с ландшафтно-орографическими особенностями. Могут оказать влияние и экологические факторы (в свою очередь, впрочем, часто зависящие от ландшафтно-орографических), а также наследственные и исторические факторы (в последнем случае имеется в виду история расселения птиц).

Птицы, которые постоянно совершают перелеты вдоль берегов, могут рассматриваться как узкофронтальные мигранты, но они проявляют гибкость при выборе своих маршрутов и не обязательно ежегодно придерживаются только одного из них. То же самое относится и к птицам, предпочитающим лететь вдоль речных долин.

Белый аист

Парящие птицы часто являются узкофронтальными мигрантами, поскольку они широко пользуются восходящими потоками воздуха, которые, как известно, проявляются на суше лишь в отдельных местах, а над морем их вообще не бывает. Наглядный пример парящих узкофронтальных мигрантов — белый аист. Несомненно, в пределах своего ареала аисты могут совершать перелеты в одиночку или группами и вне основных путей, но, как правило, в Европе и Африке выделяются два узкофронтальных маршрута — западный и восточный.

В этих странах насчитывается всего около 4 тыс белых аистов. Эти птицы совершают перелеты четко ограниченной узкой полосой, следующей через восточную Испанию, где к ним присоединяется еще 100 тыс аистов. Маршрут продолжается далее к югу через Гибралтар и восточную часть Марокко, и там добавляется еще примерно 100 тыс североафриканских аистов. В Западной Африке поток разветвляется, и основная масса птиц направляется севернее бассейна р Конго на восток, в Судан. Здесь происходит слияние западного узкофронтального потока с восточным, по которому белые аисты следовали к юго-востоку через всю Европу, пересекали Босфор (осенью 1966 г здесь было зарегистрировано 207 145 белых аистов) и Турцию, а также другие средиземноморские страны на крайнем западе Азии. Оттуда птицы в огромном количестве летели через Красное море в Египет. Весь этот восточноевропейский контингент белых аистов насчитывал примерно 400 тыс особей. В 1955 г над Суэцким заливом наблюдался перелет около 40 тыс белых аистов в виде полосы шириной всего 30—40 м, но в длину эта стая растягивалась на 35 км.

Восточный поток устремляется на юг по долине Нила и далее достигает крайнего юга Африки.

В Европе белые аисты выбирают один из двух перелетных путей на территории Германии. Далее эти пути резко расходятся и прослеживаются на западной и восточной окраинах Средиземного моря (центральных частей этой акватории аисты стремятся избегать). Между Босфором и Нилом данный поток имеет типично узкофронтальный характер, в других же местах он может расширяться до 750 км.

Западный поток на территории Марокко тоже значительно расширяется. Белые аисты наблюдались на пролете над всей территорией Сахары, однако не исключено, что

часть из них в ограниченном количестве все же регулярно пересекает Средиземное море через Сицилию и Кипр. Надо заметить, что могут быть существенные отклонения от привычных путей перелета белых аистов. Так, например, один из них, окольцованный в Германии, был повторно встречен в Раджастхане в Индии.

Особенности полета белых аистов⁵ изучали с помощью двух радарных станций, одна из которых размещалась на высотах в пустыне Негев (Израиль), другая - в долине в 45 км к востоку. Нормальный миграционный полет белых аистов состоит из 2-х фаз: набор высоты в термальных воздушных потоках и прямолинейный полет. Средняя скорость полета аистов, рассчитанная относительно земли, составила весной 9,2+3,3 м/с, а осенью, благодаря стабильному наличию попутного ветра, 12,2+3,1 м/с. В большинстве случаев полет происходил на высоте в среднем 300-700 м, хотя осенью бывали встречи аистов, летящих на высоте около 4000 м. Полет осуществляется в планирующем режиме, который более эффективен у крупных стай, чем у одиночных птиц. В отличие от стай, одиночки не могут компенсировать и ветровой снос. В норме пролет аистов начинается через 2-3 ч после восхода Солнца с набора высоты в термических потоках (до высот порядка 2000 м в полуденные часы), а за этой фазой следует прямолинейный полет, тем более успешный, чем значительнее набранная высота. Если она мала, то аисты вынуждены использовать слабые местные восходящие потоки.

У черных аистов тоже четко выражены два основных пути перелета.

Серый журавль

Другая крупная птица, чьи перелеты отмечались в течение тысячелетий, — серый журавль. Хотя этот вид может лететь очень широкой полосой, тем не менее, четко выделяются, по крайней мере, четыре пути перелета через Европу и Западную Азию. Весной большие стаи журавлей проносятся над Южной Швецией. С острова Рюген у балтийского побережья Германии в хорошую погоду они могут за день пересечь расстояние в 450 км.

Через материковые районы Европы осенью проходит ряд четко выраженных путей перелета. Скандинавские журавли, по-видимому, от северных районов Германии летят как к юго-западу, так и к юго-востоку. Юго-западный путь следует с севера Германии через Голландию, Бельгию и Францию в Южную Испанию и Португалию, где часть птиц проводит зиму, но многие из них продолжают путь через Гибралтар в Африку.

Юго-восточный путь с севера Германии, видимо, проходит через Центральную Европу. Здесь к скандинавским журавлям присоединяется поток журавлей из России и, возможно, Восточной Финляндии. Далее маршрут перелета следует к юго-западу через Венгрию, Югославию и Италию (через Сицилию) в Тунис. Третий путь берет начало в тайге на севере России. Он ведет к распаханым степям - Украины, вдоль западных берегов Черного моря, через западную Турцию и расширенную часть Средиземного моря в Египет, при этом некоторые стаи, по-видимому, пролетают над Кипром. Таким образом, в противоположность белым аистам серые журавли пересекают обширную морскую акваторию. Наконец, четвертый путь перелета следует из восточных районов Евразии в Закавказье, Ирак и Иран.

В Африке значительная часть серых журавлей оседает в северо-западных районах и на северо-востоке — в Судане и Эфиопии (где их часто можно встретить на возделываемых землях и высоких плато). До сих пор, однако, удивительно мало известно об условиях зимовки журавлей, особенно на северо-западе Африки.

Наряду с белым аистом через Босфор и восточное побережье Средиземного моря мигрируют также многие виды хищных птиц, совершающих парящие полеты узким фронтом. Этот путь по числу мигрантов не имеет себе равных в Европе и Азии.

⁵ Liechti Felix, Ehrich Dorothee, Bruderer Bruno. Flight behaviour of White Storks *Ciconia ciconia* on their migration over southern Israel // *Ardea* № 1-2, 1996, т.84, 3-13.

Массовый поток хищных птиц направляется также через район Гибралтара в Южную Испанию, хотя узкофронтальный перелет здесь не так выражен, как у Босфора. С середины июля до середины октября 1972 г. многочисленные наблюдатели Испанского орнитологического общества насчитали по меньшей мере 189253 хищные птицы, относящиеся к 17 видам, из них 114057 осоедов, 38970 черных коршунов, 15137 орлов-карликов, 9040 змееядов, 3957 стервятников, 2670 сарычей, 1708 луговых луней, 1186 обыкновенных пустельг, 950 перепелятников, 538 степных пустельг, 357 степных луней, 219 чеглоков, 65 красных коршунов, 61 скопу, 10 соколов, 6 ястребов-тетеревятников, 230 птиц, не определенных до вида.

Узкофронтальными мигрантами могут быть и воробьиные. В качестве примера приведем сорокопута-жулана. Из обширного гнездового ареала в Европе и Западной Азии популяции этого вида осенью мигрируют в разных направлениях к Балканскому полуострову, а оттуда часто на юг через Кипр в Африку. Весной жулан летит другим путем, что составляет пример петлеобразной миграции.

Жуланы, которые гнездятся в более восточных районах Азии, направляются в Африку через Аравийское море и Аравийский полуостров. Гималайские горы, достигающие огромной высоты и ширины, представляют собой такое же препятствие для перелетных птиц, как Средиземное море. Правда, большинство видов этих птиц без особых затруднений преодолевает этот барьер. Многие группы видов используют в качестве узкофронтального пути долину Инда на западе и в меньшей степени долину Брахмапутры на востоке. Особенно много уток летит вдоль долины Инда, которая в экологическом отношении для них привлекательна. Гуси и даже утки совершают перелеты через Гималаи.

Белый гусь (*Anser caerulescens*) тоже узкофронтальный мигрант. От мест гнездования в северо-восточной части Канады он летит в район, расположенный восточнее Гудзонова залива, а оттуда на юг через весь материк к местам зимовок в Луизиане и Техасе. Обратный перелет весной проходит гораздо западнее, но он также осуществляется узким фронтом.

Исключительно узок путь перелета саванного воробьиного вьюрка (*Passerculus princeps*) — от острова Сейбл в Новой Шотландии вдоль побережья Атлантического океана до Джорджии. Редко «поток» этих птиц расширяется более чем на полтора километра, чаще всего он достигает в ширину лишь нескольких сот метров. Другие воробьиные птицы, гнездящиеся на побережье, например острохвостый воробьиный вьюрок (*Ammodramus caudacuta*) и приморский воробьиный вьюрок (*A. maritima*), используют сходные крайне узкие пути перелета вдоль атлантического побережья Северной Америки.

Перелет широким фронтом

Большинство перелетных птиц мигрирует между летними и зимними местообитаниями широким фронтом. Такой перелет часто растягивается на много сотен километров, и мигрирующие популяции одного вида могут занимать целый материк. Однако мигрирующие птицы местами могут концентрироваться или направляться по определенным трассам, образующим систему ручейков, каждый из которых устремляется вперед по-разному, но все же в целом придерживаясь основного направления. Так передвигаются и дневные и ночные мигранты. Как правило, широкофронтальные мигранты не перемещаются окольными путями в отличие от узкофронтальных. Следовательно, они обычно летят кратчайшим путем между летними и зимними местообитаниями.

Если перелет широким фронтом происходит днем, его труднее фиксировать, чем ночной широкофронтальный перелет, который прослеживается по частым призывным крикам птиц. Эти крики ночью слышны лучше по сравнению с криками дневных мигрантов, которые нередко тонут в многообразии шумов, составляющих днем нашу акустическую среду. Однако большей частью дневной перелет осуществляется на столь значительных

высотах, что становится недоступным для наблюдения невооруженным глазом независимо от состояния облачности.

Большое число видов воробьиных относится к широкофронтальным мигрантам.

Ближние мигранты

Ближнеперелетные птицы — это виды, которые в общем совершают перелеты на небольшие расстояния в пределах одного климатического пояса, например в пределах умеренного пояса Европы или Северной Америки. К этой категории относятся многие европейские перелетные птицы, например: вьюрковые (горная чечетка, чиж, зяблик), скворец, большой серый сорокопуд, коньки (скандинавский горный конек, луговой конек), дроздовые (зарянка, белобровик, певчий дрозд) и жаворонки (рогатый жаворонок, или рюм, лесной жаворонок). Но почти во всех вышеперечисленных случаях имеются близкие виды, относящиеся к дальним мигрантам (например, обыкновенная чечевица, розовый скворец, жулан, краснозобый конек и восточный соловей). Среди ближних мигрантов есть частично перелетные виды (например, полевой жаворонок), кочующие (например, рябинник) или переходные к оседлым (например, черный дрозд).

Все эти примеры были взяты из отряда воробьиных. Но и в других отрядах тоже встречаются ближние мигранты, например, среди сов (ушастая сова), голубеобразных (вахирь, клинтух), ржанкообразных (чистики, чайки, чибис, вальдшнеп), журавлеобразных (камышница, лысуха), хищных птиц (сокол, полевой лунь, мохноногий канюк), пластинчатоклювых (гуменник, пеганка, синьга) и голенастых (выпь, серая цапля).

Помимо относительно небольшой дальности перелетов ближние мигранты характеризуются также тем, что они весной рано прилетают и осенью (за исключением некоторых куликов, например, большого кроншнепа) поздно улетают, а также отличаются большой изменчивостью сроков прилета и отлета. Это объясняется тем, что места их гнездования и зимовок в общем находятся в пределах одного климатического пояса. Например, если весна в Центральной Европе наступает необычно рано или поздно, то, как правило, это проявляется и на большей части Скандинавии. Сроки прилета ближних мигрантов меняются в меньшей степени, но все же разница может достигать 2—4 недель. То же самое относится и к срокам отлета ближних мигрантов из летних местообитаний. Обычно они улетают относительно поздно осенью, но при ранних заморозках в отдельные годы отправляются в путь раньше обычных сроков.

Следовательно, ближние мигранты определенным образом зависят от погодных условий и приспосабливаются к ним. В случае раннего прилета в летние местообитания и неожиданных похолоданий, если гнездование еще не началось, птицы могут опять улететь в более южные районы, а впоследствии вернуться.

Тот факт, что ближние мигранты рано или поздно (часто более чем через месяц) возвращаются в одни и те же места гнездования в разные годы, свидетельствует, что их перелеты большей частью зависят от внешних факторов среды. В этом преимущество ближних мигрантов, которые всегда совершают перелеты в пределах относительно небольшой географической области, где метеорологические условия весной и осенью синхронно изменяются в летних и зимних местообитаниях. Хотя, например, сроки начала весны могут сильно различаться от года к году. Таким образом, погодные условия данного года, определяющие календарные сроки перелета, вовсе не являются строго фиксированными. Однако это не влияет на прилет и отлет дальних мигрантов. Возьмем, в частности, всем известную белую трясогузку. Этот дальний мигрант ежегодно почти в один и тот же день апреля регулярно появляется в своих местообитаниях.

Дальние мигранты

Дальнеперелетные птицы, или дальние мигранты, ежегодно дважды совершают перелеты между взаимно весьма удаленными территориями, которые, как правило, находятся на разных материках и в разных климатических поясах. Большинство евразийских и

североамериканских дальних мигрантов из своих мест гнездования в северных умеренных широтах летит к местам зимовок в тропиках или субтропиках. Многие виды на пути к югу пересекают экватор и зимуют в южном полушарии, причем большая часть их не остается в тропиках, а летит дальше на юг и проводит «зиму» в субтропических или умеренных районах. Следовательно, в климатическом отношении эти виды круглый год находятся в «летней», обстановке. Поэтому сам термин «зимовка» может ввести в заблуждение. Некоторые виды, например полярная крачка, совершают перелеты еще дальше к югу, в Антарктику.

Большинство дальних мигрантов улетает из мест гнездования на севере по окончании размножения в целом независимо от условий питания, погоды и ветра. Отлет дальних мигрантов вызывается внутренними факторами, подобными исправно действующему часовому механизму. Конечно, внезапное изменение погоды или другие внешние факторы, например испуг при виде пролетающих мимо врагов данного вида, могут непосредственно послужить стимулом для отлета к северу или югу, но это происходит, только когда дальние мигранты находятся в состоянии «готовности к перелету». Вслед за этим осуществляется основной перелет.

Внутренние факторы, которые определяют сроки начала перелета дальних мигрантов, вероятно, в свою очередь зависят от сложных внешних факторов. В отличие от *ближних* мигрантов, перелет у которых во многом зависит от погоды, дальние мигранты своих передвижениях руководствуются инстинктом. Поэтому их называют птицами, повинующимися инстинкту.

Многие виды дальних мигрантов, особенно среди куликов (например, щеголь), покидав места гнездования уже в июне — июле и направляются к тропикам. В июле в разные годы наблюдали в приэкваториальных районах Заир Уганды, Кении и Танзании следующих северных куликов: турухтана, песчанку, краснозобика, кулика-воробья, поручейника, большого улита, и гоголя, перевозчика и черныша.

Многие насекомоядные воробьиные птиц тоже являются дальними мигрантами, имеющими зимние местообитания в тропиках или южнее. Среди них ласточки, дроздовые (луговой чекан, садовая горихвостка и восточный соловей, славковые (дроздовидная камышевка, зеленая пересмешка и пеночка-весничка), серая мухоловка, желтая трясогузка, жулан и др.

Дальнеперелетные виды имеются также среди птиц, гнездящихся в южном полушарии (но один из них не совершает перелеты из тропиков в умеренные области). Многие африканские птицы относятся к дальним мигрантам, но мигрируют в пределах этого материка, в отдельных случаях из Южной Африки в Северную и наоборот. Австралийские дальнеперелетные виды летят осенью на север в Азию, а новозеландские — в Австралию.

Среди морских птиц тоже встречаются дальние мигранты. Многие виды гнездятся в южных частях океанов, но периодически откочевывают северные их районы (особенно в Атлантике и Тихом океане).

Вариации миграционного поведения

Многие птицы **совершают перелеты в молодом возрасте** (например, беркут, орлан-белохвост и северная олуша), тогда как **взрослые особи тех же видов ведут преимущественно оседлый образ жизни**. В Северной Атлантике птенцы северной олуши мигрируют на довольно далекие расстояния, годовалые птицы — на более близкие, а двухлетние вообще не совершают перелетов. У палеарктических скоп молодые птицы после первого перелета на юг остаются на африканских зимовках на год или несколько лет, пока, достигнув половой зрелости, не станут настоящими перелетными птицами. У многих видов, например скворца, чибиса, серой цапли, а также у многих европейских синиц птенцы, научившись летать, в первые месяцы жизни ведут себя как кочующие птицы, а еще через несколько месяцев уподобляются либо оседлым птицам, либо ближним мигрантам в зависимости от географического положения их местообитаний. Следовательно, в

рассматриваемых случаях речь идет о кочевках молодых особей, которые предшествуют настоящим миграциям. Среди морских птиц такое поведение обнаруживают птенцы тонкоклювой кайры.

У многих видов птиц северные популяции могут быть перелетными, а южные — оседлыми. В подобных случаях в зимнее полугодие обе популяции иногда занимают одни и те же территории (например, сарыч, вяхирь и крапивник), или северная популяция мигрирует через местообитание южной популяции на зимовку в более низкие широты (примеры — обыкновенная пустельга, галстучник, певчий дрозд и др.). Особенно показателен пример североамериканского рыжего овсяночного вьюрка (*Passerella iliaca*). Он представлен шестью подвидами, которые обитают на тихоокеанском побережье Северной Америки. Самый южный из них — оседлый, а все остальные мигрируют через местообитания своих сородичей. Таким образом, самые северные популяции зимуют на крайнем юге. В итоге летние и зимние местообитания этого вида в плане представляют собой идеальную зеркальную симметрию.

У некоторых видов осенью наблюдается **ступенчатая миграция**: северные популяции зимуют в районах гнездования южных популяций, а последние в свою очередь мигрируют на несколько градусов южнее. Это характерно для зарянки, а также, вероятно, для болотной совы и вертишейки.

Иногда перелетные птицы могут в разных сочетаниях быть то перелетными, то кочующими, то оседлыми. Многие примеры такого рода уже приводились выше. В популяции певчего воробьиного вьюрка (*Melospiza melodia*) в штате Огайо (США) отдельные особи в одни годы мигрируют, а в другие — ведут оседлый образ жизни. У зяблика самки обнаруживают гораздо большую склонность к миграциям, чем самцы, которые в некоторых районах (например, в Южной Швеции) являются оседлыми. У многих других видов птиц самки и молодые самцы проявляют большую склонность к миграции, чем взрослые самцы.

Таким образом, птицы обнаруживают большую изменчивость миграционного поведения, и не всегда легко отнести тот или иной вид к определенной группе. В умеренных областях земного шара природные условия столь разнообразны и изменчивы, что здесь в той или иной части света почти невозможно определить, какой вид птиц, за исключением дальних мигрантов, является перелетным, а какой — кочующим или оседлым. Это положение справедливо и для таких небольших частей света, как Австралия и Европа. Даже в столь ограниченной области, как Фенноскандия, тоже (кроме дальних мигрантов) насчитывается очень немного видов птиц, которых по особенностям миграционного поведения можно отнести к какой-либо одной группе.

Канюки подвида *Buteo buteo vulpinus*, гнездящиеся в лесной полосе европейской части России (кроме Калининградской обл.) и Западной Сибири, зимуют главным образом в юго-восточных и южных областях Африки, немногие, по всей видимости, в Северной Африке, Южной Европе и Юго-Западной Азии. В последней трети XIX и на протяжении большей части XX столетий на территории Московской и сопредельных областей весной канюки появлялись, как правило, не раньше конца марта, а осенью исчезали до конца 1-й декады октября. В 1999–2006 гг. в Подмоскovie встречи этого вида в период с конца 2-й по 5-ю пятидневки марта и во 2–3-й декадах октября стали довольно обычным явлением. В разные годы и разных местах канюков отмечали в ноябре и зимние месяцы. В 25 км юго-западнее Москвы в последние годы несколько птиц, по всей видимости, зимовали на постоянных территориях. В Калужской обл. в 1991–2002 гг. весной первых канюков отмечали достоверно раньше, чем в 1865–1911 и 1971–1989 гг. Пока трудно судить о том, имеет ли место кратковременный “всплеск” частоты необычных случаев, или это устойчивая тенденция к частичной оседлости в данной области гнездового ареала вида, связанная, вероятно, с потеплением климата (Морозов, 2007).

Следовательно, такие понятия, как перелетные, кочующие и оседлые птицы, в географическом отношении довольно условны.

Петлеобразная миграция

Большинство перелетных птиц мигрирует между летними и зимними местообитаниями и обычно пролетает над одними и теми же районами весной и осенью, хотя часть особей в отдельные годы может несколько отклоняться от основного пути к западу или востоку. Но есть виды, у которых пути перелета весной и осенью постоянно различаются. Такая миграция называется петлеобразной. Причина ее может быть экологической в случае, когда вид в процессе эволюции и естественного отбора стал использовать разные пути перелета весной и осенью; при этом могло сказаться влияние трофического, климатического и, возможно, исторического факторов.

Одна из самых интересных петлеобразных миграций — у тонкоклювого буревестника (*Puffinus tenuirostris*), который гнездится в Юго-Восточной Австралии, а зимует на северных тихоокеанских побережьях от Японии до Берингова моря. Во время перелетов между северными и южными местообитаниями этот вид описывает две эллипсовидные петли. Из мест гнездования тонкоклювый буревестник сначала летит на восток к Новой Зеландии, а оттуда поворачивает на север и северо-запад, направляясь к Японии, Курильским островам, Камчатке и Аляске. Возвращаясь же к местам гнездования на юг, он проносится вдоль западного побережья Канады и описывает широкую дугу над океаном, направляясь к Австралии. К северо-востоку от острова Новая Каледония маршруты южного и северного перелетов пересекаются, и к юго-востоку от Австралии замыкается малая петля. Предполагают, что в ходе этой своеобразной миграции птицы используют попутные господствующие ветры над Тихим океаном.

У американской бурокрылой ржанки (*Pluvialis dominica*) тоже совершенно разные пути перелетов осенью и весной. Этот вид гнездится на крайнем севере Аляски и Канады, а также в Северной Сибири. Осенью большая часть североамериканской популяции летит сначала к востоку и юго-востоку через Канаду к Лабрадору, Новой Шотландии и Новой Англии, а оттуда на юг через Атлантический океан в его наиболее расширенной части между Северной и Южной Америкой, чтобы перезимовать в Южной Бразилии и Аргентине. Весенний перелет происходит в более западных районах — через Амазонию, Панамский перешеек, Мексиканский залив, долину Миссисипи и прерии Канады в область, расположенную к западу от Гудзонова залива, откуда буро-крылые ржанки распространяются к западу и востоку по своим местам гнездования в Арктике. Общая протяженность маршрутов этой петлеобразной миграции составляет 25 600 км!

В данном случае причина таких перелетов, вероятно, обусловлена эколого-трофическими факторами. Осенью бурокрылые ржанки находят обильный корм в тундрах Канады и на северозападных берегах Атлантического океана. После этого они совершают безостановочный перелет через Атлантику. Ко времени весеннего перелета атлантическое побережье Канады еще покрыто снегом и окутано густыми туманами, а на западном пути, проходящем через Панаму, Мексику и долину Миссисипи, уже устанавливается теплая погода и много пищи для птиц.

Примерно по тем же причинам совершают петлеобразную миграцию и чернозобые гагары в России. Из гнездового ареала на севере Евразии осенью они направляются на юг к Черному и Средиземному морям. Весной эта популяция мигрирует сначала на северо-запад к Балтийскому морю, затем к северо-востоку и, наконец, к востоку к традиционным местам гнездования на севере Евразии. Чернозобые гагары, окольцованные в районе Куршской косы в южной части Балтийского моря во время весеннего перелета, были повторно встречены в обширных районах Северной Сибири вплоть до устья р. Лены на востоке. Общая протяженность перелета от Черного моря через Балтийское до р. Лены составляет около 7500 км, тогда как расстояние по прямой линии между крайними точками маршрута гораздо короче. Причина этой петлеобразной миграции в том, что весной в западных частях Европы озера раньше освобождаются ото льда, чем в восточных с их континентальным климатом. Для чернозобой гагары открытая поверхность водоемов необходима не только для

лова рыбы, но и как взлетно-посадочная площадка, поскольку эта птица не может ни взлетать с земли, ни приземляться.

Петлеобразную миграцию совершает также жулан, причем не только в Средиземноморье, но и на значительно более обширной территории. По данным бельгийского исследователя Р. Верхейена, узел этой петли в Африке располагается примерно на юге Судана, откуда осенью поток жуланов устремляется далее на юг этого материка, тогда как во время весеннего перелета на юге Судана маршрут отклоняется к северо-востоку и проходит к востоку от Средиземного моря. Случается, что жуланы во время миграции проникают далеко на юг Африки.

Петлеобразную миграцию жулана объясняли и воздействием ветров. Однако в этом случае вполне могло сказаться влияние исторического фактора, так как жулан, вероятно, проник в Европу из Азии. Его самый восточный путь перелета в Африку — через юг Аравийского полуострова — видимо, наиболее древний, тогда как происхождение восточной петли, которую проделывает жулан, направляясь в Европу, можно было бы объяснить за счет отклонения маршрута европейской популяции в более позднее время.

Гренландская популяция обыкновенной каменки, упоминавшейся выше, совершает петлеобразную миграцию над Северной Атлантикой между Гренландией и Европой, очевидно, чтобы наилучшим образом воспользоваться попутными ветрами.

У горной славки (*Sylvia cantillans*) тоже наблюдается петлеобразная миграция, но подробный маршрут ее пока не известен. Мы знаем лишь, что этот вид обильно встречается в Египте во время весеннего перелета, но во время осеннего перелета его там нет.

К птицам, которым, по-видимому, присуща петлеобразная миграция, относятся также обыкновенный перепел, сизоворонка, обыкновенная иволга, славка Рюппеля, светлобрюхая пеночка, пальмовая древесная славка (*Dendroica palmarum*) и чернолобый сорокопут.

Возвратный перелет

Как упоминалось выше, в периоды перелетов ближние мигранты испытывают сильное влияние изменений погоды, которые определяют их отлет в летние и зимние местообитания. При ухудшении погоды может даже произойти возвратный перелет. Это означает, что птицы улетают обратно в только что покинутые ими места. Таким образом, перелет происходит в обратном направлении по отношению к нормальному для данного времени года.

Возвратный перелет ближних мигрантов из-за неблагоприятных погодных условий, разумеется, важен для выживания. Он происходит только в период, когда птицы находятся в состоянии готовности к перелету. Если же птицы начали откладывать яйца, упомянутое состояние проходит и ближние мигранты остаются в местах гнездования даже при неблагоприятной погоде.

Заметим, что не все ближнеперелетные виды или особи при резком ухудшении погоды в конце зимы — начале весны вновь улетают к югу. Часть из них остается и вступает в единоборство с капризами погоды, рискуя погибнуть от нехватки пищи. Холод, снег и лед, по-видимому, не устрашают большинство голарктических птиц, если, конечно, они не испытывают голод. Пластинчатоклювые птицы, например, нередко стойко переносят и холодную погоду, и даже продолжительный период бескормицы.

Возвратный перелет у ближних мигрантов чаще всего имеет ограниченное значение и обычно прекращается, как только птицы достигнут мест с подходящими экологическими условиями для существования данного вида. Там они остаются в ожидании лучшей погоды и потом вновь устремляются к своим постоянным местам гнездования.

Возвратные перелеты отмечались у всех голарктических ближних мигрантов. В Европе они особенно часто наблюдаются у жаворонков, коньков, дроздов, зябликов и

скворцов, которые весной первыми прилетают в северные районы и, естественно, больше фиксируют на себе внимание, чем другие виды.

Для дальних мигрантов возвратный перелет не столь характерен; в больших масштабах он наблюдается лишь у черных стрижей, ласточек и белых трясогузок, а в конце лета — у молодых птиц некоторых видов. Белая трясогузка одной из самых первых среди дальних мигрантов прилетает весной в места гнездования. Этот вид фактически находится на грани между дальними и ближними мигрантами: шведские белые трясогузки зимуют, например, в Северо-Восточной Африке и странах Ближнего Востока.

Ласточки и черные стрижи, которые питаются воздушным планктоном — летающими насекомыми, естественно, очень чувствительны к неблагоприятной погоде, которая может свести на нет их пищевые ресурсы. Эти птицы могут улететь «обратно» независимо от того, возникает ли такая ситуация в периоды миграций или размножения.

Возвратный перелет может также происходить осенью, когда в связи с исключительно теплой погодой задерживается отлет птиц к югу и даже происходит эпизодическое перемещение их к северу. Например, 13 ноября из-за необычно высокой температуры деревенские ласточки мигрировали к северу через южную часть Балтийского моря, тогда как обычно они покидают Скандинавские страны в августе — октябре.

Трудно объяснить, что вызывает возвратный перелет молодых особей дальних мигрантов в конце лета и осенью, так как эти миграционные движения, по-видимому, не зависят от погоды. Такой возвратный перелет наблюдался у многочисленных представителей родов *Sylvia* и *Phylloscopus*, а также у малой мухоловки. В этой связи можно упомянуть и о миграциях молодых особей серых цапель и некоторых других видов. В большинстве случаев люди мало обращают внимание на возвратный перелет дальних мигрантов. Объяснение тут простое: большинство птиц этих видов отличается небольшими размерами и летит ночью. Возвратный перелет этих видов устанавливается по повторным встречам окольцованных птиц и на основании статистической обработки полевых наблюдений. Многочисленные опыты по изучению ориентации птиц, содержащихся в клетках, показали, что у ряда особей проявляется тенденция к перелету в направлении, противоположном нормальному для данного сезона.

Анализ связи между погодой и встречаемостью птиц показал, что ветровой занос или случайное распространение птиц отмечались чаще, чем целенаправленный возвратный перелет. Впоследствии были установлены случаи возвратного перелета у многих других видов, особенно среди славков, пеночек и других певчих птиц.

Какие факторы заставляют птиц лететь в неверном направлении и как это может повлиять на их жизнь? По-видимому, объяснение надо искать частично во внешних причинах (влияние погоды), частично — во внутренних (нарушения или особые свойства в механизме ориентации). Среди метеорологических факторов важнейшее место исследователями отводится теплой антициклональной погоде в районе нарушения курса перелета. Вероятно, она пробуждает у птиц «весенние чувства», что стимулирует более или менее продолжительный «весенний перелет» перед отлетом птиц осенью или даже во время осеннего перелета.

Внутренний фактор, который вызывает возвратный перелет, — это, по всей вероятности, утрата способности к ориентации. Отдельные особи, и, очевидно, прежде всего молодые птицы, могут допустить ошибку в ориентации на 180° вследствие того, что у них ориентационный аппарат еще полностью не сформировался или содержит какие-то дефекты. В опытах по изучению ориентации у птиц, содержащихся в клетках, поразительно часто обнаруживалось вслед за основным направлением перелета прямо противоположное.

«Взрывной» перелет (перелет молодых птиц)

Молодые птицы некоторых видов, научившись летать, могут в любую погоду перемещаться на обширные расстояния, будто их разносит взрывной волной из

гнездовых районов. Такие перелеты молодых птиц не очень удачно называют «взрывными». Их можно спутать с регулярными сезонными миграциями, которые предпринимаются молодыми особями некоторых видов (например, беркут, орлан-белохвост, синицы), но это перелеты совсем иного рода. В англоязычной литературе встречается также термин «домиграционные передвижения» (pre-migratory movements). В русской литературе близкий термин — послегнездовые кочевки.

Взрывной перелет у годовалых птиц некоторых видов имеет преимущественно северное направление. Это относится к североамериканским цаплям — квакве (*Nycticorax nycticorax*), большой белой (*Egretta alba*), малой голубой (*E. caerulea*) и снежной цаплям (*E. thula*), а также к белоголовому орлану. 79% молодых квакв, окольцованных в августе — сентябре в Массачусетсе, было повторно обнаружено в том же году на расстоянии до 750 км к северу от упомянутого штата. Было также установлено, что годовалые особи и других видов цапель совершают перелеты на сотни километров к северу, едва научившись летать.

У европейских цапель, например, серой, рыжей и кваквы (имеется в виду другой подвид, отличный от американской кваквы), перелет молодых птиц имеет более типичный «взрывной» характер: они откочевывают в разные стороны. Взрывной перелет выражен и у каравайки. Молодые птицы, окольцованные в Венгрии, через несколько месяцев были повторно встречены в Бельгии, Норвегии, России, Италии (на Сицилии), Франции, Испании и Алжире! У многих австралийских видов цапель тоже наблюдается взрывной перелет. Например, малая белая цапля летит как на Новую Гвинею, так и в Новую Зеландию.

Молодые особи белоголового орлана, только что покинувшие родное гнездо, тоже могут совершать перелеты на большие расстояния. Птенец этого вида, окольцованный в гнезде во Флориде в феврале, был обнаружен 15 апреля на расстоянии примерно 2400 км севернее, в канадской провинции Нью-Брансуик! И это вовсе не единичный случай. В мае большое число только что научившихся летать особей данного вида обычно летит из Флориды в Канаду и на крайний север США.

Взрывной перелет выражен и у молодых скворцов. Эти птицы, научившись летать, передвигаются крупными стаями. Такие своеобразные кочевки предпринимаются в поисках пищи в начале лета и могут увести молодых скворцов за сотни километров к северу от родных гнездовий. Например, молодые скворцы, появившиеся на свет в Швейцарии, были обнаружены в 400—500 км к северу. У других популяций скворцов перелет в молодом возрасте в целом осуществляется в том же основном направлении, что и во время осеннего перелета, который, таким образом, оказывается разделенным на два периода.

У чибиса тоже выражен взрывной перелет молодых птиц, но в данном случае направление перелета имеет четкую южную или юго-западную ориентацию у всей популяции.

В этой связи надо сказать о перелете молодых особей у лазоревки и больших синиц. Он изучался по данным кольцевания в Германии. На первом году жизни эти птицы летят из мест гнездования преимущественно к юго-западу или северо-востоку (т. е. в тех же направлениях, что и основной курс сезонных миграций многих видов птиц) и могут пересечь необычайно большие расстояния: лазоревка — до 850 км, большая синица — до 1400 км. Рассматриваемые перелеты, по-видимому, совершаются главным образом в период с октября по май. Исследования, проведенные в Швейцарии, показали, что у лазоревки все молодые особи перелетные, а все взрослые — оседлые.

Взрывной перелет молодых птиц происходит также у чаек, пластинчатоклювых и хищных птиц, хотя и не в столь больших масштабах, как у упоминавшихся ранее видов.

Что же является причиной взрывных перелетов молодых птиц? По всей вероятности, у большинства видов это способ добычи пищи на обширных территориях в период, когда популяция достигает наибольшей численности и потому соответственно возрастает конкуренция.

Инвазионный перелет

Под инвазионным перелетом понимаются такие передвижения птиц, которые ни во времени, ни в пространстве не являются регулярными. Они совершаются столь большим числом особей одного и того же вида, что существенно влияют на среду районов инвазии. Инвазионные перелеты нередко вызываются необходимостью регулирования численности популяции в исходном районе или колебаниями пищевых ресурсов. Наиболее известна теоретическая модель, предложенная Свездсоном. Этот исследователь утверждал, что инвазионные виды могут осуществлять перелеты каждый год, но при обилии кормовых ресурсов в гнездовом районе они или резко ограничиваются, или даже совсем прекращаются. Инвазионный и обычный сезонный перелет — это разные формы приспособления птиц к колебаниям в запасах пищи, только в первом случае речь идет о колебаниях в течение года, а во втором — о сезонных. Инвазионный перелет может привести к последующему гнездованию в районе, где расселяющийся вид ранее вообще не размножался либо размножался крайне редко. Вместе с тем рассматриваемый термин в принципе не распространяется на расселение вида или расширение его ареала в результате так называемой удлиненной миграции.

Инвазионные мигранты представлены многими видами и встречаются среди оседлых, кочующих и перелетных птиц. Среди последних, за немногими исключениями, могут совершать инвазии только ближние мигранты. В отдельные годы и нерегулярно они вдруг появляются в огромной массе в зимних местообитаниях. К таким птицам относятся, например, юрок, обыкновенная чечетка и свиристель.

Оседлые и кочующие птицы (клест-сосновик, клест-еловик, шур и др.) совершают четко выраженные инвазионные передвижения, часто приобретающие характер подлинных миграций.

Все вышеупомянутые птицы питаются семенами и ягодами, что характерно для большей части инвазионных видов. Урожай семян древесных пород сильно колеблется от года к году, особенно в северных хвойных лесах, что отражается на численности птиц, питающихся семенами. После ряда лет с хорошими урожаями семян численность популяций таких птиц возрастает. Когда же урожай плохой и кормов не хватает, птицы вынуждены мигрировать в другие районы, чтобы не погибнуть от голода.

При чрезмерно высокой плотности популяции в обычных гнездовых районах тоже возникает проблема пропитания, и поэтому может произойти массовый отлет птиц в другие местности.

Совершать инвазионные перелеты могут не только те птицы, которые гнездятся в северных хвойных лесах, но и те, гнездовой ареал которых находится в смешанных широколиственно-хвойных лесах. Примеры — сойка и большой пестрый дятел. У кедровки, представленной в Евразии одним подвигом в смешанных лесах, а другим — в хвойных, первый может совершать инвазионные перелеты в случае, если не уродились плоды лещины или лесные орехи (его основная пища), а второй — в случае нехватки в тайге кедровых орехов. Инвазии второго подвида происходят гораздо чаще, и в них принимают участие преимущественно молодые птицы.

Птицы степей и саванн также могут предпринимать инвазии. У дроф это наблюдается редко, у рябков разных видов чаще. К инвазионным птицам относится и розовый скворец, подобно многим вьюрковым и попугаям питающийся семенами в саваннах.

Многие виды насекомоядных птиц становятся инвазионными в тех случаях, когда огромные массы саранчи, термитов или муравьев перемещаются в новые районы. Случайный избыток насекомых в какой-либо местности, по-видимому, привлекает многие виды птиц из обширных окружающих территорий.

В умеренных областях таких обширных скоплений птиц не бывает. Среди птиц, питающихся грызунами, в Европе, пожалуй, только совы могут быть отнесены к инвазионным видам. Такова, например, белая сова в Евразии и Северной Америке. Мохноногий и воробьиный сычи в Европе, а также американский большой серый сорокопут (*Lanius excubitor borealis*) в Северной Америке могут совершать инвазии за пределы обычных гнездовых районов. Колебания численности мелких грызунов так же стимулируют инвазии всех трех видов сов, как неурожай семян — инвазии питающихся ими птиц.

Клест-еловик, вероятно, наиболее изученный или, по крайней мере, наиболее часто наблюдавшийся вид из инвазионных птиц в Европе. Он гнездится в хвойных лесах Евразии и по своему поведению — скорее кочующая или оседлая птица, которая только в отдельные годы совершает более дальние миграции типа инвазий.

С 1900 по 1965 г. инвазионные перелеты клеста-еловика в Юго-Западную Европу отмечались всего 16 раз, причем с интервалами от одного года до 17 лет. В годы таких перелетов клест-еловик иногда удалялся от обычного гнездового района на 4 тыс. км. Выяснилось, что часть окольцованных птиц возвращалась в пределы гнездового района в течение года после инвазии, но есть случаи гнездования и в районах нового расселения.

Среди воробьиных птиц наиболее широко отмечается инвазия свиристеля, что зависит от его внешней привлекательности и мелодичности издаваемых им звуков. Влияет также тот факт, что обычно свиристель предпочитает останавливаться в городах и других населенных пунктах. Именно поэтому на него было обращено внимание во время его инвазий в Европе. Свиристеля считали предвестником бедствий, о чем свидетельствуют некоторые его названия: голландское *pestvogel* — «птица чумы», немецкое *Kriegsvogel* — «птица войны». Покидая свои гнездовые районы в хвойных лесах Северной Евразии, свиристели могут периодически заполнять всю Европу.

Среди птиц, гнездящихся в смешанных лесах, могут совершать инвазии вечерний дубонос, пурпурный чечевичник, буроголовая синица (*Parus hudsonicus*), буроголовая гаичка (*P. atricapillus*), московка, сибирские популяции обыкновенного поползня и рябинника. Изредка могут предпринимать инвазии большая синица и лазоревка, коноплянка, щегол и обыкновенная зеленушка.

Саджа, которая обычно гнездится в степях западной части Центральной Азии, иногда может распространяться в Европу, причем ряд инвазионных волн проникает далеко на запад (иногда до Британских островов). Последние случаи отмечались в 1888 и 1900 гг. Причины инвазии саджи в Европу гораздо труднее выяснить, чем причины инвазии лесных птиц. В сухих степях и саваннах Азии и Африки исключительная засуха часто вызывает массовые перелеты разных видов садж и рябков.

Многие из инвазионных мигрантов никогда более не возвращаются в районы, где они появились на свет, но только небольшая часть из них размножается в районах нового расселения. Для многих видов инвазионный перелет — это путь без возврата; тем самым регулируется динамика популяции в соответствии с пищевыми ресурсами. Однако на ход инвазии влияют многие факторы среды, которые могут варьировать в разные годы и у разных видов. Поэтому обобщенную картину хода инвазии представить невозможно.

Перелет на линьку

Как правило, смена оперения у птиц происходит каждый год (за исключением серого журавля, который линяет через год), а у некоторых видов линька бывает даже два-три раза в году и чаще. Многие перелетные птицы линяют дважды в год, но родственные им виды, не совершающие перелетов, сменяют оперение только один раз. У видов черноголовой славки, относящихся к дальним мигрантам, линька бывает два раза в году, а у оседлых популяций (на Корсике и Мадейре) — лишь один раз. Видимо, у перелетных птиц перья скорее изнашиваются, чем у оседлых..

Многие виды птиц, например пластинчатоклювые, погоныши и чистики, во время линьки утрачивают способность летать. Это создает особые проблемы, которые решаются разными способами. Некоторым видам птиц приходится совершать перелеты на линьку в определенные места. Например, многие виды пластинчатоклювых предпринимают *специальные перелеты на линьку*, которые происходят после периода размножения, но до осеннего перелета (это особенно характерно для селезней некоторых видов уток).

Перелеты на линьку и районы линьки для каждого вида весьма специфичны и нередко различаются у разных популяций. У некоторых видов эти районы постоянны, у других — могут варьировать от года к году.

Перелет на линьку у разных видов практически может осуществляться в любых направлениях, в том числе даже в противоположных направлениях последующего осеннего перелета. Часто районы линьки на море и на озерах по площади довольно ограничены, и там скапливаются сотни тысяч птиц определенных видов. Сроки перелета на линьку могут колебаться от года к году и зависят от того, рано или поздно происходило гнездование. Такая временная изменчивость характерна для ближних мигрантов, к которым относится, например, большинство уток. В отдельные годы, когда перелет на линьку может по каким-либо причинам задерживаться, утки не успевают достичь мест линьки прежде, чем утратят способность летать. В таких случаях им приходится останавливаться на акваториях, расположенных на пути перелета, или даже остаться в районе гнездования и линять там.

Места линьки могут находиться за тысячи километров от районов гнездования и столь же далеко от мест зимовок, но чаще всего они расположены ближе к местам гнездования. В Лапландии на одних и тех же озерах можно из года в год наблюдать селезней определенных видов уток (морская чернеть, черный турпан, морянка, синьга, шилохвость и др.), которые прилетают туда на линьку, тогда как самки всего в нескольких километрах от этих озер насиживают в это время птенцов или плавают с выводками.

Очевидно, тот факт, что селезни летают на линьку к определенным акваториям, в то время как самки большинства видов линяют на озерах в гнездовых районах, имеет большое биологическое значение, иначе эти привычки должны были бы давно исчезнуть в процессе естественного отбора. В чем состоят упомянутые преимущества, сказать трудно. Возможно, это связано с пищевыми ресурсами. Ведь, например, озера, подходящие для гнездования, не всегда изобилуют пищей, поэтому расселение по многим озерам может иметь значение для выживания. Концентрация линных самцов на определенных озерах является *своеобразным средством регулирования* численности популяции. Во всяком случае путь перелета на линьку и сам выбор мест линьки у многих видов уток в географическом отношении столь четко зафиксированы, что такое миграционное поведение можно объяснить лишь наследственно обусловленным. В то же время у целого ряда видов маршруты перелетов на линьку и выбор мест линьки значительно варьируют. Многие виды гусей тоже являются линными мигрантами, но в данном случае речь идет о неполовозрелых одно-двухлетних птицах, которые летят к определенным местам линьки. Взрослые птицы (обоих полов) линяют в местах гнездования в то время, когда они ухаживают за птенцами.

У пискульки место линьки — Лапландия. Здесь, на обрамленном высокими горами озере с многочисленными островами, сменяют оперение негнездящиеся птицы с обширной окружающей территории. Большинство из них, вероятно, прилетает с юга, где находятся места гнездования данного вида.

Многие другие виды гусей тоже совершают перелеты на линьку к северу. Гуменники и белолобые гуси, обитающие на севере европейской части Евразии и в Западной Сибири, совершают перелеты на линьку в тундровые районы на побережье Северного Ледовитого океана или на Новую Землю, гуменники из Восточной Сибири летят в

дельту Лены или на Новосибирские острова, где также собираются линные белолобые гуси. Исландские короткоклювые гуменники линяют в северо-восточной части Гренландии.

Канадская казарка, завезенная в Великобританию в XIX в., недавно стала летать на линьку из Центральной Англии в северо-восточную Шотландию.

Неустойчивость в выборе мест линьки проявляется и у черной казарки в Сибири и на Аляске. Иногда она линяет на острове Врангеля, иногда — на Аляске.

Пеганки из всего североевропейского ареала скапливаются на линьку в Ваттовом море у североморского побережья Германии и Дании. Поскольку у этого вида птиц самцы, самки и молодые особи линяют все в одном месте, то в некоторых местностях, например у Кнехтзанда, можно одновременно наблюдать до 100 тыс. пеганок.

У уток перелеты на линьку были отмечены у кряквы, серой утки, шилохвостки, синекрылого чирка (*Anas discors*), свиязи, широконоски и др. Огромные стаи этих птиц отправляются на линьку из северных районов европейской части Евразии и Сибири в дельту Волги. Другие популяции этих водоплавающих уток, а также хохлатой чернети совершают перелет за 2 тыс. км из Северной Сибири к одному горному озеру, расположенному в Гималаях на высоте 4500 м. Тысячи особей водоплавающих уток, представленных шестью видами, скапливаются на линьку возле озера в районе города Дельта (Канада).

Маршруты перелетов на линьку у нырков более сложные, чем у других водоплавающих уток.

Селезни гаги совершают грандиозные перелеты на линьку на побережье Балтийского и Северного морей в пределах Дании, Германии. Перелет происходит осенью к югу через пролив Кальмарсунд, южную часть Балтийского моря и Данию к западному побережью Ютландии. Селезни и молодые особи гаги-гребенушки из арктической Канады и Северной Гренландии в июле — августе сотнями тысяч скапливаются на линьку в одном небольшом районе у западного побережья Гренландии. Оттуда в сентябре — октябре они отправляются в юго-западную часть Гренландии. Многие места гнездования гаги-гребенушки в Канаде расположены на расстоянии до 2,5 тыс. км к западу от мест линьки — у берегов Гренландии.

Морянки обычно линяют в местах гнездования или на близлежащих озерах; исключение составляют лишь восточносибирские морянки, тысячами совершающие перелет к северу и меняющие оперение на острове Врангеля. У сибирской гаги линька происходит в местах зимовок у берегов Аляски и Алеутских островов, куда она прилетает еще в августе и потом почти сразу же утрачивает способность летать.

Синьга обитает на севере Скандинавии и европейской части Евразии, откуда она летит на линьку к западному побережью Ютландии. Здесь у берегов острова Реме может скапливаться около 150 тыс. особей этого вида. У черного турпана местами линьки служат озера Лапландии, а у популяции того же вида, гнездящейся на морском побережье, линька происходит в Лим-фьорде.

Среди куликов сравнительно хорошо известен только маршрут перелетов на линьку у фифи. В конце июля и августе часть этих птиц из Европы и, может быть, Азии собирается на линьку в районе Камарг в дельте Роны, а затем они продолжают перелет в Тропическую Африку.

Большой кроншнеп и чибис в Германии тоже совершают перелеты на линьку. Первый из этих видов в большом количестве собирается в июне — сентябре у берегов Ваттового моря. Чибис скапливается на линьку в июле в разных местностях.

Совсем иного характера перелеты на линьку в Африке. Здесь, по данным Р.Моро, по крайней мере, 21 вид совершает перелеты на линьку в северном и южном направлениях в определенные районы. Эти птицы, за исключением пластинчатоклювых, принадлежат к 13 семействам.

До сих пор считали, что перелеты на линьку в Африке происходят у четырех видов хищных птиц (по одному представителю из родов орлов, ястребов, сарычей и разные подвиды черного коршуна), одного вида зимородка, одного — птицы-носорога, одного —

козодоя, трех — голенастых птиц, двух — кукушек, одного — медоуказчика, двух — жаворонков, двух — коньков, одного — каменки и др. Однако нет полной уверенности в том, что эти птицы совершают перелеты именно на линьку. Возможно, здесь большую роль играет поиск источников пищи. Однако, то не исключено, что сходные перелеты на линьку происходят не только в Африке, но и в других тропических областях земного шара.

Вертикальная миграция

Некоторые виды птиц совершают сезонные перелеты между низкими и высокими местностями, хотя расстояние между ними по прямой невелико. Другие виды дважды в день летают на много километров по вертикали.

Вполне естественно, что такие вертикальные миграции преимущественно происходят в горных районах. На Кавказе кавказский улар (*Tetraogallus caucasicus*) осенью мигрирует из биотопов, расположенных наверху среди снегов и облаков, в верхнюю часть лесного пояса, где зимой образуется мощный снежный покров. Другой вид птиц, осуществляющий сезонные вертикальные миграции (хотя и в противоположном направлении), — серпоклюв (*Ibidorhyncha struthersi*). Летом и осенью он гнездится на равнинах в Северо-Восточном Китае, а зимой поднимается в горы, где имеются теплые источники и незамерзающие быстротекущие реки. Приведенные два примера характеризуют виды, которые благодаря вертикальным миграциям в разных направлениях круглый год находятся в оптимальных для себя условиях.

Можно привести много и других примеров вертикальных миграций. Некоторые популяции большеногой курицы (*Eulipoa wallacei*) обитают на крутых скалистых Молуккских островах на высотах порядка 800 м, однако в период гнездования самки мигрируют вниз к побережью, чтобы отложить там яйца в «инкубационных кучах», после чего они снова летят вверх. Научившись летать, птенцы сразу же поднимаются на большие высоты.

Белоголовая водяная горихвостка (*Chaimarrornis leucocephalus*) совершает сезонные вертикальные миграции между местами гнездования, расположенными на высотах более 5000 м в Гималаях, и нижележащими долинами. Краснокрылый стенолаз (*Tichodroma muraria*), который в Гималаях также гнездится выше 5000 м, во многих местах Евразии является вертикальным мигрантом, зимующим на более низких склонах и днищах долин. Многие другие виды птиц в Гималаях тоже совершают сезонные вертикальные миграции.

Голубой рябчик (*Dendragapus obscurus*) гнездится по глубоким ущельям гор штата Айдахо, весной откармливается на низких склонах, а зиму проводит в хвойных лесах на больших высотах. Эта миграция предопределяется трофическими факторами.

Горная куропатка (*Oreortyx pictus*) летом обитает в горах Калифорнии на высотах более 3000 м, но в сентябре, когда начинаются снегопады, спускается до 1500—1800 м, где среда более благоприятная. Весной она устремляется обратно вверх.

Водная миграция

Тот факт, что нелетающие морские птицы, как, например, пингвины, используют плавание как способ миграции, не вызывает удивления. Даже такие прекрасно летающие птицы, как, например, поганки и утки, могут иногда применять этот способ миграции. Водными мигрантами являются также и многие чистики.

После периода размножения многие виды пингвинов широко распространяются вплавь по морским акваториям. Например, златохохлый пингвин (*Eudyptes crestatus*) отплывает за тысячи километров от мест гнездования.

Пингвины передвигаются не только по поверхности воды, но и под нею, что, вероятно, связано с ловом рыбы. Было отмечено, что скорость передвижения пингвина папуа (*Pygosceles papua*) под водой достигает 36 км/час. Этих пингвинов можно встретить в открытом океане более чем за 1 тыс. км от мест гнездования. Птицы постоянно держат курс на север и чаще перемещаются под водой, чем по ее поверхности, так же как мигрирующие киты. Каждый раз, когда пингвины папуа всплывают на поверхность, они издадут характерные звуки. Вероятно, это средство общения, применяемое для сбора стаи.

Как упоминалось выше, многие чистиковые являются водными мигрантами. Тонкоклювые кайры и гагарки разных видов отправляются в плавание из мест гнездования после того, как их птенцы достаточно подрастут и смогут самостоятельно держаться на воде. Птенцы часто покидают свои гнездовья на высоких уступах скал, бросаясь в волны прибоя в ответ на призывные крики родителей, раскачивающихся поодаль на крупных волнах.

Тонкоклювые кайры и, вероятно, также гагарки передвигаются в воде так же, как пингвины. У многих, а возможно, и у всех видов чистиковых линька происходит сразу же после того, как эти птицы отправляются в плавание. Чистик преодолевают по воде большие расстояния. Толстоклювая кайра может проплыть более 1 тыс км вдоль западных берегов Гренландии. Ежегодно покидая места гнездования в конце лет, она вместе со своими птенцами, умеющим летать, плывет примерно 500—600 км до кромки паковых льдов в Северном Ледовитом и Атлантическом океанах. Одна часть популяций этого вида направляется по воде к югу, другая — к северу третья — к западу.

Поганки, которые, конечно, умеют летать, тоже совершают водную миграцию. Так, чомга и серошекая поганка плывут к югу вдоль западного берега Балтийского моря, держась 150—200 м от суши. Эта миграция может происходить и днем и ночью (хотя поганки, как правило, перелеты совершают по ночам). Не исключено, что водная миграция поганок во многом обусловлена поисками пищи, в процессе добывания они могут долго плыть под воде, перемещаясь иногда более чем на 50 м. Водная миграция наблюдается также у красношейной поганки, чернозобой и краснозобой гагар.

Сухопутная миграция

Среди нелетающих сухопутных мигрантов выделяются пингвины. У многих видов этих птиц места гнездования в Антарктике и на субантарктических островах могут быть удалены от свободных ото льда акваторий. Сухопутные миграции пингвинов нередко представляют собой необычное зрелище. Тысячи особей тех или ин видов передвигаются обширной колонной гусиным шагом через ледяные и снежные пустыни. Птицы перемещаются не только в вертикальном положении; нередко они скользят по поверхности на животе и отталкиваясь ногами и крыльями.

Сухопутные миграции к местам гнездования характерны, например, для пингвинов Адели (*Pygoscelis adelaе*) и императорских пингвинов (*Aptenodytes forsten*). Пингвин Адели, направляясь по шероховатому паковому льду к местам гнездования, преодолевает расстояние до 100 км, тогда как императорский пингвин, самый крупный представитель этого семейства, проходит 75—150 км.

Самка пингвинов откладывает одно-единственное яйцо и сразу же направляется обратно к открытому морю, тогда как самец в течение 64 суток насиживает яйцо и первое время кормит вылупившегося птенца. Появление на свет малышей происходит в июле — августе в кромешной тьме в середине антарктической зимы. Вскоре после этого самка возвращается к гнездовью, чтобы сменить самца. Последний же уходит в море, чтобы откормиться после долгого поста. Через 2—3 недели он снова приходит к самке и птенцу. После этого родители выкармливают птенца совместно, совершая длительные походы за кормом далеко в море. Но, по мере того как весной вскрываются паковые льды, расстояние до открытой воды постепенно уменьшается. В декабре — январе птенцы становятся самостоятельными. Через несколько месяцев взрослые императорские пингвины начинают очередной цикл размножения

Некоторые виды летающих птиц тоже совершают сухопутные маршруты. Горная куропатка в Калифорнии два раза в году карабкается вверх по склонам гор на 1,5 км по вертикали. Американская лысуха (*Fulica americana*) в Орегоне идет вдоль берегового уступа по самым сухим местам в обширном заболоченном районе. Однажды майским утром около 8 тыс. лысух прошли к северу мимо одного и того же места, а общая численность мигрирующих лысух за четыре дня там оценивалась в 10 тыс. особей.

В то время, когда в Северной Америке еще мало сказывалось влияние человека, там широко встречалась обыкновенная индейка (*Meleagris gallopavo*). Эта птица совершала миграции пешком и короткими перелетами через восточную часть этого материка.

Наконец, следует упомянуть, что во время линьки гуменник движется пешком по сибирской тундре.

Погодная миграция

Стрижи разных видов весьма приспособлены к существованию в воздушном пространстве, где они добывают себе пищу и осуществляют многие важные жизненные функции. Большинство этих птиц живет в тропиках, но некоторые виды гнездятся в умеренных районах Евразии и Северной Америки; среди них наиболее известен черный стриж (*Apus apus*), который изучался в Европе.

Оказалось, что черный стриж совершает не только сезонные миграции в Африку и обратно. Во время его короткого пребывания в северных широтах у него наблюдается и своеобразная «погодная миграция». Черные стрижи в основном питаются мелкими насекомыми, летающими в воздухе, причем встречаемость этих насекомых сильно зависит от погоды. При низких температурах или во время длительных периодов дождей воздушный «планктон» может почти совершенно исчезнуть, и черные стрижи лишаются пищи. Им приходится совершать перелет из «голодного» района (откуда они обычно стаями мигрируют на юг) туда, где больше пищи.

Черный стриж может «предчувствовать» приближающиеся циклоны и заблаговременно избежать непогоды. Подобная погодная миграция может происходить у черного стрижа даже в период насиживания яиц и ухода за птенцами. Стрижи могут оставить яйца и птенцов на несколько суток. Надо заметить, что птенцы почти у всех видов птиц на некоторое время сохраняют материнское тепло, и у птенцов черного стрижа это свойство выражено в наибольшей степени. В периоды похолодания или дождей в отсутствие родителей у птенцов даже может понизиться температура тела и сократиться жизненная активность. Они словно погружаются в состояние оцепенения и не требуют никакой еды. В Финляндии отмечалось, что птенцы черного стрижа могут голодать 9 суток, а во Франции — до 21 суток. В Северной Америке погодная миграция констатировалась у американского черного стрижа (*Apus niger*).

Соответствующее поведение, по-видимому, присуще и другим видам стрижей, встречающимся в северных широтах.

Питьевая миграция

В пустынях и других аридных районах встречается много видов крупных и мелких млекопитающих и птиц, которые редко пьют воду или вообще ее не потребляют. Это относится также к некоторым видам пресмыкающихся. Все эти животные, видимо, могут удовлетворять потребность в воде за счет поглощаемой ими пищи. В пустынях Австралии 71 вид птиц (60%) из изученных 118, как выяснилось, не зависят от воды, т. е. не замечалось, чтобы они пили или посещали водоемы даже тогда, когда максимальные температуры достигали 25°C и более. Подобная выносливость, естественно, имеет большое значение для выживания птиц в Австралии, где пустыни — преобладающий тип природных ландшафтов. В пустыне Намиб на юго-западе Африки 5,4 вида птиц (70%) из 77 не потребляют воду.

Другие виды птиц, обитающие в пустынях и степях, обнаруживают зависимость от воды. Часть из них, особенно саджа и рябок, живут в аридных районах, где воды не бывает или в течение длительных периодов, или никогда. Саджа находит выход из этого положения, совершая миграции на большие расстояния к определенным источникам воды.

Саджа и рябки обитают в аридных районах Африки, Азии и Европы. Для того чтобы напиться, все виды этих птиц ежедневно преодолевают большие расстояния. Такое поведение мы называем «питьевой миграцией» за недостатком более подходящего термина. Питьевая

миграция выражена также у белобрюхого (*P. alchata*) и намаквского (*P. namaqua*) рябков. У них перелет происходит стаями в десятки тысяч особей.

Еще один вид — полосатый рябок (*P. lichtensteinh*), тоже обитающий в Сомали, летит к местам водопоя в сумерках, а иногда и в полной темноте. В Биканире, в Северной Индии, четыре вида рябков (в том числе упоминавшийся выше *P. eximius*) совершают питьевые миграции стаями в сотни тысяч особей. На берегу Евфрата у Багдада в Ираке на водопой собираются около 80 тыс. рябков. В Турции в июле каждое утро в одно и то же время у источника воды собиралась стая, насчитывавшая не менее 50 тыс. рябков.

Только в немногих случаях известны точные расстояния питьевых миграций саж и рябков. Например, отмечался перелет на 57 км в оба конца. Рябки летят быстро, со скоростью около 60 км/час, так что они покидают своих птенцов не более чем на два часа.

Саджа и рябки не обнаруживают признаков группового поведения, за исключением периодов питьевой миграции. Обычно они не гнездятся колониями и ночуют поодиночке на земле. Почему же они образуют такие громадные стаи во время ежесуточных перелетов к водоемам? Во-первых, в сухие периоды источники воды немногочисленны, поэтому возле них и концентрируется огромное число птиц. Во-вторых, возможно, ежедневные сборища у воды имеют еще какую-то функцию кроме утоления жажды.

НАПРАВЛЕНИЯ МИГРАЦИЙ

Существует общепризнанное мнение, что весной и осенью птицы совершают перелеты между своими летними и зимними местообитаниями и что эти миграции в общем происходят с юга на север или в противоположном направлении. Это мнение в самых общих чертах справедливо в отношении большинства миграционных движений перелетных птиц. Однако, например, для перелетных птиц Европы главное направление миграций ориентировано с юго-запада на северо-восток и соответственно в обратном направлении.

В целом же миграции птиц весной и осенью в северном полушарии как в Старом, так и в Новом Свете происходят практически во всех направлениях: с запада на восток, с востока на запад, а осенью или в конце лета даже к северу. Некоторые популяции тонкокловых кайр в Европе (Британские и Фарерские острова, Гельголанд и Готланд) совершают перелеты из мест гнездования к северо-востоку, северу и северо-западу, чтобы провести зиму в богатых пищевыми ресурсами участках вдоль побережья Норвегии. Обыкновенные чайки из Чехословакии летят вдоль речных долин к северу и северо-западу, чтобы перезимовать в районе Северного моря. Другие чайки, с Черного моря, мигрируют на запад, к местам зимовок у Средиземного моря. Американские красноголовые нырки (*Aythya americana*) гнездятся на озерах в районах прерий Северной Америки до штата Юта на западе, осенью они мигрируют оттуда на восток, к побережью, поворачивают на юг и следуют вдоль берега до южной оконечности Сконе; далее у косы Фальстербу они берут курс прямо на восток, а от Смигенхука вновь поворачивают к северо-востоку, в сторону Балтийского моря. Этот пример показывает, что морские птицы обычно предпочитают лететь в обход, вдоль берега, вместо того чтобы пересечь сушу кратчайшим путем.

Многие воробьиные, гнездящиеся в центральной части Северной Америки, совершают перелеты к востоку, в прибрежные районы, где зимы довольно мягкие. Так делают, например, пурпурный чечевичник (*Carpodacus purpureus*) и вечерний дубонос (*Hesperiphona vespertina*). Розовый скворец, который гнездится в пуштах Венгрии и степях России, осенью мигрирует на 3 тыс. км к востоку, в Индию, тогда как его близкий сородич — обыкновенный скворец — из своих мест гнездования в европейской части Евразии улетает к западу, в Западную Европу. Черноголовая овсянка, которая гнездится в Юго-Восточной Европе, также совершает перелеты в Индию. Эта овсянка и

розовый скворец— единственные южноевропейские птицы, которые проводят зиму в Индии. Пуночки, гнездящиеся в северо-восточной части Гренландии, были встречены на северо-востоке европейской части Евразии, но каким образом они туда попадают, пока не ясно: то ли они летят к западу, то ли к востоку, огибая район Северного полюса. В то же время известно, что западногренландские пуночки регулярно совершают перелеты к юго-западу на Северо-Американский материк.

Птицы мигрируют не только весной и осенью. Фактически перелеты происходят круглый год; всегда есть несколько видов, мигрирующих даже в пределах, например, Европы. Но весенние и осенние перелеты составляют кульминацию этого процесса. Эти резко выраженные перелетные сезоны во времени растягиваются более чем на четыре месяца. Можно сказать, что весенний перелет в Европе происходит в феврале — июне, а осенний — в июне — ноябре. Такая продолжительность перелетных сезонов, разумеется, зависит от того, сколько видов участвует в перелете. У каждого вида свои сроки перелетов. Для многих перелетных птиц, гнездящихся в южном полушарии, сроки перелета, разумеется, диаметрально противоположны по сравнению с календарем меридиональных перелетов в северном полушарии. Однако там тоже происходят перелеты и в широтном направлении (к западу или к востоку).

У каждого вида перелетных птиц можно четко различить унаследованное миграционное поведение, включающее такие важные показатели, как направление и сроки перелета. Независимо от того, летят ли птицы днем или ночью, они следуют из года в год, как правило, определенным для каждого вида специфическим моделям во времени и пространстве. Некоторые виды летят узким фронтом, другие — широким. Сухопутные птицы, обитающие во внутренних районах материков, в основном летят над сушей, тогда как морские птицы, как правило, движутся вдоль берегов морей и океанов. Парящие птицы используют восходящие потоки теплого воздуха, чтобы подняться на большую высоту и затем перемещаться в привычном для данного вида направлении, что помогает им сэкономить энергию.

Большинство видов птиц пролетает огромную часть пути без приема пищи, но есть и такие виды, которые подкармливаются во время перелетов. В качестве примеров приведем ласточек и в Африке — луговых и степных луней. Во время перелета через саванны Африки эти луни, заметив на полях добычу, тут же ее хватают.

Термины «путь», «трасса» или «линия» при рассмотрении перелетов, относятся к определенным географическим районам, над которыми регулярно пролетают те или иные виды птиц или которые используются как места отдыха и питания во время перелетов. Пути перелета чаще всего простираются над материками и океанами широким фронтом, но нередко сужаются до нескольких километров. Лишь иногда за счет специфических особенностей рельефа они сужаются настолько, что действительно отвечают термину «линия».

Выше упоминалось, что на ранней стадии изучения перелетных птиц возникли две точки зрения о конфигурации путей миграции. Одни ученые утверждали, что миграция осуществляется узким фронтом, чаще всего - вдоль берегов морей или речных долин, тогда как другие полагали, что птицы летят широким фронтом. В настоящее время на основе обширной информации можно сказать, что оба мнения правомочны, но наиболее распространен перелет широким фронтом. Одни виды птиц предпочитают первый, другие — второй тип перелетных маршрутов, но большинство применяют оба типа; конкретный выбор зависит от характера рельефа и других факторов, специфичных для каждого вида. При этом большое значение приобретает унаследованная склонность данного вида к перелету в определенном направлении, а также особенности биологии и экологии птиц. Конечно, водные и болотные птицы охотнее всего совершают перелеты над такими районами, где могут удовлетворить свои экологические потребности в отдыхе и пище. Для перелетов таких птиц наиболее подходящими путями служат низменные побережья.

Возможно, путь миграций птиц долгое время следовал вдоль края ледникового покрова к свободным ото льда северным районам Евразии. Многими арктическими и

северо-бореальными видами птиц этот путь используется и в настоящее время. Богатые пищей озера и их заливы, болота, а также речные долины, представляют собой исключительно привлекательные места для перелетных уток и куликов. Так же как и 10 тыс. лет назад, эти факторы среды оказывают большое влияние на выбор путей перелета птиц.

Естественно, что во время перелетов сухопутные птицы стараются избегать обширных водных пространств. Массы птиц нередко летят над перешейками, мысами, полуостровами, архипелагами и отдельными островами, которые образуют нечто вроде мостов через акватории. Коса Фальстербу и район Босфора — примеры таких «мостов» в Европе; Кипр, Малакка, архипелаги Индонезии, Филиппины и Японские острова — в Азии; Панамский перешеек, полуострова Юкатан и Флорида — в Америке.

Хотя большие массы птиц во время перелетов ежегодно используют вышеупомянутые пути, все же преобладающая часть мигрантов летит широким фронтом через акватории, например через Мексиканский залив, и такие моря, как Средиземное, Восточно-Китайское, Карибское.

Многие водные птицы стремятся избегать длительных перелетов над сушей. Пестроногая крачка из своих мест гнездования в Северо-Западной Европе летит на юг вдоль западных берегов Европы и Африки вплоть до южной оконечности последней, откуда часть птиц продолжает путь к северо-востоку вдоль берега Индийского океана. Сходный путь используют почти все крачки, а также чайки.

Высокие горные хребты тоже нередко служат преградой на путях перелета, хотя за последние десятилетия с помощью телеметрии и непосредственных наблюдений удалось выяснить, что многие виды птиц могут лететь на столь больших высотах, что им не препятствуют даже Гималаи. Раньше же считали, что многие виды во время сезонных миграций огибают, например, Альпы и Гималаи. В то же время отмечалось, что, например, горный гусь (*Anser indicus*), а также утиные и воробьиные перелетают через Гималаи. Через вершины Пиренеев во время сезонных миграций направляется поток воробьиных, голубей и хищных птиц, который при некотором отклонении от курса легко мог бы следовать над перевалами.

Гренландский ледниковый покров тоже не препятствует миграции птиц: многие виды пересекают расстояние свыше 500 км над ледяными просторами Гренландии.

У многих перелетных птиц наблюдается интересная тенденция: осенний миграционный поток из исходного пункта постепенно расширяется, распространяясь над все большей территорией, если, конечно, позволяют условия рельефа. При этом, однако, выдерживается основное направление, характерное для данного вида. Это означает, что **область зимнего распространения перелетной популяции обычно занимает большую территорию, чем район гнездования**. В качестве примера сошлемся на четыре вида уток — шилохвость, морскую чернеть, свиязь и чирка-свистунка, гнездящихся в районе оз. Мивати в Северной Исландии. Во время осеннего перелета все они распространяются к юго-востоку. Однако есть примеры и противоположного рода. Многие перелетные птицы, гнездящиеся на обширных территориях Северной Америки, зимуют в относительно узком районе — Центральной Америке.

Дифференцированная миграция существует у самцов и самок красноголового нырка: по результатам исследований⁶ на зимовках в 17 государствах (от Дании до Алжира и Туниса) было показано, показал, что соотношение полов коррелирует с широтой зимовки ($r^2=0,54$), изменяясь от 300 самцов/100 самок на севере Европы до 75 на севере Африки. Такая же зависимость существует в связи с температурой. Диспропорция объясняется повышенной гибелью самок на осеннем пролете и зимовках, а также более интенсивной охотой в южных районах зимовки.

⁶ Carbone Chris, Owen Myrfyn. Differential migration of the sexes of Pochard *Aythya ferina*: Results from a European survey // Wildfowl. - 1995. - N46. - PP. 99-108.

Вероятно, популяции и особи определенного вида ежегодно придерживаются в целом одних и тех же путей перелета. Это особенно относится к птицам, совершающим групповые перелеты, т. е. **к объединяющимся в стаи**. Однако, известны и исключения. Например, чернозобики в одни годы осенью пролетают через Оттенбю на Эланде, в другие — вдоль побережья Норвегии.

Различия в путях перелета могут проявиться даже у одного выводка, например у белого аиста — вида, который в Европе пользуется двумя четко выраженными перелетными путями в Африку: к юго-западу через Испанию, и к юго-востоку или югу через Балканский полуостров. Пять молодых птенцов из одного выводка были окольцованы в Дании. Два из них были подстрелены на западном пути (в Голландии и Франции) и два — на восточном (в Венгрии и Румынии). Эти примеры, возможно, свидетельствуют, что случайные факторы скорее, чем наследственные, влияют на «выбор» маршрута перелета данного вида, если предоставляется несколько возможностей (по крайней мере, как в случае с белым аистом).

У некоторых видов молодые птицы летят иными путями, чем взрослые. У американской бурокрылой ржанки (*Pluvialis dominica dominica*) молодые особи осенью летят прямо на юг через внутренние районы Северной Америки, а взрослые выбирают восточный маршрут — из Лабрадора через Атлантический океан на Малые Антильские острова.

Иначе проявляется разница в выборе пути перелета у белоголового овсянкового вьюрка (*Zonotrichia leucophrys gambeln*): самки и самцы проводят зиму в Калифорнии в разных районах, между которыми возвышаются массивные хребты — сьерры. Самцы обитают к западу от этих гор, самки — к востоку. У некоторых популяций североамериканского древесного воробьиного вьюрка (*Spizella arborea*) самки мигрируют немного дальше к югу, чем самцы, а у турухтанов, зимующих в Африке, выражена противоположная тенденция.

Главные пути перелетов птиц

На земном шаре есть места, над которыми каждый год в определенные периоды движутся огромные массы перелетных птиц. Повышенная концентрация там птиц, как правило, находится в зависимости от особенностей рельефа и в большинстве случаев имеет глубокие исторические корни. Осенью на этих путях птиц скапливается больше, чем весной. Отчасти это зависит от того, что в период миграции к югу численность перелетных птиц наибольшая (ведь осенняя миграция происходит как раз после размножения и достижения годового максимума популяции), отчасти — от того, что осенью перелет проходит более спокойным темпом, чем весной. Весной миграция проходит быстрее — птицы спешат к местам гнездования.

В Европе много местностей, где собираются и откуда птицы совершают свои миграции. Примерами грандиозных стартовых площадок являются Фальстербу в Швеции и Босфор в Турции. При определенных ветрах масса птиц устремляется через Гибралтарский пролив. Наиболее важное место отдыха куликов — Ваттово море на севере Нидерландов. Другие места, имеющие первостепенное значение для перелетов и периодически концентрирующие массы птиц — Кипр, мыс Бон в Тунисе, западная ветвь Рифтовой долины в Африке, Полкский пролив между Индией и Шри-Ланкой, гора Фрейзерс-Хилл в Малайзии и др.

В Европе обилием удобных путей для перелета отличается Швеция — здесь подходящие условия среды и достаточные кормовые ресурсы. В южных районах Швеции численность мигрантов достигает максимума. Это скандинавские и арктические птицы, в т.ч. и обитатели таежных, тундровых и арктических районов России: кулики, пеночки, жуланы, горные чечетки, коньки и трясогузки, ласточки, утки, чайки, золотистые ржанки и др.

В Северной Америке классический район массового перелета хищных птиц осенью — заповедник Хоук-Маунтин в штате Пенсильвания (США). Рекордный показатель — 11 392 хищные птицы — был отмечен 16 сентября 1948 г. Наиболее распространенные мигранты в этом районе — красноспинный (*Buteo jamaicensis*) и ширококрылый (*B. platypterus*) канюки, которых в отдельные дни насчитывалось до 4 тыс. особей. В самые последние десятилетия, судя по резкому сокращению численности особей названных видов птиц, этот путь в значительной степени утратил свое значение. Здесь, вероятно, сказалось сильное влияние отравления сельскохозяйственных угодий ядохимикатами. Другой важный пункт на пути перелетов североамериканских хищных птиц — мыс Мэй-Пойнт в штате Нью-Джерси, где 16 октября 1970 г. наблюдалось не менее 25 тыс. американских пустельг (*Falco sparverius*).

Большинство видов птиц совершает безостановочный перелет из Южной Америки в Северную над Мексиканским заливом, однако немало и таких видов, которые предпочитают следовать над сушей через Панамский перешеек. Так поступают, например, грифы и хищные птицы, а также представители других отрядов. Панамский перешеек — ведущий миграционный путь многих видов сухопутных и водных птиц. Его контуры напоминают на карте латинскую букву S, вытянутую с запада на восток. Соответственно многие весенние мигранты, пролетая над ним, сначала летят на северо-запад, затем поворачивают на запад и юго-запад, а далее на северо-восток и север. Осенью перелет, естественно, происходит в противоположном направлении, т. е. при общем движении к югу он в отдельных участках может быть ориентирован к северо-востоку.

Осенью в Африку устремляется большой поток воробьиных птиц, который проходит широким фронтом над материковой Европой, но перед тем как пересечь широкое Средиземное море, птицы концентрируются в определенных, богатых пищей местностях вдоль его северного побережья. Прибрежные лиственные леса и рощи в августе — сентябре внезапно подвергаются нашествию пеночек-весничек, садовых и серых славок, зеленых пересмешек и др.

Однако в Африке, где местная орнитофауна пополняется за счет миллионов перелетных птиц из Европы и Азии, по всей вероятности, резко проявляется конкурентная борьба за пищу и кров.

Как упоминалась выше, основная часть дальних мигрантов летит широким фронтом через обширную пустыню Сахару, простирающуюся с севера на юг на 1600 км, часто вдали от долины Нила, где имеются пищевые ресурсы и можно найти укрытия. Однако многие виды перелетных птиц все же летят над этой долиной. Южнее места слияния двух притоков этой большой реки — Белого и Голубого Нила птицы обычно летят вдоль Голубого Нила, а там, где он поворачивает на север, они устремляются через горный перевал к Великому Африканскому грабену, который ведет к югу.

Главная, восточная ветвь Великого Африканского грабена расширяется в районе Баб-эль-Мандебского пролива и переходит в широкую впадину, в которой находятся Красное море и Аденский залив. Вероятно, здесь пролегает другой путь перелета птиц (преимущественно азиатских), ведущий из «большой воронки» грабена на юг, к оз. Рудольф. От места раздвоения Большого грабена у оз. Рудольф западная его ветвь следует через оз. Квания к оз. Альберт. Южнее Великий грабен соединяется с примыкающей с севера котловиной. Здесь происходит соединение двух важных путей перелетов птиц.

Восточная ветвь Великих разломов проходит между горами Элгон и Кения, затем по территории Танзании, расширяется в районе оз. Ньяса, пересекает р. Замбези и далее идет на юг до южного Мозамбика. Севернее оз. Ньяса восточная и западная ветви Рифтовой долины вновь соединяются.

Западная ветвь зоны разломов включает несколько крупных озер: Альберт, Эдуард, Киву и Танганьика. Ширина ее колеблется от 35 до 50 км. Дуга Великих разломов длиной около 1500 км почти на всем своем протяжении (от оз. Альберт до оз. Ньяса) окаймлена высокими горными массивами, которые часто поднимаются до 3000 м и выше. Массив

Руvenzори, увенчанный ледниками, достигает 5109 м, высота вулканической цепи Вирунга — более 4000 м. Уже отмечаю, что вдоль западной ветви Великих разломов проходит важный путь перелетов птиц к местам зимовок на юге Африки. Однако эта ветвь является одновременно важным районом зимовок перелетных птиц в Центральной Африке. Есть много фактов, свидетельствующих о том, что этот грабен и прилегающие к нему местности служат местом сбора многих перелетных птиц этого региона. Чрезвычайно разнообразный рельеф и множество орографически обусловленных климатических различий способствовали образованию здесь обширной гаммы биотопов. Саванны, берега озер и рек, экваториальные равнинные и горные леса, горные массивы и другие ландшафты привлекают массу видов перелетных птиц, которые остаются в этом районе зимовать. Огромные массы водоплавающих птиц и куликов тяготеют к изобилующим в этом крае озерам с отмельными берегами. Однако лишь три из них — Эдуард, Киву и Танганьика — характеризуются постоянными уровнями воды круглый год; другие же озера Центральной Африки отличаются значительными колебаниями уровня во время влажных и сухих сезонов. Поэтому озера западной ветви Великого Африканского грабена больше привлекают птиц (тем более что многие озера Африки обнаруживают признаки усыхания). В провинции Киву в Заире проводят нашу зиму не только североευропейские и североазиатские виды птиц; сюда также слетаются птицы из Южной Африки и Мадагаскара, а возможно, и из Западной Африки. В Тропической и Субтропической Африке есть и другие местности, где концентрируются палеарктические мигранты. Прежде всего, это открытые места с обилием воды, где особенно много водоплавающих птиц. В Африке много прекрасных мест для отдыха, откорма и зимовки североευропейских куликов, поэтому возможно, что эти птицы распространены по всей материке от Сенегала и верхней дельты Нигера на западе, через бассейн оз. Чад в центре до больших озер и аллювиальных равнин на востоке и юге. Распространение воробьиных и хищных птиц труднее проследить, поскольку они прячутся среди зелени деревьев и кустарников. Однако многие палеарктические птицы поют в местах зимовок, и это выдает их присутствие.

Миграции в пределах Европы

Климатические особенности Европы с ее мягкой зимой в районах, прилегающих к Атлантическому побережью и в Средиземноморской области, способствуют тому, что большая часть ближних мигрантов осенью совершает перелет в юго-западном направлении, а весной — в северо-восточном. Имеются ввиду прежде всего перелеты птиц из Северной и отчасти из Центральной Европы, хотя многие ближние мигранты из последней области, включая Данию, осенью летят прямо к западу на Британские острова. Число видов, мигрирующих в Европе к юго-западу, в 8 раз больше, чем совершающих перелеты к юго-востоку.

На Британских островах, во Франции и на Пиренейском полуострове сосредоточены многочисленные места зимовок видов птиц, мигрирующих в пределах Европы, и, кроме того, многих азиатских видов. Огромные массы перелетных птиц зимой скапливаются в западных и юго-западных районах Европы, но не все прилетают с северо-востока или востока. Например, в эти районы летят перелетные птицы и из Исландии. Миграции птиц в Европе имеют очень сложный характер, несмотря на незначительные размеры этой части света. Отчасти это объясняется тем, что мы имеем дело с ближними мигрантами. Многие из этих видов, особенно гуси, утки, чайки и часть куликов, зимой тяготеют к богатым пищей прибрежным водам, где их присутствие в значительной мере определяется погодой. Теплые зимы, например, гуменники и белолобые гуси могут проводить в Скопе, но в очень холодные зимы они улетают. Однако гуси даже и в мягкие зимы не остаются в Сконе на все время. Оказывается, происходит постоянная последовательная миграция как гуменников, так и белолобых гусей по направлению к юго-западу. Стаи этих видов поочередно сменяют одна другую.

Для многих других видов птиц перелет тоже растягивается во времени. Дальность перелета птиц к югу зависит от погодных условий зимнего сезона. В мягкие зимы многие виды уток остаются, например, в Нидерландах, а в холодные они совершают по этапам перелет в Западное Средиземноморье. У некоторых видов, например у чирка-свистунка, миграция отдельных популяций имеет четко выраженную этапность: с конца августа до октября или ноября большая масса этих птиц находится в Дании и Нидерландах, откуда поздней осенью мигрирует на Британские острова, во Францию, Испанию и Италию. Но другие популяции чирков-свистунков могут совершать перелеты прямо от районов гнездования до основных мест зимовок.

Таким образом, изменчивость характера миграции у многих видов ближних мигрантов поразительно велика, и это относится не только к гусям и уткам, но и к другим водоплавающим птицам. Многие хищные и воробьиные птицы проявляют такую же реакцию на теплые или холодные зимы, что, сущности связано с пищевыми ресурсами

Нерегулярность в сроках и маршрутах перелетов в разные годы связана, кроме того, с не выясненной еще для многих видов тенденцией переходить к оседлому образу жизни. Это длительный процесс, зависящий от климатических изменений в течение продолжительного периода.

Миграции в пределах Евразии

Представления о миграциях в пределах Азии, особенно Восточной, еще недостаточно разработаны. До сих пор выяснено только в самых общих чертах, куда улетают на зиму птицы, гнездящиеся в северных районах Азии. Ясно только, что масштабы перелетов велики. Численность одних только мигрирующих куликов составляет многие миллионы. Возможно, эти птицы проводят зиму не только в южных районах Азии, но и на острове Новая Гвинея, в Австралии, Новой Зеландии.

Важные районы зимовок палеарктических птиц в Азии располагаются вдоль южных берегов Каспийского моря, в Японии и тропических областях материка, куда мигрируют не только упоминавшиеся выше евразийские виды, но и многие чисто азиатские (утиные, кулики, мухоловковые, славковые и др.).

В Азии кольцевание проводилось в меньших масштабах, чем в Европе, и это сказалось на степени изученности миграции местных птиц. Однако, только Бомбейское общество естественной истории окольцевало с 1960-х годов свыше 100 тыс. птиц, большей частью куликов, уток и трясогузок. Однако в изучении миграций птиц в Азии до сих пор остается еще ряд пробелов.

Поскольку в большей части палеарктической Азии преобладает континентальный климат с суровыми зимами, то, естественно, ближние мигранты здесь распространены меньше, чем в Европе. Многие виды, являющиеся в Европе ближними мигрантами, в Азии становятся дальними. К их числу относится, например, дубонос.

В Азии Гималаи образуют орографический барьер, играющий примерно такую же роль для перелетных птиц, как Средиземное море и Сахара в Европе и Африке. Одни виды совершают перелеты к западу от Гималаев, другие — к востоку от них, но большое число видов, вероятно, пролетает над этими горами.

Пути перелета многих видов, направляющихся с севера, проходят вдоль западного и восточного берегов Индостанского полуострова. В обоих случаях их конечной целью является Шри Ланка. Сюда, кроме того, прилетают также птицы из Восточной Азии, следующие через Андаманские острова.

Миграции птиц над Мировым океаном

Альбатросы, буревестники, качурки и др. океанические перелетные птицы, за исключением периодов гнездования, обитают на открытых водных просторах, где они совершают весьма значительные миграции. Часть этих видов по существу являются

кочующими, но во многих случаях проявляются подлинные миграции, четко выраженные во времени и пространстве.

Многие виды пролетают над океаном огромные расстояния, что вовсе не связано с ежедневными передвижениями в поисках пищи. Предполагают, что многие из этих дальне-перелетных морских птиц дремлют во время полета или парения в воздухе над океаном. Рекордно большое расстояние, пройденное океаническим мигрантом, — 19,2 тыс. км; это путь обыкновенного буревестника от Уэльса до Австралии.

Большое число океанических перелетных птиц гнездится в Антарктике или на островах южного полушария, откуда они во многих случаях мигрируют к северу, пересекают экватор и достигают северных морей. Следовательно, это настоящие трансокеанские миграции. Есть также виды морских птиц, которые гнездятся в северном полушарии и мигрируют к югу от экватора. Существенные факторы, влияющие на миграции рассматриваемых птиц, — ресурсы пищи и преобладающие ветры. Многие виды морских птиц зависят от пищи, которую они могут раздобыть в поверхностных водах океана во время перелета, так как лишь немногие виды морских мигрантов могут нырять за пищей. Многие из этих птиц гнездятся в высоких широтах и, естественно, вынуждены мигрировать на зимний сезон в более южные районы.

Среди тропических морских птиц есть такие дальние мигранты, как темные крачки, предпринимающие перелеты из Центральной Америки в Западную Африку и обратно. Другой пример — малый фрегат (*Fregata ariel*), гнездящийся в приэкваториальных районах Тихого океана. Молодые птицы этого вида пролетели свыше 3200 км. Более 30% повторных встреч показало, что путь перелета составлял от 6,4 до 8 тыс. км. В одном случае, когда птица была обнаружена в Сибири, протяженность перелета превысила 9,6 тыс. км, если допустить, что фрегат следовал по пути, маркированному по предыдущим пунктам находок окольцованных птиц.

Отклонения в миграциях между материками

Штормы и постоянно дующие ветры во время перелетов птиц могут вызвать значительные отклонения от их первоначального и обычного курса. Иногда птицы совсем сбиваются с пути и достигают вовсе не того материка, который был целью их перелета. Это особенно относится к птицам, которые летят над обширными морскими акваториями, но есть также немало примеров отклонения от курса у птиц, которые совершают перелеты над сушей. Наиболее часты случаи сбоя с курса при пересечении Атлантического океана на пути из Северной Америки в Европу. То, что такое явление более распространено, чем соответствующее отклонение на пути из Европы к западу, зависит от западных ветров, господствующих в Северной Атлантике.

Число видов птиц, переносимых восточными ветрами из Европы в Америку, значительно меньше числа видов, переносимых воздушными массами в противоположном направлении. Примеры подобных видов — серая цапля (много особей во Франции), малая белая цапля (из Испании), египетская цапля, галстучник, чибис, турухтан, чирок-свистунок, свиязь, морянка, длинноносый крохаль, малая чайка, обыкновенная чайка, чайконосная крачка, белокрылая крачка и пуночка.

Однако некоторые европейские виды птиц все же заносятся и западными ветрами через северную часть Атлантического океана в Северную Америку. Это происходит в тех случаях, когда восточные ветры внезапно сменяются западными. В результате, например, свиязь и обыкновенная чайка регулярно залетают на восточное побережье США, тогда как визиты чирка-свистунка, чибиса и малой крачки в Северную Америку происходят реже. В необычную миграцию к западу был вовлечен, например, такой довольно оседлый вид, как морской песочник. Одна особь этого вида, окольцованная в Англии в феврале 1959 г., была встречена в октябре 1964 г. в Гренландии, другая особь, окольцованная в Исландии в октябре, наблюдалась ровно через год тоже в Гренландии.

Как видно из вышеизложенного, обмен видами птиц между Старым и Новым Светом происходит в связи с отклонениями путей их миграций от обычных маршрутов. Преимущественно это касается водных и прибрежных птиц. Однако в Европе встречается и поразительно большое число видов американских воробыиных.

Камышница, которая, вероятно, имеет американское происхождение, была обнаружена на острове Вознесения, расположенном в Атлантическом океане в 1760 км от берега Африки. К еще более отдаленному острову — Св. Елены залетали два других представителя семейства пастушковых.

Соответствующим образом могут быть занесены в Африку и азиатские птицы, которые обычно не мигрируют на этот материк. Но это бывает гораздо реже, чем отклонения от миграций, происходящие в районе Северной Атлантики.

НАВИГАЦИЯ И ОРИЕНТАЦИЯ

Среди многих загадок перелетов птиц, пожалуй, наиболее сложны те, которые связаны с навигацией и ориентацией. Часть из них удалось выяснить, другие все еще остаются нерешенными. Вероятно, разные виды перелетных птиц пользуются разными способами ориентации. Эти способы могут быть различными даже у одного и того же вида в зависимости от конкретной ситуации, определяемой погодой.

Одни виды птиц совершают перелеты днем, другие — ночью. В обоих случаях способность пернатых к навигации и ориентации отработана до совершенства в результате естественного отбора на протяжении миллионов лет. Это, в сущности, единственно достоверное, что можно сказать по данной теме. Ведь до сих пор остается неизвестным, какие ощущения и механизмы помогают птицам, когда они впервые без помощи родителей мигрируют за тысячи километров к определенным для каждого вида местам зимовок. В отдельных случаях им требуется достичь небольшого островка в Тихом океане, т. е. проявить способность к фантастически точной ориентации.

Исследования навигации и ориентации во время перелетов птиц большей частью проводились на экспериментальном уровне; это пополнило опыт полевых наблюдений за птицами и работы по кольцеванию.

Ведущие ландшафтные линии

Большинство, а, возможно, даже и все виды перелетных птиц, имея унаследованную способность к ориентации, находят правильный путь при ежегодных миграциях между летними и зимними местообитаниями. Многие виды птиц, совершающие перелеты днем, определенным образом **реагируют на ландшафтные особенности территорий**, над которыми они движутся. Птицы, конечно, замечают пустыни, лишенные растительного покрова, широкие речные долины, необъятные леса, горные хребты и обширные моря. Для некоторых видов эти биомы могут быть экологически полезными, для других — неблагоприятными. Поэтому окраины пустынь, направления речных долин, опушки лесов, подножия горных хребтов и берега морей на перелетных птиц могут оказывать притягательное или отталкивающее воздействие, вызывая некоторые отклонения от обычного курса миграций. Это и есть **эффект так называемых ведущих ландшафтных линий**.

Такие линии могут, следовательно, направлять перелет птиц в зависимости от биологических и экологических особенностей соответствующих видов. Однако при этом редко происходит гибель птиц, так как отклонения от обычного курса перелета рано или поздно исправляются. Возможно также, что склонность некоторых видов птиц следовать ведущим ландшафтным линиям, которые в целом совпадают с обычным направлением перелета, как раз и проявляется в том, чтобы избежать отклонений, вызванных воздействием ветра.

Птицы, совершающие перелеты как узким, так и широким фронтом, могут придерживаться ведущих ландшафтных линий. **Самые значительные из этих линий—**

зоны, разделяющие сушу и море. Берега широко используются разными перелетными птицами — от водоплавающих и куликов до сухопутных, включая воробьиных, голубей и хищных птиц. **Как пути перелетов водоплавающих птиц и куликов большое значение имеют и речные долины,** так как эти птицы могут найти там подходящую пищу даже во внутренних частях материков.

Влияние ведущих ландшафтных линий на перелет многих птиц очевидно, и причина этого, вероятно, прежде всего, имеет экологическую основу. Кроме того, для парящих птиц не исключено также и **аэродинамическое значение этих линий.** Стремление лететь через определенные типы местностей или, напротив, избегать некоторые районы при перелете временами проявляется сильнее, чем стремление двигаться в определенном направлении, хотя вторая тенденция явно доминирует. Повидимому, определенные ведущие ландшафтные линии остаются в памяти перелетных птиц при первом же маршруте и впоследствии используются в целях ориентации.

Птицы, которые случайно пролетают на небольшой высоте, могут запомнить даже такие небольшие объекты на местности, как рощи, живые изгороди и отдельные заросли кустарников. Их могут использовать в качестве ориентиров даже такие ночные мигранты, как белобровики, в случае если им приходилось пролетать над ними днем.

Но вместе с тем надо заметить, что большинство мигрантов пролетает над теми же районами на большой высоте, нередко выше облаков и подобно большому числу ночных мигрантов сохраняет тот же основной курс, что и птицы, придерживающиеся ведущих ландшафтных линий. Значит, эти линии могут и не быть вспомогательным средством для ориентирования.

Инстинктивный перелет

Многие черты поведения животных, пока еще не понятные человеку, часто мотивируются инстинктом. Это значит, что некоторые особенности поведения унаследованы, а не заново приобретены. Это положение справедливо фактически по отношению ко всем животным. Когда заходит речь о сезонных миграциях птиц, проще всего объяснить их тем, что они вызваны инстинктом. Это действительно справедливо для многих видов, например для кукушек, чьи птенцы, вскормленные приемными родителями и научившиеся летать, совершают перелеты за тысячи километров в тропические районы, где находят те самые места зимовок, куда несколькими неделями раньше прилетели их родители, с которыми они никогда не контактировали. Каким образом узнают молодые кукушки, где находятся места зимовок и как они находят к ним путь? Весьма вероятно, что в этом им помогают наследственные факторы, которые даже могут являться единственной причиной. Это можно также назвать инстинктом.

Вероятно, поведение многих других видов во время перелета тоже унаследовано и управляется инстинктом, так как среди них есть такие, которые во время своего первого перелета не летят вместе с более взрослыми представителями своего вида и совсем не знают, как надо ориентироваться, чтобы попасть в нужное место.

В ходе опытов, поставленных до или во время осеннего перелета, у птиц искусственно меняли отправной пункт миграции. В результате было установлено, что птенцы некоторых видов, еще не совершавшие перелетов, принимают унаследованное направление миграций и таким образом попадают в иные места зимовок, чем их родители, тогда как взрослые особи способны так исправить курс, что достигают именно того места зимовки, где они бывали раньше. Тем не менее, известно, что птенцы садовой славки после искусственного перемещения их отправного пункта с запада Дании на 530 км в Оттенбю на Эланде (Швеция) смогли исправить курс уже в первые сутки перелета.

Разная способность к ориентации у птенцов и взрослых птиц отмечалась у самых различных видов птиц, в частности у серой вороны, перепелятника и скворца. Было обнаружено, что у серой вороны в Европе и американской короткоклювой вороны (*Corvus brachyrhynchus*), пойманных во время весеннего перелета и перевезенных в

места, куда популяции этих видов обычно не залетают, выдерживалось первоначальное направление перелета. Однако птицы были пойманы в местах, чуждых для рассматриваемых видов. Объяснение можно свести к тому, что ворона является ближним мигрантом и поэтому у нее не выработана способность к точной ориентации. Тем не менее, скворец, тоже относящийся к ближним мигрантам, может вносить необходимые коррективы при выборе пути перелета.

Все приведенные выше примеры показывают, что у соответствующих видов зафиксировано унаследованное направление перелета, а также то, что взрослые птицы (по крайней мере, некоторых видов) не проявляют эту способность в тех случаях, когда им это невыгодно.

Исследования 1996 г.⁷ показали, что воробьиные птицы обладают врожденной информацией о направлении и приблизительной протяженности 1-й миграции, но не о географическом положении районов зимовки. Выращенные в неволе славки - черноголовки (*Sylvia atricapilla*) из восточных и западных районов Центральной Европы во время 1-й осенней миграции при регистрации в ориентационных клетках в одинаковых условиях избирают направление, типичное для родительской популяции: к юго-западу или юго-востоку. Полученные в неволе гибриды 1-го поколения избирают промежуточное направление. Во 2-м поколении гибридов наблюдается расщепление, что свидетельствует о незначительном количестве генов, вовлеченных в контроль миграционной ориентации. В этих условиях миграционные адаптации могут быстро распространяться по популяции, что и произошло со славкой-черноголовкой, зимующей на Британских о-вах. Полученные при размножении в неволе потомки птиц, отловленных на зимовках в Великобритании, избирают во время 1-й осенней миграции западно-северо-западное направление. За три десятилетия доля таких птиц в популяции возросла с 0 до 7-11%. Новое направление может сохраняться и распространяться в популяции благодаря различию во времени прибытия в районы гнездования птиц с традиционных и с расположенных на Британских о-вах зимовках.

Исследования влияния предмиграционного опыта на миграционную ориентацию птиц⁸ показало, что мигрирующие птицы используют астрономическую и магнитную информацию для ориентации при миграционном полете: эти две ориентационные системы взаимодействуют в онтогенезе, когда заданная генетически информация о миграционном направлении преобразуется в фактическое компасное направление. Вероятно, вращение небесной сферы лишь сообщает информацию о положении оси С.-Ю. Установление специфического для данной популяции миграционного направления требует наличия магнитной информации, к-рая определяет отклонение от юж. конца данной оси. Недавние исследования молодых и взрослых мухоловок-пеструшек (*Ficedula hypoleuca*) обсуждаются совместно с рез-тами подобных экспериментов на др. видах, в которых создавалась конфликтная ситуация между магнитной и основанной на вращении небесной сферы информацией во время предмиграционной фазы. Подобные изменения оказывали затем влияние на основанный на магнитной информации компасный курс птиц, к-рый изменялся в соответствии с географическим направлением в предмиграционный период.

Изучение формирования миграционных предпочтений у мухоловки-пеструшки на Куршской косе⁹ показали, что молодые птицы при нахождении в местах рождения могут реализовывать свою пространственно-ориентационную программу, однако она более

⁷ Helbig A. J. Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in palearctic warblers (Aves: Sylviidae) // J. Exp. Biol. - 1996. - 199, № 1. С. 49-55.

⁸ Weindler Peter, Liepa Varis.. The influence of premigratory experience on the migratory orientation of birds. Ostrich N 1-2, 1998, т.69, 55.

⁹ Кишкинев Д.А. и др. Миграционная ориентация молодых мухоловок-пеструшек из восточной Прибалтики //Орнитология . – 2006.- вып.33

адекватно и полно реализуется у птиц, которые имели опыт пространственных перемещений в послегнездовой период (до 30-50 суточного возраста), имея возможность наблюдать движение астрономических ориентиров в течение суток.

Семейный перелет

Птенцы, которые каждую осень летят вместе с родителями или со стаями взрослых птиц, естественно, заучивают особенности природной среды по пути миграций, и таким образом в их памяти закрепляется традиционное направление перелетов к местам зимовок. Гуси, журавли, королевские крачки (*Sterna maxima*) и, вероятно, аисты совершают перелеты семьями, и при этом птенцами руководят взрослые птицы. Однако даже при семейных перелетах требуется иное объяснение ориентации, чем просто руководство взрослых птиц в пути, так как некоторые виды, например гуси, совершают перелеты над большими морскими акваториями, где нет визуальных ориентиров. Возможно, однако, что самое молодое поколение семейных мигрантов соответствующего вида имеет «заученное», наследственное чувство ориентации, чему способствует прежде всего сама семейная сплоченность. Молодые гуси, которые были выкормлены гусями с подрезанными крыльями, обычно остаются вместе с родителями и осенью, хотя сами проявляют явные признаки перелетного беспокойства.

О том, как формируется перелет у семейного мигранта, можно судить на примере миграции ввезенной недавно в Швецию канадской казарки. Этот вид распространился в Блекинге, где популяция в течение ряда десятилетий (1940—1960 гг.) была оседлой. Однако постепенно канадская казарка начала осенью совершать перелеты в северные районы Германии, и этот тип миграции сохранился до настоящего времени. Эту миграцию можно рассматривать как приспособление к местным условиям, она не имеет ничего общего с миграциями, которые канадская казарка совершает в Северной Америке.

Вышеописанный семейный перелет является своего рода **имитационным**. В результате многочисленных опытов было установлено, что способность у птиц к имитационному перелету может быть высоко развита и нередко одерживает верх над унаследованным направлением перелета. Как отмечалось выше, белый аист в Европе совершает перелеты в разных направлениях западноевропейская популяция летит на юго-запад, восточноевропейская — на юго-восток. Не менее 754 птенцов этих аистов были перевезены из Восточной Европы в Западную и там выращивались, а накануне осеннего перелета были выпущены на свободу. Наблюдения показали, что большая часть этих восточноевропейских аистят мигрировала на юго-запад, последовав за взрослыми западноевропейскими белыми аистами. Однако почти 120 из 144 молодых белых аистов восточноевропейской популяции, выпущенных на волю в Германии, не последовали вслед за местными аистами на юго-запад, а полетели к юго-востоку т. е. в том направлении, что и аисты в их родных местах гнездования.

Сходная имитация миграционного поведения отмечалась у каролинских уток (*Aix sponsa*) в Северной Америке и у крякв в Европе. Помимо того, при искусственном перемещении отложенных утками яиц птицы возвращались не в те места, где они появились на свет, а в те, где яйца были снесены. Опыты с кряквами в Европе показали также, что птицы, происходящие из области, где они ведут оседлый образ жизни (Англия), становятся перелетными, попадая в другие области (Финляндия), где местная популяция мигрирует. Вероятно, это тоже проявление имитационного перелета.

Перелет по памяти

Память наверняка оказывает очень большое влияние на способность многих перелетных птиц к ориентации. У них, очевидно, исключительно развито умение регистрировать в памяти массу особенностей окружающей среды, которые фиксируются ими как визуально, так и на слух, а возможно, и органами осязания (например, про-

явления метеорологических и климатических факторов). К процессу фиксирования «путевых ориентиров» в памяти птиц мы вернемся ниже.

О том, насколько исключительно развита память у птиц, можно судить по некоторым опытам, поставленным над голубями. Так, например, домашний голубь узнает свою голубятню после восьмилетнего отсутствия. Другой голубь научился указывать клювом на аэрофотоснимке определенный объект среди сотен других. После четырехлетнего перерыва эксперимент был возобновлен, и голубь вновь указал на тот же самый объект. Множество других видов птиц тоже обнаруживают превосходную память, регистрирующую как зрительные, так и слуховые впечатления.

Многие виды птиц ориентируются преимущественно по зрительным восприятиям: эти виды избегают совершать перелеты в тумане или при сплошной облачности. Однако это вовсе не объясняется их плохим зрением. Возможно, атмосферная ситуация оказывает даже более решающее влияние, чем зрительное восприятие. В то же время известно, что многие виды птиц беспрепятственно летают во время густого тумана и облачности.

Эти простые примеры еще раз подтверждают многообразие миграционного поведения разных птиц. Для всех этих птиц невозможно дать однозначную оценку условий окружающей среды и определить их воздействие на миграции.

В качестве примера, показывающего значение памяти для ориентации, сошлемся на опыты с серебристыми чайками. Трех птиц перевезли в новый район, расположенный примерно в 400 км от прежнего местообитания, и все они вернулись в родное местообитание. На второй год их возвращение происходило в шесть раз быстрее, вероятно, потому, что они запомнили «путевые ориентиры» и смогли найти кратчайший путь домой. У крачек, которые при сходном опыте были выпущены в незнакомых для них местностях и в районе, через который они обычно пролетают, обнаружились большие различия во времени возвращения к родному местообитанию. Птицы, выпущенные в знакомом районе, вернулись гораздо быстрее.

Значение запоминания многочисленных ландшафтных ориентиров при перелете над сушей, видимо, не вызывает сомнений. Но, как отмечалось выше, при перелете над морем ориентация по памяти может не играть какой-либо роли — отчасти потому, что птицы летят очень низко над поверхностью воды, а отчасти по той причине, что на этой поверхности нет «путевых ориентиров». При этом надо иметь в виду, что цвет морской воды меняется в зависимости от особенностей рельефа дна (наличие подводных отмелей или коралловых рифов) или в зависимости от холодных и теплых течений. В обширных приустьевых районах крупных рек морская вода приобретает окраску взвешенного наносного материала. К четко различимым «путевым ориентирам» относятся и айсберги в северной части Атлантического океана, плавающие массы водорослей в Саргассовом море, а также различные животные, которые плавают в морских водах разных широт. К этому следует добавить условия температуры или влажности воздуха над океанами.

Миграционная ориентация, в конечном итоге - это обучение правилам комплексного поведения¹⁰. У североамериканской саванной овсянки *Passerculus sandwichensis* - типичного ночного мигранта оно включает происходящее по определенным правилам взаимодействие врожденной информации и сведений, приобретенных в результате обучения. Информация о направлении 1-й осенней миграции является врожденной. Общее направление миграции генетически задано на основе вращения небесной сферы и поддерживается с использованием звездной картины ночью и распределения поляризованного света днем. Направление миграции, включающее специфичные для данной популяции особенности и изменения во время миграции, задается на основе геомагнитного поля. Врожденные правила обучения

¹⁰ Able Kenneth P., Able Mary A. Migratory orientation: Learning rules for a complex behaviour. Ostrich N 1-2, 1998, т.69, 123.

определяют способы интерпретации вращения небесной сферы, позволяющие извлечь информацию об истинном компасном направлении. Однажды заученные таким образом компасы, основанные на распределении звезд и поляризованного света, не подвержены дальнейшим модификациям. Магнитная информация может настраиваться на основе информации об истинном компасном направлении. Пластичность перенастройки магнитной ориентации сохраняется в течение жизни мигрантов, это позволяет ей реагировать на пространственные и временные изменения качества или доступности информации, происходящие во время миграции.

Ориентация по состоянию атмосферы

В предыдущих разделах указывалось, что физические и химические особенности атмосферы на пути перелета могут иметь вспомогательное значение для ориентации птиц. Это положение высказывалось разными исследователями наряду с утверждением о том, что у птиц должно быть развито особое чувство осязания, чтобы улавливать состояние атмосферы. Предполагалось, что таким органом являются воздушные мешки, но оказалось, что голуби, у которых воздушные мешки удалены, ориентируются несколько не хуже.

Многие животные весьма чувствительны к изменениям атмосферного давления, что проявляется и у птиц, например, у черных стрижей. Поэтому, вероятно, атмосферные условия в разных районах на путях перелетов птиц могут использоваться как «путевой ориентир» наряду со зрительными и слуховыми ориентирами. Однако до сих пор нет никаких свидетельств ориентации перелетных птиц по состоянию атмосферы. По-видимому, это пока лишь гипотеза.

Ветры тоже упоминались как вспомогательное средство для ориентации перелетных птиц. Ясно, что они используются многими видами для навигации. При этом, в частности, пассаты играют роль в перелетах многих морских птиц, но отсюда вовсе не следует, что эти ветры способствуют ориентации. В то же время надо сказать, что перелетные птицы, возможно, получают из атмосферы важную информацию, способствующую их ориентации. В этой же связи надо упомянуть электрические явления в атмосфере. Предполагают, что особенно интенсивный перелет происходит при прохождении фронтов, сопровождающихся повышенной электрической активностью. Оказалось, что стаи более крупных птиц реагируют при встрече с очень мощными радиоволнами, словно они подверглись воздействию града. Мелкие же птицы не отражаются на экранах радиолокаторов.

Ориентация по солнцу и звездам

Раньше в дискуссии по поводу ориентации птиц использовалась теория солнечного компаса как в отношении дневных, так и ночных мигрантов. Теперь известно, что если дневные мигранты используют в качестве вспомогательного средства ориентации положение солнца над горизонтом, то ночные могут ориентироваться по звездам. С тех пор как Г. Крамер обнаружил, что содержащиеся в клетках перелетные птицы в периоды миграций проявляют явные признаки беспокойства, непрерывно прыгая или летая в направлениях, соответствующих направлениям перелетов, изучению этих движений придавалось очень большое значение при проведении опытов по выявлению ориентации дневных и ночных мигрантов. Почти все эксперименты, о которых пойдет речь ниже, проводились с теми пойманными птицами, у которых наблюдалось преобладающее направление движений в период перелетного беспокойства, что, однако, мы не будем оговаривать в каждом случае.

Важную роль в функционировании карты используемой сизыми голубями (*Columba livia*) в знакомой местности, играют ландшафтные ориентиры, однако до сих пор не известно, осуществляют ли голуби пилотаж от одного ориентира к другому, или же ландшафтные ориентиры служат отправными точками, относительно которых

определяется направление по солнечному компасу¹¹. В экспериментах на 8-угольной арене, поделенной на участки с четкими границами, легко различимыми по цвету, у голубей вырабатывался навык поиска пищи в определенном направлении от расположенного в центре арены ящика, из которого птица выпускалась перед началом экспериментов. Т.о., был создан лабораторный аналог ориентационной проблемы в знакомой местности. Затем внутренние часы голубей перемещались на 6 ч вперед путем 6-дневного содержания на искусственном фотопериоде, или же визуальные ориентиры перемещались на 90° по часовой стрелке, и регистрировалось новое направление поиска пищи голубями. Показано, что голуби используют компасную информацию для определения направления на пищевую цель, игнорируя информацию фиксированных визуальных стимулов, как в условиях смещения положения визуальных ориентиров, так и при смещении внутренних часов птиц. Результаты свидетельствуют, что солнечный компас играет большую роль в способности голубей воспринимать окружающий их мир.

Ориентация по звездам и Луне

Изучение навигации по звездам у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), и горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) проводилось на птицах, отловленных во время осенней миграции – из р-нов гнездования в Швеции и Финляндии к Пиренейскому полуострову¹². В ориентационных экспериментах с использованием клеток Эмлена под естественным звездным небом они продемонстрировали достоверное предпочтение юго-западного направления. Дальнейшие 5-6 регистраций поведения проводились в планетарии, где птицам в течение 1,5-2 часов демонстрировалось искусственное небо, имитирующее смещение в 14 различных географических точек, путем изменения высоты оси вращения искусственного неба (широта) и фазы вращения (долгота). Компасное направление, показываемое вращением искусственного неба, и магнитное поле в планетарии оставались неизменными. В миграционном поведении птиц обнаружена явная компенсация "смещения", которая может быть основана на звездной информации координатной навигации. Таким образом, не доказано существование навигации к цели. Скорее всего, существует предпочитаемое направление перелета, выдерживаемое птицей на основании информации о расположении звезд.

Роль луны в миграционной ориентации воробьиных изучалась во время осенней и весенней миграции в клетках Эмлена¹³. Влияние луны на ориентацию исследовалось у 2-х видов воробьиных (мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca* и пеночка-весничка, *Phylloscopus trochilus*) под ясным небом, с использованием зеркал, меняющих положение луны на 180°. Если избираемое направление по отношению к зеркальному изображению одно и то же весной и осенью – это фототаксис, если различна – это может быть ориентация; птицы также могли не реагировать на луну и ее зеркальное отображение, или дезориентироваться. Мухоловки весной дезориентировались, в то время как осенью игнорировали луну, и ориентация экспериментальных и контрольных птиц не различалась. Доказано, что луна не используется как источник ориентационной информации мухоловкой-пеструшкой. Пеночки весной проявляли тенденцию к ориентации против луны, как ожидалось, с высокими индивидуальными вариациями.

¹¹ Chappell Jackie, Guilford Tim. Homing pigeons primarily use the sun compass rather than fixed directional visual cues in an open-field arena food-searching task // Proc. Roy. Soc. London. B. - 1995. - 260, N 1357. - PP. 59-63.

¹² Rabol Jorgen. Star navigation in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* and Redstarts *Phoenicurus phoenicurus*. Dan. ornitol. foren. tidsskr. N 3, 1998, т.92, 283-289.

¹³ Marchetti Chiara, Baldaccini N.Emilio. The role of the moon in passerine migratory orientation: Comparison of spring and autumn experiments. Ostrich N 3-4, 1998, т.69, 199.

Инерционная ориентация

Этот термин заимствован из техники, где он используется инженерами применительно к управляемым ракетам и самолетам (без экипажа). В отношении изучения перелетных птиц теория «инерционной навигации или ориентации» (англ. inertial navigation or orientation) многими исследователями была отвергнута, но ныне намечается тенденция к ее возрождению. Как же применима эта теория к живому организму? Как известно, птицы при экспериментальном перемещении могут автоматически зарегистрировать изменения всех направлений этих движений. В перелетном беспокойстве внешне выражаются признаки ориентации. Возможно, диапазон беспокойства может быть столь велик, что помогает перелетной птице компенсировать отклонение от курса под влиянием сильного ветра. Однако все предпринятые до сих пор попытки подтвердить инерционную гипотезу на самом деле свидетельствуют против нее.

Земной магнетизм

С 1892 г. многие исследователи рассматривали магнитное поле Земли как фактор, определяющий способность перелетных птиц к ориентации. Опыты с голубями как будто указывали на правомочность этой точки зрения, но затем эти эксперименты подверглись жестокой критике. Так как все последующие опыты не подтвердили первоначальных результатов, эта гипотеза была отвергнута. Тем не менее, ряд новых исследований показал, что перелет, по крайней мере, у некоторых видов птиц временами и при определенных условиях, по-видимому, испытывает влияние земного магнетизма. Это способствовало возрождению интереса к этой теории.

В основе ее лежат опыты с зарянками и голубями в Европе, а также с кольчатоклювыми чайками (*Larus delawarensis*) в Северной Америке. Опыты с зарянками показали, что эти птицы во время перелетного беспокойства, находясь под ночным небом, движутся в нормальном направлении перелета. То же самое наблюдалось, когда птиц оставляли в помещении без окон, т. е. без доступа к «ориентирам» ночного неба. Однако, когда их внесли в стальную камеру, что в значительной мере ограничило интенсивность местного магнитного поля, птицы утратили способность к ориентации. На искусственное изменение магнитного поля, окружавшее применявшиеся в опытах клетки, зарянки реагировали путем соответствующей смены направления движения. Однако, эти опыты тоже подверглись критике прежде всего из-за ограниченности статистического материала. Возможно, влияние земного магнетизма на перелетных птиц, в данном случае зарянок, крайне мало. Рее удалось научить домашних голубей реагировать на магнитные сигналы, но этот опыт не показывает какую роль играет земной магнетизм для ориентации в естественных условиях.

Вышеописанные эксперименты с зарянками побудили С. Эмлена произвести интересный опыт с синими овсянковыми вьюрками (*Passerina cyanea*) в Северной Америке, чтобы проверить возможности магнитной ориентации этих ночных мигрантов. В итоге были получены следующие результаты:

1) при опыте в планетарии, когда там демонстрировалась обычная картина ночного неба для данной местности, птицы совершали перелет в нормальном направлении. Когда облик звездного неба оставался прежним, а изменяли положение магнитного полюса, птицы ориентировались по ночному небу. Если же они получали только магнитную информацию и картина звездного неба выключалась, способность к ориентации утрачивалась;

синие овсянковые вьюрки, которые подвергались испытаниям в условиях нормального земного магнетизма в помещении без окон, не обнаруживали никакой способности к перелету в определенных направлениях;

попытки вызвать разными путями изменения направлений перелетов синих овсянковых вьюрков под воздействием искусственного магнитного поля не удались.

Следовательно, вероятно, во всех случаях эти птицы не могут ориентироваться с помощью земного магнетизма.

Новозеландские учёные из университета Окленда подтвердили, что почтовые голуби ощущают магнитное поле Земли благодаря крошечным магнитным частицам в верхних частях клювов. Для этого был специально построен деревянный туннель с кормушками в каждом конце и магнитными катушками на полу и потолке. Птицы были заранее обучены: при невозмутимом магнитном поле лететь к одной кормушке, а при включении катушек — к другой. Когда же к клювам голубей присоединяли магниты или вводили в клювы обезболивающее, птицы внезапно теряли свои навигационные способности. Правда, некоторые загадки остаются. Пока неизвестно, как мозг получает сигналы от магнита. Кроме того, рано исключать версию об использовании птицами оптических "ключей" и ориентирования по Солнцу.

Магнитная информация влияет на звездную ориентацию молодых мигрирующих птиц¹⁴. Садовые славки (*Sylvia borin*) из центральной и северной Европы. Во время осенней миграции центральноевропейские птицы летят сначала на юго-запад до Пиренейского п-ова, затем меняют направление на юго-восток, чтобы достичь зимовок в тропической Африке. В экспериментах птицы забирались из гнезд в окр. Франкфурта-на-Майне (Германия) в возрасте 4-10 дней и выращивались в лаборатории. С середины июля до середины августа, во время предмиграционного периода они имели возможность наблюдать искусственное небо с небольшими "звездами", вращавшееся против часовой стрелки со скоростью 1 оборот в сутки. Центр вращения искусственного неба совпадал для птиц с магнитным направлением на север. Птицы контрольной группы содержались в естественном магнитном поле, для птиц экспериментальной группы магнитное поле не могло служить источником информации, т. к. его горизонтальная составляющая была компенсирована. В течение августа и сентября обе группы птиц демонстрировали достоверную ориентацию, но направления различались: контрольные птицы ориентировались к юго-востоку, экспериментальные — к югу. После 1 октября, когда птицы в природе меняют предпочитаемое направление, у исследуемых птиц обеих групп этих изменений не наблюдалось, но возрастал разброс предпочитаемых направлений. Т. обр., магнитное поле необходимо для развития способности выбора популяционно-специфического направления на основе магнитной информации.

Эксперименты на птицах, проведенные в Великобритании¹⁵ показали, что один из магнитных компасов, используемых животными для навигации, может быть расположен в глазах. Показано, что очень чувствительный магнитный компас может формироваться при образовании комплекса из небольшого кол-ва ферромагнитных кристаллов в капле нематического жидкого кристалла. Оптическое восприятие компасной информации иллюстрируется экспериментом, и предсказанные возможности биологического компаса, основанного на данном принципе, сравнимы с описанными для существующих в природе естественных компасов животных.

Доминик Хейерс (Dominik Heyers) и его коллеги из университета Олденбурга провели опыты, показывающие, что перелётные птицы воспринимают магнитное поле в виде некоего визуального образа.

Немецкие исследователи провели опыты с певчими перелётными птицами — садовыми славками (*Sylvia borin*). Они сделали птицам инъекцию молекул-маркеров двух типов, способных перемещаться по нервным волокнам вместе с сигналами.

¹⁴ Weindler Peter, Wilschko Roswitha, Wilschko Wolfgang. Magnetic information affects the stellar orientation of young bird migrants // Nature № 6596, 1996, т.383, 158-160.

¹⁵ Edmonds D.T. A sensitive optically detected magnetic compass for animals // Proc. Roy. Soc. London. B № 1368, 1996, т.263, 295-298.

Первый — в сетчатку, второй — в область мозга, известную как кластер N (предыдущие исследования показали, что он отвечает за ориентацию птиц в пространстве).

После того как птицам пришла пора мигрировать, авторы работы проверили расположение маркеров. Оказалось, что и те, и другие переместились в один и тот же участок мозга — зрительный бугор (таламус), отвечающий, соответственно, за зрение. Через таламус область N и нейроны сетчатки оказываются связанными между собой. Эта связь поддерживает идею о том, что птицы, вероятно, воспринимают магнитные поля как визуальные ощущения.

Предполагается, что белок криптохром в глазах птиц может играть определённую роль в их способности находить путь по магнитному полю. Идея заключается в том, что криптохром может быть чувствителен к состоянию электронных пар (синглетные и триплетные пары) в радикалах. А это состояние (пропорция между ними) зависит от ориентации молекул относительно магнитного поля Земли. Так получается своеобразный визуальный компас.

Другие исследователи отмечают, что хотя открытие биологов из Олденбурга важно и интересно, его недостаточно для доказательства гипотезы о визуальном восприятии магнитного поля птицами. Тем более что ранее учёные находили у пернатых и иные механизмы, реагирующие на земной магнетизм. Например — магнитные частицы в клювах.

Кстати, природные магнитные компасы найдены не только у перелётных птиц, но и у обычных цыплят¹⁶.

Пластичная система миграционной ориентации была изучена в США на примере саванной овсянки (*Passerculus sandwichensis*)¹⁷. Миграционная ориентационная система саванной овсянки - ночного мигранта включает взаимодействующие между собой магнитный (основанный на склонении магнитного поля Земли), звездный (основанный на положении оси вращения звездного неба), поляризационный (основанный на положении плоскости поляризации небесного света) и, возможно, солнечный компасы. Магнитный компас способен развиваться при полном отсутствии визуальной информации, но он может также настраиваться на основе астрономической информации - звездного компаса ночью и поляризационного днем. Эта возможность перенастройки позволяет птицам использовать магнитный компас при дальней миграции, когда возникает необходимость пересечения больших пространств, значительно различающихся по своим магнитным характеристикам. Характеристики поляризационного компаса, проявляющиеся во время первой миграции, могут быть значительно изменены при содержании птенцов в премиграционный период в условиях искусственного распределения поляризации света. Это свидетельствует о возможности вовлечения магнитного поля в процесс настройки поляризационного компаса. Во время миграции решающую роль в процессе определения направления играет полученная на закате информация о плоскости поляризации света. Компас, основанный на расположении звезд на небосводе, имеет незначительное значение. Эта чрезвычайно подвижная ориентационная система позволяет птицам справляться с временными и пространственными изменениями качества и доступности ориентационной информации.

¹⁶ D.Heyers, M.Manns, H.Luksch, O.Güntürkün, H.Mouritsen A Visual Pathway Links Brain Structures Active during Magnetic Compass Orientation in Migratory Birds [http://www.plosone.org/article/info:doi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0000937]

¹⁷ Able Kenneth P., Able Mary A. The flexible migratory orientation system of the Savannah sparrow (*Passerculus sandwichensis*) // J. Exp. Biol. - 1996. - 199, № 1. - PP. 3-8.

Вращение Земли и центробежная сила

Центробежные силы, возникающие при вращении Земли, в наибольшей мере выражены у полюсов и последовательно уменьшаются по направлению к экватору, где они равны нулю. Эта закономерность навела на мысль, что птицы могут воспользоваться механическими эффектами вращения Земли, различными на разных широтах. Центробежную силу вращения Земли выражает так называемое ускорение Кориолиса. Между тем ясно, что воздействие вращения Земли на летящую птицу незначительно и, следовательно, вряд ли его можно учитывать как какое-то средство ориентации.

Тем не менее, Х. Йигли рассматривал ускорение Кориолиса наряду с земным магнетизмом как средство ориентации перелетных птиц. Этот исследователь предполагал, что птицы могут производить не менее трех сложных операций, а именно «учитывать» земной магнетизм, центробежную силу вращения Земли и соответственно регулировать скорость своего полета относительно земной поверхности. Следовательно, согласно этой гипотезе, птицы должны уметь ориентироваться в воздухе по магнитным и географическим координатам. Эта гипотеза предполагает, что птицы имеют сверхчувствительные физиологические органы — рецепторы для восприятия электромагнитных импульсов и ускорения Кориолиса. Кроме того, предполагалось, что птицы могут в совокупности использовать эти данные для точного определения своего положения. Хотя в принципе нельзя полностью исключить роль земного магнетизма как «путевого ориентира», представляется, что рассматриваемая гипотеза о чтении птицами географических и магнитных координат с помощью учета ускорения Кориолиса заслуживает мало доверия.

Обоняние как средство ориентации

Обоняние у птиц развито незначительно (возможно, оно сильно выражено только у грифов Нового Света), тем не менее, предполагалось, что разносящиеся в воздухе запахи могут способствовать ориентации почтовых голубей, возвращающихся в свою голубятню. Опыты, проведенные в Италии с голубями, у которых были удалены обонятельные нервы или «ноздри» были закрыты, показали, что эти голуби с трудом ориентировались.

В Сонорской пустыне на юго-западе США¹⁸ исследовали роль атмосферных запахов в навигации голубей (*Columba livia*). При выпуске в знакомых районах как контрольные голуби, так и лишенные обоняния при помощи инъекции сульфата цинка экспериментальные голуби ориентировались в направлении голубятни, и быстро в нее возвращались. При выпуске из незнакомых районов ухудшалось хоминг-предпочтение всех групп голубей, однако стартовое направление, время, и особенно успех хоминга у контрольной группы во всех случаях были лучше, чем у экспериментальных. Таким образом, атмосферные запахи играют важную роль для хоминга голубей в условиях пустынного ландшафта.

Ориентация птиц при хоминге

За последние 30 лет проблемы, связанные с навигацией, и прежде всего, с ориентацией птиц, изучались с помощью все более совершенной техники и приборов. Широко применялось искусственное перемещение окольцованных птиц в ближние или дальние местности, где их выпускали на волю, а затем контролировали хоминг, т. е. возвращение к родным местам обитания. Ориентация птиц изучалась также посредством прямых наблюдений сразу же после выпуска на волю. Разумеется, такой путь поиска имеет ограниченное применение, но, тем не менее он дал значительные результаты. Передвижения птиц прослеживались и с борта самолета, а в последние годы подопытных особей оснащали небольшими радиопередатчиками.

¹⁸ Bingman V.P., Alyan S., Benvenuti S. The importance of atmospheric odours for the homing performance of pigeons in the sonoran desert of the southwestern United States // J. Exp. Biol. № 5, 1998, т.201, 755-760.

Прежде чем мы перейдем к разбору важнейших результатов опытов, необходимо отметить три типа ориентации при хоминге.

Ориентация, при которой путь распознается по ландшафтным особенностям. Птица при этом часто совершает круговые облеты, до тех пор, пока не достигнет знакомой ей местности.

Ориентация, при которой птица выдерживает определенный курс перелета и над неизвестной областью, но при хоминге нередко бывает ошибочной и птица попадает в чуждую ей область.

Сразу же после выпуска на волю в неизвестном районе птица выбирает примерно правильное направление перелета, которое приводит ее к родному местообитанию.

Очень трудно судить о том, насколько большую роль для ориентации птиц при хоминге играют ландшафтные особенности. Однако имеется много данных, свидетельствующих о значении «путевых ориентиров» при возвращении домой птиц, которые были пойманы, а затем выпущены на волю в других местностях. С другой стороны, К Шмидт-Кениг утверждал, что из этих данных вовсе не следует, что ландшафтные особенности имеют значение для ориентации птиц, скорее всего, они просто помогают птицам опознать родную местность

Очень многие виды птиц, оказавшись на большом расстоянии от знакомых для них территорий, обладают способностью находить обратный путь в родные места. Однако приведенные цифры показывают также и то, что многие особи тех же видов не возвращаются домой, правда, это нередко зависит от недостатков в учете. Перевозка в период гнездования птиц в неизвестные им места и их возвращение домой — это перемещения, проведенные в искусственно созданных условиях, резко отличающихся от нормальных перелетов.

Пингвины Адели, которые перемещались из разных районов антарктического ледникового покрова и окружающих паковых льдов. Эти пингвины при солнечном освещении смогли выбрать правильный курс и выдержать его, но, когда солнце было скрыто за облаками, они не могли ориентироваться. Из района Южного полюса, как и из других местностей, где условия солнечного освещения во время эксперимента были постоянными, пингвины Адели нашли правильное направление пути.

Как выяснилось к настоящему времени, у морских птиц способность к возвратной ориентации проявляется даже при большой удаленности от родных местообитаний. Темноспинный альбатрос в этом отношении побил рекорд: из Сиэтла (штат Вашингтон, США), Японии и Филиппин он возвращался обратно на остров Мидуэй в Тихом океане, причем расстояние от этого острова до Сиэтла составляет 5120 км, а до Филиппин — 6400 км. В первом случае перелет продолжался 10 суток, а во втором — 12. Обыкновенные буревестники, которые с острова Скокхолм у побережья полуострова Уэльс были перевезены в Бостон и Венецию, вернулись назад соответственно за 12 и 14 дней. Расстояние между Скок-холмом и Бостоном около 5 тыс. км, тогда как из Венеции эта морская птица, вероятно, возвращалась отнюдь не кратчайшим, а более длинным путем — через Адриатическое и Средиземное моря и Атлантический океан. Однако выяснилось, что другая морская птица — северная качурка при сходном эксперименте летела домой кратчайшим путем над сушей.

Способность почтовых голубей находить родные местообитания хорошо известна, и поэтому они использовались для передачи посланий. Исследования полностью подтвердили незаурядную способность к ориентации этих птиц, и, кроме того, выяснилось, что дикие птицы в еще большей степени наделены этой способностью. Даже птицы, которые были увезены спящими или помещенными в закрытые, постоянно вращавшиеся клетки, без труда находили правильный путь в родное местообитание.

Однако для птицы недостаточно только выбрать правильный курс и придерживаться его на пути к дому. При перелетах через обширные морские акватории с беспрестанно дующими ветрами велика опасность сбиться с пути. Такие отклонения и

происходят нередко, но большинство перелетных птиц при обычных перелетах способны исправлять отклонения от курса. Очевидно, птицы, увезенные в незнакомые места и выпущенные там на волю, тоже обладают этим свойством.

Другой интересный результат опытов по перемещению птиц сводится к тому, что перелетные птицы лучше находят путь к родному местообитанию по сравнению с оседлыми птицами. Например, такие оседлые птицы, как домовые воробьи, могут вернуться в родные места, удаленные на расстояние до 10 км, а полевые воробьи — до 35 км, тогда как кочующие птицы, например, серебристые чайки, обладают способностью к возвратной ориентации на расстоянии до 1,4 тыс км.

Увезенные из мест зимовок и выпущенные на волю птицы тоже могут возвратиться обратно. Подобные опыты проводились с чайками и лысухами. Зимовавшие в Копенгагене сизые и обыкновенные чайки были перевезены в Стокгольм и там выпущены на волю. Большая часть птиц вернулась в Копенгаген или была встречена в раз ных местностях на юге Швеции. В Америке увезенные речные певуны (*Seiurus noveboracensis*) вернулись в места зимовок в Венесуэле, однако в этом случае, как и в других, молодые особи не смогли долететь до исходного пункта.

Приведенные примеры, иллюстрирующие способность птиц из неизвестных для них мест снова прилетать в родные местообитания, — это лишь незначительная часть из массы экспериментов по искусственному перемещению птиц. Накопленный опыт ясно свидетельствует о том, что птицы могут находить путь к летним и зимним местообитаниям независимо от заученных «путевых ориентиров» и от значительной удаленности от дома. Это неопровержимо указывает на высокоразвитую у них способность к навигации. Кроме того, становится очевидным, что птицы ориентируются также с помощью физических «путевых ориентиров» а, возможно, и других восприятий. Чтобы нагляднее осветить проблемы навигации и ориентации, они рассматриваются порознь для дневных и ночных мигрантов.

Дневной перелет

В изучении перелетных птиц был достигнут большой прогресс, после того как в 1951 г. Г. Крамер предположил, что скворцы ориентируются по солнцу. Этих птиц помещали в круглые клетки с шестью застекленными окнами, сквозь которые можно было видеть только небо и солнечный свет; никаких ориентиров на местности они не видели. Крамер установил, что в ясную погоду скворцы целый день перемещались в нормальном для данного вида и времени года направлении перелета, но в пасмурную погоду в их передвижениях не проявлялось какого-либо определенного направления. Тогда Крамер предположил, что скворцы ориентируются по солнцу и в зависимости от изменений его положения относительно земной поверхности могут в любое время дня корректировать направление перелета. Когда с помощью зеркал, помещенных за стеклянными окнами клеток, изменялось направление падающих солнечных лучей, то менялось и направление перелета скворцов. Во всех случаях передвижения птиц происходили под одним и тем же углом к падающим солнечным лучам. Это ясно показывает, что направление перелета скворцы определяют по солнцу, даже если само оно не всегда видно птицам. Для того чтобы они выдерживали правильный курс перелета, достаточно, чтобы солнечный свет хотя бы изредка пробивался сквозь облака. Кроме того, в природе скворцам в их перелете помогают наземные ориентиры и, вероятно, многие другие источники информации.

Крамер выяснил, что скворцы во время перелета учитывают различное положение солнца в течение дня. Чтобы корректировать направление перелета по положению солнца, например между 6 и 18 часами, скворец должен обладать возможностью в любой момент точно определять время дня. Более того, оказалось, что скворец может использовать как источник информации и летнее полуночное солнце на Севере. Следовательно, он оснащен своего рода внутренними часами, т. е. эндогенным

механизмом, который компенсирует влияние вращения Земли. Благодаря ему выдерживается постоянное направление перелета независимо от времени суток. Крамер пришел к этому выводу после ряда опытов с искусственным солнцем и его влиянием на поведение скворцов. Однако, как именно действует этот хитроумный часовой механизм у птиц, пока удовлетворительно объяснить не удалось. С помощью искусственного солнца Крамер сумел «установить» внутренние часы скворца, регулируя внутренний ритм птицы относительно продолжительности искусственного дневного освещения. Впоследствии сходные эксперименты проводились и с другими видами птиц, которые обнаружили такую же ответную реакцию.

Крамер и его сотрудники в качестве подопытных птиц брали ястребиную славку и жулана. Хотя эти виды являются ночными мигрантами, у них тоже выявилась способность ориентироваться по солнцу. Позднее, впрочем, было установлено, что у этих птиц есть и другие вспомогательные средства ориентации. Много опытов проводилось также с голубями, которые, как выяснилось, тоже ориентируются по солнцу.

Другая гипотеза основана на движении солнца на небесной сфере. На всех градусах долготы в 12 часов по местному времени солнце занимает самое высокое положение, тогда как на всех градусах широты угол между наклоном плоскости эклиптики и плоскости земной орбиты остается постоянным. Вследствие суточного вращения Земли и ее движения вокруг Солнца происходит изменение склонения в годовом ходе, и его максимальная суточная высота различна на разных широтах. Изменение происходит медленно, и максимальная высота солнца на плоскости эклиптики по отношению к горизонтальной плоскости указывает и направление и время. Может быть, именно с этой точкой на плоскости эклиптики птица сравнивает и определяет положение родного местообитания. Это значит, что, чем севернее по отношению к своему дому оказывается птица, тем ниже максимальная высота солнца на плоскости эклиптики и соответственно, чем дальше к югу находится птица, тем выше максимальная высота солнца. (Заметим, что мы рассматриваем случаи, когда птицы находятся в северном полушарии.) Чем дальше к востоку от своего гнездовья находится птица, тем раньше солнце достигает своей максимальной высоты на плоскости эклиптики и соответственно, чем западнее от родного местообитания находится птица, тем оно позже достигает максимальной высоты.

Учет положения солнца на плоскости эклиптики по отношению к горизонтальной плоскости помогает птице с помощью «внутренних часов» определить свое местоположение, направление перелета и время дня, позволяет установить и сохранить правильное направление и при возвращении к родному местообитанию.

Ночной перелет

Большинство видов перелетных птиц мигрируют по ночам, причем это преимущественно те из них, которые проявляют активность и днем. Очевидно, у ночной миграции есть свои преимущества, иначе поведение птиц давно бы изменилось в ходе длительной эволюции. Многие дневные птицы, летящие ночью, могут раздобыть пищу только днем. Например, воробьиные всегда основательно подкрепляются перед безостановочным перелетом над обширными морями, который часто занимает целую ночь. Исключение составляют только дневные дальние мигранты из воробьиных, например ласточки, трясогузки и коньки. Ласточки, впрочем, добывают пищу во время полета.

Многие ближнеперелетные виды воробьиных совершают перелеты днем. Дальние же мигранты из этого отряда летят ночью, так как днем они заняты поисками пищи.

Вполне понятно, что изучение ночных миграций птиц не велось столь интенсивно, как дневных. Весьма возможно, что перелетные птицы и в темные ночи

могут различать контуры суши, озер, рек, а также, например, белые ленты прибоя вдоль берегов и направление белых гребней волн на поверхности моря. Прибой, возможно, слышен так же хорошо, как и виден, даже если ночные мигранты летят высоко.

Можно было бы предположить, что луна выполняет для ночных мигрантов функцию, сходную с той, что солнце — для дневных. Однако еще в 1930-х годах было установлено, что луна не оказывает большого влияния на перелеты птиц, это впоследствии было подтверждено при помощи разных методов. В последние годы изучение ориентации птиц во время перелетов показало, что действительно луна не имеет для этого большого значения.

Опыты с перемещением крякв, синекрылых чирков, шилохвостей и канадских казарок, которых выпускали на волю ночью, снабжая маленькой лампочкой, показали, что птицы немедленно выбирают правильное направление к родному местообитанию при безоблачном небе. В пасмурную же погоду кряквы теряли ориентацию и чуть ли не впадали в панику. Эти опыты показали, что птицы все же могут в какой-то мере ориентироваться по луне или звездам. Однако надо учесть, что, например, кряквы являются ближними мигрантами, которые не делают таких рекордных перелетов, как дальние мигранты.

Опыты показали, что изучавшиеся виды птиц ориентировались по звездам.

Когда испытуемым славкам трех видов в периоды перелетов демонстрировались картины звездного неба, не соответствующие данному времени года, птицы были сбиты с толку. Когда им показывали весеннее небо осенью, они летели в направлении весеннего перелета. Если они видели осеннее небо весной, то летели к югу.

По крайней мере три мигрирующих ночью вида славков, видимо, ориентируются по звездам с учетом их положения в соответствующее время года в определенном районе. Каким образом птицы устанавливают направление перелета, еще неизвестно. Возможно, этот механизм наследственно обусловлен; пока никто не знает, как летит птица и где остановится. Хотя в опытах испытывались птицы, выкормленные в неволе и никогда раньше не видевшие ночного неба, они сразу без колебаний выбирали правильное направление. Опыты с индиговыми овсянковыми вьюрками в Северной Америке, дали интересные результаты, показавшие, что картины созвездий в местах гнездования фиксируются у птенцов и это проявляется во время их первого перелета.

У молодой птицы запечатлевается картина звездного неба, с помощью которой она устанавливает направление при первом же перелете. Это, однако, не способствует объяснению реакций видов на картины звездного неба в более южных широтах, которые наблюдаются во время первого перелета и которые, например, в опытах со славками-завирушками приводят к изменению курса. То, что ночные мигранты, содержащиеся в клетках, избирают направления перелета, отвечающие данному времени года и данной местности, было подтверждено на примере еще 12 видов птиц.

Тот факт, что перелетные птицы могут при отсутствии видимости пролетать значительные расстояния, выдерживая определенное направление и при этом учитывая снос ветром, — одно из замечательных открытий, сделанных с помощью радиолокации. Как осуществляется ориентация птиц при таком «слепом» полете? Возможно, здесь помогают акустические средства ориентации.

Как правило, птицы летят молча, не заглушая звуков, поступающих извне. Предполагают, что птицы могут воспринимать звуки на гораздо больших высотах по сравнению с возможностями человеческого слуха. С помощью шаров-зондов удалось на значительных высотах зарегистрировать звуки, исходящие ночью от земной поверхности. При этом обнаружилось, что, например, шум поезда слышен за 6400 м, гул Ниагарского водопада — за 4500 м, лай собак — за 1800, голоса людей, кваканье лягушек и шум текущих вод — за 1000, стрекот сверчков — за 750, шум морских волн — за 100 м и т. д.

Ночные мигранты над Луизианой, как выяснилось, летят на высотах от 250 до 2400 м. По-видимому, они без труда воспринимают разные звуки с земной поверхности.

Многие птицы, совершающие перелеты ночью, периодически издают призывные крики, что имеет ориентационное значение и, кроме того, видимо, помогает удерживать стаю сомкнутой или общаться с другими птицами того же вида. Замечено, что птицы чаще подают голоса при облачной или туманной погоде, когда эти звуки к тому же лучше всего слышны. Интенсивность призывов возрастает также при перелетах вдоль берегов.

Высказывалось предположение, что птицы подают голоса во время ночных перелетов, чтобы уловить эхо от земной поверхности. Управляемые шары-зонды воспринимают эхо от собственного звука через 8 секунд на высоте порядка 1300 м.

Итак, установлено, что птицы получают и используют звуковую информацию от земной поверхности, но не выяснено, каким путем перерабатывается эта информация в целях ориентации перелета в определенном направлении.

Как находят молодые дальние мигранты свои места зимовок во время первого перелета?

Готовность птицы к перелету во многом зависит от внутренних физиологических факторов. Если их воздействие прекращается в пути, миграция прерывается, конечно, при условии, что птица очутится в таком месте, где для нее есть подходящие экологические условия.

Ранее указывалось, что у молодых птиц во время их первого перелета окончание миграции связывается с достижением мест зимовки; следовательно, влияние среды именно в этих местах определяет прекращение перелета. Но бывает и наоборот: время и место завершения перелета может предопределить тонко устроенный у дальних мигрантов временной механизм, как раз он может предрешить «выбор» мест зимовок.

Фактические подтверждения данной гипотезы недавно были представлены. Была обнаружена четкая временная зависимость между продолжительностью периода перелетного беспокойства у этих видов и расстоянием, которое они обычно пролетают осенью. Сходная картина была обнаружена и при опытах с пеночкой-теньковкой. Упомянутые виды мигрируют на разные расстояния — от 250 км (сардинская славка) до 5 тыс. км (садовая славка), что, разумеется, определяет и весьма значительные различия в длительности перелетного беспокойства у соответствующих видов. Это значит, что дальняя миграция птиц предопределена во времени; она прекращается в тот момент, когда птицы достигают определенного места зимовки. Не только каждый вид, но также и разные популяции конкретных видов птиц отличаются разной продолжительностью внутренних и унаследованных временных механизмов, от которых зависит дальность перелета.

СРОКИ ПЕРЕЛЕТА

Факторы, вызывающие перелет, могут быть различными у разных видов птиц. Чаще всего это взаимодействие многих факторов, как экологических, так и физиологических, причем у ближних мигрантов они могут быть иными, чем у дальних. Например, причины, вызывающие инвазии, совершенно иные по сравнению с причинами сезонных миграций.

Пора перелета у данного вида часто совпадает во времени с другими циклическими явлениями и процессами физиологического характера (линька, развитие половых желез, отложение жира и размножение), которые, в свою очередь, находятся во взаимодействии с внешними факторами. Следует, однако, заметить, что для большинства перелетных птиц факторы среды начинают играть роль в том случае, если птицы находятся в состоянии готовности к перелету, т. е. в таком физиологическом состоянии, когда пора перелета серьезно мотивирована. Например, дальние мигранты благодаря

внутреннему ритму настроены к определенному времени отлета с точностью, допускающей колебания порядка недели, тогда как ближние мигранты более мобильны и могут весьма существенно изменять сроки отлета в зависимости от погоды, складывающейся весной или осенью данного года. Некоторые виды, например лебеди и лысухи, мигрируют перед самым установлением ледового покрова.

Случайные кратковременные изменения погоды оказывают большое влияние на сроки перелета как ближних, так и дальних мигрантов, о чем убедительно свидетельствуют радиолокационные исследования. Большое влияние на ориентацию птиц оказывают облачность и ветер, особенно накануне отлета.

Дальние мигранты отправляются на юг часто задолго до того, как происходят осенние изменения погоды, и так же дело обстоит и с отлетом птиц весной из мест зимовки в тропиках, где погода постоянная. Поведение этих птиц предопределяется внутренними факторами. Зато на ближних мигрантов, по-видимому, оказывают влияние внешние факторы. Осенью их отлет может быть вызван похолоданием, а весной — потеплением. Следовательно, перелет ближних мигрантов в большей степени предопределяется погодой, чем перелет дальних. Чувствительность к погоде птиц зависит и от того, насколько велика готовность к перелету. При высокой степени готовности требуется совсем немного, чтобы внешние факторы стимулировали отлет. Если же готовность к перелету приостановлена, требуется немало усилий, чтобы птица отправилась в путь.

Когда птица достигла высокого порогового уровня в своей готовности к перелету, ее отлет могут вызвать многие несущественные косвенные внешние факторы, даже если они не имеют никакого отношения к погоде. К этому ее может побудить внезапный шум или необычное зрелище, пролетевшая мимо стая птиц, мирно бродящий по берегу бегемот или варан или грохот реактивного самолета.

У каждого вида перелетных птиц есть специфический календарь передвижений между летними и зимними местообитаниями. Дальние мигранты поразительно точно соблюдают сроки прилета в места гнездования, и этот процесс у многих видов наступает чуть ли не на следующий день или, во всяком случае, в первую же неделю после прилета. Зато различия в сроках прилета в районы зимовок немного большие, но в этих случаях дело не касается размножения и поэтому нет повода для спешки. Однако расхождения в сроках прилета дальних мигрантов в разные районы Африки не превышают примерно двух недель.

Как отмечалось выше, ближние мигранты в своих передвижениях зависят от погоды данного времени года, и поэтому у них могут весьма значительно варьировать сроки прилета и отлета с году на год в зависимости от времени наступления весны или осени. Различия в сроках прилета весной у таких видов, как полевые жаворонки, зяблики и чибисы, могут достигать до 6—8 недель.

Исключительная точность и регулярность в передвижениях зависит от того, что перелеты составляют строго установленное во времени звено годового физиологического цикла птиц. Организм этих птиц действует как часовой механизм, в котором физиологические и эндокринологические процессы сменяют один другой в течение года совершенно синхронно с двумя годовыми миграциями и промежуточным периодом размножения. Разумеется, такая «система» сложилась в результате многовекового развития и с учетом влияния климатических факторов.

Особенно поразителен календарь миграций многих морских птиц, обитающих в районах глубоководных акваторий. Большую часть года эти птицы проводят на просторах морей, где многие виды осуществляют значительные миграции, но ежегодно в одну и ту же неделю соответствующий вид возвращается на родной остров, атолл или участок побережья для размножения.

У некоторых птиц на этот календарь влияют также сроки наступления половой зрелости. Молодые скопы совершают перелет в тропики в первую осень своей жизни,

остаются там на 2—3 года и возвращаются в места гнездования только в связи с первым размножением.

ПРИВЕРЖЕННОСТЬ К ОПРЕДЕЛЕННЫМ ЛЕТНИМ И ЗИМНИМ МЕСТАМ ОБИТАНИЯ

Анализ данных кольцевания показал, что большое число видов перелетных птиц из года в год возвращается не только в определенные места гнездования на севере, но и в определенные места зимовок на юге. И это несмотря на огромные расстояния между ними — иногда порядка тысяч километров. Такая приверженность к определенным местообитаниям присуща всем перелетным птицам, за исключением видов, постоянно совершающих кочевки, и видов, у которых передвижение в районах зимовок зависит от погоды.

Приверженность к своим местам обитания — замечательная особенность перелетных птиц, которая наиболее ярко выражена у дальних мигрантов. Яркий пример — пеночка-весничка. Окольцованные годовалые птицы на следующий год возвращаются в ту же местность, где они появились на свет, но не в то же самое гнездо. Разумеется, это целесообразный порядок, определяемый трофической конкуренцией.

Ласточки и черные стрижи, а также некоторые морские птицы возвращаются в одни и те же гнезда много лет подряд. Рекорд, вероятно, поставил черный стриж, который занимал одно и то же гнездо в районе Нерке (Средняя Швеция) 17 лет подряд. В интервалах между периодами гнездования он совершал перелеты в далекую Южную Африку.

То, что птицы из года в год возвращаются в те же места зимовки, впервые было установлено в штате Джорджия (США), где белошейный овсянковый вьюрок (*Zonotrichia albicollis*), гнездящийся в Канаде, из года в год попадал в одну и ту же ловушку. Позднее была отмечена приверженность к одним и тем же зимним местообитаниям у многих ближних мигрантов, а также среди уток, гусей, лысух, чаек и голубей.

Популяции белошеких казарок из Гренландии и Шпицбергена зимуют (каждая порознь) в двух соседних районах Шотландии. В северной части Нидерландов зимует третья популяция белошеких казарок, прилетающая из Сибири.

Постепенно выяснилось, что дальние мигранты проявляют приверженность к одним и тем же местам зимовок и в тропиках.

Иногда перелетные птицы проводят зимы на разных материках. Такой случай известен для турухтана, который проводил зиму в Кении. Там он был окольцован 12 апреля 1969 г., а 16 февраля 1973 г. был встречен в штате Уттар-Прадеш в Индии.

У некоторых видов перелетных птиц в Африке проявляются еще более интересные особенности поведения: периодически они занимают до трех разных мест зимовок, куда возвращаются ежегодно. Садовая славка, обычно обнаруживающая себя пением, сначала прилетает в северную часть района зимовок в Африке, где пребывает в сентябре — октябре. Затем она отправляется в путь за тысячу километров к югу в экваториальный пояс — в Заир и Уганду, где обитает примерно шесть недель в лесах и за это время прибавляет в весе в среднем около 4 г, т. е. около 5 % общего веса. В декабре садовая славка летит дальше — примерно на 1 тыс. км к югу в район, где в связи с обильными дождями появляется много насекомых. В феврале этот вид возвращается в экваториальный пояс, где он находился двумя месяцами ранее, и снова набирает в весе около 4 г. В марте садовая славка улетает на 1 тыс. км к северу и попадает на участок, который она занимала прошлой осенью, чтобы там подкормиться перед длительным тяжелым перелетом в Евразию. Сходную последовательность можно выявить у многих других палеарктических видов воробьиных в африканских местах зимовок. В Восточном Заире я обнаружил двукратное появление не только садовой славки, но и дроздовидной камышевки, серой славки и обыкновенной каменки.

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛОВ ПТИЦ КАК РЕЗУЛЬТАТ МИГРАЦИЙ

Естественно, что расширение ареалов птиц происходит в то время года, когда они занимают гнездовые участки (эта стадия наступает сразу после перелета и предшествует размножению). Весенний перелет может играть важную роль в заселении птицами новых районов. В случае необычно теплой погоды в это время года птицы смещаются несколько дальше к северу от района их гнездования. Эта так называемая удлиненная миграция иногда приводит к эпизодическому или постоянному расширению гнездовой территории. В других случаях такой же эффект вызывают очень сильные ветры.

Связь динамики распространения птиц с весенней миграцией особенно заметна в таком районе, как Фенноскандия, который относительно поздно освободился от ледникового покрова и где орнитофауна все еще продолжает обогащаться. Это положение можно иллюстрировать на примере многих перелетных птиц, у которых расширение ареалов связано не только с недавними изменениями климата, но с погодными условиями во время весенней миграции в Фенноскандию. Расселение восточного соловья в Средней Швеции за последние 200 лет четко совпадает с данными о высоких температурах воздуха во время заключительной фазы весеннего перелета этой птицы.

Соответствующие изменения ареалов в связи с миграцией отмечались и в других северных странах — Исландии, Гренландии и в Северной Америке. Один из самых показательных примеров — быстрое распространение египетской цапли в разных частях света. В настоящее время этот вид встречается в восточной части Северной Америки вплоть до Канады, а также в Центральной Америке, Мексике и на западном побережье США.

В этой связи возникает вопрос: как египетская цапля проникла через Атлантический океан и что стимулировало ее миграцию на протяжении, по крайней мере, 3,2 тыс. км — кратчайшего расстояния между Африкой (Сенегал) и Южной Америкой (Бразилия)? Вероятно, реальное расстояние перелета было гораздо большим, так как первые египетские цапли залетели в северные районы Южной Америки. Возможно, этот вид предпринимал не одну, а целый ряд инвазий в Южную Америку, но, до тех пор пока в этой части света не начал распространяться крупный рогатый скот, цапли не находили здесь подходящих условий. Египетская цапля нередко встречается на обособленно расположенных островах, как, например, Св. Елены и Вознесения, расположенных посередине Атлантического океана. Это указывает на то, что к конечной цели своего перелета цапли предпочитают лететь через морские акватории.

Самое заметное и самое быстрое изменение ареала в связи с миграцией в Новую Зеландию наблюдается у австралийской ласточки (*Hirundo neoxena*), которую иногда рассматривают как подвид тихоокеанской ласточки (*H. pacifica*). Эта обычная для Австралии ласточка до 1958 г. была известна в Новой Зеландии только по четырем находкам за период 1920—1955 гг. В 1958 г. ее видели во многих местностях и даже отмечали случаи гнездования. В феврале — марте 1975 г. эта птица была распространена уже во многих районах Новой Зеландии, но еще не ясно, улетает ли она отсюда (т. е. в апреле — сентябре) или нет.

Когда при распространении птиц в новых местах гнездования оказывается, что подходящие для них биотопы уже заняты, мигранты двигаются дальше, пока не найдут свободные районы, соответствующие требованиям этих видов к окружающей среде. В этом случае миграция, вызванная стремлением к гнездованию, является важным фактором в процессе расселения.

Разумеется, расселение в новых районах происходит и в местах зимовок, но там еще совершенно не ясно, какие механизмы регулируют этот процесс. О том, что миграция играет при этом такую же роль, как в районах гнездования, мы можем только догадываться. Одни виды палеарктических перелетных птиц занимают новые участки в

местах зимовок, другие же терпят присутствие птиц того же вида в определенной части занимаемой ими территории. Птицы третьей группы, видимо, не имеют никаких участков и разделяют со своими сородичами одни и те же районы.

СТАЙНОСТЬ ПТИЦ ВО ВРЕМЯ МИГРАЦИЙ

Многие виды птиц, а возможно, и большинство их во время перелетов собираются в стаи, даже если это им не свойственно в других случаях. Количество летящих совместно птиц увеличивается во время перелета. В местах отдыха к ним присоединяются новые стаи, и в конечном счете общее количество птиц становится громадным. Большие стаи куликов встречались в Ваттовом море в Нидерландах и в национальном парке Эверглейдс во Флориде. Размер этих стай достигал 10 тыс. особей. Чернозобики, золотистые ржанки и иногда исландские песочники (на Британских островах) обычно образуют самые большие стаи, состоящие из птиц одного вида. У многих же видов куликов проявляется тенденция к образованию стай из птиц разных видов и примерно одинаковых размеров, например, из чернозобиков и куликов-воробьев. Вороновые и вьюрковые тоже могут формировать стаи смешанного состава. Наряду с гигантскими стаями те же виды могут объединяться и в небольшие группы или лететь поодиночке, т. е. они проявляют весьма большую пластичность в своем миграционном поведении.

Утки во время миграций тоже могут объединяться в очень большие стаи. Перелеты стаями совершают также цапли, аисты, гуси, лебеди, куриные, журавли, чайки, крачки, чистиковые, голуби, совы, стрижи, ласточки, вороновые, дрозды, коньки, трясогузки, скворцы, вьюрковые и овсянковые. Скворцы могут образовывать стаи по 5 тыс. особей. Некоторые виды хищных птиц тоже могут создавать стаи. Во время перелета хищных птиц в некоторых местах их нередко можно видеть парящими в восходящих потоках воздуха. Но как только эти птицы достигают необходимой высоты, они начинают скользить в воздухе поодиночке.

Состав стай в половом и возрастном отношениях весьма различен. Мы уже упоминали, что гуси мигрируют семьями. Их стаи включают самцов, самок и молодых птиц. У многих видов уток самцы часто мигрируют отдельно (например, при перелетах на линьку), тогда как самки могут лететь вместе с годовалыми птенцами. Воробьиные стаи могут состоять только из взрослых или только из молодых особей. У некоторых видов самки и самцы тоже летят порознь. Как отмечалось выше, у многих воробьиных во время весенней миграции самцы прилетают на одну или несколько недель раньше самок. Во время осеннего перелета противоположная последовательность отмечалась на Гельголанде, где полевые жаворонки, садовые горихвостки, зяблики и камышевые овсянки мигрируют таким образом: сначала пролетают молодые птицы, затем самки и, наконец, самцы.

У многих хищных птиц, а также чаек и других воробьиных, кроме упомянутых выше, молодые птицы тоже мигрируют раньше взрослых. Однако у разных видов птиц соотношения эти значительно варьируют. Мы уже сообщали, что, например, у кукушек и жуланов взрослые особи мигрируют раньше молодых. По наблюдениям в Египте, это проявляется также у пестрых каменных дроздов и черноголовых славков.

Было установлено, что полет стаями дает некоторым видам аэродинамические преимущества. Особенно это справедливо по отношению к стаям крупных птиц. Одни виды летят «гуськом», например бакланы, нырковые утки и чистиковые. Другие, например черная казарка, кулик-сорока и бакланы, могут перемещаться широким фронтом, образуя громадную извилистую ленту. Третий тип полета — V-образный клин с вожаком во главе, за которым устремляются одинаковые или неодинаковые «стороны» угла. Подобное построение применяется пеликанами, утками, гусями, лебедями, журавлями и большими кроншнепами, а иногда также чайками, золотистыми ржанками

и другими куликами. Считается, что полет клином экономит энергию у всех членов стаи, кроме вожака, который время от времени сменяется. V-образное построение позволяет всем птицам иметь возможность широкого обзора.

Однако главная причина образования стай — стремление к сплочению в период перелетов. Правда, оседлые виды часто тоже проявляют такую склонность по окончании размножения. Возможно, у многих видов индивидуальное поведение проявляется только в то время, когда надо занять и удержать гнездовой участок. Многие перелетные виды объединяются также в местах зимовок, а некоторые даже там, где они занимают территории, которые сообща защищают. Тем не менее многие представители последней категории во время перелета держатся поодиночке.

В заключение остается допустить, что групповое поведение у перелетных птиц имеет значение для их выживания и в воздухе и на земле; образование стай позволяет нейтрализовать многие неблагоприятные факторы среды и опасных элементов.

Миграция в одиночку

Помимо групповых перелетов существуют и одиночные. Типичными одиночными мигрантами являются, например, многие виды хищных птиц, перевозчик, черныш, кукушки, вертишейка, козодой, колибри, иволги, жуланы, серая мухоловка и множество других мелких птиц, совершающих перелеты ночью, включая различных представителей родов Славковые *Sylvia* и Пеночковые *Phylloscopus*.

Многие из этих одиночных мигрантов могут образовывать разреженные «связки», которые выглядят как настоящие стаи, когда они движутся через такие узловые пункты на путях перелетов, как Фальстербу, Босфор и Хоук-Маунтин в США. Такая концентрация птиц происходит временно под влиянием орографических и термических факторов в определенных местностях. В других же условиях те же виды, за немногими исключениями, летят порознь. Тем не менее, ряд видов хищных птиц мигрирует и останавливается на отдых стаями, которые могут достигать внушительных размеров. Некоторые виды удерживают за собой определенные участки в воздушном пространстве во время полетов в разреженных связках. Это отмечалось для жулана и красноголового сорокопута. Среди дальнеперелетных видов куликов выражены «индивидуалисты» — перевозчик и черныш. Если летели две особи или более, то между ними выдерживалась большая дистанция; это не мешало им отвечать на призывные крики своих сородичей. В местах отдыха на пролете перевозчики и черныши держатся так же обособленно, как и в местах зимовок в тропиках. Перевозчики там воинственно защищают свои участки, а черныши размещены столь разреженно, что у них даже не возникает необходимости отстаивать свои участки. Из всех перелетных птиц одиночные мигранты выглядят наиболее трогательно, особенно если это совсем молодые птицы, не имеющие жизненного опыта и не сопровождаемые взрослыми особями. Они отправляются в путь за тысячи километров над сушей и морями, чтобы приземлиться на другом материке или на острове в океане — в районе, который данный вид давно использовал для зимовки, но где эти молодые птицы никогда раньше не бывали.

СКОРОСТЬ И ВЫСОТА ПЕРЕЛЁТА

Многие птицы совершают продолжительные безостановочные перелеты над морями и пустынями. Возникает вопрос: компенсируется ли риск и значительный расход энергии теми преимуществами, которые получают птицы в результате длительных и трудных перелетов? Дело в том, что развитие по этому пути направлялось естественным отбором; дальние миграции у очень многих видов имеют значение для их выживания.

В предыдущих главах приводились разные сведения о расстояниях, преодолеваемых различными видами птиц во время их миграций. Однако пока еще не было речи о том, с какой скоростью и на каких высотах обычно перемещаются перелетные птицы, а также как они переносят безостановочный полет.

Скорость перелета

Есть сведения, что дроздовидная камышевка, гнездящаяся на северо-востоке Азии, проводит зиму в юго-восточных районах этой части света, пролетая 4,5—5 тыс. км за 25—30 дней. Однако в течение этого периода птицы останавливаются на отдых и подкармливаются, в связи с чем среднюю скорость их полета рассчитать было совершенно невозможно.

Скорость полета окольцованных птиц, которые мигрировали и были повторно встречены довольно быстро после кольцевания, тоже нельзя точно определить, но все же о ней можно иметь кое-какие ориентировочные представления.

Птенец тонкоклювого буревого бурундука был окольцован в своем гнезде в Австралии, а впоследствии эта птица была обнаружена на Аляске. Если она начала свою миграцию в нормальный срок, то ей, следовательно, пришлось лететь в течение 16 дней со скоростью 625 км/сутки.

Для искусственно перемещенных птиц средняя скорость оценивалась исходя из того, что с момента выпуска на волю птицы прямо летели к родному месту обитания.

Скорость перелета некоторых окольцованных птиц

Виды	Расстояние, км	Время, сут	Скорость, км/сутки
Обыкновенная каменка	800	1	800
Камнешарка	800	1Д	768
Обыкновенная каменка	936	1,9	480
Кряква	890	2	445
Желтоногий улит	3100	7	444
Кряква	1350	5	270
Тонкоклювый буревого бурундука	10000	53	190
Американский бекасовидный веретенник	3700	20	185
Полярная крачка	14000	114	123

В 1957 г. удалось проследить перелет уток широким фронтом от провинций Саскачеван и Манитоба в Канаде к юго-юго-востоку до мест зимовок в штате Луизиана на юге США. Птицы безостановочно пролетели этот путь протяженностью около 2,4 тыс. км за двое суток со скоростью 1600—1900 км/сутки, или в среднем 65—80 км/час. Другой безостановочный перелет от залива Джеймс в Канаде до Луизианы длиной 2,7 тыс. км был осуществлен белыми и голубыми гусями за 60 часов со скоростью 1110 км/сутки или 46 км/час. Суточные скорости удалось также подсчитать для мигрирующих воробьиных. Малый дрозд (*Hylocichla minima*) весной совершает перелеты из Луизианы на Аляску со средней скоростью 120 км/сутки, а пега американская древесная славка (*Mniotilta varia*) летит из тропиков через территорию США со средней скоростью всего 32 км/сутки. Последний вид прилетает ранней весной, что необычно для дальних мигрантов. Возможно, медленная скорость во время его перелета как-то зависит от сроков наступления весны на разных широтах. В физиологическом отношении эту славку можно причислить к ближним мигрантам, движение которых в пространстве зависит от погоды.

Пеночка-трещотка мигрирует весной из Африки в Европу со средней скоростью 180 км/сутки, но осенью перелет к югу происходит значительно медленнее, со скоростью всего 90 км/сутки. Различия в скорости перелетов весной и осенью отмечались и для

многих других видов. Малый веретенник, который гнездится в Сибири и на Аляске, весной пересекает расстояние от Новой Зеландии за 4—6 недель, тогда как осенью тот же путь занимает у него 2—3 месяца.

Интересные сопоставления средних скоростей в одиночку (движение в стае более быстрое).

Самые высокие значения скоростей полета — 96 км/час — были отмечены для крякв и некоторых хищных птиц, причем для последних учитывалось движение при сильном попутном ветре. Приведенные данные хорошо согласуются с вышеупомянутыми оценками скорости перелета уток из Канады в Луизиану. В Швеции было установлено, что при попутном ветре птицы развивают вдвое большую скорость.

Другие высокие значения скорости полета были определены для серого журавля (более 100 км/час), галки и обыкновенного перепела (91), гагарки (86), шилохвости (81), хрустана (80), скворца (78), грача, горлицы, чибиса и среднего кроншнепа (72), гусей (70), кулика-сороки (67), сокола, деревенской ласточки и клеста (59), лугового конька (53), зяблика (52), обыкновенной каменки и чижа (51), желтой трясогузки (48 км/час) и т. д.

В целом птицы движутся во время сезонных миграций быстрее, чем во время других перемещений, не считая, конечно, охоты и преследования. Сокол, бросааясь за добычей, может развить скорость до 228 км/час.

Скорость может весьма значительно варьировать у одного и того же вида в зависимости от того, над какой местностью летит птица, а также летит ли она в стае или в одиночку.

Вообще птицы в периоды миграций летят со скоростью, которая во многом определяется метеорологическими и орографическими факторами. Поскольку они не всегда бывают благоприятными, скорость не очень велика, особенно во время осеннего перелета. Для многих видов осенний перелет между Северной Евразией и Южной Африкой растягивается на много месяцев.

Высота перелета

Высота полета птиц значительно варьирует в зависимости от орографических и атмосферных условий. После того как при изучении перелетных птиц стала часто использоваться радиолокация, обнаружилось, что большое число видов нередко летит на столь больших высотах, что их нельзя разглядеть невооруженным глазом.

Как было выявлено с помощью радиолокации в районе Сянгана, над побережьями и морями перелет может происходить на высоте от нескольких метров до порядка 3700 м. Над горными перевалами перелетные птицы могут подниматься еще выше.

Средняя высота движения большинства перелетных птиц, судя по радиолокационным данным, составляет 1100—1600 м над ур. моря, но многие из них часто летят на высотах всего 100—130 м. Ночью перелет происходит на больших высотах, чем днем, а весной — на больших высотах по сравнению с осенью. Кулики, как правило, держатся во время перелетов примерно на одинаковом высотном уровне, тогда как у воробьиных этот уровень значительно колеблется.

Чибисы, которых легко опознать с помощью радиолокации, часто летят на высотах 1600—2000 м, но их встречали и на высотах около 3300 м. Вяхири наблюдались на высотах порядка 2400 м, утки — 2700, кулики (кроме чибиса) — 3000, черныши и грачи — 3600, широконоски — 3900 и черные казарки — 4000 м. Самые крупные птицы, возможно серые журавли, благодаря радиолокации были обнаружены на высотах до 5000 м, а не опознанные до вида воробьиные во многих случаях — на высотах 4000—6000 м и один раз на 7000 м.

Эти радиолокационные данные о высотах полета были получены в равнинных районах и не являются максимальными для перелетных птиц, так как они поднимаются над высокими горными хребтами гораздо выше. Значительная часть видов совершает

перелет над Гималаями на высотах до 6000 м, а гуси наблюдались там на высоте 8830 м. Эта цифра, возможно, не является исключительной для птиц, которые хорошо переносят обстановку разреженной атмосферы.

Альпийская галка (*Pyrrhocorax graculus*) гнездится в Гималаях на высотах до 8000 м. В горах Тропической Африки я наблюдал на пролете деревенских ласточек на высоте около 3600 м. Птицы летели по прямой, словно небольшие крылатые машины, и это выглядело совершенно иначе, чем их обычные «игривые» перелеты над равнинами.

Тот факт, что воробьиные могут совершать перелеты в диапазоне высот от 0,5 м над морем до 7000 м над горами, убедительно демонстрирует громадную изменчивость и сложность характера перелетов птиц.

Черные стрижи в Швеции были снабжены высотомерами, и оказалось, что эти птицы даже в своих обычных полетах за насекомыми поднимаются на высоты от 1400 до 3600 м. Очевидно, что высота полета птиц до последнего времени сильно недооценивалась.

Обычно многие дальние мигранты дважды в году совершают перелеты на 9—10 тыс. км, что само по себе является немалым испытанием сил. По дальности не имеет себе равных миграция полярной крачки: ее перелет из Арктики в Антарктиду и обратно составляет 34—37 тыс. км. Было установлено, что окольцованные птицы пролетали в одном направлении 18—19 тыс. км. Возникает вопрос: отдыхают ли полярные крачки во время этого пути? Известно, что эти птицы, подобно другим крачкам, неохотно опускаются на водную поверхность или вообще этого не делают. Для отдыха им нужна суша или плавающий предмет. Зато полярная крачка, будучи в полете, способна добывать корм с поверхности воды, что доступно далеко не всем мигрирующим куликам и воробьиным.

Американская бурокрылая ржанка, которая совершает перелеты не менее чем на 3,2 тыс. км из Аляски на Гавайские острова и обратно, тоже движется без остановок на отдых или для пополнения запаса энергии. Многие виды воробьиных, мигрирующие через Средиземное море и Сахару (общая протяженность этого пути достигает 2,7 тыс. км), безостановочно летят в течение 50—70 часов. Такие же перелеты через Мексиканский залив длятся не менее 24—36 часов, а для тех видов, которые не останавливаются на отдых на Юкатане, еще дольше. Еще большей выносливостью должны отличаться перелетные птицы многих видов, мигрирующие между Азией и Африкой: они пролетают 4 тыс. км над Индийским океаном. Обыкновенные каменки из Гренландии летят 2—3 тыс. км над Атлантическим океаном, правда, им могут помочь попутные ветры. Бронзовые кукушки, направляясь из Новой Зеландии на Соломоновы острова или Новую Британию, пролетают над Тихим океаном около 3,5 тыс. км. Характер господствующих ветров, разумеется, оказывает большое воздействие на формирование выносливости у птиц, совершающих регулярные перелеты над морями и пустынями. Этот фактор, так же как и метаболизм перелетных птиц, пока еще мало изучен.

ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ И МИГРАЦИИ ПТИЦ

Влияние метеорологических факторов на перелет птиц особенно испытывают ближние мигранты и сроки их перелетов весной и осенью во многом зависят от погоды. Большинство исследователей, которые изучали высоту, скорость, время и направление полета птиц в период их массовой миграции, сходятся на том, что основная масса перелетных птиц (до 98%) при транзитном полете днем в зоне визуально наблюдаемого пролета (так называемая "видимая" или "визуальная" миграция) летит на высоте, главным образом, до 300 - 500 м (редко выше 1000 м), имея среднюю скорость от 40 до 105 км/ч, совершая дневной полет в ясную погоду или при высокой облачности, избегая полета в облаках и тумане, в снегопад и грозу; чаще всего пролет происходит при ветрах слабой и среди ней силы встречно-боковых, боковых, попутно-боковых направлениях

главным образом — при сильных попутных ветрах. К тому же мигранты придерживаются в полете чаще всего определенных экологических русел (пролетных путей), пролегающих вдоль рек, берегов морей, горных цепей, долин и т.п. видимых ориентиров. При этом в ясную погоду размеры стаи пролетных птиц больше и летят они выше, чем при низкой облачности и когда и расстояние между стаями уменьшается. Ряд авторов, которые наблюдали массовый пролет водоплавающих и других птиц в иных — неблагоприятный для полета погодных условиях, справедливо считают, что это явления очевидно, связано с появлением массового потока мигрантов в зоне "видимой" миграции птиц при смене благополучного попутного высотного ветра на встречный сильный ветер на всех высотах, который делает пролет птиц более заметным; аналогичное мнение высказывал еще С.А. Бутурлин (1898, 1909, 1910, 1912), считавший, что главная масса мигрантов летит при попутном ветре на очень большой высоте, не доступной нашему невооруженному глазу, что и было подтверждено с использованием радара. Наблюдения за миграцией птиц с использованием радара дали близкие показатели скоростей пролетных стай гусей (75 - 110 км/ч), уток и куликов (54 - 90 км/ч стай и одиночных цапель и хищных птиц (30 — 50 км/ч), стай мелких воробьиных птиц (35 - 54 км/ч).

Птицы предпочитают лететь на той высоте, где ветер для них попутный. При тщательном изучении закономерностей сезонного перелета птиц, зависящих от погодных условий, и в частности от ветра, с применением радара и радиозондов для определения силы и направления ветра на всех высотах было установлено, что чаще всего происходит эшелонированный пролет птиц днем и ночью на высотах от 300 до 2500 м, хотя для пустынных и высокогорных районов известна сверхвысотная миграция птиц многих систематических групп на высоте до 5300 - 9000 м. (С высотой уменьшается плотность воздуха и увеличивается скорость птиц: при подъеме на 1 км — на 10%).

Большинство птиц мигрирует при благоприятном попутном или слабом боковом ветре; сильный встречный ветер и осадки снижают высоту полета, а в очень сильный ветер (свыше 14 м/с) пролет прекращается; птицы также избегают тумана и сплошных облаков, которые задерживают их полет. При усилении встречных или встречно-боковых ветров увеличивается доля ночных мигрантов на сверхнизких высотах — до 200 м, т.е. ниже "радарного горизонта", достигая 65 - 74% от общей плотности миграции. При боковом или попутном ветре стаи птиц летят намного выше. Над сушей гусеобразные и другие водоплавающие птицы летят выше и быстрее, чем над акваторией. Большие стаи точнее придерживаются основного направления перелета, чем мелкие. Очень сильный встречный ветер часто вызывает обратную (от обычного направления полета) миграцию птиц.

Комплексные наблюдения за пролетом птиц с применением различных методов, включая использование радара, показали большое значение ночных криков птиц в полете для взаимной их ориентации при поиске высот как с благоприятным попутным, так и попутно-боковым ветром от 30° до 90° относительно направления и цели миграции. Приспособительное значение сверхвысотной миграции как ночью, так и днем — аналогично сверхнизкой и состоит в наиболее энергетически выгодном использовании ветровых условий.

Сезонная миграция птиц обычно протекает в стандартном направлении без поправок на снос ветром при варьировании направления ветра и полета стай в диапазоне от 35° до 70°. Было показано, что не все птицы при ночном полете могут компенсировать свой снос боковым ветром, хотя в отдельных случаях некоторые птицы, главным образом утки, гуси и кулики, очевидно, могут и корректировать его при попутно-боковом ветре слабой и умеренной силы, изменяя направление полета в пределах 10°, а при сильном встречном или встречно-боковом ветре даже прекратить полет. У европейских видов дроздов (*Turdus* spp.) величина дрейфа пропорциональна скорости встречно-бокового ветра. Компенсация ветрового сноса у чайковых птиц достигает 35-

79%, причем в группах чаек и крачек степень компенсации возрастает с увеличением размера птиц. При этом чем более узкие и заостренные крылья птиц, тем у них меньше лобовое и индуктивное сопротивление, а следовательно, и выше аэродинамические качества.

При встречно-боковом ветре одиночные птицы берут поправку на снос в сторону, направляя продольную ось тела под определенным углом к ветру. Тот же эффект, очевидно, достигается и при полете стайей, когда направление ветра совпадает с продольной осью вытянутых линейных или скученных упорядоченных построений птиц. Скученная стая поляризована — у соседних особей одинаково направлены и оси тела, и векторы скорости, т. к. они, очевидно, одинаково реагируют на одно и то же внешне ориентирующее их поле — направление движения.

Эта же особенность была выявлена и при изучении 22 видов мелких воробьиных птиц в период миграции; поэтому чем более узкие крылья у птиц, тем меньшее влияние на их полет оказывает ветер.

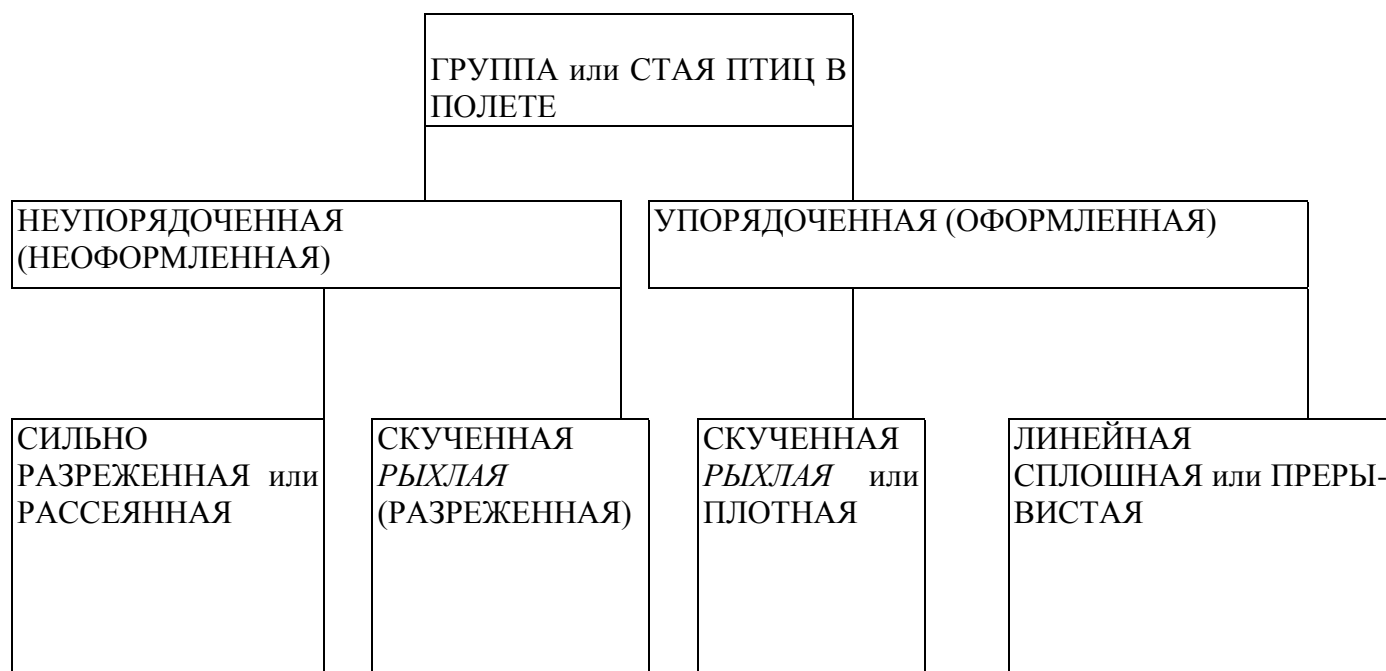
Попутный ветер значительно облегчает передвижение птиц. При попутном ветре скорость полета стаи относительно земли является суммой скорости ветра (т.е. движения воздушного потока) и скорости полета птиц (т.е. передвижения птиц относительно воздушной массы). Скорость птиц (гусеобразные, кулики, голуби и др.) при полете по ветру достигает 120-150 км/ч. При встречном ветре скорость птиц относительно земли — разность между скоростью птиц относительно воздуха и скоростью ветра. Тормозящее воздействие встречного ветра на различные виды птиц неодинаково, т.к. они имеют разную обтекаемость. К тому же, работами ряда исследователей было выяснено, что собственная ("воздушная") скорость птиц как при боковом, так и при попутном ветре ниже, чем при встречном, т.к., очевидно, изменяется взаимодействие машущего крыла с встречным потоком воздуха, перераспределяются аэродинамические силы, что ведет к снижению частоты взмахов крыльями при одновременном росте воздушной скорости птиц, в результате чего птицы могут компенсировать ветровой снос. При попутном же ветре птицы имеют возможность избирать скорость полета в зависимости от его мотивации. На первый план выступает не сила ветра, а его направление относительно курса миграции; в любом случае птицы летят со скоростью, необходимой для получения оптимального энергетического эффекта. Ясно, что весьма осложняют перелеты, например, штормовые и сильные встречные ветры, поэтому птицы избегают начинать дневной или ночной этап движения в такую погоду. Однако погода может испортиться и во время перелета, что влечет за собой трагические последствия — сильный снос ветром, истощение и гибель птиц. Во многих прежних исследованиях, посвященных миграциям птиц, большая роль отводилась влиянию направления ветров. Высказывались утверждения, что одни виды летят только при встречном ветре, а другие — чаще всего при попутном. В настоящее время выяснилось, что при обычном ветре движение перелетных птиц в целом не зависит от его направления и что у них замечательная способность компенсировать снос, обусловленный боковыми ветрами. Многим видам птиц во время миграций содействуют пассаты, но в ряде районов их влияние, наоборот, отрицательное. Сильные встречные ветры, очевидно, осложняют перелет птиц и часто вызывают «обратную миграцию», особенно во время осенних перелетов через Мексиканский залив, где весной и осенью господствуют южные ветры. Зато сильные попутные ветры или безветренная погода оказывают положительное влияние на перелет птиц. Во многих местах Старого и Нового Света отмечалось, что миграции птиц достигают кульминации при попутном ветре. Радиолокационные данные показали, что при попутном ветре миграция обычно происходит на большой высоте, причем постоянно выдерживается первоначальное направление без учета ведущих ландшафтных линий. Если во время дневного перелета над внутриматериковыми районами погода изменяется, начинается сильный встречный ветер или сильный дождь, то перелет беспрепятственно продолжается в первоначальном направлении, но только на

большей высоте. Если же такая погодная ситуация возникает днем при перелете у берегов, птицы изменяют способы ориентации, спускаются на более низкие высоты и следуют ведущим ландшафтным линиям. Зато ночные мигранты, судя по радиолокационным данным, никогда не используют ведущие ландшафтные линии, даже при хорошей погоде. Погода влияет не только на поведение птиц во время перелета, но и на их миграционные движения в местах зимовок. В обоих случаях ближние мигранты гораздо более чувствительны к погоде, чем дальние. Ближние мигранты приспосабливаются к разным погодным условиям путем перемещения, дальние же обычно совершают перелеты независимо от местных условий погоды.

Построение птичьих стай в полете

Приводимое ниже описание стай относится в основном к одновидовым стаям, т.к. большинство видов стайных птиц летает обособленными стаями, реже — смешанными с другими видами. Однако стаи, состоящие из нескольких видов (т.е. "смешанные") с преобладанием одного вида вместе с экологически близкими, а чаще всего и с систематически родственными видами, имеют те же формы. Перестройка стай обычно приводит к усложнению или упрощению построений птиц в полете и диктуется или изменением условий полета (смена погоды, высоты или направления полета и т.д.), или изменением числа птиц, образующих стаю. Это имеет место как при распадении крупных стай на мелкие, так и при обратном процессе — слиянии более мелких стай или групп птиц.

Все формы групповых или стайных построений птиц в полете делятся на неупорядоченные (неоформленные) и упорядоченные (оформленные), которые бывают скученными и линейными. Неупорядоченные построения бывают сильно разреженными (рассеянными) или скученными рыхлыми (мало разреженными) и плотными; упорядоченные (оформленные) стаи бывают скученными (рыхлыми и, чаще, плотными). Линейные, в свою очередь, подразделяются на простые и сложные. Последние состоят из нескольких простых построений одинаковых или разных форм, являющихся составной частью сложных стай или элементами их построения.



Простые формы стай в полете

Простые формы птичьих стай в полете бывают неупорядоченными и упорядоченными — скученными и линейными

Неупорядоченная (т.е. неоформленная) группа или стая

Бывает рассеянной (сильно разреженной) и скученной рыхлой или плотной.

Рассеянная группа или стая птиц — частный случай беспорядочной или бесформенной очень сильно разреженной группы или стаи, где каждая птица летит самостоятельно в общем направлении, поддерживая с другими птицами зрительную или звуковую связь. Термин "рассеянная группа" (полет вразброд) был впервые применен к полету дневных хищных птиц. По своему содержанию он отличен от понятия "рассыпной строй". Замечено, что перепелятники хотя летят поодиночке, но соблюдают такое расстояние, чтобы не терять друг друга из вида, т.е. сохраняют зрительную взаимную ориентацию, летят эстафетно. *Эстафетная миграция птиц*, когда они летят рассеянными группами или стаями (как бы "полустаями"), кроме дневных хищных птиц, включая ястребов, осоедов, канюков, коршунов, стервятников, орлов, подорликов, луней, орланов, скоп, пустельг, чеглоков, дербников и кобчиков, характерна для некоторых сов (болотная сова), козодоев, сизоворонок, удонов, вертишеек, иволг, синиц, пищих, толстоклювых синиц, поползней, дроздов, чеканов, каменок, трясогузок, корольков и сорокопутов.

Позднее зрительная ориентация была установлена и для межстайных коммуникаций крупных пролетных стай некоторых видов птиц (гусей, уток, вяхирей, пеликанов, журавлей и др.), часто летящих на большой высоте над экологически неблагоприятной для них территорией, например над пустыней или морем. В свою очередь, звуковая связь и ориентация поодиночке летящих птиц друг на друга известны давно. Еще М.А. Мензбир (1895) писал, что пролетные коростели "летят ночью, насколько можно судить по крику, отдельными особями, следуя друг за другом по одному направлению, и всегда высоко". О звуковой взаимной ориентации ночных мигрантов сообщают и др. авторы, которые считают рыхлую форму стаи, занимающей большую площадь, лучшей для ночного полета воробьиных птиц. Радарные и другие способы ночных наблюдений подтверждают, что ночью кроме специфически одиночных видов птиц и обычно стайные виды птиц всегда летят рассеянными рыхлыми стаями с расстоянием особей друг от друга до 300 и более метров. Высота полета птиц возрастает с наступлением темного времени суток.

Скученная группа или стая птиц, в свою очередь, имеет две разновидности: неупорядоченную (т.е. беспорядочную, неоформленную или бесформенную) и с заметно очерченной формой — упорядоченную или оформленную. Синонимы: облако, тесный клубок (стая), плотная куча ("толпа"), густая замкнутая стая, густо сплоченная стая, полет сбившейся кучей, полет птиц кучной, или скученной стаей, или табунком, полет "гурьбой".

Синонимы только к скученным неупорядоченным (бесформенным) стаям: аморфная стая; беспорядочная (перемешанная) или неправильная, кучка (гурьба, толпа); разбросанная стая (группа), беспорядочная масса. Неправильно: полет рассыпным строем, полет рассыпной стаей или группой, полет врассыпную, полет плотной стаей, т.к. эти термины не характеризуют формы стай. Рассыпной строй птиц, т.е. полет врассыпную, как это отмечалось выше, наблюдается в момент перестройки стай с любым строгим построением — линейным или скученным упорядоченным ("фигурные" стаи). В этом случае птицы создают "кутерьму", сбиваются в "кучу" или разлетаются врассыпную, но затем снова принимают определенную устойчивую форму стаи. В кучу при перестройке сбиваются даже журавли, летающие строгими линейными построениями. В скученных стаях у птиц нет постоянного места. Их образуют несколько десятков, сотен и даже тысяч особей.

Стаи обеих разновидностей (т.е. неупорядоченные и упорядоченные) по степени уплотнения в них птиц делятся на плотные (моноклитные) и рыхлые (разреженные). Скученные неупорядоченные (неоформленные, беспорядочные или бесформенные) стаи

чаще всего бывают рыхлыми (разреженными), но не "рассыпными" стаями. Действия птиц в полете в таких стаях мало согласованы. В них птицы обгоняют друг друга. Их обычно образуют некоторые дневные хищные птицы (канюки, коршуны и др.), крачки, шурки и многие стайные воробьиные птицы.

При минимальных (сотни метров) совместных перемещениях птиц с места на место (обычно в местах кормежки) строгих стайных форм чаще всего вообще не образуется. Это относится даже к видам птиц (утки, голуби, чайки и др.), летающим обычно упорядоченными (оформленными) стаями, как скученными, так и линейными. Полет неупорядоченной (бесформенной) рыхлой скученной стаей этих птиц в данном случае продиктован кратковременностью их полета, когда птицы не образуют формы стай, характерные для них при значительных перемещениях. Наряду с этим, внутри внешне неупорядоченных (бесформенных) рыхлых (разреженных) стай уток, чаек, голубей даже при местных перелетах, а также всегда у ворон, грачей, галок и некоторых других птиц, можно наблюдать элементы простых линейных построений (клин, угол, скос и др.), которые долго птицами не выдерживаются.

Скученные упорядоченные группы или стаи птиц при значительных по расстоянию полетах чаще всего бывают плотными. Они образуют следующие формы: шар, овал (эллипсоид), каплю, левую и правую запятые (на поворотах), дугу, клин, левый и правый углы, вытянутую и развернутую (фронтальную) ленты, что показано на рисунке. Однако в случае сильно вытянутой (растянутой) ленты стая обычно бывает рыхлой, а построение прерывистым (т.е. разорванным на части).

При полете птиц прерывистой лентой (вороновые птицы, чайки, стрижи, ласточки и др.) может образоваться миграционный поток в длину на несколько километров и в поперечнике до 1 - 2 км. Стаи такой формы часто бывают смешанными; у вороновых птиц на осеннем пролете их образуют грачи, галки и серые вороны. Замечено, что при полете галок в грачином строю — в растянутой узкой колонне (ленте их скорость ниже, чем в чистых галочьих стаях, которые по фронту бывают шире, чем в глубину. Говоря о воробьиных птицах, В.К. Анфилов (1916) отмечал, что зяблики, трясогузки и ласточки летят "необозримыми, путанными фронтами".

При посадке больших зимовочных стай стрепета в местах кормежки, саджи и чернобрюхого рябка на водопой, при полете куликов и чайковых птиц в местах их массового скопления при обилии корма (рыбы, насекомых и др.) на короткое время образуются формы стай в виде асимметричной заполненной дуги и капли или искривленной капли — левой или правой запятой — с наибольшей плотностью птиц в ее головной части. Это чаще всего происходит при соединении концов вытянутой заполненной дуги на короткое время, что характерно для быстрого полета скворцов, куликов-песочников, чирков-свистунков, трескунков и некоторых других птиц.

Форма объемного шара в качестве скученного построения характерна лишь для ограниченного числа видов птиц: чирков, шилоклювок, куликов-песочников, щурок, свиристелей, скворцов и некоторых других. Это, как правило, кратковременное образование; причем у одних видов птиц (чирки, песочники, свиристели, скворцы) шарообразная форма стаи является переходной между скученными углами, клином, каплей и овалом при полете птиц на большой скорости и их перестроении, а у шилоклювок и щурок шаровидное образование чаще всего наблюдается при зависании птиц на одном месте с последующим переходом к другим скученным формам — овалу, углам, клину и т.д.

Все указанные разновидности скученных упорядоченных стай нередко не имеют строгих форм и должны рассматриваться как их частные случаи. Это связано с тем, что эти формы наблюдаются часто при ближних (кормовых) перелетах, при которых птицы реже образуют упорядоченные построения, а также нечеткие формы стай возникают при определенных аэродинамических условиях полета, главным образом обусловленных направлением и силой ветра, наличием конвекционных потоков и другими погодными факторами.

При полете птиц против ветра скученная стая обычно уплотняется. Передняя часть скученной стаи вообще бывает более плотной, чем ее хвост. При сильных ветрах утки держатся плотными стаями, а при ночном полете нырков беспорядочной стаей постоянно слышится столкновение птиц, задевающих друг друга концами крыльев.

Во время полета некоторых видов птиц — мелких куликов (плавунчиков, песочников и др.), чирков, нырков, скворцов, свиристелей, голубей и других, образующих скученные упорядоченные плотные стаи, отмечается **строгая согласованность их движений** при поворотах, посадке и других совместных действиях во время полета. В данном случае можно говорить о скученной упорядоченной стае с наблюдаемой синхронизацией движений всех ее членов. Был обнаружен "скорее волнообразный, а не синхронный характер распространения поведенческой реакции, причем оказалось, что небольшие стаи — до 100 птиц — маневрируют чаще (12,1 раза в минуту), чем крупные (6,9 раза в минуту)". При этом есть лидер, запускающий оптический сигнал.

Все разновидности скученной стаи (чаще при местных перемещениях) образуют следующие группы и виды птиц: короткохвостый (тонкоклювый) буревестник, пеликаны, бакланы (с образованием переливающихся "лент-ниточек" или растянутых на километры "шнуров", цапли, кваква, большая выпь, аисты, фламинго, каравайка, малый (тундровый) лебедь, гуси (серый, гуменник, белолобый, пискулька и др.), при полете низко над землей — черная и краснозобая казарки, речные утки, мандаринка, нырки и крохали (луток), пеганка, журавли, многие кулики (малый зуек, шилоклювка, травник, перевозчик, круглоносый плавунчик, турухтан, кулик-воробей, белохвостый песочник, краснозобик, чернозобик, бекас, дупель, большой веретенник, чибисы, луговая и степная тиркушки и др.), чайки, речные и болотные крачки, чистики.

Различными скученными стаями летают дрофы, стрепеты, голуби, рябки, шурки, сизоворонки, вороновые, многие средние (жаворонки, скворцы, свиристели, клесты, щуры и др.) и мелкие воробьиные птицы (чечетки, чижи, снегири, зеленушки, трясогузки, овсянки, ткачи-ки, ласточки), а также стрижи; часть этих птиц (ласточки, зяблики и др.) образуют при массовых миграциях струйчатый, редко прерывающийся поток стай, тянущихся вдоль экологических русел полета.

Простые линейные построения имеют следующие основные формы:

1. Кли́н. Синонимы: простой клин, плуг, гусиный клин, клинообразный строй, равносторонний угол, угол с равными (симметричными) сторонами (концами), правильный угол, открытый сзади равносторонний треугольник. Неправильно: полет ключом или углом (т.е. разносторонним клином, правильный (равносторонний) замкнутый треугольник (модификация угла), вереница (т.е. линия). Минимальное число птиц, образующих клин, равно трем. Клин, как и все другие стреловидные формы птичьих стай, бывает острым (т.е. узким), образуя угол с осью передвижения явно менее 45° , нормальным — с углом, близким к 45° , и тупым или широким, когда угол клина более 45° . Ось симметрии простого клина вытянута в направлении полета стаи.

Простой клин образуют следующие группы и виды птиц: пеликаны, бакланы, белые, серые и желтые цапли, кваква, аисты, колпица, каравайка, фламинго, лебеди, гуси и казарки, пеганка, огарь, речные утки, чернети, нырки и крохали, журавли, некоторые кулики (чибис, ходулочник, кулик-сорока, кроншнепы, веретенники, золотистая ржанка и др.), средние и крупные чайки, чистики (кайры, гагарка и др.), голуби (клинтух, вяхирь, сизый). Правда, чайки и голуби четкого строя долго не выдерживают.

2. Угол. Имеет две модификации: левый угол и правый угол. Синонимы: простой левый (правый) угол, полет углом влево (вправо), полет левым (правым) ключом или журавлиным ключом, или "цугом", угол с левым

(правым) разворотом, угол с большей левой (правой) стороной (концом), разносторонний лево- или правосторонний угол, неправильный (асимметричный) левый (правый) угол, углеобразный строй, открытый сзади разносторонний (лево- или правосторонний) треугольник. Неправильно: вереница (т.е. линия или цепочка), неправильный лево- или правосторонний (т.е. левый или правый) клин, неправильный (разносторонний) треугольник.

Минимальное число птиц, летящих истинным углом, равно четырем; растянутый (т.е. "ложный") угол могут образовать три птицы, хотя чаще их бывает больше. Угол, как и клин, бывает острым, нормальным (с углом к оси движения в 45°) и тупым. Большая сторона угла может или совпадать с направлением полета, или отклоняться от него в левую или правую сторону. В последних двух случаях формы стай при острых углах приближаются к двойному левому или правому скосу, являясь модификациями косых линий при соединении их вершин.

Изредка клин и левый или правый угол, образованные относительно небольшим числом птиц, бывают замкнутыми, т.е. имеют форму замкнутых незаполненных треугольников. В этих случаях их следует называть равно- или разносторонними незаполненными треугольниками. Левый и правый углы и их модификации образуют следующие группы и виды птиц: пеликаны, бакланы, многие цапли, кваква, выпь, аисты, колпица, каравайка, фламинго, лебеди, многие гуси и казарки, пеганка, огарь, речные утки, чернети, нырки и крохали, журавли, многие кулики (чиби́сы, ходуло́чник, кулик-сорока, большой улит, травник, черныш, кулик-воробей, золотистая ржанка, кроншнепы, веретенники и др.), средние и крупные чайки, речные крачки, чистики (кайры, гагарка и др.), голуби (клинтух, вяхирь, сизый).

3. Шеренга. Синонимы: поперечная линия, поперечная полоса (полоска), развернутый фронт (линия), широкий фронт, прямой фронт, лёт фронтально (фронтом), полет фронтальной линией, полет поперек вытянутой линией, поперечной линией или поперечным рядом, полет развернутым рядом или в ряд (но не прямым рядом, т.е. цепочкой), полет в один ряд широким фронтом, полет растянувшейся по фронту цепью или цепочкой. Неправильно: прямая линия, вереница, цепочка, полет линией, полет строем в линию, полет прямым рядом, полет длинным рядом, лет продольной узкой полосой (полоской). В отдельных случаях шеренга, или фронт летящих птиц, бывает прерывистая или, напротив, настолько тесная, что птицы едва не задевают (колпицы, каравайки, ибисы, чибисы и др.) или задевают (кудрявые пеликаны и др.) друг друга крыльями. Минимальное число птиц, образующих шеренгу, равно двум. Шеренга, состоящая из большого числа птиц, может изменяться, образуя волнистый ряд, фронтально ломаную линию, волнистую или волнующуюся линию-фронт, волнистую или волнующуюся фронтальную цепь или цепь-фронт, но не просто волнистую линию, цепь или змейку, где сдвиг рифленого фронта птиц не превышает уровней двух особей, так как в противном случае образовалась бы стая в виде сложенных клиньев.

Шеренга иногда принимает дугообразную форму, т.е. образует полукруг или простую пологую дугу, полукольцо или дугообразную линию, которая может снова перестроиться в волнистый ряд или шеренгу. Дуга бывает асимметричной — с левым или правым разворотом. Стенка, т.е. обвод или контурная линия, большой пологой дуги может быть образована двумя-тремя рядами беспорядочно расположенных в них птиц (например, при полете чаек, речных уток — кракв, серых уток, чирков, а также гусей, нырков, вяхирей, рябков и др.). Дуга может быть и полностью заполненной, т.е. быть целиком с внутренним беспорядочным заполнением, что относит ее к скученным построениям. В редких случаях

заполнение строго упорядочено: внутрь большой внешней дуги вписывается несколько меньших, образуя сдвоенные, строенные и т.д. дуги (например, при полете больших бакланов, серых гусей и гоголей), что относит такие построения в раздел сложных стай. Несколько шеренг иногда также размещаются одна за другой в несколько рядов с небольшим интервалом (например, при полете чибисов — до 0,5 м). Большая дуга может образоваться как из нескольких простых стай другой формы (например, клиньев или углов), так и из большого клина, шеренги и скоса путем их "перестроения". Иногда линейные построения некоторых видов птиц (пеликаны, цапли, кулик-сорока) в виде клина, углов или дуг с численностью не менее четырех птиц замыкаются до ромба или круга, долго не сохраняющихся.

Шеренгу и ее производные образуют следующие группы и виды птиц: пеликаны, бакланы, многие цапли (серая, малая и большая белая и др.), кваква, колпица, каравайка, ибисы, фламинго, лебеди, гуси и казарки, огарь, пеганка, речные утки, чернети, нырки и крохали, многие кулики (чибис, ходулочник, кулик-сорока, черныш, поручейник, травник, большой улит, камнешарка, турухтан, кулик-дутьш, большой кроншнеп, большой веретенник и др.), средние и крупные виды чаек, болотные крачки (белошекая, черная и др.), реже — рябки (чернобрюхий рябок) и голуби (сизый, клинтух и др.). Однако не всем перечисленным птицам свойственно образовывать все формы стай, производные от шеренги (особенно упорядоченно заполненные дуги), в одинаковой мере, в первую очередь это ограничение относится к птицам, не образующим крупных пролетных стай (огарь, луток, малая крачка и др.).

4. Л и н и я или цепочка. Синонимы: полет прямой линией, полет в одну продольную линию, полет продольной узкой полосой (полоской), полет в линию, полет прямой вытянутой вдоль линией или прямым длинным рядом, но не в ряд, не волнистой линией — фронтом или волнистой цепью, или волнистым рядом, и не лентой; полет "в затылок", полет друг за другом, гуськом, Цепью (цепочкой) или цугом, полет в кильватерную колонну, вытянутой вдоль ниткой (ниточкой), вереницей. В случае разрыва прямой линии образуется пунктирная линия или прерывистая цепочка. Минимальное число птиц, летящих прямой линией, равно двум. Прямая линия, состоящая из большого количества птиц, может змееобразно изгибаться, образуя волнистую линию или змейку с левым или правым разворотом, но не волнистый ряд. Боковой сдвиг (уступ) птиц в змейке (от центра оси) может колебаться от 1/2 до 2-3 уровней (т.е. сдвигов птиц в стороны). Змейка относительно направления (оси) своего движения может иметь отклонение влево или вправо (т.е. левый или правый волнистые скосы), образуя с продольной осью угол, равный 45° , меньший или больший (например, при полете чибисов, шилоклювок, турухтанов и др.).

Линию, а иногда и змейку, образуют следующие группы и виды птиц: гагары, поганки, пеликаны, бакланы, цапли, выпь, кваква, аисты, каравайка, фламинго, лебеди, гуси и казарки, огарь, пеганка, речные утки, чернети, нырки и крохали, лысуха, дрофы, многие кулики (чибисы, ходулочник, шилоклювка, кулик-сорока, большой улит, поручейник, травник, турухтан, кроншнепы, веретенники), чайки, крачки (речная крачка и др.), чистики (кайры), голуби (клинтух, обыкновенная горлица, сизый голубь), рябки (саджа, чернобрюхий рябок). Прямой сильно растянутой линией или волнистой линией (змейкой) пролетают голодные малые или рыжие канюки во время сезонных миграций; сытые хищники летят скученно.

5. Косая линия. Имеет две модификации: левую и правую косые линии или скосы. Синонимы: левый (правый) пеленг, левая (правая) диагональ (диагональная линия), левая (правая) косая шеренга, левый (правый) косой фронт, левая (правая) косая полоса (полоска), косая линия с левым (правым) разворотом, косой ступенчатый левый (правый) ряд, косой ряд с левым (правым) поворотом, лет уступом влево или вправо. Левый и правый скосы можно рассматривать как "полуклинья", т.е. клин без одной из сторон.

Неправильно: вереница, цепочка, ломаная косая линия, левый (правый) уступ, левая (правая) ступенька (так как не характеризует форму стаи). При посадке или подъёме летящие продольной линией (полосой) птицы образуют так называемую "горку", находясь на разной высоте относительно друг друга.

Минимальное число птиц, образующих скос, равно двум. Правый и левый скосы бывают крутыми или острыми, составляя угол с линией (осью) передвижения стаи явно менее 45° , нормальными (с углом, близким к 45°) или тупыми (угол более 45°). Скосы, как и шеренги, дуги и линии, бывают и сплошными, и прерывистыми.

Изредка можно наблюдать две левые косые линии, соединенные своими вершинами и образующие разные углы с осью передвижения. Это двойной левый скос, две сходящиеся левые линии, два левых скоса, т.е. два спаренных левых скоса, что является частными случаями стаи, в виде правых или левых углов, у которых большая и меньшая стороны (ветви) углов отклонились левее от направления оси полета. Замечания, сделанные для левой косой линии и ее модификаций, применимы полностью и к правой косой линии.

Косые линии и их модификации образуют следующие группы и виды птиц: пеликаны, бакланы, малая выпь, цапли, кваква, фламинго, каравайка, лебеди, гуси и казарки, огарь, пеганка, речные утки, чернети и нырки, журавли, многие кулики (зуйки, чибис, ходулочник, кулик-сорока, черныш, большой улит, перевозчик, турухтан, чернозобик, большой веретенник и др.), чайки (озерная, сизая, серебристая, черноголовый хохотун, морской голубок и др.), крачки (речная, малая, черная, белокрылая, пестроногая, чеграва и др.), чистики (кайры) и голуби (клинтух, вяхирь, горлицы). Иногда стаи нырков, например морянок, образуют из двух двойных скосов (левых и правых), соединенных вершинами, форму стаи, напоминающую вставленные друг в друга два клина, но лишь с тем отличием, что внутренний клин меньше внешнего. Стаи такого типа относятся к разряду сложных построений. Однако существуют и промежуточные построения между простыми и сложными формами стаи в виде усложненных модификаций простых форм. Так, цепочка бывает с боковыми уступами или "полочками". Клин и левый (правый) угол бывают с левой (правой) "полочкой", когда сбоку к этим простым формам стаи пристраиваются шеренги птиц, или летящие птицы образуют так называемые зигзаги, состоящие как бы из двух или большего числа недостроенных сложенных клиньев. Образование указанных форм стаи типично для полета небольших групп многих видов цапель (серая, рыжая, желтая, большая и малая белые), гусей, краснозобой казарки, речных уток, куликов (чибис и др.), чаек, крачек (речная, чеграва и др.), голубей (вяхирь, клинтух и др.) и некоторых других птиц. Иногда дуги и углы линейных построений птиц (серая цапля, кулик-сорока и др.) замыкаются до круга или ромба, долго не сохраняющихся. Наряду с этим, некоторые простые линейные формы стаи (клин, углы, волнистый ряд и др.) сами распадаются на составные части (косые линии, дуги и др.) или образуют переходные формы, редко сохраняющиеся продолжительное время. Например, клин, левый или правый углы образуют "ложный" клин и углы при отсутствии птиц внутри одной из их сторон, а также "смещенные" левые или правые углы — с выступающей вперед одной из сторон угла, напоминающие недостроенные двойные сложенные углы из числа сложных стаи. Данные формы стаи часто наблюдаются при полете бакланов, цапель, колпиц, караваек, лебедей, гусей, речных и нырковых уток, но реже — куликов (травник и др.) и голубей (вяхирь и др.). Иногда впереди птиц, летящих клином, находится одна или несколько птиц (при полете гусей, нырков и др.), образующих тем самым "смещенный" клин. Скосы и углы, в свою очередь, имеют (например, при полете караваек, гусей и др.) "уступы" — сдвиг птиц влево или вправо, наружу или вовнутрь, вверх или вниз. Встречаются очень "разреженные" клинья углы и скосы (с интервалом между летящими птицами до 50 и более метров). Это характерно для поискового полета при "кормовом" облете территории как цаплям (серая, рыжая, малая и большая белые), голубям (вяхирь и др.), так и поганкам. В отдельных случаях по тем или иным причинам (сильный ветер, усталость птиц в больших транзитных стаях и т.д.) ряд линейных построений (клин, углы, скосы, шеренга, цепь и т.д.) бывают

прерывистыми или состоят из отдельных частей, т.е. с незаполненными местами в < общем строю. Это наблюдается у всех видов птиц, образующих указанные формы стай, включая транзитные стаи журавлей, гусей, уток и других.

Кроме этого, часто несколько простых линейных построений (шеренги, скосы, углы и др.) следуют друг за другом (например, полет чибисов шеренгами, гусей углами и др.), не соприкасаясь и не сливаясь, не сохраняя постоянного интервала между собой долгое время и создавая тем самым кажущееся усложнение их строя.

Сложные формы стай в полете

Группам и видам стайных птиц, для которых характерно образование в полете простых линейных построений, свойственно и усложнение структуры стай. Ниже приводится описание сложных форм птичьих стай в полете, встречающихся наиболее часто.

1. Ромб. Фигура ромба заполненной бывает редко. Минимальное число птиц, образующих линейную стаю в форме ромба, равно четырем. Однако в этом случае его следует рассматривать среди простых линейных построений. В то же время, при большем числе летящих ромбом птиц, чем четыре, ромб является уже сложным линейным построением птичьей стаи в полете в форме двустороннего клина. Ось симметрии ромба, как и продольная ось некоторых других стай совпадает с направлением их полета. При этом во всех случаях, когда птицы образуют сложные стаи, состоящие из простых клиньев или углов, последние бывают острыми, или узкими (угол между осью направления полета и стороной линейного построения стаи составляет менее 45°), нормальными (угол равен 45°), тупыми, или широкими (угол более 45°). Стаю в форме как простого, так и сложного ромба образуют следующие группы и виды птиц: бакланы (большой, малый и др.), цапли (серая, желтая и др.), гуси (гуменник и др.), утки (чирок-свистунок и чирок-трескунок, морская чернеть и др.), журавли, кулики (чиби́сы, ходуло́чник, шилоклю́вка, кулик-сорока и др.), голуби (клинтух, вяхирь, горлицы и др.).

2. Сдвоенные клинья. Синонимы: двойной вставленный клин, двойной вставленный гусиный клин, сдвоенные простые клинья, сдвоенные равносторонние углы, сдвоенные углы с равными концами, вставка из двух простых (гусиных) клиньев, два вставленных друг в друга простых (гусиных) клина, вставленные друг в друга Два клина.

Сдвоенные клинья, как и все нижеприведенные формы сложных стай, образуют те же группы и виды птиц, которые составляют простые линейные формы стай, входящие в состав сложных, т.е. виды птиц, летающие простым (гусиным) клином, левым или правым углом и т.д.

3. Сдвоенные дуги, т.е. вставленные друг в друга две дуги.

4. Строенные клинья. Синонимы: тройной вставленный клин, тройной вставленный гусиный клин, строенные простые клинья, строенные равносторонние углы, строенные углы с равными концами, вставка из трех простых (гусиных) клиньев, три вставленными друг в друга простых (гусиных) клина, вставленные друг в друга три клина.

5 Строенные дуги, т.е. вставленные друг в друга три дуги.

6 Двойные клинья. Синонимы: двойной сложенный клин, двойной спаренный гусиный клин, соединенные в ряд два клина.

7 Двойные дуги, т.е. соединенные в ряд две дуги.

8. Тройные клинья. Синонимы: тройной сложенный клин, тройной спаренный гусиный клин, соединенные в ряд три клина.

Двойные и тройные клинья при тупых углах можно рассматривать как глубокие волнистые ряды, т.е. в редких случаях они близки по форме к двойным и тройным дугам.

9. Тройные дуги, т.е. соединенные в ряд три дуги.

10. Сдвоенные слева или справа клинья. Синонимы: двойной клин левый или правый, двойной клин с левым (правым) разворотом, два клина, смеженные слева (справа), два клина, сложенные левыми (правыми) сторонами.

Сдвоенные слева или справа клинья можно рассматривать как простые правые (левые) углы, сложенные с клиньями, или как простые клинья с косыми линиями (правой или левой), вставленными внутрь их.

11. Строенные слева или справа клинья. Синонимы: тройной клин левый или правый, тройной клин с левым (правым) разворотом, три клина, смежные слева (справа), три клина, сложенные левыми (правыми) сторонами.

Строенные слева или справа клинья можно рассматривать как двойные правые (левые) углы, сложенные с клиньями, или как простые правый (левый) углы с примкнувшими к ним двойными левыми (правыми) клиньями, или, наконец, как простые клинья с двумя правыми (левыми) косыми линиями, вставленными внутрь их.

12. Двойной сложенный слева или справа клин. Синоним: двойной сложенный клин с левым (правым) разворотом.

Двойной сложенный клин с левым (правым) разворотом можно рассматривать как два простых клина, последовательно соединенных левыми (правыми) сторонами, или как простой левый (правый) угол с право? (левой) косой линией, вставленной внутрь его.

13. Тройной сложенный слева или справа клин. Синоним: тройной сложенный клин с левым (правым) разворотом.

Тройной сложенный клин с левым (правым) разворотом можно рассматривать как три простых клина, последовательно соединенных левыми (правыми) сторонами, или как двойной сложенный левый (правый) клин с примкнувшим к нему простым клином, или как простой клин с примкнувшим к нему двойным сложенным левым (правым) клином, или, наконец, как простой левый (правый) угол с двумя правым (левыми) косыми линиями, вставленными внутрь его.

Двойные и тройные сложенные левые (правые) клинья представляют собой частные случаи двойных и тройных сложенных левых (правых) углов, у которых все стороны равны.

14. Двойной левый или правый угол. Синоним: двойной угол с левым (правым) разворотом.

Двойной угол можно рассматривать как два последовательно соединенных короткими сторонами простых левых (правых) угла или как простой левый (правый) угол с левой (правой) косой линией, вставленной внутрь его.

15. Тройной левый или правый угол. Синоним: тройной угол с левым (правым) разворотом.

Тройной угол можно рассматривать как три простых левых (правых) угла, последовательно соединенных короткими правыми (левыми) сторонами, как двойной левый (правый) угол, сложенный с простым левым (правым) углом, как простой левый (правый) угол с примкнувшим к нему двойным левым (правым) углом и, наконец, как простой левый (правый) угол с двумя левыми (правыми) косыми линиями, вставленными внутрь его.

16. Сдвоенные левые или правые углы. Синонимы: двойной вставленный левый (правый) угол, вставка из двух левых (правых) углов, два вставленных друг в друга левых (правых) угла.

Некоторые особенности зрения птиц и их стайные построения

Зрение птиц имеет видоспецифичные особенности, приобретенные в процессе длительной кормодобывательной активности и закрепления специфического видового стереотипа поведения; они, в свою очередь, связаны с формированием определенного набора стайных построений.

Для характеристики особенностей строения глаз птиц и расположения их на черепе большинство исследователей применяли методику Рошон-Дьювинью (1943),

усовершенствованную Еме (Oehme, 1962), которая предусматривает получение на отпрепарированных глазах у свежедобытых птиц следующих данных:

1. Длина оптической оси глаза.
2. Диаметр дна глаза.
3. Высота дна глаза.
4. Диаметр основания роговицы.
5. Расстояние от дна глаза до основания роговицы.
6. Высота роговицы.

Глаз как оптическая система подчиняется законам геометрической оптики. Путем применения ряда геометрических расчетов были получены следующие показатели зрения птиц: 1. Угол раскрытия глаза (раствор роговицы, $2f$).

2. Показатель чувствительности глаза к свету.
3. Относительная выпуклость роговицы.
4. Светосила глаза
5. Относительный вес (масса) глаз (вес обоих глаз птиц относится к весу тела в граммах).
7. Угол обращенности оптических осей¹⁹ глаз птиц вперед, вбок или назад.
8. Угол обращенности оптических осей глаз вверх, горизонтально или вниз.
9. Угол между плоскостью, проходящей через оптические оси глаз, и основной плоскостью черепа.
10. Угол расхождения оптических осей глаз, т.е. угол обзора.
11. Монокулярное зрение (угол зрения каждого глаза в отдельности).
12. Бинокулярное зрение (угол локации) — поле совместного зрения обоих глаз.

Ряд этих показателей для 102 видов стайных птиц использован при аналитическом подходе к характеристике их групповых и стайных построений.

Рассмотрение всех полученных нами данных было подчинено одной главной задаче — выяснению эколого-морфологических основ построений стайных птиц, которые наблюдаются во время их полета, а также проявляются во время сбора корма и отдыха в трех природных средах — на воде, на земле и в воздухе.

Значение особенностей зрения птиц для их стайных построений в полете

Характерной особенностью стайных построений птиц в полете является видоспецифичность, приобретенная в процессе адаптации к добыванию корма и сохраняемая во время продолжительных полетов, включая миграцию. С другой стороны, поисковый кормовой полет и разные способы сбора корма (в т.ч. активная охота) у птиц из разных экологических групп непосредственно связаны с морфо-функциональными особенностями строения глаз. От особенностей зрения птиц зависит не только время их кормежки (птицы с "дневным", "сумеречным" и "ночным" зрением) и лучший поиск корма, но как следствие (что не менее важно) и характер их стайных построений, обеспечивающий необходимую взаимную зрительную ориентацию птиц в стае и относительно наземных и небесных ориентиров во время ближних (кормовых) и дальних (миграционных) перелетов.

В связи с этим сравним некоторые особенности зрения птиц с характером их стайных построений в полете, хотя формы птичьих стай непосредственно для данного места и времени зависят и от аэродинамических условий полета (главным образом от

¹⁹ Оптическая ось глаза определялась как ось симметрии его роговой оболочки.

погодных условий), и от размера и внешнего облика самих птиц, их числа в стае, и от типа полета (машущий, реюший, планирующий и др.), присущего разным видам из той или иной экологической группы птиц.

Все угловые показатели зрения птиц обычно рассчитываются для неподвижных глаз. Однако при наличии конвергенции птичьих глаз, т.е. их движения в обе стороны в горизонтальном плане от 30 до 40°, происходит увеличение общего поля зрения и, очевидно, зрительных возможностей по сравнению с расчетными. В то же время при продолжительном полете птиц в стае определенной формы у них, чаще всего, глаза находятся в неподвижном (т.е. фиксированном) положении²⁰.

Выбор анатомических показателей особенностей зрения птиц для сравнительного анализа не случаен: угол раскрытия глаза (раствор роговицы, 2f) и угол расхождения оптических осей глаз (2L) позволяет рассчитывать общее поле зрения птиц, т.е. показывает, насколько велик обзор летящей птицы по горизонту; от размера поля бинокулярного зрения зависят локационные способности глаз, необходимые птицам для схватывания добычи и сохранения интервала между летящими особями в стае; строение сетчатки глаза птиц в области острого зрения — *area* (*area*) или желтого пятна также имеет большое значение при сборе пищи и зрительном контакте птиц в полете. Следует отметить, что по характеру строения и расположения области острого зрения птицы делятся на несколько групп в зависимости от наличия здесь специализированных участков: горизонтальной ленты или зрительной полоски (*stria opticus*), проходящей по экватору сетчатки, и высокочувствительных одной, двух или трех ямок — *fovea* (*fovea*), расположенных в центре *area* (*fovea centralis*) или темпорально (*fovea lateralis*), когда *fovea* сдвинута к наружной и верхней части глаза. В области полоски и ямок плотность фоторецепторов (палочек и колбочек) максимальна. По наличию специальных зон сетчатки, уровню их развития и расположения на дне глазного яблока обычно различают три основных типа глаз: афовеальный, монофовеальный и бифовеальный, внутри которых существует несколько вариантов. Различные типы строения сетчатки не связаны с систематическим положением птиц, а определяются их экологической специализацией. Фовеальность глазного дна определяет ясность видения, т.е. обеспечивает возможность различать мелкие детали с большого расстояния, оценивать расстояние до объекта и особенно фиксировать движения объекта, точно определяя его угловое смещение, что также связано с видовой специализацией питания и ориентацией птиц в пространстве. Кроме этого, хорошо известно, что птицы с относительно большими глазами (в процентном отношении к массе тела), имеют и большую остроту зрения, т.к. чем больше размер глаза, тем крупнее изображение на сетчатке, хотя этот признак — лишь косвенный показатель остроты зрения птиц^{*21}.

Кроме этого, в таблицах с характеристиками морфологических показателей птичьих глаз приведены данные о направленности оптических осей глаз птиц в горизонтальной плоскости L_1 (птица смотрит вперед при угле $B < 90^\circ$, строго вбок при $L_1 \sim 90^\circ$ и назад при $B > 90^\circ$) и вертикальной плоскости L_2 (при угле $L_2 < 90^\circ$ птица смотрит выше клюва, при $L_2 = 90^\circ$ — вдоль клюва и при $L_2 > 90^\circ$ — ниже клюва), которые играют важную роль при ориентации птиц относительно полета птиц в скученных стаях, когда они летят относительно друг друга на разных уровнях. Значительную роль при ориентировке птиц и сборе пищи, очевидно, играет и угол α — это угол между плоскостью, проходящей через

²⁰ Подвижность глаз большинства птиц очень мала, хотя все же может обеспечивать незначительное увеличение поля бинокулярного зрения и его слабое смещение относительно оси головы; к тому же птицы с большим полем зрения редко поворачивают голову под большим углом

²¹ На то, что увеличение глазного яблока улучшает оптические параметры глаза и повышает остроту зрения, указывает и Ф.В. Андреев (1989а), который изучил в этом отношении зрительный анализатор 57 видов млекопитающих из 14 отрядов.

оптические оси глаз, и основной плоскостью черепа, который показывает степень наклона глазных осей по отношению последней. Угол α считается отрицательным когда его вершина обращена в сторону клюва и птица видит ниже клюва, и угол α является положительным, когда его вершина направлена в сторону к основанию черепа и птица видит выше клюва. В отдельных случаях нами отмечается чувствительность глаз к свету, определяемая по отношению площади основания роговицы к площади глазного дна

При сравнительном анализе особенностей зрения позвоночных животных, начиная с работ Мюллера (Miiller, 1826) и его последователей (Walls, 1942; Rochon-Duvigneaud, 1943; Polyak, 1957; и др.), как пишет А.Б. Коган (1971), было выяснено, что у всех "преследуемых" животных, независимо от их положения на эволюционной лестнице, — у рыб, птиц, млекопитающих — расположение глаз преимущественно боковое, поле зрения — панорамное, т.е. обеспечивающее максимальный обзор, а у "преследователей" глаза, как правило, расположены фронтально и значительно поле бинокулярного зрения. Очевидно, обнаружение опасности (практически всегда движущейся) и выбор направления (для бегства) обеспечиваются монокулярным зрением, а точность атаки — обнаружение неподвижной жертвы и выбор оптимальной траектории общих закономерностей зрительных восприятий, включая особенности бинокулярного зрения. нападения — реализуется объединенной работой обоих глаз, т.е. бинокулярным зрением. Следовательно, бинокулярное зрение играет главную роль при определении и поддержании необходимого расстояния при стайных построениях птиц в полете, а также при совместном сборе корма (колпицы, цапли, утки и др.) или коллективной охоте (бакланы пеликаны и др.). К тому же оказалось, что во всех случаях, когда требуется высокая точность пространственного зрения, имеет место бинокулярная фиксация (бификсация): объект, расположенный перед головой животного, проектируется на центральную ямку сетчатки в обоих глазах одновременно. При этом, как удалось показать еще Мюллеру (Miiller 1826), фронтальное расположение глаз — не единственное (и не обязательное) условие для бификсации; в процессе эволюции возникли и другие варианты. Так, например, у ястреба глаза расположены по бокам головы, но зато, помимо центральных ямок, находящихся действительно в центре сетчатки каждого глаза (так, что зрительные оси обоих глаз дивергируют под углом около 120°), имеются еще и дополнительные, височные ямки сетчаток; проведенные от височных ямок зрительные оси сходятся в одной точке впереди головы пернатого хищника на его жертве. '

Особенности строения глаз стайных птиц разных систематических групп

У гагар, поганок, бакланов и крохалей, т.е. дневных ныряющих птиц с малыми показателями чувствительности глаз к свету, с их узкими углами раскрытия глаз и расхождения глазных оптических осей, а также с относительно небольшим полем зрения и малой его остротой, часто наблюдаются близкие формы линейных построений стай в полете в виде цепочек, змеек и углов.

Некоторое отличие черношейной поганки от других поганок по наибольшему углу раскрытия глаза как бы компенсируется наименьшим углом расхождения оптических осей ее глаз по сравнению с другими видами поганок. Эта особенность черношейной поганки объясняется ее большей энтомофагией.

Очевидно, сближающие всех этих птиц морфологические признаки зрения были приобретены в связи со сходным способом добывания пищи путем активного поиска и схватывания как неподвижных кормовых объектов, так и преследования ими рыбы и другой подвижной добычи под водой. Угол L у поганок имеет положительное значение, т.е. они контролируют пространство только выше клюва. Причем у черношейной поганки этот угол наименьший (4°). При незначительном бинокулярном зрении ($12 - 33^\circ$) зрительные восприятия каждого глаза у поганок, очевидно, независимые, тем более что на сетчатке их глаз имеется только одна центральная ямка — *fovea centralis* (Rochon-

Duvigneaud, 1943). Вероятнее всего, что эта особенность их зрения и позволяет им при ближних перелетах держаться разреженными (рыхлыми) группами и стайками.

Строгость линейных построений веслоногих птиц определяется относительно небольшими углом бинокулярного зрения (угол локации), равным у большого баклана лишь 37° , и остротой зрения. Так, у большого баклана отношение массы глаз к массе тела равно всего лишь 0,14% при относительно небольшом угле раскрытия глаз (72°) и угле расхождения оптических осей глаз (114°). Вместе с тем, у веслоногих птиц достаточно большое общее поле зрения или поле обзора, равное у большого баклана 266° . Это дает им возможность образовывать большое число развернутых линейных построений (шеренга, дуга, клин, угол и др.) даже при большом числе птиц в стае — до нескольких сотен и, даже, тысяч особей. При незначительных местных перемещениях они летают и скученными рыхлыми беспорядочными или упорядоченными (угол, лента и др.) стаями (Молодовский, 1997).

Особенностью строения области острого зрения сетчатки глаз (ареа) веслоногих птиц является наличие зрительной полосы и одной центральной ямки ясного видения — фовеа, т.е. им присуща монофовеальность с ленточным типом ареа*. Это способствует их лучшей ориентации в горизонтальной плоскости полета при образовании линейных форм стай и лучшему боковому видению по горизонту, т.е. они как и по сравнению с ихтиофагией большой и серошекой поганок, когда основной пищей черношейной поганки служат менее подвижные и более мелкие объекты (насекомые, ракообразные, моллюски, собираемые под водой и на ее поверхности). Наличие ленточного типа ареа характерно не только птицам, но и млекопитающим открытых пространств, в том числе грызунам (сурки, суслики и др.) и копытным (антилопы и др.).

Многие другие птицы открытых пространств (альбатросы, буревестники, чистики, фламинго, лебеди, чибис, тулес, бекас, кулик-сорока, дрофы, серебристая и другие крупные чайки и т.д.) адаптированы к панорамному зрению. Все это хорошо согласуется с тем, что у птиц из отряда веслоногих — бакланов (малый и большой) и пеликанов (кудрявый и розовый) при полете группой или стаями в тихую или маловетренную погоду преобладают линейные построения, насчитывающие от нескольких птиц до сотен, реже и тысяч особей. Однако в штормовую погоду и при других неблагоприятных условиях полета (туман, снег и т.п.) птицы образуют скученные, чаще всего упорядоченные формы стай.

В полете бакланы, как и пеликаны, чередуют машущий полет с планированием, что приводит их вытянутые линейные построения к волнообразному колебанию в вертикальной плоскости, когда птицы, летящие друг за другом, то опускаются, то поднимаются относительно друг друга и уровня прямолинейного курса полета. К особенностям полета веслоногих птиц следует отнести и характерное для бакланов образование так называемых верениц или "шнуров": усложнение линейных построений, состоящих из сочетания (соединения) различных их форм (цепочек, скосов, углов, клиньев, дуг и т.д.), вытянутых в длину от несколько сотен метров до нескольких километров. Они образуются сотнями и тысячами птиц, часто летящими с мест кормежки в колонию или обратно. Вместе с бакланами в одном строю (смешанная стая) изредка при местных перелетах встречаются каравайки и, как исключение, — серые и большие белые цапли, кроншнепы, большие улиты и травники, т.е. птицы с близкими показателями углов зрения.

Пеликаны, как правило, смешанных стай не образуют. В полете они могут образовывать круг, когда концы круто изогнутой дугообразной стаи соединяются между собой, и тем самым как бы имитируют (повторяют) им свойственное круговое построение при ловле рыбы.

При посадке больших скученных стай веслоногих птиц происходит их разделение на небольшие группы от 2 до 12 птиц, образующих микролинейные построения (скосы, углы, цепочки и т.д.).

У близких к гагарам, поганкам, крохалям и бакланам по угловым показателям раскрытия глаза, общего и бинокулярного поля зрения нырковых и речных уток и пеганки,

добывающих свой корм при помощи зрения или осязания (в последнем случае используется щипательный аппарат клюва), но обладающих близкими или несколько большими углами расхождения оптических осей глаз и слегка большей остротой зрения, отмечается и больший набор линейных и скученных упорядоченных плотных построений стай (заполненных углов, дуг и т.д.). Причем, у нырковых уток (кроме уже отмеченных крохалей, у хохлатой чернети, красноголового нырка и др.) по сравнению с речными утками и пеганкой большинство показателей зрения (угол раскрытия глаза, острота зрения и др.) ближе к таковым значениям у видов из группы ныряющих птиц (т.е. гагар, поганок, бакланов и др.), а потому и стайные их построения в полете как линейные, так и скученные плотные упорядоченные, имеют более строгие формы, чем у речных уток и пеганки, которая по своим показателям зрения (углам зрения, светосиле глаз, их светочувствительности и остроте зрения) занимает промежуточное положение между нырковыми и речными утками.

У гусеобразных и поганок в области острого зрения (ареа) имеется лишь одна центральная ямка (фовеа) ясного видения, расположенная за пределами бинокулярного поля зрения, что несколько снижает их оптические возможности при сборе корма и в полете.

Как и у всех гусеобразных, у лебедя-шипуна зрение монофовеально: на сетчатке каждого из глаз находится лентообразная область острого зрения — участок с повышенной плотностью фоторецепторов, т.е. горизонтальная полоска, в центре которой расположена удлинённой формы ямка (фовеа), что, очевидно, помогает птице фиксировать глазами сразу несколько объектов, находящихся в поле зрения. Анализ других морфологических характеристик органа зрения лебедя-шипуна (рефракция уплощенной роговицы, превосходящая рефракцию грушевидной формы хрусталика, высокая острота зрения, относительно низкая светосила, равная 0,3, значительное развитие ресничного тела и др.) свидетельствует о том, что лебедь-шипун приспособлен к воздушному зрению при хорошей освещенности, адаптирован к рассмотрению удаленных объектов на открытых пространствах и не адаптирован к подводному зрению, а поэтому при добывании пищи он пользуется исключительно осязанием. Строгие линейные построения лебедей в полете, главным образом в виде клина, углов и скосов и реже в форме дуг, шеренг и цепочек свидетельствуют о близости их зрительных возможностей с другими гусеобразными, в основном с гусями, огарем, пеганкой и крупными утками из числа речных или благородных уток, у которых сравнительно малы углы раскрытия глаза и поле бинокулярного зрения, небольшой угол расхождения оптических осей глаз но сравнительно велико общее поле зрения, что обеспечивает им широкий обзор горизонта. В связи с этим, лебедям более характерны линейные построения с более узкими углами (т.е. стреловидной формы) **обеспечивающие им лучшую взаимную зрительную ориентацию друг на друга в полете**, что необходимо для поддержания согласованного полета крупных птиц в стае. Поэтому и при взлете с воды, и при посадке лебеди также сохраняют характерные им формы групповых и стайных построений в полете в виде скосов, углов и разреженных (прерванных) цепочек, а реже — микроуглов; интервал между птицами в таком случае колеблется от одного до десятка метров, хотя при полете линейным строем птицы едва не соприкасаются друг с другом. Как на взлете с воды, так и в полете птиц чаще других происходит трансформация линейных форм от цепи или шеренги через скос (или от него) к углу и клину, а у лебедя-кликуна, кроме этого, и от шеренги к углу и дуге; происходит и обратное перестроение.

У лысухи, занимающей промежуточное положение по угловым показателям строения глаз и остроте зрения между ныряющими птицами (гагарами, поганками, бакланами, крохалими, нырковыми утками) и речными утками, отмечаются и сходные с ними типы стайных построений в полете с большим уклоном в сторону первой группы птиц; к тому же в области острого зрения (ареа) ленточного типа у ней также имеется одна центральная ямка (фовеа). Однако следует отметить, что у лысухи неустойчивые линейные

построения наблюдаются лишь при небольшом числе птиц в полете (до 10-12 особей), а при значительном количестве птиц (до 500 - 800 и более особей) они летают чаще всего скученными рыхлыми беспорядочными или, что реже, упорядоченными конфигурациями стай в виде клина, углов, дуг и лент.

У аистообразных птиц (семейство цаплевые) при незначительных углах расхождения оптических осей глаз, равных $114 - 152^\circ$, и относительно большом поле зрения (у серой цапли равном 288° , у выпей — $295 - 320^\circ$) чаще встречаются линейные построения в форме клина, углов, скосов, дуг и цепочек (цапли) и реже — в виде растянутых скосов, углов, зигзагов, цепочек или скученных беспорядочных рыхлых построений (выпи). Малая и большая выпь, как правило, больших стай не образуют. Для обычной их ночной миграции характерны беспорядочные рыхлые стаи с небольшим числом птиц. В полете птицы перекликаются. При дневном полете группой в 2 - 4 птицы наблюдаются линейные формы, долго не сохраняющиеся. Из особенностей строения их глаз обращает на себя внимание достаточно большая острота зрения (у большой выпи масса глаз к массе тела составляет 0,53%, а у малой выпи 1,13%) и, как указывалось выше, весьма большое общее поле зрения ($295 - 320^\circ$), что позволяет им выстраиваться менее строгими (т.е. не так скованными) построениями. Этому же способствует наличие у них двух светочувствительных ямок или фовеа (центральной и боковой) в области острого зрения сетчатки глаз. Вторая (боковая) фовеа, как и меньшее ("узкое") поле бинокулярного зрения, чем у цапель, необходимы им при охоте за подвижной добычей и для лучшей ориентировки друг на друга в полете при образовании угла, скоса, цепочки и т.д.

В свою очередь, кваква по характеру своего полета приближается к цаплям, с которыми образует смешанные стаи. Квакве и цаплям характерно образование при полете относительно небольшого числа птиц всех форм линейных построений, включая круг (серая цапля), а при полете большого числа — скученных построений как упорядоченных (т.е. оформленных), так и беспорядочных, чаще всего рыхлых.

Цапель при незначительном числе птиц в группе или стае характеризуют в полете очень растянутые линейные построения (скосы, углы и др.), где расстояние между отдельными птицами достигает 10 - 15, а иногда и 25 - 30 м. Устойчивость больших дистанций между летящими птицами, очевидно, подкрепляется большим полем бинокулярного зрения (у серой цапли до 60°). У цапель машущий полет чередуется с планированием, а сам полет сопровождается их криком. Такой полет связан с активным поиском обильных кормовых участков с воздуха, чему способствует направленность глазных осей вперед (у серой цапли угол $1, = 81^\circ$) и вниз (угол $12 = 115^\circ$). По тем же причинам цаплям в большей степени, чем другим рассматриваемым нами голенастым птицам, свойственно образовывать при полете небольшим числом птиц разновидности простых линейных построений как зигзаг, ромб, скос, угол и клин с "полочкой" (с выступом вбок), так и "ложные" углы, клинья и скосы, где наблюдаются пропуски в сплошном строю птиц.

Судя по анатомическим показателям строения глаз серой цапли, у цапель не только большое поле бинокулярного зрения (60°), но достаточно велико и общее поле зрения (288°), и большой угол раскрытия глаз ($2f = 94^\circ$). Вместе с тем у них относительно невелики острота зрения (масса глаз к массе тела составляет у серой цапли всего лишь 0,42%) и угол расхождения оптических осей глаз ($2L = 114^\circ$). Область острого зрения сетчатки латерально расположенных глаз у цапель имеет только одну центральную ямку (фовеа), которая лежит в центре горизонтально вытянутой полоски, но вне поля бинокулярного зрения. Поэтому цапля хорошо видит объект только отдельно каждым глазом, когда изображение объекта попадает в центр сетчатки глаза. Все это хорошо согласуется с наблюдаемыми у них стайными построениями в полете: построения цапель более строгие (скосы, клинья, углы, зигзаги, цепочки и др.), чем у выпей, у которых общее поле зрения несколько больше (до 320°), а бинокулярное поле хотя и меньше (у выпей оно равно $16 - 33^\circ$, а у серой цапли 60°), но сетчатка глаза у выпей, как уже отмечалось выше, с

двумя ямками острого зрения (центральной и темпоральной), обеспечивающая лучшую зрительную связь между птицами, летящими более независимо друг от друга и образующими малоустойчивые линейные построения (углы, скосы, клинья).

Большинство цапель родственных видов (например, малая и большая белые) образуют между собой смешанные стаи. Изредка при кормовых перелетах малая и большая белая цапли летят вместе с серыми. Намного реже встречаются смешанные стаи веслоногих и голенастых птиц, в которых с преобладанием одного из видов встречаются одна или несколько особей другого вида.

По характеру стайного построения в полете колпицы и каравайки ближе стоят к веслоногим птицам (к бакланам и пеликанам), чем к цаплям, образуя главным образом, линейные и упорядоченные скученные рыхлые построения. Машущий полет они чередуют с планированием. Однако их линейный строй более плотный: птицы летят близко друг от друга, т.е. сомкнутыми рядами. Это связано с тем, что, в отличие от цапель, колпицы и каравайки совершают более быстрый полет, используя его главным образом для перемещения с одного кормового места на другое, а при сборе корма больше пользуются осязанием, чем зрением. Очевидно, и по анатомическим особенностям глаз они приближаются к веслоногим птицам больше, чем к другим голенастым.

Оптические оси глаз у веслоногих и голенастых птиц направлены слегка вниз, что связано с особенностями сбора ими корма и, бесспорно, помогает этим птицам ориентироваться по наземным или надводным предметам при горизонтальном полете параллельно поверхности земли или воды стаями любой формы.

Полет фламинго совершается небольшими группами (2-15 птиц) и большими стаями, которые, как правило, не превышают 250 особей, состоя чаще из 100 - 150 птиц, хотя во время массового осеннего отлета на оз. Тенгиз встречаются стаи фламинго до тысячи и более птиц. Смешанных стай фламинго не образуют. В полете у птиц их длинные ноги и шея вытянуты в одну линию, а крылья совершают ритмические взмахи без планирования. При стайном полете птиц встречаются почти все разновидности скученных рыхлых и линейных построений. Большие стаи птиц часто перемещаются в виде бесформенного облака (рыхлое скученное построение), а относительно небольшие стаи совершают полет в форме различных сложных угловых построений: двойных и тройных углов и клиньев, многоступенчатых углов ("лесенок") и т.д. Однако при попутном или боковом ветре у них нередко наблюдаются шеренги ("фронт") и цепочки (лет "гуськом"). Стойкость линейных построений у фламинго объясняется, как и у бакланов, монофовеальным зрением с ленточным типом ареа и относительно небольшой зоркостью птиц.

Дневные хищные птицы, рассматриваемые нами, редко образуют совместные скученные группы или стаи в полете. Однако у птиц с несколько меньшей зоркостью, как и углом раскрытия глаз (черный коршун, канюк, зимняк или мохноногий канюк), чаще, чем у других видов (сокола, луни), наблюдаются рыхлые скученные построения (чаще неупорядоченные, чем упорядоченные), главным образом в период миграций или осенне-зимних кочевок. В области острого зрения (ареа) дневные хищные птицы имеют две ямки ясного видения (фовеа), соединенные полоской, что способствует их лучшей локации друг друга при взаимной ориентации в полете. Их миграционный полет часто совершается со значительным (до 0,5 км и более) интервалом друг от друга, т.к. во время групповой эстафетной миграции хищные птицы одновременно и охотятся. Следует добавить, что различительные морфологические особенности строения глаз дневных хищных птиц из семейств соколов и ястребов обусловлены заметными отличиями в экологии их питания, т.е. ловле добычи. Так, если соколы обычно ловят свою добычу в воздухе, то ястребиные птицы чаще нападают на свои жертвы, обнаруженные на земле или в зарослях. В связи с этим, у соколов больше общее поле зрения ($261^\circ - 268^\circ$), чем у ястребов ($227^\circ - 250^\circ$), как и углы расхождения оптических осей глаз (соответственно равные $102^\circ - 110^\circ$ у соколов и $75^\circ - 90^\circ$ у ястребиных птиц). К тому же поле бинокулярного зрения больше у ястребов (67° -

84°), чем у соколов (44 - 57°). Кроме этого, у ястребиных птиц глаза более ориентированы вперед и их оптические оси направлены вниз (угол $L_2 > 90^\circ$), а у соколов оптические оси глаз направлены несколько вверх (угол $L_2 < 90^\circ$), что также связано с их охотой в воздухе.

Данные о зрении куриных птиц указывают на то, что для них (перепел, глухарь, рябчик) характерен большой диапазон изменений показателей глаз; хотя они мало различаются по расположению глаз на черепе, но у перепела меньше угол расхождения оптических осей (120°) и поэтому больше поле бинокулярного зрения (44°), чем у тетеревиных птиц (26° у глухаря и 20° у рябчика). В связи с латеральным расположением глаз у куриных птиц общее поле их зрения велико (222 - 312°). Сходство в структуре и расположении глаз у всех куриных птиц (оптические оси глаз направлены вниз, птицы видят ниже клюва) обуславливается сходством в способах поиска и добывания ими пищи, собираемой с земли или древесной растительности, а также отражено в образовании чаще всего беспорядочных разреженных или рыхлых, чем плотных упорядоченных скученных стай различных конфигураций. Последние формы относительно устойчивых построений известны лишь для серых куропаток; в то время как тетерева и глухари летают, как правило, неоформленными рыхлыми стаями, перепела — беспорядочными, чаще всего сильно разреженными (особенно при полете в сумерках и ночью), а рябчики кроме осеннего периода не образуют стай.

Обращаясь к куликам, видим, что у видов с меньшей остротой зрения (турухтан, большой веретенник, большой кроншнеп, чибис, шилоклювка) выявляется связь более узкого угла раскрытия глаза и меньшего общего поля зрения с образованием более строгих линейных и скученных упорядоченных построений. Этим видам свойственны комбинированные способы добывания корма: при помощи зрения и осязания (зондирования) в воде и на суше. В то же время, виды куликов из числа улитов (роды *Tringa* и *Terekia*) с достаточно большими углами расхождения оптических осей глаз (145 - 158°) и общего поля зрения (303 - 325°) обладают относительно высокой остротой зрения. При сборе корма эти кулики используют главным образом зрение. В полете они образуют как неупорядоченные (рыхлые и плотные), так и упорядоченные скученные построения, среди которых на короткое время сохраняются элементы линейных построений (скосы, углы и др.).

Виды с наибольшими угловыми показателями бинокулярного и общего зрения, как и большой остротой зрения (белохвостый песочник, степная тиркушка, малый зуек, кречетка, круглоносый плавунчик), в полете образуют чаще всего скученные упорядоченные (рыхлые и плотные), а реже — беспорядочные плотные и рассеянные стаи. Те же формы стай характерны для них при сборе корма на воде, на суше и в воздухе. При кормежке они (кроме белохвостого песочника) используют главным образом зрение. У всех перечисленных выше видов в области острого зрения (ареа) расположена одна центральная ямка ясного видения (фовеа). К тому же, большой кроншнеп и чибис имеют монофовеальный ленточный тип области острого зрения с ямкой в центре ленты, горизонтально проходящей по экватору сетчатки глаза, что обеспечивает им более стойкое боковое зрение при линейном построении в полете. Именно у этих видов куликов установлен и наибольший набор линейных построений стай, включая шеренгу, скосы, углы, клин, цепочку и змейку. Только у бекаса и вальдшнепа — куликов, ведущих сумеречный и ночной образ жизни, оптические оси глаз обращены назад (угол $L_1 > 90^\circ$) и вверх (угол $L_2 < 90^\circ$); очевидно, поэтому они не образуют линейных построений, хотя у них в области острого зрения имеется также горизонтально ориентированная ленточная зрительная полоска, позволяющая им лучше видеть по горизонту.

Переходя к рассмотрению чайковых птиц, отметим, что у чаек по сравнению с крачками меньше угол раскрытия глаза, угол расхождения оптических осей глаз и поле бинокулярного и общего зрения. Для чаек характерны и более строгие линейные и упорядоченные плотные построения в полете. Острота зрения чаек по сравнению с крачками в общем также ниже.

У чаек, в отличие от крачек, в области острого зрения в виде горизонтальной полосы расположена лишь одна центральная ямка. Темпоральная ямка способствует бинокулярной оценке расстояния до объекта и его углового смещения, т.е. стереоскопическому зрению, что позволяет крачкам ловить на лету подвижных насекомых, а также летать более "раскованными" линейными и чаще всего скученными рыхлыми построениями.

Малая чайка и по структуре глаз (углы L_1 , L_2 и т.д.), и по поведению в полете ближе других чаек стоит к крачкам. У чаек направления острого зрительного восприятия каждого глаза лежат за пределами поля бинокулярного зрения, которое невелико ($20 - 30^\circ$) по сравнению с крачками ($50 - 70^\circ$); это позволяет чайкам лишь точнее, чем с монокулярным зрением, направлять свой полет и оценивать расстояние. Небольшое бинокулярное зрение чаек не позволяет им столь успешно как крачкам (за исключением малой чайки) ловить насекомых в воздухе. Интересен и тот факт, что у всех крачек, как и у малой чайки, степень обращенности оптических осей глаз вниз несколько меньше, чем у большинства чаек, т.е. у всех крачек и малой чайки величина угла с меньше, чем у чаек ($15 - 22^\circ$ против $25 - 32^\circ$), что, очевидно, связано с тем, что во время поискового полета крачки обычно держат клюв несколько наклоненным вниз. Таким образом, бинокулярное зрение чаек менее совершенно, чем у крачек, и является лишь полем направленного движения. Эта особенность зрения чаек, отличающая их от крачек, проявляется и в более строгих линейных и скученных построениях их стай.

Речная крачка занимает промежуточное положение между чайками и болотными крачками как по количеству и постоянству строгих построений (скосы, углы и др.), так и по способу охоты: ее поисковый полет приближает ее к чайкам, а способ схватывания добычи из воды и в воздухе — к болотным крачкам. Речную крачку сближают с чайками и показатель угла раскрытия глаза, и острота зрения, включая особенность строения области острого зрения (ареа) глазного дна в виде центральной полосы. Однако у речной крачки две ямки (фовеа) — центральная и боковая, а не одна центральная, как у чаек, что характеризует ее как птицу с быстрым и маневренным полетом в сочетании с высокой остротой зрения и совершенным бинокулярным зрением. К тому же, у сизой и озёрной чаек даже по сравнению с серебристой чайкой при их одинаковой высокой активности в светлое время суток выше способность глаз к восприятию различных мелких объектов, особенно находящихся вблизи, т.к. их более выпуклая роговица обеспечивает четкое изображение на сетчатке только близких предметов. В то же время, у речной крачки с ее меньшим углом раскрытия глаза по сравнению с чайками роговица более плоская, а следовательно, свет идет небольшим пучком, слабо преломляясь, а на сетчатке возникает изображение более далеких предметов. Очевидно, эта особенность зрения чаек, в отличие от речной и других крачек, объясняет наравне с другими особенностями строения их глаз, отмеченными выше, наличие у чаек более строгих линейных и плотных скученных построений с небольшим интервалом между почти вплотную летящими птицами, в то время как у речных и болотных крачек линейные построения характеризуются значительным интервалом (до нескольких метров) между летящими птицами и их неустойчивостью, а скученные построения — более рыхлой структурой.

У всех чаек и крачек оптические оси глаз обращены вперед (угол $L_1 < 90^\circ$) и вниз (угол $L_2 > 90^\circ$), что, безусловно, позволяет им лучше видеть переднюю перспективу полета и ориентироваться по наземным или надводным объектам.

Следует особо отметить, что у чаек (морской, серебристой, сизой и др.) и крачек, как и у альбатросов, чистиков, лебедей, фламинго и у некоторых куликов (большой кроншнеп, чибис и др.) с их большим набором линейных стайных построений, посредине ленточной зоны острого зрения проходит узкий желобок — видоизмененная ямка, обеспечивающая более ясное видение по горизонту; этот желобок или зрительная полоска характерна и для веслоногих птиц и, очевидно, образовалась в результате адаптации к панорамному зрению, на что уже указывалось выше.

У голубей, у этой сравнительно экологически однородной группы птиц, наблюдается относительно небольшой диапазон изменений как в показателях строения глаз, так и остроте зрения. Их глаза расположены почти латерально (угол $L_1 > 70^\circ$), оптические оси ориентированы вниз (угол $L_2 > 90^\circ$). Плоскость оптических осей глаз образует с основанием черепа (т.е. с плоскостью jugale - quadrate - jugale) отрицательный угол ст, вершина которого направлена вперед к клюву. Различие углов расхождения оптических осей глаз ($2L$) составляет у голубей от 139° (вахирь) до 151° (большая горлица), т.е. незначительное, как и показателей общего поля зрения, которое велико ($301 - 315^\circ$). Таким образом, у голубей наблюдается относительное сходство во многих показателях зрения, включая адаптацию к одинаковой высокой ("дневной") интенсивности освещения, выработанную сходством в сборе корма. Вследствие почти латерального расположения глаз, на что указывалось выше, монокулярное зрение у голубей имеет большее значение, чем бинокулярное, тем более, что направления полей наиболее острого зрительного восприятия у них даже при конвергенции глаз не совпадает. Поле бинокулярного зрения у голубей мало ($14 - 25^\circ$) и при наличии только одной темпоральной ямки (фовеа) острота зрения весьма несовершенна. Поэтому голуби образуют упорядоченные рыхлые скученные и малоустойчивые линейные построения.

Среди рассматриваемых нами видов голубей, сизый голубь и вахирь (птицы с наименьшими угловыми показателями) обладают и несколько большим набором линейных и упорядоченных скученных построений стай в полете по сравнению с большой горлицей, у которой угол раскрытия глаза, угол расхождения оптических осей глаз и общее поле зрения (поле обзора) несколько выше.

Близкие к голубям рябки (чернобрюхий рябок и др.) чаще голубей летают скученными, чем линейными построениями, т.е. более расковано. Вероятнее всего, при их латеральном зрении они обладают большим, чем голуби, полем общего зрения и большими показателями монокулярного и бинокулярного зрения.

Обращаясь к особенностям группового полета сов, отметим, что у болотной совы, как и у всех сов вообще, глаза направлены вперед (угол $1_1 = 28^\circ$) и вверх (угол $1_2 = 89^\circ$), а из-за сращения склеротического кольца с черепом они неподвижны и общее поле зрения ограничено, составляя у болотной совы лишь 160° . Неподвижность глаз компенсируется большой подвижностью шеи: совы свободно поворачивают голову вокруг вертикальной оси на 270° (могут до 360°), а вокруг горизонтальной оси — на 180° . Обладая большими значениями многих показателей глаз (угол раскрытия глаз составляет 106° , чувствительность к свету соответствует индексу $22,2 \pm 0,25$, светосила глаза равна $45,8 \pm 0,30$, выпуклость роговицы относительно велика — $24,210,24$), болотная сова хорошо видит как днем, так в сумерках и ночью. Она и охотится главным образом также в сумерках и ночью. Являясь типичным миофагом, болотная сова ищет добычу с помощью зрения и слуха, хорошо развитого, как и у всех сов. Способ охоты сов — частое зависание в воздухе (подобно обыкновенной пустельге) над открытым пространством (над полем, лугом, болотом, степью и др. биотопами) при высматривании, в основном грызунов, с небольшой высоты — свидетельствует о небольшой глубине зрительного восприятия вблизи расположенного объекта, т.е. совы близоруки, что, очевидно, связано с низкой аккомодацией их глаз, а следовательно, их "дальнозоркость" достаточно ограничена. К тому же, вообще, у сов на сетчатке глаз имеется лишь по одному боковому чувствительному пятну — fovea lateralis; вследствие этого латеральное монокулярное поле зрения у них отсутствует, глазные оси направлены параллельно вперед и поэтому ассоциация (совмещение) обоих глаз приближается к таковой у человека. Очевидно, у сов, в т.ч. и болотной, имеется конвергенция полей зрения обоих глаз, что затрудняет боковое зрение сов и при малом общем поле зрения (160°) и относительно небольшой зоркости (масса глаз к массе тела составляет всего 1,7%) объясняет дневной и сумеречный миграционный эстафетный полет болотных сов только рассеянными небольшими рыхлыми группами или стайками (по 4-6 особей), которые, попутно охотясь, не теряют друг друга из поля зрения.

Миграция только ночью поодиночке, парами, небольшими рассеянными группами и стайками характерна и для ушастой совы, которая имеет весьма близкие к болотной сове основные показатели глаз, отличаясь от нее несколько большими углами раскрытия глаз (111°), большей чувствительностью к свету (индекс равен $24,6 \pm 0,12$), зоркостью ($2,4$), относительной выпуклостью роговицы ($25,8 \pm 0,10$) и светосилой ($50,7 \pm 0,21$), т.е. в большей степени глазами "ночного" типа, чем болотная сова.

Для обыкновенного козодоя также характерны глаза "ночного" типа, напоминающие глаза сов. У него большой угол раскрытия глаза (114°) и высокая светочувствительность (светосила глаза имеет индекс $49,40 \pm 0,35$), всего одно центральное пятно (фовеа) на сетчатке, но очень большая выпуклость роговицы ($29,50 \pm 0,15$), т.е. глаза обладают сильной рефракцией, позволяющей хорошо видеть на близком расстоянии. Кроме этого, глаза козодоя расположены латерально (угол $L_1 = 75^\circ$), а оптические оси глаз обращены вверх (угол $L_2 = 75^\circ$) и выше клюва (угол L_1 положительный и равен 46°). К тому же козодой обладает и высокой зоркостью (отношение массы его больших глаз к массе тела составляет $4,4\%$). Вместе с этим, большие общее поле зрения (с учетом движения глаз равное 337°), угол расхождения оптических осей глаз (140°) и бинокулярное поле (60°) позволяют козодую в условиях сумерек хорошо направлять свой полет относительно летящих насекомых (бабочек и жуков — главных объектов его питания), а также ориентироваться относительно других мигрирующих вместе с ним козодоев в рассеянной стае (до 10 особей), попутно охотясь. Из числа дятловых птиц вертишейка во время дальних сезонных миграций и большой пестрый дятел в период осенних кочевков совершают полеты в виде рассеянных стаяк или рыхлых скученных групп (3-5 особей), что соответствует их "широким" зрительным возможностям (угол L раскрытия глаза у дятла равен 87° , а у вертишейки 101° , и т.д.) и высокой зоркости глаз: отношение массы глаз к массе тела у большого пестрого дятла составляет $1,5\%$, а у вертишейки $2,6\%$.

Переходя к сравнению особенностей зрения стрижиных и ласточковых птиц, как и особенностей их построений в полете, необходимо отметить, что у береговой ласточки по сравнению с касаткой и черным стрижем меньше углы раскрытия глаз и бинокулярного зрения, но больше общее поле зрения и его острота, и, как следствие, чаще встречаются рассеянные и скученные стайные построения. Вместе с тем у черного стрижа и касатки наблюдаются полеты нескольких птиц друг за другом в форме цепочки и змейки (хотя и легко нарушающихся), что, очевидно, связано с их меньшими углами общего поля зрения и его меньшей остротой по сравнению с береговой ласточкой. Однако, аккомодационная способность хрусталика глаза стрижа значительно выше, чем у ласточек, что обеспечивает ему быструю ориентировку при высоких скоростях полета. В то же время у стрижа всего одна боковая ямка — фовеа (у ласточек их 2 - 3)*, но она расположена в центре арка, также сдвинутой темпорально и лежащей в узком поле бинокулярного зрения.

*Боковые чувствительные ямки (фовеа) ласточек позволяют им при латеральном зрении схватывать насекомых с земли и растений.

Это позволяет ему при более латеральном, чем у ласточек, расположении глаз успешно ловить насекомых в воздухе и при полете нескольких птиц выстраиваться цепочкой или сходным образом, сохраняя интервал между летящими птицами (хотя бы недолго) даже при стремительном полете.

Обращаясь к особенностям группового полета жаворонков, сравним между собой особенности зрения у двух видов жаворонков — полевого и белокрылого. Их глаза расположены по бокам головы (т.е. направление острого зрения латерально, угол $L_1 = 67 - 68^\circ$), оптические оси глаз обращены вниз (угол $L > 90^\circ$), а плоскости оптических осей глаз направлены ниже клюва (угол α отрицательный), т.к. жаворонки собирают корм (насекомых и семена растений) с земли и с низкорослых растений. Тщательный анализ особенностей зрения этих птиц показал, что оба вида жаворонков со значительной выпуклостью роговицы, т.е. близоруки (миопия), хотя белокрылый жаворонок более дальнзоркий. Он лучше приспособлен и к низкому освещению, т.к. у него выше по

сравнению с полевым жаворонком светочувствительность и больше светосила глаз. Однако рефракция более выражена у полевого жаворонка, у которого более выпуклая роговица, а следовательно, и выше преломление световых лучей, и выше острота зрения, т.е. лучше выражена способность к различению деталей предметов. Общее поле зрения у жаворонков составляет $305 - 307^\circ$, т.е. достаточно велико, что и объясняет преобладание у них скученных рыхлых (часто сильно разреженных) построений над более плотными.

У дроздовых птиц глаза расположены латерально (угол L , $> 73^\circ$). К тому же у собственно дроздов (роды *Turdus* и *Monticola*) глаза направлены вниз (угол $L > 90^\circ$), а плоскость оптических осей проходит под клювом (т.е. угол α отрицательный). Это связано с тем, что они собирают корм с земли. Острота зрения у дроздов примерно ($t < 3$) одинакова. По другим показателям глаз дрозды отличаются друг от друга незначительно: певчий, пестрый каменный и черный дрозды больше приспособлены к низкому освещению, чем рябинник, деряба и белобровик, у которых глаза лучше видят при дневном освещении. В связи с этим понятно, почему первая группа дроздов мигрирует главным образом ночью и поодиночке или рассеянно, а вторая — чаще днем, хотя и скученными, но главным образом (кроме рябинника) неупорядоченными разреженными стаями*.

* В связи с этим интересно отметить, что наиболее сумеречные виды среди других мухоловковых птиц — обыкновенная горихвостка, варакушка и зарянка, мигрирующие ночью и чаще всего поодиночке или сильно рассеянными группами, обладают наибольшими углами раскрытия глаз ($79 - 109^\circ$), большими общими полями зрения ($304 - 325^\circ$), высокой чувствительностью к свету и, наравне с близорукостью (миопия), отличаются достаточно высокой зоркостью глаз (масса глаз к массе тела составляет у них $2,7 - 4,2\%$).

У мелких стайных дроздовых птиц (обыкновенная каменка, луговой и черноголовый чеканы) оптические оси глаз обращены вверх (угол $L_2 < 90^\circ$), а плоскость оптических осей глаз проходит над клювом (угол α положительный), т.к. эти птицы корм собирают не только с земли, но ловят насекомых и в воздухе.

У большинства дроздовых птиц на сетчатке только одно центральное пятно (*fovea centralis*), а т.к. глаза направлены латерально, то их ассоциация невозможна и, следовательно, эти птицы могут образовывать лишь скученные рыхлые построения, а не плотные, и тем более не могут образовывать линейных.

По той же причине главную роль при поиске пищи у них играет монокулярное зрение, т.к. бинокулярное зрение мало, а у певчего дрозда оно вообще отсутствует. Общее поле зрения у всех дроздовых, как у птиц с латеральным расположением глаз, велико; например, у дроздов оно равно $301 - 328^\circ$, а у чеканов и каменок $313 - 314^\circ$. Вместе с тем с увеличением массы тела от чеканов и каменок к дроздам происходит уменьшение относительной массы глаз, а следовательно, их зоркость падает и поэтому менее зоркие дрозды чаще летают, хотя и рыхлыми, но скученными стаями, а более зоркие чеканы и каменки с большими полями общего зрения (полями обзора) в отличие от них совершают групповые миграции чаще всего рассеянными стайками (т.е. эстафетно), попутно кормясь.

**Исключение составляет черный дрозд с его мультифовеальным зрением, который при сборе корма с земли для рассматривания объекта постоянно переключается за счет движения глаз с одной фовеальной зоны на другую и используются как при поиске корма, собираемого главным образом с земли и с растений, так и при ориентировке в пространстве и определении расстояния.

Обращаясь к скворцам, отметим, что у них зрение дневного типа. Обыкновенный скворец по строению глаз ближе всего стоит к вьюрковым птицам (особенно к зяблику), а по характеру расположения глаз он отличается от вьюрковых и приближается к вороновым птицам (особенно к серой вороне), с которой имеет сходство в способах сбора пищи. Хотя общее поле зрения у скворца сравнительно больше (283°), а поле бинокулярного зрения составляет 48° , однако, у него, как и у большинства воробьиных птиц, на сетчатке (ретине)

глаз имеется лишь по одной центральной чувствительной ямке (фовеа), которые служат лишь для монокулярного восприятия.

****** Вместе с тем в литературе появились сведения о том, что у скворца нет специализации для чисто дневного зрения, т.к. его глаз напоминает трубчатый глаз совы; к тому же он, очевидно, имеет наклонную сетчатку, которая помогает ему обнаруживать близкую пищу и дальнего врага без изменения аккомодации.

Кроме этого, есть данные о том, что когда глаза у обыкновенного скворца смещаются назад и вверх, границы монокулярных полей зрения сходятся позади головы, обеспечивая широкий верхний обзор; при этом фронтальное бинокулярное поле зрения почти не исчезает, т.е. позволяет определять расстояние до расположенных впереди предметов. Зоркость его глаз относительно невысокая (отношение массы глаз к массе тела у обыкновенного скворца составляет 2,1%), приближаясь к таковой у зяблика, но выше, чем у серой вороны, соответствующие показатели у которых равны 2,3% и 1,3%. У обыкновенного скворца оптические оси глаз направлены латерально (угол $L_1 < 90^\circ$) и вниз (угол $L_2 > 90^\circ$), а плоскость оптических осей проходит над клювом (т.к. угол α положительный), что также связано с разными способами и местами сбора корма: с земли и с деревьев. Вместе с этим светосила (индекс 32,0) и светочувствительность (индекс 11,7) глаз у обыкновенного скворца достаточно высокие.

Это все хорошо согласуется с наличием у обыкновенного скворца только скученных как неупорядоченных, так и чаще всего упорядоченных плотных построений, часто меняющихся по форме и переходящих от заполненных объемных углов, клина и дуг к капле и запятой (на поворотах), к овалу и шару; затем происходит смена форм стай в обратном порядке. Причем перестройка форм быстро летящих (до 80 км/ч) стай обыкновенных скворцов происходит часто (3-7 раз за минуту) и почти мгновенно, по мере прохождения по стае зрительной "волны возбуждения" от ее передней части до хвостовой. Уместно отметить, что в качестве аргументации, подтверждающей именно волнообразный характер распространения зрительных "волн возбуждения", а не его синхронное проявление (т.е. маневрирование птиц) в плотных стаях летящих птиц, можно сослаться на результаты киносъемки М. Дэвиса (Davis, 1980), свидетельствующие о волнообразном прохождении "волн возбуждения" в скученных плотных стаях летящих чернозобиков (*Calidris alpina*). В стае скворцов, как и в стае летящих чернозобиков, очевидно, есть лидер, запускающий оптический сигнал. Интересно, что главная роль зрения при возникновении "волны возбуждения", проявляемой в изменении позы тела, экспериментально с применением киносъемки подтверждается рядом исследователей и в стаях движущихся рыб, что еще раз указывает на ведущее значение зрительных контактов между стайными животными вообще.

Переходя к рассмотрению особенностей зрения и их связи с построениями в полете многочисленных вьюрковых птиц, отметим, что это сравнительно однородная группа как по образу жизни, включая поиск пищи, так и по строению глаз. В полете они также образуют близкие по своей форме построения; это как рассеянные, так скученные рыхлые и плотные стаи неустойчивых конфигураций в виде углов, дуг и лент, часто переходящих друг в друга. У рассматриваемых нами 10 видов вьюрковых птиц глаза расположены латерально (угол $L_1 < 90^\circ$), а оптические оси глаз направлены вниз (угол $L_2 > 90^\circ$). Поэтому плоскость оптических осей глаз у них проходит под клювом (угол α отрицательный), что связано со сбором корма с земли, с ветвей кустарников и деревьев, а также с травянистых растений в виде семян и малоподвижных насекомых. Все вьюрковые птицы относятся к группе дневных, т.к. у них светочувствительность не выше индекса 14,0, а светосила не превышает индекс 37,0. Поле бинокулярного зрения у большинства вьюрковых птиц невелико (7 - 32°), а у вьюрка и щегла вообще отсутствует. Угол расхождения оптических осей глаз находится в небольших пределах от 126° (щур) до 153° (вьюрок), а общее поле зрения относительно большое и колеблется от 278° (щур) до 333° (чечевица). Вместе с тем

часть видов вьюрковых птиц (обыкновенная чечевица, зяблик, вьюрок, снегирь, обыкновенный дубонос) наиболее приспособлена к сбору корма при более низком освещении, и в связи с этим они обладают и наибольшими углами раскрытия глаз ($75 - 103^\circ$), и наибольшими углами расхождения их оптических осей ($141 - 153^\circ$), и наибольшими показателями общего поля зрения ($306 - 333^\circ$), а также и большей выпуклостью роговицы (индекс достигает значения 13,7 у снегиря, 14,7 у вьюрка, 17,3 у дубоноса, 19,2 у зяблика и 28,4 у обыкновенной чечевицы), т.е. у них наблюдается увеличение миопии, или близорукости. Все это и отражено в образовании ими главным образом рассеянных и неупорядоченных как разреженных, так и плотных скученных стай в полете по сравнению с другими видами вьюрковых птиц (обыкновенная чечетка, чиж, щегол, зеленушка, шур и, очевидно, клесты), обладающими в большей степени "дневным" зрением и соответственно имеющими и несколько меньшие углы раскрытия глаз: от 62° у щегла до 74° у чижа, и меньшими углами расхождения оптических осей глаз: от 126° у шура до 133° у чижа, и, как следствие, летающими чаще всего более плотными (при численности не менее 2 - 3-х десятков птиц) скученными неупорядоченными и малоустойчивыми упорядоченными построениями в виде углов, дуг, овалов и лент, часто переходящими друг в друга.

У овсянок (обыкновенная и камышовая овсянки), как и у ткачиков (домовый воробей) острота зрения и другие морфо-метрические характеристики строения глаз весьма близки к таковым показателям вьюрковых птиц; поэтому в полете группой или стаей они образуют подобно вьюрковым птицам как рассеянные, так чаще всего скученные неупорядоченные рыхлые и плотные построения неустойчивых, т.е. часто меняющихся конфигураций.

Среди вороновых птиц при их относительно большом общем поле зрения ($268 - 284^\circ$) прослеживается связь наименьших углов раскрытия глаз, углов расхождения оптических осей глаз и наименьшей остроты зрения (масса глаз к массе тела составляет 1,3 - 1,7%) с наличием элементов линейных построений (микроуглы, микроскопы и т.д.) внутри скученных беспорядочных и упорядоченных рыхлых стай птиц — характерных обитателей открытых пространств (серая ворона, грач, галка). С другой стороны, видам птиц, обладающим наибольшими угловыми показателями строения глаз, наибольшей остротой зрения (масса глаз к массе тела составляет 1,9 - 2,9%), и кормящимся в закрытых лесных биотопах (сорока, кедровка, сойка)*, свойственны рассеянные и скученные беспорядочные рыхлые стаи. У всех вороновых птиц в области острого зрения (ареа) сетчатки глаз располагается одна центральная ямка (фовеа) с большой глубиной, которая, вероятно, обеспечивает высокую остроту зрения и фиксирует движение объекта.

Таким образом, мы видим, что у большинства стайных воробьинообразных птиц (ласточковые, жаворонковые, дроздовые, скворцовые, вьюрковые, овсянковые, ткачиковые и вороновые) угловые показатели глаз и острота зрения достигают высоких значений, что позволяет им летать как рассеянными, так и скученными рыхлыми неупорядоченными и упорядоченными построениями, чаще сильно разреженными (большинство видов), чем плотными (как, например, скворцы или воробьи). ***

Подводя итог взаимосвязи стайных построений птиц с их зрительными особенностями, следует констатировать, что у всех выше рассмотренных видов птиц из разных отрядов и различных экологических групп с латеральным зрением наблюдается явная связь угловых показателей и других характеристик строения глаз (строение сетчатки, острота зрения и т.д.) с формами построения стай в полете: чем уже поля бинокулярного и общего зрения и соответственно меньше углы раскрытия глаз и расхождения их оптических осей, тем строже сами построения (в основном линейные и скученные упорядоченные плотные) и меньше их разновидностей. У птиц этого ряда (цапли, утки, чайки, многие кулики, голуби, рябки) с более широкими углами раскрытия глаз и общим полем зрения чаще встречаются развернутые (фронтальные) построения как шеренга и дуга, а у птиц с относительно более узкими углами (гагары, поганки, бакланы и др.)

преобладают цепочки, скосы, углы и т.д., что относится, в первую очередь, к птицам с худшим зрением (т.е. с относительно меньшей массой глаз), имеющим одну центральную ямку ясного видения (фовеа) или монофовеальное строение сетчатки с центральным типом области острого зрения (ареа), или с бифовеальным типом: с двумя ямками, расположенными на горизонтальной центральной полоске ареа, что обеспечивает им лучшее боковое зрение в полете стаей. В свою очередь, птицам противоположного ряда по своим морфо-экологическим показателям (крачки, дневные хищные птицы, курообразные, совы, козодои, стрижи и большинство воробьинообразных птиц) характерно наличие больших углов бинокулярного и общего поля зрения, углов раскрытия глаз и расхождения их оптических осей и, как следствие, менее строгих стайных построений: при полном отсутствии устойчивых линейных форм наблюдаются рассеянные и скученные рыхлые и редко плотные, чаще всего неустойчивые построения в виде заполненных углов, дуг, овалов и лент, переходящих друг в друга. Отмеченные закономерности стайного построения птиц в полете являются проявлением их видовых особенностей, приобретенных на основе адаптивного стереотипа поведения при поиске и сборе корма и закрепленных в морфологических показателях строения их глаз.

Проведенный нами выше сравнительный анализ характера стайных построений птиц в полете в связи с особенностями их зрения выявил явную зависимость между угловыми показателями строения глаз и остротой зрения, с одной стороны, и формами стай в полете — с другой. Наблюдаемая связь между особенностями зрения птиц и характером их стайных построений является объективным материализованным отражением взаимообусловленности адаптивного поведения птиц во время добывания корма в трех природных средах (на суше, в воде и в воздухе) определенным строем или порядком и их полетом тем же или близким (родственным) ему строем. С другой стороны, размер птиц (их массы), как и число птиц в стае ("масса стаи"), существенно влияют на образуемую ими форму стаи в полете. Причем, если размер (масса) птиц, особенности зрения, как и тип полета (машущий, режущий и т.д.), непосредственно влияют на число наблюдаемых разновидностей стайных построений у птиц данного вида, то их число в стае, цель и условия полета, включая погоду, отражаются на образовании конкретных стайных форм.

Следует иметь в виду, что все рассматриваемые здесь построения птиц в полете относятся к визуально наблюдаемому полету в светлое время суток, т.к. в условиях ночного полета или густого тумана большинство птиц летает неупорядоченными сильно разреженными стаями, что было установлено как при помощи радара, так и при изучении ночной миграции на фоне диска луны и по крикам стайных птиц. Это еще раз подтверждает главную роль зрения птиц в стайном построении птиц.

Следует заметить, что постоянный ("фоновый") шум от больших скученных (чаще всего плотных) днем летящих стай одних видов птиц (например, чирков, чернозобиков, скворцов), как и видоспецифические свистовые, скрипящие и другие звуки, возникающие при движении крыльев и хвоста в полете других стайных видов птиц: лебедей, уток (кряква, шилохвость, гоголь, красноголовый нырок и др.), летающих ночью и днем (в последнем случае чаще всего в виде упорядоченных скученных или линейных построений), служат для поддержания видовых звуковых контактов птиц и стай, а также для корректировки общего направления миграции: это так называемые "сопутствующие звуки", возникающие при полете птиц. Вероятнее всего, что ту же роль (т.е. звукового контакта) играют видоспецифические крики, издаваемые как поодиночке летящими птицами, так и птицами в составе сильно разреженных стай при полете главным образом в тумане и ночью; к числу этих видов птиц, кроме менее "крикливых" гагар, поганок, уток и более "крикливых" цапель, выпей, гусей, перепелов, куликов, чаек, крачек и некоторых других, относятся многие воробьиные птицы.

Для выяснения роли особенностей зрения птиц, размера птиц (массы) и числа их в стае при построении в полете рассмотрим стайный полет куликов. У первой группы

куликов, состоящей в основном из птиц большого размера (т.е. относительно крупных) и обладающих относительно небольшими угловыми показателями бинокулярного и общего поля зрения и меньшей его остротой, наблюдаются более четкие построения в виде упорядоченных линейных и скученных форм стай в полете. Сюда относятся чибис, шилоклювка, турухтан, большой кроншнеп и большой веретенник. Вторая группа куликов, обладающих наибольшими значениями тех же угловых показателей строения глаз и лучшей остротой зрения, но при меньших размерах тела (т.е. при меньшей массе птиц, при меньшем относительном и даже абсолютном показателе), образует в полете почти исключительно скученные построения как упорядоченные, так и неупорядоченные. Сюда относятся малый зуек, кречетка, круглоносый плавунчик, белохвостый песочник и степная тиркушка. Наконец, третью группу куликов составляют такие виды, как травник, черныш, фифи, поручейник, перевозчик и мородунка, которые из числа рассматриваемых нами видов куликов занимают промежуточное положение как по характеру образования форм стай в полете, так и по имеющимся значениям морфологических показателей особенностей зрения и массы птиц.

Таким образом, мы видим, что общее поле зрения птиц (т.е. обзор горизонта) и бинокулярное зрение (т.е. локационные способности глаз), как и его острота и размер (масса) птиц влияют на их построение в полете, т.е. на поддержание необходимого интервала между особями в небольшой по численности группе птиц или стае с большим числом особей, как и на образование определенного строя, наиболее выгодного при конкретных условиях полета.

У каждого из стайных видов куликов можно наметить, хотя и приблизительно, так называемое пороговое число птиц в стае, или критический размер стаи ("массу стаи"), когда происходит переход от одного типа построений к другому. Чаще всего с возрастанием количества птиц в стае происходит переход от строго линейных построений к скученным. Причем количественная характеристика критического числа птиц в стае (т.е. критическая "масса стаи") до момента их перестройки несколько выше у куликов первой группы, ниже у второй и наименьшая у третьей группы. При этом у куликов третьей группы (травник, черныш, фифи, поручейник, перевозчик, мородунка) — у птиц с относительно хорошим зрением и с низкой (малой) пороговой величиной числа птиц в стае — этот переход более строг (четче наблюдаем) и происходит при возрастании от трех к четырем и более птицам в стае, когда линейные построения меняются на упорядоченные и беспорядочные скученные, хотя беспорядочные построения встречаются и до порогового числа птиц в стае (фифи, поручейник и др.). У птиц первой группы (чибис, шилок-лювка и др.) — с наихудшим зрением — при любом числе птиц в стае часто совершаются переходы от линейных к упорядоченным скученным построениям и наоборот. Во второй группе куликов — у птиц с относительно лучшим зрением — наблюдаются различные ("средние") пороговые показатели числа птиц в стае, возрастающие с четырех до 16 особей, когда происходит смена построений чаще от скученных упорядоченных к беспорядочным, хотя все птицы в группе (кроме малого зуйка при его минимальном показателе бинокулярного зрения среди птиц этой группы) и при допороговой величине могут летать беспорядочными скученными построениями. Добавим, что у всех видов куликов, приведенных в таблице 30, зрительная ось глаз направлена вперед (угол $L_1 < 90^\circ$). Причем если птицы первой группы почти все (кроме чибиса) смотрят вверх (т.к. оптическая ось глаз при $L_2 < 90^\circ$ направлена вверх), а птицы второй группы все смотрят вниз ($L_2 > 90^\circ$), то у куликов третьей группы почти горизонтальное направление осей глаз (показатели L_2 близки к 90°). Следует отметить, что среди птиц второй группы с относительно высокой остротой зрения, но с максимальным наклоном оптических осей глаз вниз, наблюдается или минимум линейных построений, как у малого зуйка (при $L_2 = 97^\circ$), или их полное отсутствие, как у кречетки ($12 = 96^\circ$). Это же характерно и для степной тиркушки с ее

высокой остротой зрения и небольшим углом расхождения оптических осей глаз ($2L = 134^\circ$).

Интересен тот факт, что у куликов — ночных мигрантов, как вальдшнеп и бекас, обладающих высокой светочувствительностью глаз и зондирующих почву при сборе корма длинным прямым клювом с большим наклоном головы, оптические оси глаз обращены назад (при показателях L для этих птиц соответственно равных 93° и 92° , т.е. больше 90°) и вверх (показатели угла L_2 равны 76° у вальдшнепа и 70° у бекаса, т.е. меньше 90°). Очевидно, поэтому при местном дневном перелете небольшими группами или стаями они никогда не образуют упорядоченных скученных плотных или линейных построений. Так, осенью перелетные бекасы в грязевой полосе у уреза воды на побережье Северного Каспия собираются большими стаями (в несколько сот особей), которые при дневных перемещениях с места на место образуют неупорядоченные рыхлые стаи.

Критическое число птиц в небольшой группе или стае, которое в каждом конкретном случае приводит к ее перестройке, может меняться в определенных пределах, что, очевидно, связано с ветровыми и другими особенностями полета. Поэтому беспорядочные скученные построения часто встречаются у птиц и до порогового числа их в стае, особенно при местных кормовых перелетах. С этологической точки зрения при увеличении числа птиц в стае нарушается, а при его уменьшении восстанавливается строгая взаимная координация между летящими птицами. Это происходит или в силу их ограниченных оптических возможностей, что, как правило, наблюдается у крупных птиц — гагар, поганок, веслоногих, голенастых и других — при образовании из линейных скученных рыхлых форм, или, наоборот, когда большие зрительные возможности (т.е. наибольшие угловые показатели глаз и острота зрения) позволяют многим видам более мелких птиц (мелкие песочники, тиркушки, кречетки, плавунчики, скворцы и другие), чаще всего в значительном количестве, образовывать упорядоченные скученные построения. Поэтому весьма часто наблюдается поэтапность такого перестроения, проявляемого как при быстрой смене нескольких форм трансформационных построений, так и в том, что внутри чаще всего скученных упорядоченных рыхлых построений птиц прослеживаются элементы линейных форм (т.е. микроскосы, микроуглы и т.д.), хотя они долго и не сохраняются. Это наблюдается в стаях чибисов, шилоклювок, турухтанов, больших кроншнепов, веретенников и других видов куликов. Аналогичные явления происходят при стайном полете птиц и из других отрядов: гагарообразных, поганкообразных, веслоногих, голенастых, фламингообразных, стрижеобразных и воробьинообразных (например, в стаях дроздов или вороновых птиц).

Поэтому следует иметь в виду, что, зная формы построений отдельных видов птиц в полете, можно заранее предопределить пределы изменения морфологических показателей их глаз и наоборот. Уместно вспомнить исследования, проведенные на чайковых птицах, которые показали, что различный характер полета разных видов птиц имеет экологическую основу и отражен не только в особенностях строения глаз, но и зафиксирован в особенностях остеонной организации крыла.

В то же время, как показали многолетние наблюдения в период миграций, у различных видов птиц с достаточно большими зрительными возможностями (т.е. с широкими углами моно- и бинокулярного как и общего поля зрения и т.д.) связь между формой стаи и количеством в ней птиц далеко не однозначна и варьирует в зависимости от стадии миграции (начало, пик или окончание пролета), высоты полета, времени суток, трассы, пролегающей над равниной или горами, над сушей или водной поверхностью, а также зависит от силы и направления ветра относительно курса летящей стаи и от других погодных (синоптических) условий.

Влияние ветра и других факторов погоды на строй летящих птиц

Обращаясь к условиям полета, следует отметить, что при образовании птицами определенного строя в полете из всего арсенала стайных построений, характерных

каждому виду птиц, среди ряда факторов: количество птиц в стае и высота полета, время суток и цель полета (местный полет в поисках корма, дальняя миграция и т.д.) — не последнюю роль играют погодные условия, главным образом сила и направление ветра относительно курса летящей стаи.

Хорошо известно, что если ночью при полной темноте птицы летят поодиночке или беспорядочной чаще всего сильно разреженной стайей, часто переключаясь между собой, то днем — упорядоченными и более компактными, включая все скученные и линейные формы, т.к. ведущая роль в поддержании плотности и конфигурации стай в это время принадлежит исключительно зрению. К тому же даже при осуществлении посадки птиц в темноте и в сумерках на деревья или на землю и воду главную роль играет зрение.

Было отмечено, что при дневном полете формы скученных построений птиц, т.е. их "обтекаемость", как и угол, образованный сторонами (ветвями) угловых линейных стай, зависят, в первую очередь, от силы и направления ветра относительно его ориентации к оси летящей стаи. На примере утиных птиц - направление и сила ветра, с одной стороны, и строй птиц — с другой, взаимосвязаны: строй птиц наиболее сужен (как бы "обтекаем") при встречном и встречно-боковом ветре большой силы и более развернут при попутном и попутно-боковом. В последнем случае должна повышаться "парусность" каждой отдельно летящей в стае птицы. Против ветра птицы летят более заостренным строем, а по ветру — тупым или развернутым. При строго боковом ветре строй птиц часто бывает вытянут вдоль ветра (полет шеренгой). При полете птиц угловым или скученным упорядоченным строем при попутно-боковом ветре длинная сторона (ветвь) угла чаще всего вытянута вдоль направления движения воздуха, что значительно облегчает полет птиц. При полете по ветру направление оси туловища каждой птицы в любом стайном построении совпадает с направлением ветра, а при полете птиц при других направлениях ветра относительно движения птиц ось их туловища находится к ветру под определенным углом. На этот счет в орнитологической литературе есть сведения о том, что во время миграционного полета птиц наблюдается взаимосвязь между положением оси их тела в воздушном потоке, скоростью полета и направлением ветра, но не с его силой.

Усиление ветра от слабого до сильного (от 5 м/с до 10 м/с и выше) способствует формированию более упорядоченных стай в полете. Кроме этого, птицы, летящие строгой стайей (линейной) и скученными упорядоченными построениями, при прочих одинаковых условиях полета летят выше, чем птицы, образующие беспорядочные и рыхлые стаи. Сильный ветер (свыше 10-15 м/с, или 6 - 7 баллов по 12-балльной шкале Бофорта), главным образом встречный и встречно-боковой, снижает высоту их полета, делая хорошо видимой массовую миграцию стайных видов птиц. Поэтому во время хорошо наблюдаемого визуального массового пролета птиц обычно преобладают ветры встречных и встречно-боковых направлений слабой и умеренной силы (до 6 баллов, или до 10 м/с). При очень сильных и штормовых ветрах (свыше 7 баллов, или 15-30 м/с) пролет затухает. Это связано с частичным несовпадением направлений движения теплых и холодных воздушных масс в средних широтах Северного полушария Земли с направлением передвижения пролетных стай в период массовых сезонных миграций птиц. При попутном и попутно-боковом ветре стаи птиц, главным образом упорядоченных форм, летят выше. К этому следует добавить, что в ясную погоду лет стай выше, а в пасмурную (облачность, осадки) и в туман — ниже. Низкая облачность и сильный дождь, гроза и снегопад снижают высоту и скорость полета стай. В ясную погоду скученные неупорядоченные стаи имеют, как правило, меньшую скорость полета относительно поверхности земли, чем скученные упорядоченные стаи, а линейные построения птиц при всех прочих одинаковых условиях летят выше и с большей скоростью (например, утиные птицы превышают среднюю скорость в 60 км/ч).

Птицы при полете в виде сложных линейных построений перестраиваются в полете чаще, чем при полете в форме простых линейных стай, т.к. их более сложные построения в большей степени зависят от силы и направления ветра относительно курса их

передвижения. По этой причине простые линейные построения, например, утиных птиц наблюдаются в полете в большем количестве, чем сложные линейные стаи, как при умеренных, так и сильных ветрах, главным образом при встречных и встречно-боковых направлениях. К этому следует добавить, что при полете птиц на большой высоте (свыше 300 м) в штиль или при слабом ветре любого направления относительно курса полета птиц линейный строй стай сложнее и стабильнее, чем в иных условиях. При благоприятных условиях полета (отсутствие облачности, попутный ветер и т.д.) транзитные стаи (пеликаны, бакланы, крупные виды уток, гуси, лебеди и др.) многочисленнее (до 500 и более особей) местных и летят они выше и более сложными линейными построениями. Частичной перестройке подвержена чаще всего периферийная часть сложных построений (сдвоенные или строенные клинья, углы, дуги, "лесенки" и т.д.), чем их "ядро", роль которого в большинстве случаев выполняет передняя или центральная часть стаи.

Таким образом, птицы используют **аэродинамические преимущества формы стаи**, как группового построения. При полете строем птицы выстраиваются таким образом, чтобы ветер любого направления минимально затруднял их полет и максимально облегчал его по принятому ими курсу. С учетом частых смен фигур летящей стаей и места птицы в общем строю, все птицы имеют выгоду от полета строем перед одиночным полетом в аналогичных условиях. На первый план выступают чисто экологические и этологические факторы: помимо преимуществ определенных фигурных построений птиц в сложных погодных условиях полета (выигрыш строя птиц в ветер), стайная ориентация, эстафетная миграция стай и другие. Полет упорядоченной стаей облегчает средним и крупным птицам выбор пути пролета более благоприятного с аэродинамической точки зрения; в свою очередь, мелкие птицы, обладающие в основном лучшим зрением, летают рассеянно или рыхлыми неупорядоченными стаями.

Очевидно, что при прямолинейном построении или при полете цепочкой ("вереницей") максимальную нагрузку при любом ветре испытывает впереди летящая птица, что происходит из-за необходимости выбора дороги (напряжение внимания), из-за сопротивления воздуха, усиливающегося встречным ветром. Именно этим русские орнитологи (Мензбир, 1893 - 1895; Житков, Бутурлин, 1907; и др.) объясняли частую смену ведущей птицы ("вожака") при линейном построении стаи (углом, линией, цепочкой, скосом и т.д.) в полете у журавлей, пеликанов, колпиц, бакланов и других птиц, совершающих дальние перелеты.

При этом замена ведущей птицы происходит по-разному: у журавлей, пеликанов, колпиц и некоторых других видов по мере их передвижения впереди летящая птица через каждые 4-5 минут отстает и занимает место сзади стаи (линии, скоса, угла и других стреловидных форм стаи), а ее место занимает следующая за ней птица, которая потом, в свою очередь, замещается следующей по порядку птицей и т.д.; в отличие от них, у бакланов, летящих над водой цепью, происходит смена места заднего" на "переднего" перелетом через весь ряд (точнее — цепочку), так что издали кажется, будто черный холст перекачивается по морю" (Мензбир, 1893-1895).

Таким образом, изменение нагрузки, приходящейся на конкретную птицу, летящую в стае, зависит лишь от ее места в строю относительно других птиц, от изменения силы и направления ветра. Других аэродинамических выигрышей от стайного построения птиц, предполагаемых некоторыми орнитологами за счет так называемых восходящих воздушных "вихревых шнуров", просто нет, т.к. при полете птиц любым строем не сохраняется строго выдержанного места каждой птицей относительно соседних птиц стаи в течение сколько-нибудь продолжительного периода времени, исчисляемого минутами, и тем более не сохраняется строгого расстояния между летящими в строю птицами, как и оптимального в аэродинамическом отношении угла. В стреловидной стае журавлей этот угол должен составлять $54^{\circ}40'$, а у скворцов, летающих только скученными стаями, между рядом летящими птицами он должен быть равен $54^{\circ}7'$. Однако этот угол,

практически, при полете птиц линейной угловой стаей изменяется в больших пределах: от очень острого ($< 10^\circ$) до развернутого (180°), т.е. до шеренги или фронта.

Американские розовые пеликаны (*Pelecanus erythrorhynchos*) в полете в различных угловых линейных построениях образуют углы от 24° до 122° (в среднем $69,40 \pm 4,45^\circ$, при $g = 0,15$, $p > 0,30$), постоянно изменяя пятикратно интервал между рядом летящими птицами от 1,3 до 6,2 м (в среднем $3,40 \pm 0,25$ м) и совершая полет без синхронизации работы крыльев. В свою очередь, в угловых построениях канадских казарок (*Branta canadensis*) по данным одних авторов (Gould, Heppner, 1974) угловые показатели изменяются незначительно ($34,20 \pm 2,86^\circ$), а согласно сообщению других канадских исследователей (Williams et al., 1976) углы в построениях этих птиц изменяются в пределах $38 - 124^\circ$ (в среднем $71,50$ и $13,10^\circ$). В то же время интервал между рядом летящими канадскими казарками в стае в среднем равнялся $4,10 \pm 0,14$ м, колеблясь в общих пределах от 2,5 м до 12,8 м (Gould, Heppner, 1974). При исследовании полета строем короткоклювых гуменников (*Anserfabalis brachyrhynchus*) с целью выяснения возможной экономии энергии было установлено, что птицами совершенно не выполняются два условия, необходимых для получения экономии энергии при полете строем, каковыми являются, во-первых, постоянное расстояние между ближайшими вершинами крыльев двух соседствующих в стае птиц (отмеренное перпендикулярно к направлению полета), которое должно быть с перекрыванием их проекций (порядка $6,0 \pm 1,0$ см), и, во-вторых, расстояние между центрами тела птиц (отмеренное параллельно направлению полета) должно составлять 46,2 см, а на самом деле равняется 80 ± 10 см. Из этого авторы сделали, на наш взгляд, правильное заключение, что, очевидно, размещение короткоклювых гуменников в стае определяется не столько экономией энергии, сколько удобством поддержания визуального контакта птиц в стае. Кроме этого, у птиц, летящих в составе линейной или скученной стаи, частота взмахов крыльев даже в одновидовой (чистой) стае постоянно меняется, не говоря уже о полете разных видов птиц с их столь различной частотой взмахов крыльев в совместной (смешанной) стае, как нет и синхронности взмахов крыльев у птиц даже в одновидовых стаях, т.е. нет согласованности по фазе взмахов крыльев птиц. К тому же при дальних перелетах на большой высоте большого числа птиц — разных видов гусеобразных (лебеди, гуси, крупные утки), голенастых (каравайка, колпица и др.), куликов (кроншнепы), журавлеобразных, — как и при дальних и местных перелетах стай веслоногих (пеликаны, бакланы), фламинго и других птиц в форме клина, углов, вереницы, шеренги, скоса или косяка наблюдается сильное волнообразное колебание птиц относительно друг друга в сторону или сверху вниз. Это происходит не от усталости птиц, как считал М.А. Мензбир (1893 - 1895), а, очевидно, от сильного порывистого высотного ветра у гусеобразных и фламинго и от несбалансированности чередования машущего полета с планированием у веслоногих, голенастых, журавлеобразных и ржанкообразных птиц. Поэтому теоретические предположения о том, что полет птиц угловым строем имеет аэродинамическую выгоду для большинства ее членов по сравнению с отдельно летящей птицей за счет восходящих "вихревых шнуров", несостоятельны.

Смешанные стаи. "Вожаки" стай

В природе наравне с чистыми или одновидовыми (моновидовыми) стаями в полете, хотя и не так часто, наблюдаются и смешанные или многовидовые стаи, в состав которых входят два или большее (до 4 - 5) число видов птиц, чаще всего относящихся к одному роду, чем к нескольким родам или даже семействам и отрядам птиц.

Проведенный на примере куликов сравнительный анализ морфофункциональных особенностей строения глаз птиц, их размера и количества особей в стае с характером стайного построения птиц в полете позволяет понять природу образования смешанных стай. Их чаще всего образуют экологически близкие птицы, хотя порой из разных систематических групп. Самое главное то, что смешанные стаи, как правило, бывают с одним

доминирующим видом, а примкнувшие к нему виды! птиц, хотя даже и из других отрядов, обладают близкими с ним особенностями зрения, а часто и близкой массой, близким типом и скоростью полета. Эти птицы бывают часто близкими и по способу добывания корма. Поэтому и формы смешанных стай обычно не отличаются от построений, которыми летают составляющие их виды птиц при полете чистыми стаями. Так, среди куликов смешанные стаи образуются различными ржанками и песочниками, с которыми встречаются плавунчики. Смешиваются между собой и улиты разных видов. У пластинчатоклювых смешанные стаи образуются гусями и казарками, речными утками и нырками; лебеди, как правило, с другими птицами (гусями, утками, веслоногими, голенастыми и др.) соединяются редко. Между собой смешиваются разные виды гаг, чистиков и поморников. Часто смешанные стаи в полете наблюдаются у чайковых птиц, хотя чайки и крачки между собой смешиваются редко. Смешиваются между собой разные виды аистов и цапель. Намного реже наблюдаются смешанные стаи из птиц отдаленных систематических групп из числа бакланов, цапель, караваек, колпиц, выпей, гусей, казарок, уток, куликов, кайр, журавлей и других. Кроме этого, смешанные стаи в полете часто образуют стайные виды птиц внутри отдельных семейств отряда воробьиных, относящихся к жаворонковым, ласточковым, трясогузковым, дроздовым, синицевым, овсянковым, вьюрковым, ткачиковым и скворцовым. Реже встречаются вместе вьюрки с овсянками или жаворонками, жаворонки с коньками или овсянками, корольки с синицами, а последние с пеночками и крайне редко жаворонки с галками. Это не исключает еще более отдаленного смешения птиц, хотя только в основном во время сбора корма, где наблюдается «разделение труда» между видами, составляющими смешанную стаю.

Таким образом, более узкоспециализированные в сборе корма и прочих отношениях птицы, а часто и более архаичные их формы (т.е. виды птиц из более древних отрядов), летают чаще чистыми стаями. Это относится, прежде всего, к гагарам, поганкам, пеликанам, бакланам, фламинго, журавлям и чистикам, где смешение происходит, как правило, на уровне внутривидовом. Очевидно, по той же причине у древних групп птиц (бакланы, пеликаны, фламинго, пластинчатоклювые) и некоторых других видов (например, большой кроншнеп) с их узкоспециализированными кормовыми поведенческими адаптациями к массовым видам пищи (рыба, беспозвоночные), а следовательно, и со строго ограниченными адаптивными зрительными возможностями, намного чаще, чем у других птиц, образуются в полете сложные формы стай, когда наблюдаются очень большие вереницы или "шнуры" в виде пересекающихся нитевидных цепочек, скосов, "лесенок" и других сложных линейных построений, хотя состоящих и из элементов простых стайных форм, но тянущихся при относительно тихой погоде на многие сотни метров, а иногда и на километры. Причем у этих птиц линейный строй образуется сразу же после их подъема в воздух, на что у других видов требуется некоторое время.

Полет птиц смешанными стаями вносит ясность и в вопрос о роли ведущих или головных птиц (т.е. о "вожаках" стай), которые время от времени сменяются. Ими бывают любые (в том числе молодые) птицы, а при полете смешанными стаями — и птицы разных видов, зрение которых позволяет им лететь в общей стае. Так, линейную стаю гусей может возглавлять кряква, шилохвость или баклан, стаю крупных речных уток — чирок-свистунки или чирок-трескунки, а в конце линейного углового построения лебедей-кликунов могут лететь красноголовые нырки, замыкая одну из ветвей его строя. Следует оговориться о том, что угол разворота сторон (ветвей) линейных построений смешанных стай в полете во всех случаях не превышает показатель угла расхождения оптических осей глаз каждого из видов, входящих в смешанную стаю, т.к. он **обеспечивает необходимый постоянный зрительный контакт между летящими в стае птицами**. Смена ведущих птиц происходит чаще всего при смене форм стай или режима их полета (т.е. при смене высоты, скорости и направления. Ведущий стаю определяет (выдерживает) высоту и скорость полета, выбирает направление полета, что часто совпадает со складками

местности и другими особенностями рельефа (русла рек, долины, ущелья, морские и другие побережья и т.п.), являющимися в то же время экологическими руслами пролета птиц. Вместе с тем ведущая птица в ряде стайных построений (шеренга, овал, шар и др.) может отсутствовать. Однако наблюдаемое непостоянство и частая смена ведущих птиц не исключает полностью использование стаей опыта старых птиц, выполняющих часто роль ее лидера ("вожака"). Например, в перелетных стаях журавлей, лебедей, гусей и некоторых других видов птиц, образованных обычно семьями, включая молодежь, стаю чаще всего возглавляют старые птицы. Это хорошо видно по отличительной окраске оперения взрослых и молодых птиц, особенно в период осенней миграции. Но у некоторых видов птиц (кулики, чайки, скворцы и др.) молодые особи отлетают на зимовку и возвращаются обратно отдельно от взрослых, т.е. мигрируют самостоятельно, что само собой отрицает наличие в стаях этих птиц "опытных" вожаков, ведущих стаю.

Интересно, что роль "вожака" при движении стайных видов рыб также выполняют часто сменяющиеся "случайные" особи стаи, которые "лидируют" от доли секунды (0,25 - 0,5) до нескольких секунд. Это свидетельствует о том, что явление "лидера" при движении стай у разных групп позвоночных животных имеет общее правило — его "случайность" и непостоянство как "вожака" стаи.

В заключение следует отметить, что вслед за общеизвестным фактом прямой связи (зависимости) времени суток (т.е. разной освещенности) и возможности сбора корма различными видами птиц с разной светочувствительностью и светосилой их глаз, у птиц разных видов выявляется четкая связь самого способа добывания корма при помощи зрительного анализатора ("визуализации") с его возможностями, т.е. с определенными морфологическими показателями (характеристиками) их глаз — углами зрения (монокулярным, бинокулярным, общим и т.д.) и наличием и расположением в области острого зрения (ареа) сетчатки высокочувствительных участков — горизонтальных полосок и ямок или фовеа, что, в свою очередь, ограничивает зрительные возможности птиц при фиксированном положении головы. Эти видоспецифические адаптивные зрительные особенности птиц, приобретенные ими в ходе эволюционного процесса и играющие положительную роль при поиске и схватывании добычи, т.е. при добывании пищи, и являются, как показали наши многолетние наблюдения, основой возможных зрительных контактов птиц в их стайном построении как при коллективном сборе корма, так и в полете.

Тема 4 РАЗМНОЖЕНИЕ ПТИЦ

ВОЗРАСТ ПЕРВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Приход птиц в состояние готовности к размножению для популяции в целом - это регулярное сезонное явление; однако, каждая особь приходит впервые в это состояние в определенном возрасте. Возраст, в котором птица становится членом размножающейся популяции, — важный демографический показатель. Чем позже приступает к размножению молодая особь, тем, очевидно, большее число раз размножаются другие, уже начавшие размножаться, члены популяции.

Система обозначения возраста у птиц:

pull — гнездовой птенец до вылета из гнезда,

juv — от вылета из гнезда до завершения первой линьки,

sad (=imm) — от окончания постювенийной линьки до первой послебрачной линьки,

ad — взрослая птица в полном характерном оперении, начиная с первой послебрачной линьки.

Большинство видов воробьиных, многие куриные, некоторые виды уток и голубей начинают размножаться впервые в возрасте немногим менее года, т. е. на следующую весну после своего появления на свет, и первые птенцы у них появляются как раз через год после их рождения.

Лишь у отдельных видов тропических ткачиков из сем. Estrildidae возможно еще более раннее размножение — в возрасте 4—5 мес.

Многие хищные птицы, ряд видов сов, стрижей, попугаев и, по-видимому, некоторых кукушек размножаются впервые в возрасте 2 и 3 лет.

Возраст первого размножения околотовных и морских птиц варьирует от 1—3 лет у мелких куликов до 2 — 7 у чаек, 4—6 у чистиковых и пингвинов и до 8—11 лет у крупных видов трубконосых.

Иногда термин «возраст первого размножения» заменяется термином «возраст достижения половозрелости». Как будет показано ниже, это не всегда одно и то же. Особь, достигшая половозрелого состояния, может по тем или иным причинам и не делать попыток к размножению.

Очевидно также, что если у мелких представителей отряда возраст первого размножения будет меньше, чем у крупных.

Различия в этом показателе существуют также у некоторых видов для самцов и самок.

Различия между полами в возрасте первого размножения отражают, по-видимому, во всех случаях, действительные различия в сроках достижения половозрелости. Исследования на *Sturnus vulgaris*, например, показали, что в Бельгии годовалые самцы неполовозрелы и не пытаются приступать к размножению, тогда как среди годовалых самок половозрелы 68 % особей, которые составляют 53 % всех гнездящихся самок. Исследования в Дарвинском заповеднике показали, что количество размножающихся годовалых *S. vulgaris* зависит от количества развешанных дуплянок: при достаточном их числе гнездится 37 % годовалых, при недостатке 12 %. Подобные закономерности обнаружены там и для другого дуплогнездника — *Ficedula hypoleuca*, что отчасти подтверждается и данными.

Таким образом, возрастной состав размножающихся дуплогнездников и различия между полами в возрасте первого размножения во многом определяются специфическим фактором наличия мест для гнездования.

Неодновременное половое созревание самцов и самок, названное «**биматуризмом**», четко проявляется у тетеревиных. Самки приступают к размножению на следующую весну после рождения, а самцы — в возрасте лет.

Рассмотрим различия между систематическими группами птиц по признаку неодновременности полового созревания самцов и самок. Отношение возраста первого размножения самцов к таковому самок варьирует от 2.0 у ряда тетеревиных до 0.82 у некоторых трубконосых. Его величина, меньшая 1, свидетельствует о более позднем созревании самок, выявлена не только для трубконосых (*Fulmarus glacialis*, *Diomedea immutabilis*), но и для аистов (*Ciconia ciconia*). В большинстве же случаев у видов с неодновременным созреванием птиц разного пола самцы приступают к размножению в более старшем возрасте, чем самки.

Помимо половых различий в возрасте первого размножения, существуют и индивидуальные особенности, о которых уже упоминалось в связи с терминами «возраст первого размножения» и «возраст половозрелости». Факторы внешней среды в сочетании с особенностями изменений численности популяций могут вызывать или задерживать начало размножения у большей или меньшей доли птиц, физиологически готовых к нему.

Широкие вариации доли впервые гнездящихся особей отмечены у чайки-моевки *Rissa tridactyla*, белого аиста *Ciconia ciconia*, что определяется часто пищевыми ресурсами и территорией. У ястреба-перепелятника *Accipiter nisus* в Шотландии начало гнездования самок в годовалом возрасте более обычно в долинах, где хорошие пищевые условия (там гнездится 27 % всех годовалых самок). У широконоски *Anas clypeata* доля самок, впервые приступающих к гнездованию в годовалом возрасте, меняется в зависимости от плотности популяции, т. е. количества вернувшихся к местам гнездования самок более старшего возраста.

Таким образом, реализация состояния половозрелости зависит от многих факторов, как внешних, так и внутривидовых. При достаточно стабильных условиях в местах размножения и при постоянном уровне смертности взрослой части популяции отбор должен закрепить вполне определенный возраст первого размножения, а все вариации этого показателя могут лишь усиливать эту тенденцию. На разных видах показано, что если молодые гнездятся ранее обычного возраста начала размножения, то успешность их размножения гораздо ниже, чем у других членов популяции.

Несмотря на половые, индивидуальные и популяционные особенности возраста первого размножения, поступление новых членов в гнездящуюся популяцию должно в целом соответствовать убыли старых, а поэтому естественно предположить существование связи между уровнем смертности и возрастом первого размножения.

Возрастной состав брачных пар достаточно хорошо изучен лишь у немногих видов. У чайки-моевки *Rissa tridactyla*, продолжительность жизни которых может достигать 16 лет, выявлена тенденция к образованию пар из одновозрастных партнеров — таких пар было 52 %, а еще у 20 % пар возраст самца и самки различался только на 1 год. Во вновь образованных парах старые самки имели тенденцию к спариванию с молодыми самцами. Тенденции к образованию одновозрастных пар четко определены и у сизой чайки *Larus canus*.

У мелких воробьиных птиц при высоком уровне их среднегодовой смертности возможностей для выбора партнера определенного возраста значительно меньше. Однако и у воробьиных образование пар не происходит случайным образом. В

Англии из 23 пар черноголового чекана *Saxicola torquata* 15 были образованы одновозрастными особями, а у 7 пар различия в возрасте были только в 1 год, хотя среди гнездящихся были и 3—4-летние особи.

Наиболее изучен возраст брачных пар и у 2 видов дуплогнездников — большой синицы *Parus major* и мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*. У *P. major* возле Оксфорда с годовалыми самками спариваются 68 % годовалых самцов и 35 % самцов более старшего возраста, но в среднем по всей популяции в каждой паре возраст самца был выше.

Таким образом, у самых разных видов птиц можно отметить тенденцию к образованию брачных пар из одновозрастных особей, а при различиях в возрасте птиц самец бывает обычно старше самки.

Половой диморфизм. Многие птицы, достигнув половой зрелости, надевают оперение, по окраске отличающееся от оперения молодых (неполовозрелых) птиц. У части видов оба пола или только самцы перед началом размножения надевают более яркий брачный наряд; подобный сезонный морфизм окраски свойствен гагарам и поганкам, части веслоногих, многим куликам, чайкам и чистиковым, части воробьиных и др.

У большинства видов птиц в той или иной степени выражен половой диморфизм. У многих видов при сходной окраске самцов и самок он проявляется лишь в том, что самцы немного крупнее самок (пингвины, гагары и поганки, трубконосые, голенастые, гуси и лебеди, журавлеобразные, многие кулики, чайки и чистиковые, голуби, многие ракшеобразные, часть воробьиных). Лишь у киви, якан, сов и дневных хищников самки крупнее самцов (например, у кречета *Falco gyrfalco* масса самца 0,9—1 кг, самки—1,1—1,6 кг). У других видов половой диморфизм проявляется не только в размерах, но и окраске. Чаше самцы более ярко окрашены (африканские страусы, большинство уток и курообразных, многие дрофы, некоторые кулики, часть дятлообразных, многие воробьиные); у них иногда развиваются украшающие перья (райские птицы и др.), ярко окрашенные участки кожи — брови, сережки т. п. или шпоры (многие курообразные и др.). Но у афро-азиатского цветного бекаса, куликов-плавунчиков, трехперсток самки не только несколько крупнее самцов, но и более ярко окрашены.

Половой диморфизм, особенно если он резко выражен, видимо, облегчает опознавание и тем самым способствует встрече готовых к размножению особей противоположного пола. Более скромная окраска самок, вероятно, обеспечивает их маскировку при насиживании. У тех видов, у которых самки окрашены ярче самцов, насиживают кладку самцы. Более крупные размеры самок у сов и дневных хищников, видимо, облегчают защиту гнезда насиживающей самкой.

Токовые явления и формирование пар.

Практически у всех птиц начало периода размножения отмечает своеобразное поведение, которое называют **токовым**. Во время тока самец — а у многих видов и присоединившаяся к нему самка — принимает необычные позы (топорщит оперение, расправляет крылья и хвост, вытягивает шею и т. п.), совершает своеобразные движения («танцы» журавлей, гонки на воде у лысух и уток и т. д.), интенсивно поет или издает громкие звуки и т. п. Своеобразие поз, резко изменяющих обычный силуэт птицы, способствует раздувание во время тока шейных и подкожных воздушных мешков (фрегаты, некоторые дрофы, зонтичная птица из котинговых и др.) или наполнение кровью кожистых выростов на голове (котинговые и др.), наличие меняющих положение украшающих перьев (воротники турухтанов, украшающие перья цапель, райских птиц и многих других) и т. п. У самцов некоторых видов развиваются резонаторы, усиливающие издаваемые звуки: это или удлинённая трахея (журавли, лебеди, некоторые воробьиные и др.), или разрастание колец трахеи в области нижней гортани, образующих резонирующий *барабан* (утки). Заменяют или дополняют издаваемые крики щелканье клювом (айсты, совы и др.), хлопки при резких взмахх крыльев (козодои, тетерева и др.).

Многие виды совершают токовые полеты (белая куропатка, паламедеи, вальдшнеп и многие другие кулики, колибри, разные воробьиные и др.) — более или менее сложные передвижения в воздухе, часто сопровождаемые громкими выкриками или песней. У бекасов громкие блеющие звуки создаются за счет вибрации узких крайних рулевых, а у чибисов вибрирующие удлинённые и широкие внутренние первостепенные маховые издают при токовом полете жужжащий шум. У некоторых видов токующие партнеры имитируют постройку гнезда (поганки, чайки, некоторые воробьиные и др.).

У беседковых, или шалашниковых, птиц *Ptilonorhynchidae* самец расчищает токовую площадку или строит на земле своеобразный шалаш, украшая его стенками цветами, ягодами, камешками, перьями; это сооружение наряду с громкими выкриками или песней самца привлекает самку. Образовавшаяся пара держится около шалаша: здесь идут токовые игры и спаривание.

Очень интересны шалашы, которые строит атласный шалашник. Один из входов в свой шалаш, который также представляет собой место для токования и спаривания, и площадку перед ним он украшает множеством разноцветных блестящих предметов. Обычно постройка ориентирована с севера на юг, и если эту ориентацию изменить, то птица ее обязательно восстановит. Выследив шалаш другого самца, шалашник подкрадывается к нему и старается разрушить. Шалашник предпочитает украшения синего цвета. Доминирующие самцы, окрашенные в синий цвет, похищают эти украшения подчиненных самцов, более молодых и окрашенных в зеленый цвет. Часто они используют цветки садового дельфиниума, причем заменяют их по мере увядания. Как показали опыты австралийских исследователей, которые предъявляли птицам разноцветные пластинки, шалашники выбирают синий и лимонно-желтый цвета и стараются избавиться от красных предметов, иногда унося их довольно далеко. Если им показывают карточки разных оттенков синего цвета, то они с «математической точностью» выбирают те из них, которые окрашены в наиболее насыщенные тона. Не меньше привлекают их некоторые коричневые предметы.

Гнездо строит только самка поблизости от шалаша, но на дереве.

Для части полигамных видов характерен групповой ток самцов (райские птицы, манакины и др.), нередко сопровождающийся турнирными стычками и драками (тетерева, глухари, турухтаны, каменные петушки и многие другие). Групповой ток делает самцов *более* заметными и поэтому облегчает встречу с самками; спаривание обычно происходит на периферии токовища.

Токовое поведение имеет в размножении важное и многообразное значение. Оно облегчает встречу самцов и самок, помогает формированию пары у моногамов, способствует синхронизации развития половых желез у партнеров и в популяции в целом, подготавливает партнеров к спариванию и гнездостроению. Одновременно у всех моногамов токовое поведение служит сигналом занятости гнездового участка; элементы токового поведения используются при его маркировке и защите.

Территориальное поведение. Практически у всех птиц в период размножения хорошо выражена территориальность: привязанность к гнездовой территории и ее защита от вторжения особей своего, а иногда и других видов (в том числе и хищников). Большинство видов гнездится одиночными парами. Размеры охраняемой территории зависят от абсолютных размеров птицы и общей численности (плотности) популяции, от характера ландшафта и наличия мест, пригодных для устройства гнезда; в ряде случаев размеры занимаемой территории зависят и от наличия пищи. У крупных хищных птиц (многие орлы, крупные соколы и др.) гнездовая территория занимает несколько квадратных километров, у белой куропатки и большого пестрого дятла — несколько гектаров, у мелких воробьиных птиц — славков, пеночек, синиц, зябликов и др. — 1000–8000 м² (иногда меньше или больше) и т. п.

Чаще птицы собирают корм на охраняемой территории (т.е. гнездовая и кормовая территории совпадают), но бывает и много исключений, когда на кормежку птицы

вылетают далеко за пределы охраняемой территории (голуби, дрозды, мухоловки-пеструшки и др.), т. е. используемый участок может быть больше охраняемой территории.

У моногамов охраняет гнездовую территорию самец, но у части видов (лесной конек и др.) в этом участвует и самка, у полигамных видов защита гнездовой территории обычно выражена много слабее и осуществляет ее только самка.

Сигнал о занятости территории — токовое поведение: самец, поет по границам занятого участка, совершает над участком токовые полеты и т. п. При появлении чужака хозяин участка принимает угрожающие позы, усиливает интенсивность пения и — если это не помогает — активно нападает. Можно считать установленным, что почти всегда побеждает хозяин участка: господствует не «право более сильного», а «право первого». Вылетевший при нападении за пределы своего участка преследователь сразу же превращается в преследуемого и возвращается назад.

Подобная территориальность с защитой гнездового участка от вторжения особей своего вида способствует более равномерному размещению популяции, что обеспечивает возможность более полного использования подходящих для вида местообитаний. Участки разных видов обычно широко перекрываются, что резко повышает общую плотность гнездящихся на данной территории птиц.

Сроки образования пар

Основное количество брачных союзов заключается не весной, а с осени или на зимовке. У уток, например, в частности у кряквы, осенняя разбивка на пары нередко сопровождается не только брачными играми, но и спариванием. Именно поэтому и надевают селезни свой великолепный брачный наряд не весной, а осенью, когда он необходим, чтобы обзавестись подругой. С осени образуют пары и оседлые рябчики. Повидимому, на зимовках впервые образуют пары молодые журавли; некоторые из них, прилетая к местам гнездования, даже обзаводятся гнездовой территорией и спариваются за год до настоящего гнездования.

Наконец, наблюдения над полевыми воробьями, показали, что осенью происходят интенсивные тока этих птиц с образованием пар, копуляцией и постройкой гнезд. Эти явления, аналогичны осенним токам тетеревов или осенним дракам скворцов из скворечников, постепенно затухают по мере того, как соотношение светлой и темной частей суток приобретает позднеосенний и зимний характер; это на птиц действует сильнее, чем понижение температуры. Весной пары образуют молодые птицы из поздних выводков прошлого года и особи, утратившие партнера.

Периодичность размножения

Длительный отбор привел к тому, что у всех видов размножение начинается так, чтобы вылупление птенцов приходилось на наиболее кормный период года (для данного вида на определенной территории), что резко повышает выживаемость потомства. Так, в средней полосе европейской части Палеарктики у всеядного коршуна вылупление птенцов происходит обычно в конце мая — начале июня, у питающегося преимущественно мелкими мышевидными грызунами канюка — в начале — середине июня (в это время начинает активно расселяться молодняк грызунов), а у питающегося мелкими воробьиными ястреба-перепелятника — в конце июня — начале июля, когда в лесу много слетков птиц, составляющих легкую добычу хищника. У клестов при обильном урожае семян ели размножение идет осенью и, даже чаще, зимой, при морозах. В районе Средиземноморья большинство птиц размножается весной, но питающийся преимущественно мелкими воробьиными птицами сокол Элеоноры *Falco eleonore* размножается в августе — сентябре, когда через этот район начинается массовый пролет мелких птиц, обеспечивающий хищника обильным кормом.

Примерно 2 тыс. чеглоков Элеоноры, гнездящихся на островах Средиземного моря, ежегодно за два месяца осенней миграции (с 25 августа по 25 октября) ловят 1 750 тыс.

птиц со средним весом 20 г [253]. Во время осенней миграции через Восточную Сахару воробьиные подвергаются нападению со стороны серых чеглоков, которые в конце лета и осенью гнездятся в поясе пустынь, простирающемся от Туниса через Ливию, Египет и Судан к Красному морю и оттуда далее на восток — к Персидскому и Оманскому заливам. Эти соколы, обитающие в пустыне, выкармливают своих птенцов мясом перелетных птиц.

Для многих пустынных птиц характерно раннее размножение: птенцы поднимаются на крыло до наступления жары и начала активности змей, часто поедающих яйца и птенцов.

В умеренных и высоких широтах основным внешним фактором, определяющим периодичность размножения, служит закономерное изменение продолжительности дня. У птиц, зимующих в тропиках, при практически не меняющейся продолжительности дня начало миграции и первые стадии формирования половых продуктов определяются внутренней годовой ритмикой физиологических процессов, а уже в ходе миграции, когда птицы влетают в зов увеличивающейся продолжительности дня, в качестве внешнего регулирующего фактора начинает действовать свет.

Дозревание половых клеток проходит под стимулирующим воздействием положительных температур; вероятно, сказывается и улучшение питания (увеличение витаминов и т. п.). Последние стадии созревания половых клеток и начало яйцекладки стимулируются присутствием активного полового партнера, наличием удобных мест для устройства гнезда, доступностью подходящего материала для постройки гнезда и т. п. При отсутствии какого-либо из этих условий яйцекладка не начинается. Благодаря определяющему воздействию погодных и кормовых факторов непосредственно на начало кладки, в годы с поздней весной размножение задерживается, а в годы с ранней весной, наоборот, начинается раньше. Может задержать начало размножения и только недостаток корма. Например, задержка в подходе рыбы к Семи островам (Баренцево море) в 1940 г. привела к тому, что в середине мая серебристые и морские чайки еще не начали кладку, хотя погодные условия были благоприятны. 17 мая у островов стало рыбоперерабатывающее судно; чайки в массе стали кормиться выбрасываемыми за борт отбросами и уже через несколько дней начали массовую кладку.

В тропиках, в условиях не изменяющейся продолжительности дня, в качестве основного регулирующего фактора часто выступает влажность; она действует, видимо, не прямо, а через доступность и состав кормов.

Моногамия и полигамия. Для птиц характерны разнообразные формы брачных отношений. Большинству видов свойственна строгая моногамия, при которой брачный союз заключается либо на период размножения, либо на всю жизнь. Последнее характерно для крупных хищников, цапель, аистов, журавлей, а из гусеобразных — для лебедей, гусей и казарок. Т.е., самец и самка в течение одного или нескольких сезонов образуют постоянную брачную пару. Моногамия наиболее широко распространена из всех типов сексуальных связей у птиц, на основании чего предполагается, что она имеет значительные селективные преимущества: кооперация самца и самки образует условия для существенного увеличения успешности гнездования.

При моногамии иногда все же происходит смена партнера даже в середине гнездового сезона, между первой и второй кладками. Чаще всего это вызвано внешними факторами, а не личной неприязнью птиц. Так, домовый воробей в условиях острой конкуренции из-за гнезд со скворцами и черными стрижами вынужден менять место гнездования.

Чаще всего скворцы выбрасывали их из скворечников, нередко с яйцами или птенцами. Именно такие, поневоле перемещающиеся пары распадались, и партнеры образовывали новые пары.

У домовых воробьев постоянство пар определяется не привязанностью птиц друг к другу, а высокой степенью их территориальности. Когда территория утрачивается, самка мо-

жет бросить своего партнера и перейти к другому, имеющему территорию самцу. Бывает, что и территория эта отбирается каким-нибудь из самцов, прилетевших на драку со стороны. Иногда такой самец-победитель владеет двумя самками и кормит два выводка птенцов в разных гнездах, тогда как самцы-неудачники остаются и без территории, и без самки. Такие случаи наблюдались не только у воробьев, но и у скворцов и некоторых других воробьиных птиц, а также у луней.

Полигамия

У птиц-полигамов пары не образуются даже на короткий период: в период яйцекладки самка может спариваться с разными самцами; постройка гнезда, насиживание и забота о птенцах ложатся только на самку. К полигамам относится большинство тетеревиных птиц (но рябчик и белые куропатки — моногамы) и других курообразных, некоторые дрофы, некоторые кулики (турухтан и др.), почти все колибри, птицы-лиры, большинство райских птиц и др..

Полигамия, разделяется на полиандрию, т. е. многомужество, и полигинию — многоженство. И полигиния и полиандрия могут быть одновременными, когда особь одного пола одновременно спаривается с несколькими особями другого, сохраняя с каждой постоянную связь, и последовательными, когда особь одного пола образует пару со следующим партнером после того, как предыдущий начнет насиживать кладку.

Обычно к полигамам относят птиц, вообще не образующих пар и спаривающихся в значительной мере случайно, как тетерева, глухари, турухтаны, бекасы, вальдшнепы, цветные бекасы, колибри, кукушки. Такие брачные отношения носят название промискуитет. Однако наблюдения на тетеревиных и глухариних токах показывают, что в этих случайных как будто бы отношениях имеются свои закономерности, направленные к максимальной продуктивности и жизненности потомства. Похоже, что и самцы кукушек, во всяком случае, обыкновенной и глухой, закрепляют своим кукованием определенную территорию и спариваются с постоянной самкой, хотя пар в обычном смысле эти птицы, не насиживающие яиц, не образуют.

Полиандрия наиболее известна у трехперсток, у которых самка спаривается с несколькими самцами и каждого оставляет насиживать кладку в 4 яйца. В соответствии с этим период откладки яиц у трехперсток растянут до двух месяцев, в течение которых самка может отложить значительное количество яиц. В неволе самка трехперстки за сезон размножения откладывает до 33 яиц.

Вследствие такой инверсии брачных отношений самки этих птиц крупнее самцов и ярче окрашены; брачные, или токовые, крики издают только они, т. е. функция захвата и удержания территории, ее акустическая маркировка, биологически равнозначная песням самцов других птиц, перешла у трехперсток самкам. Закончившие кладку самки трехперсток объединяются в стайки и кочуют, подобно самцам других видов птиц. Самцы трехперсток насиживают 12—13 дней, затем водят птенцов; первую неделю они кормят их. В возрасте 7—10 дней птенцы начинают подниматься на крыло и переходят к самостоятельному питанию. Очевидно, более активные и яркие самки трехперсток имеют более высокий уровень естественной смертности, чем самцы, но он покрывается высокой интенсивностью размножения и ранним созреванием молодых. У ряда видов трехперсток половая зрелость наступает рано, в возрасте около 4—5 месяцев.

Самка цветного бекаса оплодотворяется сначала одним самцом, но отложив яйца, вскоре соединяется с другим и вновь приступает к откладке яиц, которые высиживает очередной самец.

У полиандрических видов тинаму число самок значительно меньше, чем число самцов, что и обеспечивает явление многомужества. Самец занимает и охраняет гнездовой участок и устраивает на земле примитивное гнездо. Самка после спаривания откладывает в него одно яйцо, а затем переходит на участок другого самца. При этом ее токовое поведение более активное и заметное, чем у самца. В это же гнездо она потом может

подложить еще одно яйцо, но чаще это делают другие самки, в свою очередь переходящие затем к другим самцам.

Таким образом, обе формы полигамии — и полиандрия, и полигиния здесь переплетаются. В итоге в гнезде самца образуете: коллективная кладка из 6—12, а иногда и больше крупных ярко окрашенных яиц, которые он и насиживает в течение 16—20 дней. Выводок птенцов водит тоже только самец, птенцы очень рано (у ряда видов уже через несколько дней) переходят к самостоятельной жизни. Как правило, за сезон размножения самец насиживает одну кладку, но у некоторых видов, возможно, и две.

Полигиния — многоженство — как постоянная форма брачной жизни характерна для павлина, диких индеек, некоторых фазанов; при одном токующем территориальном самце обычно держится 3—5 самок. То же свойственно некоторым дрофам. Африканский страус иногда образует пары, но преобладает полигиния: с одним самцом держится обычно от двух до пяти и более самок, и каждая из них откладывает до 10 яиц в одно общее гнездо. Самки страуса по очереди насиживают эту общую гигантскую кладку днем, а самец — ночью, когда его черное оперение не демаскирует гнездо. Нередки случаи, когда самец обходится без помощи самок и насиживает кладку один. Гнездо устраивает самец, он же чаще всего водит выводок молодых птиц, иногда при выводе бывает и одна из самок. Нередко самец не может закрыть всех яиц, отложенных самками, и часть из них, а то и вся кладка гибнет.

Вокруг самца американского нанду в период тока также собираются 2—5 самок, кладущих яйца в вырытую им для гнезда лунку. Насиживает в течение 6 недель и водит выводок исключительно самец. Также у казуаров и эму заботы о потомстве лежат на самце, хотя в его гнездо обычно несется одна самка.

Эволюцию полигинии обычно связывают с территориальностью. Считают, что для каждой самки более выгодно поселиться на лучшей территории, обладателем которой наиболее вероятно будет самец - полигинист, и вырастить птенцов в одиночку, нежели вместе с самцом, но на худшей территории.

Полигиния, а в некоторых случаях и полиандрия, обычна для популяций, где численное соотношение полов не отличается от соотношения 1 : 1, а полигиния отмечена и при численном преобладании самцов (а не самок, как следовало бы ожидать). Весьма характерно, что во многих исследованных популяциях наряду с самцами, обладающими несколькими самками, есть холостые самцы. Таким образом, первичными здесь являются взаимоотношения между самцами и самками, а не их численное соотношение.

Полигинно-полиандрические системы в большей степени присущи более примитивным группам птиц. Однако, **в пределах некоторых строго очерченных систематических групп птиц существуют почти все типы брачных связей.** Наиболее характерно в этом плане семейство тетеревиных. У этой группы есть моногамия (*Lagopus lagopus*, *L. scoticus*, *L. mutus*, *Tetrastes bonasia*), полигиния или, как иногда считают, промискуитет на токовищах (*Lyrurus tetrix*, *L. mlokosiewiczii*, *Centrocercus urophasianus*, *Tympanuchus cupido*, *Pedioecetes phasianellus*, *Tetrao urogallus*, *T. parvirostris*) и токование поодиночке без брачных связей после копуляции (*Dendragapus obscurus*, *Bonasa umbellus*, *Falcipennis falcipennis*, *F. canadensis*). Среди ряда групп куликов, например у подсем. Calidritinae, описаны моногамия, полиандрия и промискуитет.

Любопытны формы перехода от моногамии к полиандрии в семействе цветных бекасов, насчитывающем всего два вида. У южноамериканского вида *Nycticorax semicollaris* кладку из 2 яиц насиживают и самец, и самка, т. е. наблюдается моногамия. Широко распространенный вид цветного бекаса *Rostratula benghalensis* делится на два подвида. У австралийского подвида *R. b. australis* наблюдается только инверсия брачных отношений: токующая самка совместно с самцом строит гнездо и откладывает обычно 4, редко 5—6 яиц, которые в течение 17—19 дней насиживает самец; он же водит

выводок. Но у номинативного, афроазиатского подвида цветного бекаса *R. b. benghalensis* после завершения первой кладки, которую принимается насиживать самец, самка объединяется со вторым самцом и откладывает ещё одну кладку. Заботы о ней падают, естественно, на второго самца, а самка вновь остается свободной от родительских обязанностей. Налицо типичная полиандрия, хотя и не так ярко выраженная, как у трехперсток.

Хорошо известна инверсия брачных отношений у куликов-плавунчиков *Phalaropus*, у которых, подобно трехперсткам, сами крупнее и ярче самцов, особенно у плосконого плавунчика. В соответствии с этим, у плавунчиков и токуют самки, берущие на себя инициативу во всех брачных демонстрациях. Охраняемых территорий и каких-либо форм территориального поведения у плавунчиков нет. Гнездо, однако, строят оба партнера, причем пары могут формироваться как до прилета в гнездовую область, так и на местах гнездовья.

Объяснить инверсию брачных отношений, переход функции насиживания и ухода за потомством к самцам можно, наблюдая за размножением американского 'бекасовидного веретенника. С самого прилета бекасовидные веретенники держатся парами; границы участков не охраняются, и иногда соседние пары кормятся рядом. В первые дни инкубации (по-видимому, 10—12 дней) насиживает почти исключительно самка. «Во вторую половину периода инкубации основная роль в насиживании переходит к самцу... Самки в это время ведут себя довольно скрыто и вскоре оставляют гнездо совсем». Таким образом, хотя у американского бекасовидного веретенника в насиживании принимают участие оба партнера, особенности их брачной жизни можно рассматривать как промежуточный этап к полной инверсии, подобной той, что наблюдается у плавунчиков.

Наиболее замечательная черта брачной жизни некоторых куликов — так называемое «сдвоенное гнездование». Оно открыто впервые у белохвостого песочника. Самка этого кулика последовательно спаривалась с двумя самцами и откладывала яйца в два гнезда с промежутком в 2—4 дня. Первую кладку насиживал первый самец, а вторую — сама самка, а не второй самец (иначе это была бы типичная полиандрия, наподобие той, которая известна у трехперсток). Впоследствии было установлено, что присутствие второго самца вовсе не обязательно. И при одном самце самка белохвостого песочника может откладывать яйца в два гнезда; при этом самец начинает насиживать кладку в «своем» гнезде спустя 4—6 дней после ее завершения, т. е. после того, как самка отложит яйца и во второе гнездо, где насиживает она сама. Продуктивность популяции в случаях сдвоенного гнездования увеличивается вдвое.

«Сдвоенное гнездование» у куликов представляет особы интерес. И в этом случае можно найти промежуточные этапы, знание которых помогает нам понять механизм возникновения этой особенности. Как показали наблюдения на побережье Северного моря, самцы куликов-чернозбиков к моменту спаривания выскребая ногами несколько гнездовых ямок. На определенном этапе брачных церемонии самец показывает устроенные им ямки самке, причем пока этот сопровождается своеобразным ритуалом. Окончательный выбор, естественно, принадлежит самке, и она откладывает яйца в наиболее приглянувшуюся ей гнездовую ямку. Но может положить яйца не только в одну ямку, но и другую, тем более, что самки чернозбика иногда спариваются с другими самцами, пока первый самец занят родительскими обязанностями. В этих случаях сдвоенное гнездование почти неизбежно, так как налицо основной раздражитель — гнездо. В то же время биологическое значение «лишних» гнездовых ямок вполне определено: они служат дополнительными стимуляторами, приводящими самку в состояние готовности к спариванию. Это особенно важно достоверных птиц: чем скорее начнется откладка яиц, тем больше шансов, что развитие птенцов пройдет успешно. До белохвостого песочника это явление было известно только для кеклика; а в 1971 г. в дельте Индигирки нашли два гнезда кулика-воробья в 7 м друг от друга,

насиживаемые самцом и самкой (других птиц этого вида не было вокруг на многие километры, что заставило авторов предполагать случай сдвоенного гнездования).

Наряду с подобными случаями у многих видов куликов насиживают яйца и самка, и самец, и, наконец, у некоторых куликов (турухтан, дутыш, острохвост) самцы не имеют никакого отношения к заботам о потомстве.

У новозеландского киви насиживает и водит птенцов самец, но гнездовую нору выкапывает более крупная самка. Она же устраивает в ней гнездо и откладывает одно, реже два яйца, непропорционально больших по сравнению с птицей. Масса яйца киви около 450 г, т. е. более 15% массы самки (2,5—3 кг), самец же, массой 1,5—2 кг, вообще с трудом уместается на таком яйце. Зато птенец выходит из яйца настолько развитый, что отличается от родителей только размерами.

У некоторых видов пары сохраняются лишь очень короткое время — только на период спаривания и яйцекладки. После завершения яйцекладки пара распадается, а кладку насиживает и заботится о птенцах только самка (многие утки, беседковые птицы и др.) или только самец (некоторые тинаму, трехперстки, яканы, кулики-плавунчики и др.).

Постоянство гнездовых пар

При достаточной продолжительности жизни и ежегодном возвращении для гнездования в одно и то же место а priori можно предположить, что выжившие самец и самка вновь образуют пару, даже при отсутствии каких-либо связей между ними во внегнездовое время. Действительно, результаты популяционных исследований птиц, относящихся к самым разным систематическим и экологическим группам, свидетельствуют об одинаковой верности как месту предыдущего гнездования, так и партнеру, а часто и о большей верности месту, нежели партнеру: сизая чайка *Larus canus*, полевой жаворонок *Alauda arvensis*, зяблик *Fringilla coelebs*.

Связь особи с узколокальным местом своего гнездования и вообще летнего пребывания усиливается в более старшем возрасте.

Постоянство пар на протяжении ряда лет зарегистрировано у очень многих птиц. Наиболее ярко это проявляется у белого аиста *Ciconia ciconia*, лебедя-шипунa *Cygnus olor*, кулика-сороки *Haematopus ostralegus*, большого веретенника *Limosa limosa*. Существуют и данные о разной степени постоянства брачных пар у разных популяций. Так, у сизого голубя *Columba livia* в Манчестере пары всегда постоянны и смена происходит только после гибели партнера, а на Южном Урале и в Западной Сибири постоянство пар отмечено только в 65 % случаев. Для черного стрижа *Apus apus* постоянство отмечено для 65 пар в течение 2—4 лет и для 27 пар в течение 5—12 лет, но у американского дымчатого иглохвостого стрижа *Chaetura pelagica* — представителя того же отряда — один самец в течение 10 лет гнезвился с 6 разными самками.

У **мелких воробьиных птиц** сохранение связей в паре течение ряда лет менее вероятно, чем у неворобьиных, ввиду высокого уровня их ежегодной гибели. Тем не менее, есть данные о большой доле пар, сохраняющих свой состав на следующий сезон размножения, и у некоторых видов певчих птиц. Это показано для 3 видов синиц в Германии: большая синица *Parus major* (58% сохранившихся пар от всего числа просмотренных), лазоревка *P. caeruleus* (75 %), *P. ater* (82 %). Пожизненное сохранение брачных пар отмечено для воробья полевого *Passer montanus*.

Рассмотрим в связи с этим вопрос о вероятности гибели членов пары в период между двумя сезонами размножения. У крупных и долгоживущих птиц, таких, например, как альбатросы, при среднегодовой смертности около 5 % в год и, следовательно, вероятности гибели одного из членов пары за год, равной 0.05, вероятность выживания обоих супругов очень высока — $(1 - 0.05)$, что составляет 90.3

%. При условии неизменного уровня выживания вероятность встречи супругов еще через год составит $(1 - 0.05)^2 \times (1 - 0.05)^2$, т. е. 81.5 %; лишь через 8 лет вероятность того, что оба члена пары будут живы, составит менее 50 %.

У мелких певчих птиц, таких как пеночки, при среднегодовой смертности около 65 % вероятность выживания обоих членов супружеской пары составляет к следующему году только $(1 - 0.65)^2$, т. е. 12.3 %, а к третьему году 1.5 %. **Следовательно, у мелких певчих птиц смена партнера — явление более закономерное, чем у крупных и долгоживущих, а тот факт, что постоянство пар все же и у них имеет место, свидетельствует о чрезвычайной приверженности выживших птиц к территории прежнего гнездования.**

Распад пар в течение одного сезона размножения как после неуспешной, так и успешной первой попытки размножения и смена гнездовой территории на близлежащую не противоречат заключению о большей связи с территорией, а не с партнером. Во-первых, потому, что основной, весенний период воссоединения пар совпадает с прилетом, а следовательно, с периодом активного поиска своей территории в отличие от менее активного отношения к ней в позднее время (осеннее образование пар свойственно лишь оседлым видам). Во-вторых, у многих птиц при повторных (после разорения предыдущих) и вторых кладках большая часть пар сохраняется.

Вариация в этом отношении весьма значительная, и в ряде случаев у воробьиных птиц пары распадаются на следующий сезон даже реже, чем у некоторых неворобьиных. В среднем тем не менее для всех неворобьиных: доля распавшихся пар составляет 21, а для воробьиных 35 %.

Таким образом, наблюдается тенденция к большему непостоянству брачных связей у воробьиных птиц, что, однако, не связано с большим уровнем их смертности, так как сравнивались только одновременно выжившие члены пар. Следует ожидать, по-видимому, что у воробьиных даже при существовании одинаковой с неворобьиными привязанности к определенным территориям сохранение неизменного состава брачных пар дает меньше преимуществ популяции, нежели у неворобьиных птиц.

Основной биологический смысл сохранения брачных пар состоит в несомненном увеличении успешности размножения у неизменных пар по сравнению с вновь образованными.

У многих из перечисленных видов распад пар свойствен более молодым партнерам и парам, размножавшимся неудачно. Чем старше члены пары, тем крепче брачные связи и тем успешнее их размножение, а чем успешнее размножение, тем больше сохранение связей между партнерами. В свете сказанного тенденция к большему непостоянству брачных связей у воробьиных по сравнению с неворобьиными даже у выживших членов пары может объясняться меньшими возможностями действия отбора в сторону упрочения связей пар воробьиных из-за их высокой смертности и, следовательно, небольшого среднего репродуктивного возраста.

Типы гнезд

Лишь немногие птицы не строят гнезд. Кайры откладывают свое яйцо на открытых скалистых уступах; гагарки, чистики и конюги, другие мелкие чистиковые гнездятся в расщелинах скал и под камнями, слегка расчищая площадку, на которую откладывают яйца. Лишь расчищают гнездовую площадку, не строя настоящего гнезда, многие козодои, авдотки, зуйки и некоторые другие кулики.

Большинство птиц сооружает гнезда, что облегчает обогревание яиц. Во многих случаях гнездо обеспечивает защиту кладки, насиживающей птицы и птенцов от хищников и неблагоприятных погодных условий.

Относительно примитивные гнезда— лунки в земле, более или менее выстланные растительной ветошью (сухие листья, стебли и т. п.) и часто расположенные под защитой кочки, камня, куста и т. п.— характерны для многих пингвинов, части трубконосых, многих дроф, пастушков, куликов, крачек и др.

Такого же типа гнезда гусеобразных, но самки после завершения кладки выстилают лоток гнезда выщипанным у себя на брюшке пухом, что резко улучшает теплоизоляцию кладки. Несколько более массивны расположенные на земле гнезда журавлей (груда сухих стеблей с уплотненной площадкой на вершине) и чаек (из сухой травы со слегка переплетенными бортами). Очень небрежно строят свои гнезда бакланы, голенастые и дневные хищники: это груда сухих веток или стеблей со слабо выраженным лотком, расположенная в развилке ветвей, на заломах тростника или на земле. Такого же типа гнезда многих вороновых птиц; однако, у некоторых видов этого семейства гнезда намного сложнее. Так, сороки лоток гнезда из беспорядочно набросанных сухих веточек нередко промазывают грязью, а над ним устраивают крышу из слабо переплетенных веток; получается шарообразное гнездо с боковым входом.

Несравненно искуснее гнезда большинства воробьиных: с глубоким лотком и высокими прочными бортами, сложенными из переплетенных и перевитых веточек, травинок, мха, листьев. Лоток обычно выстилается более мягким материалом: тонкими травинками, мхом, подобранными перьями, шерстью, растительным пухом. Размещение гнезд варьирует у разных видов. Жаворонки, коньки, многие овсянки, чеканы и др. строят гнездо на земле, чаще под укрытием куста травы, кочки и т. п. Многие пеночки строят на земле гнездо с крышей и боковым входом. Славки устраивают относительно тонкостенные гнезда в развилках ветвей мелких кустиков и елочек; камышевки, сверчки, усаые синицы выют глубокие гнезда, приплетая их к стеблям крапивы, камыша и других растений.

Многие виды воробьиных птиц строят гнезда на разной высоте в кронах деревьев и кустарников, приплетая их в развилках ветвей. Некоторые виды для прочности промазывают основание гнезда грязью (дрозды — белобровик, рябинник); певчий дрозд оштукатуривает лоток гнезда гнилой древесиной, скрепленной слюной. Гнездо обычно строится в укрытии: под навесом ветви, в мутовке веток и т. п. Зяблики и длиннохвостые синицы для маскировки вплетают в наружные стенки гнезда собранные рядом лишайники, мох или пленки березовой коры. Это же делают и некоторые другие виды.

Некоторые стрижи (*Tachornis*, *Panyptila*), синицы-ремезы, ряд ткачей, трупалов, рожеклювов и некоторых других воробьиных из сухих травинок, иногда с добавлением растительного пуха, выют висячие гнезда - с боковым входом, подвешивая их к тонким ветвям; такие гнезда не доступны для большинства древесных хищников и надежно защищают кладку и птенцов.

Шарообразные теплые гнезда строят длиннохвостые синицы, крапивники, оляпки и др.

Массивные гнезда из грязи, скрепленной слюной и сухими травинками, устраивают некоторые ласточки, птицы-печники *furnanus*, некоторые поползни, стрижи *Cypseloides* и др. Стрижи *Cypsiurus* маленькое гнездо из растительной ветоши приклеивают слюной к вертикальным стволам или наклонно расположенным пальмовым листьям. Распространенные в Юго-Восточной Азии мелкие стрижи-саланганы *Collocalia* строят свои маленькие гнезда на стенах пещер из загустевашей на воздухе слюны с небольшим добавлением растительных волокон; гнездо имеет вид чашечки с тонкими стенками.

Настоящие дятлы гнездятся в дуплах, обычно ежегодно выдалбливая новое дупло; яйца откладывают на дне дупла на остатки древесных крошек. В старых деревьях с сильно прогнившей древесиной сами долбят, точнее выщипывают, дупла бородачковые и некоторые синицы (гаички, хохлатая синица). Естественные дупла, наравне с пустующими дятловыми дуплами, служат местом гнездования разнообразных птиц: некоторых уток (гоголь, древесные утки, мандаринка и др.), голубей, попугаев, козодоев из семейства совиных лягушкоротов, некоторых стрижей, трогонов, ракш, удоов, птиц-носорогов, бородачковых,

тукановых и многих видов из различных семейств воробьиных — котинговых, синицевых, поползневых, скворцовых, ткачиковых (немногие виды) и др. Поползни грязью, смешанной со слюной, уменьшают вход в дупло, а самцы большинства птиц-носорогов замуровывают в дупле насиживающую самку, оставляя лишь небольшое отверстие, через которое дают ей корм.

В отличие от дятлов большинство дуплогнездников на дне дупла обычно строят из растительного материала более или менее аккуратное гнездо. Часть видов-дуплогнездников при недостатке дупел могут строить гнезда в укрытиях: расщелинах скал и под камнями, в промоинах обрывов и углублениях между корнями, в начальной части нор грызунов, в различных щелях, постройках человека и т. д.

Некоторые птицы сами роют норы, откладывая яйца в конец норы прямо на землю, или устраивая гнездо из растительных материалов. К таким птицам-норникам можно отнести тупика и топорика из чистиковых, некоторых буревестников и качурок, многих ракшеобразных (тоди, зимородки, момоты, шурки), немногих дятловых, береговых ласточек и др. Каменки (из Мухоловковых) сами нор не роют, но обычно устраивают свое гнездо в заброшенных норах грызунов или в щелях под камнями. В брошенных норах млекопитающих (сурки и др.) или в промоинах береговых обрывов гнездятся земляные утки — огарь и пеганка.

В сырых местах, часто у самого уреза воды, устраивают гнезда многие водные и околоводные птицы. Лебеди, некоторые гуси, паламедеи, журавли, пеликаны, некоторые чайки иногда строят высокие гнезда из растительной ветоши даже на мелководье; но основания их гнезд всегда опираются на грунт насыпные гнезда в виде тумб из собранного на мелководье грунта строят фламинго.

Немногие птицы устраивают плавающие гнезда. Яканы, некоторые крачки скудную подстилку из сухих стеблей камыша размещают на плавающих по поверхности воды растениях. Поганки и лысухи строят среди зарослей надводных растений массивные гнезда из растительной ветоши; их гнезда обычно плавают, а не опираются на грунт.

Индивидуальные вариации в положении гнезд бывают и в пределах вида. Так, гнезда дроздов-белобровиков чаще встречаются в кронах кустов, но бывают гнезда довольно высоко на деревьях и на земле; кряквы иногда гнездятся на деревьях в брошенных гнездах вороновых и хищных птиц и т. п.

Постройкой гнезда птицы занимаются несколько часов в день и завершают эту работу за 5—9 дней, редко больше. Саланганы завершают постройку своего гнезда из слюны за 2—3 недели. В период постройки гнезда продолжается интенсивное токование и идет спаривание. Вскоре после завершения устройства гнезда начинается яйцекладка.

Большеноги, или сорные куры, вообще не насиживают кладку, а устраивают из листьев, земли и песка нечто вроде инкубатора. Эта замечательная черта свойственна всему семейству Megarodiidae, которое насчитывает в своем составе видов, распространенных главным образом в Австралии и на Новой Гвинее; отдельные представители семейства могут быть встречены на Сулавеси, Молуккских, Соломоновых, Марианских, Филиппинских и других островах. Лучшее всего изучено размножение австралийской глазчатой сорной курицы *Leipoa ocellata*. Заботы о потомстве у сорных кур, точнее у самцов сорных кур, сложны и длительны. После устройства гнезда нужная температура в нем образуется примерно через 2—3 месяца. Кроме того, каждая самка откладывает яйца с интервалом в 5 дней, всего она может снести до 20 — 25 яиц, так что кладка растягивается на несколько месяцев. Как инкубатор глазчатой курицы гнездо функционирует 6 — 9 месяцев; если же считать и время на его устройство и разогревание, то окажется что самец занят уходом за гнездом 11 месяцев в году. Инкубация каждого яйца продолжается в среднем 62 дня, пределы отклонений от этой нормы довольно велики, от 50 до 90 дней. Также колеблется температура, которую поддерживает в гнезде самец большеногой курицы — 32, 35, 34 — 40°.

Гнездовые кучи достигают огромных размеров. Р. Питерсон (1973) упоминает, что у одного из видов сорных кур было найдено гнездо высотой 6 и шириной 15 м. Крупные гнездовые кучи большеногов — результат труда многих поколений птиц. Многие из гнездовых куч глазчатой сорной курицы очень стары, с боков их часто вырастают даже деревья. Однажды было найдено дерево, выросшее из середины кучи, находили также гнездовые кучи глазчатой сорной курицы в голых скалистых песчаных местах, где на целые мили кругом не было такой земли, из которой они состояли. По его мнению, эта земля — продукт разложения листьев и других растительных остатков, собиравшихся поколениями большеногов.

Интересны и яйца сорных кур. Они очень велики. Так яйцо глазчатой сорной курицы составляет 10 — 15% массы самки (1,5 кг), т. е. не менее 150 — 200 г (в 3 — 4 раза крупнее куриного). Для вида *Megapodius cumingi* приводятся еще более поразительные сведения: три яйца этой птицы массе составляют почти столько же, сколько она сама, поэтому самки откладывают яйца с большими промежутками — нужно время для созревания огромного яйца, да и места брюшной полости для двух и более зреющих яиц просто хватит.

Яйца большеногов богаты желтком, масса желтка два раза превышает массу белка. Птенцы появляются свет самостоятельными. Они почти могут летать, так как у них развиты даже первостепенные маховые перья, хорошо бегают и кормятся сами. Ни в каких заботах со стороны самца, а тем более самки, молодые большеного не нуждаются.

Некоторые виды большеногов закапывают яйца в песок на берегу моря. На о. Сулавеси малео (*Megacephalum maleo*) откладывает яйца в черный вулканический песок пляжей или возле горячих источников и дымящихся трещинах вулкана. Считается также, что часть тепла, необходимого для успешной инкубации, образуется при росте эмбриона и его жизнедеятельности.

Египетский бегунок *Pluvianus aegyptius* также закапывает яйца в горячий песок нильских побережий на глубину 10 см. Но и в этом случае птицы активно ухаживают за зарытыми яйцами — бегунки смачивают песок, где закопана их кладка. Птица бежала к воде, мочила себе грудь, а потом, возвратившись к яйцам, присаживалась, плотно прижимая мокрую грудь к песку. Действие солнца на сырой песок и обуславливает развитие яиц египетского бегунка.

Своеобразные утки — савки *Oxiura leucosephala* и *O. jamaicensis* — насиживают свои непропорционально крупные яйца (свежее яйцо савки по весу составляет примерно 1/7 — 1/8 массы самки) лишь первое время, а затем для их обогривания, по-видимому, бывает достаточно тепла, выделяемого эмбрионом.

Необычен способ гнездования птиц-носорогов — *Bucerotidae*, семейство которых объединяет 44—45 видов, населяющих тропические леса Африки и Юго-Восточной Азии; наиболее известен среди них большой носорог, или гомрей, *Buceros bicornis*. Птицы-носороги гнездятся в естественных дуплах, часто на большой высоте. Самец и самка уменьшают вход в дупло, замазывая его глиной и древесной трухой, перемешанными с пометом и слюной птиц. Когда, остается узкая щель, самка протискивается внутрь и продолжает работу изнутри, а самец носит ей строительный материал и укрепляет глиняную стенку снаружи. Остается лишь щель, через которую самка может высунуть кончик языка, не меняя своего положения на гнезде. Крупные виды птиц-носорогов откладывают 1—3 яйца, мелкие — 3—5. Инкубация длится 1—1,5 месяца, развитие птенцов также замедленно, у крупных видов они вылетают из гнезда только через 3—4 месяца, у мелких — через 1,5—2. Все время насиживания самец кормит самку, а потом — и самку, и птенцов. Самка в это время очень интенсивно линяет, это, пожалуй, чуть ли не единственный случай, когда период бурной линьки точно совпадает со сроками размножения. Глиняная баррикада, перегораживающая вход в дупло, несомненно, служит для защиты яиц, а позже — птенцов и линяющей самки от древесных змей и обезьян. У

части видов через 2—3 недели после вылупления птенцов самка, закончив линьку, самостоятельно или при помощи самца расширяет щель и вылезает; после этого птицы снова уменьшают отверстие и продолжают кормить птенцов. Но у других видов, особенно крупных, с продолжительной линькой, самка остается замурованной вместе с птенцами до их вылета, и всю семью кормит один самец. В случае его гибели холостые самцы берут на себя заботу о птенцах и оставшейся самке.

Интересны общественные гнезда, которые устраивают в Южной Америке и на Вест-Индских островах кукушки Ани. Наряду с гнездами, принадлежащими одной паре этих птиц у них можно встретить громадные коллективные постройки в сооружении которых участвуют подчас до десятка пар ани. Все самки кладут яйца в общее гнездо, в котором насиживанием занято сразу несколько птиц, сменяемых поочередно другими членами этого сообщества. Столь же коллективно выкармливаются птенцы ани. Яиц часто откладывается в общее гнездо так много, что, несмотря на все усилия птиц, часть из них остается без должного обогрева и зародыши в них погибают. В то же время отдельные яйца ани находили подброшенными в гнезда других птиц, т. е. начальные стадии гнездового паразитизма им также свойственны. Коллективное насиживание «обезличенных» яиц, столь же коллективное выкармливание также «обезличенных» птенцов и подбрасывание яиц в чужие гнезда оказались соединенными у этой птицы. Более того, кукушки ани могут часть яиц подбрасывать и в гнезда своего же вида. На примере кукушки ани можно видеть все стадии пластичности форм брачных и гнездовых отношений — от парной моногамной жизни через коллективные гнезда до гнездового паразитизма.

Соотношение основных компонентов яйца варьирует у разных видов: желток составляет 14—33 % общей массы яйца, белок — 53—79, скорлупа — 5—14 % (она толще и прочнее у более крупных видов). Полное формирование яйца в яйцеводе завершается за 5—12 ч, редко немного дольше.

У большинства видов благодаря отложению пигментов, пропитывающих скорлуповую оболочку, яйца окрашены. Окраска может быть однотонной или более или менее пятнистой. Окраска делает яйца менее заметными (у части птиц, например у куликов, яйца трудно различимы на фоне субстрата).

Возможно, **окраска** предотвращает проникновение внутрь яйца ультрафиолетовых лучей. В пределах вида окраска яиц однотипна, хотя индивидуально может варьировать в небольших пределах. Лишь у кайр очень резко выражены индивидуальные вариации в окраске яиц, что помогает птицам узнавать свое яйцо на общем гнездовом карнизе. Хорошо выражены индивидуальные вариации в окраске яиц у некоторых видов паразитических кукушек; это позволяет расширить круг хозяев и увеличивает результативность размножения. У части птиц, преимущественно укрытогнездящихся (совы, стрижи, многие колибри, многие ракшеобразные, дятлы, попугаи, многие голуби и др.); яйца белые. Белые яйца встречаются и у некоторых открытогнездящихся видов (альбатросы, некоторые пеликаны и др.).

Относительные размеры яиц очень отличаются у разных видов. У страусов, крупных куриных и других птиц масса яйца составляет 1,7—3 % массы самки. У киви и некоторых мелких куликов масса яйца составляет 18—26 % массы самки — это наибольшие показатели. В пределах одной систематической группы, как правило, более мелкие виды откладывают относительно более крупные яйца. Отчетливой зависимости между размерами яйца, величиной кладки и степенью физиологической зрелости птенца при вылуплении не прослеживается. У ряда мелких видов из разных систематических групп общая масса кладки близка к массе самки или даже превышает ее.

У большинства птиц форма яйца типичная: с более широким одним и более заостренным другим концом. У многих сов, шурок, зимородков яйца почти овальные. Грушевидная форма яиц куликов позволяет наиболее экономно их расположить в кладке из четырех яиц; это важно при относительно крупных яйцах. Резко выраженная

грушевидность яиц кайр уменьшает возможность их скатывания со скалистых уступов: при толчке яйцо описывает круг, радиус которого уменьшается по мере роста зародыша.

Вариации раз мера и окраски яиц²²

Внешняя структура яйца определяется совокупностью следующих основных признаков:

знаков: 1) размерами, 2) формой, 3) окраской и 4) типом поверхности скорлупы. Все внешние признаки можно условно разделить на количественные и качественные.

Изменчивость ооморфологических показателей, в особенности окраска яиц зависит от способа гнездования (открытый и закрытый) и конструкции гнезда. Большинство видов консервативно в способе гнездования, другие более мобильны и разными их популяциями может использоваться тот или иной тип.

В открытых типах гнездования выделяют следующие экологические группы птиц:

короногнездная, кустогнездная (обитатели подлеска и кустарников) и наземногнездная.

Фоновая окраска яиц во всех рассматриваемых группах представлена четырьмя типами, однако распределение их в каждой из них выглядит по-разному. У короногнездных видов преобладают голубые тона, у кустогнездных доминируют неокрашенные яйца, у наземногнездных более выражен песочный фон. Таким образом, каждой экологической группе свойственен определенный тип фоновой окраски, видимо, оказывающий наибольший адаптивный эффект.

Соотношение типов рисунка скорлупы выглядит следующим образом. Доля пятнистого и линейного рисунка уменьшается в ряду наземногнездная → кустогнездная → короногнездная. Обратная зависимость проявляется в распределении линейно-пятнистого наличие у них голубой фоновой окраски, сохранение линейных элементов рисунка, большей доли яиц с густым типом рисунка.

У специализированных гнездостроителей скорлупа яйца лишена фоновой окраски,

у некоторых видов (отдельные ласточки, длиннохвостые синицы) сохраняется рисунок пятнистого типа, локализованного на тупом конце и редкого по плотности. Очень высок у них процент яиц каплевидной формы. Все это указывает на то, что эти птицы пришли к строительству столь сложных гнезд исторически недавно.

Яйца короногнездных птиц лишены какой-либо окраски, как фоновой, так и рисунка.

Видимо, большая часть видов освоила данный тип гнездования уже на ранних этапах эволюции. Об этом, по крайней мере, свидетельствует высокий процент овоидной формы яиц. На то, что изначально некоторые из них гнездились открыто, говорят очень редкие реверсионные проявления в виде поверхностного рисунка, иногда встречающиеся на скорлупе.

Изменчивость окраски яиц ниже у всех типично закрытогнездных птиц по сравнению с видами, поселяющимися в нишах. Аналогичные результаты получены и по морфометрическим показателям. Таким образом, закрытый способ гнездования ведет к снижению уровня изменчивости яиц.

ВЕЛИЧИНА КЛАДКИ

Величина (или размер) кладки, т. е. количество яиц в одной полной кладке при каждом гнездовании, — наиболее популярный демографический параметр.

Размер кладки — это потенциальная плодовитость, а вопрос о том, что первично из двух взаимосвязанных переменных — рождаемость или смертность, — все еще можно отнести к дискуссионным. В этот круг проблем входят соотношение между

²² С.М. Климов ЯЙЦО ПТИЦ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРАВИЛА //Актуальные проблемы оологии. - 1988

наиболее частым и оптимальным размером кладок; плодовитость в географическом, зональном и высотном аспектах; качественные и количественные различия ранних и поздних кладок; возраст родителей и плодовитость; генетическая обусловленность размера кладок и т. д.

В одной нормальной кладке у ныне живущих птиц может быть до 22 яиц. У одних видов птиц размер кладки более или менее постоянен, - у альбатросов, буревестников, некоторых крупных пингвинов - по 1; из 2 яиц — у большинства видов голубей; 4 - у многих видов куликов.

Размеры кладки. Только одно яйцо откладывают трубконосые, крупные пингвины, некоторые веслоногие (фаэтоны, олуши, фрегаты), многие чистиковые, некоторые дрофы, мелкие колибри и некоторые другие виды. Кладка из двух яиц характерна для мелких пингвинов, гагар, журавлей, большинства стрижей, голубей, козодоев, крупных колибри и др. Обычно три яйца откладывают рябки и большинство чаек. Кладки из четырех яиц характерны для большинства куликов и трехперсток. У многих ракшеобразных, дятлообразных, воробьинообразных и других в кладке 5—8 яиц, у уток чаще 6—10 яиц и т. д. Самые крупные кладки отмечены у большой синицы (до 16 яиц), перепела и серой куропатки (до 22 яиц). В пределах одной систематической группы у более крупных, долго живущих видов кладки обычно меньше, чем у более мелких видов. Существенной разницы в размерах кладок между матурированными и имматурированными видами не выявляется.

Самки многих видов (пастушки, утки, большинство воробьинообразных) откладывают яйца с суточным интервалом. У многих курообразных, голенастых, гусей, чаек интервалы в откладке яиц составляют 24—48 ч, у журавлей, козодоев, кукушек — обычно 48 ч. У хищных птиц и сов интервал между откладкой яиц может составлять 2—4 суток.

У части видов обилие корма увеличивает размеры кладки. Так, у белой совы в обычные по кормовым условиям годы в кладке бывает 3—5 яиц, а в годы обилия леммингов — до 8.

Канюк в мышиные годы откладывает до 4—5 яиц, а в обычные — 2—3. При резком недостатке кормов — в годы резкой депрессии мышевидных грызунов — отмечено негнездование канюков, степного и других орлов, многих сов. Случаи массового негнездования из-за неблагоприятных погодных условий отмечены в ряде районов. При сильных засухах и исчезновении многих водоемов резко уменьшается количество гнездящихся уток в Северном Казахстане. Задержка льдов около островов вызывала негнездование гагар, люриков, полярных крачек в ряде районов Арктики. Запаздывание таяния снега и поздние снегопады резко сокращают пригодную для гнездования территорию, что нередко вызывает массовое негнездование белых гусей на о. Врангеля и т. д.

У ряда видов выявлена географическая изменчивость размеров кладки. Так, у сапсанов в тундровой зоне в кладках чаще 4 яйца, в средней полосе — 3 (реже 2), в Средней Азии — 2 яйца (реже 3). У обыкновенной гаги на Белом море средняя величина кладки несколько выше (5,1), чем на Айвовых островах (4,3), Восточном Мурмане (3,9) и особенно на Новой Земле (3,5); можно говорить о некотором уменьшении кладки у этого вида в более холодных районах.

Возрастная изменчивость плодовитости выявлена плохо. Старые самки воронов и ястребов, видимо, откладывают меньше яиц, чем молодые самки; у скворцов, мухоловок-пеструшек и части куриных кладки молодых самок несколько меньше, чем у более старых. У многих видов возрастная изменчивость кладок, видимо, отсутствует.

Большинство наших видов моноцикличны: в сезон размножения откладывают и насиживают только одну кладку. Довольно много видов при потере кладки (гибели от хищников и т. п.) способны откладывать дополнительную кладку взамен утерянной (утки, чайки, кайры, многие воробьиные, некоторые кулики и курообразные и др.). Обычно это бывает, если первая кладка погибла в первой половине насиживания. Началу

дополнительной кладки предшествуют токование, новое спаривание и часто постройка нового гнезда.

В средней полосе нашей страны у немногих видов обнаружена полицикличность: в сезон размножения самка откладывает и насиживает две и даже три кладки. В Подмоскowie 60-80 % самок домовых воробьев за лето выкармливают два выводка, а около 20% самок — даже три. Больше 50% самок больших синиц также выводят два выводка. Иногда вторая кладка откладывается в то же гнездо после вылета птенцов первой кладки, которых некоторое время водит самец при кратковременном участии откладывающей новую кладку самки. В других случаях самка начинает вторую кладку в построенном поблизости новом гнезде еще перед вылетом птенцов первой кладки. Регулярная полициклия доказана для деревенских ласточек,

ОПТИМАЛЬНАЯ ВЕЛИЧИНА КЛАДКИ

Под оптимальной величиной кладки понимается наиболее продуктивная кладка, т. е. то количество яиц, которое дает наибольшее количество молодых птиц.

Считали, что первая гипотеза верна только в том случае, если повышенная плодовитость не вредна для вида. Поскольку многие виды могут выкормить дополнительных птенцов, размер кладки у них не лимитируется количеством приносимой птенцам пищи. Тропические виды, у которых птенцов кормят или оба родителя, имеют одинаковый размер кладки.

Согласно другой модели, оптимум кладки соответствует максимальной приспособленности размножающихся особей к условиям среды. По этой модели оптимальная кладка меньше, чем наиболее продуктивная.

Существует и еще одно понимание термина «оптимальная кладка» - кладка, из которой молодых птиц выживает столько, сколько нужно для замены родителей.

Для каждого вида или более крупных систематических групп существует свой размер кладки или пределы количества яиц в кладке. От чего зависит реальное количество яиц в данном гнездовом сезоне?

Накопление самкой ресурсов, достаточных для продуцирования кладки размера, характерного для данного вида. Аист — условия зимовки и пролета влияют на размер кладки. Оседлые кряквы — бюджет времени самки менее энергозатратен, чем самца, — видимо, это связано с последующим сезоном размножения.

Кроме того - чем позже размножение, тем выживание потомства ниже, но ресурсов для откладки яиц потенциально больше.

Зависимость уровня выживания молодых птиц от размера кладки и выводка у разных видов варьирует.

При сравнении числа вылетевших из гнезд птенцов с числом отложенных яиц обнаружилось, что с увеличением размера кладки продуктивность увеличивается у домового воробья *Passer domesticus*, полевого воробья *P. montanus*, городской ласточки *Delichon urbica*.

Наиболее частый размер кладок был наиболее продуктивным у лысухи *Fulica atra*, дрозда-рябинника *Turdus iliacus*.

Обзор данных о кладках у утиных показал, что на эволюцию величины кладки, помимо обеспеченности пищей самки во время кладки, влияет и эффективность заботы о кладке, которая снижается с увеличением ее размера. Это объясняется прессом хищников — в частности, верхний предел размера кладки может быть лимитирован тем, что птица не в состоянии защитить большой выводок.

При исследованиях на большой синице *Parus major* в Оксфорде было принято оценивать оптимальный размер кладки по числу обнаружений птиц с кольцами спустя

3 мес после вылета из гнезд Последние результаты показали, что оптимальный размер кладки *P. major* колебался от 6 до 18 яиц, в то время как общий средний размер был в менее изменчивых пределах — от 7 до 9 яиц

Оптимальная величина и кладки и ее сроков не является постоянной для популяции, а существование меняющейся оптимальности сохраняет генетическую вариацию. Представляется интересным рассмотреть оптимальный размер кладки и выводка не по числу молодых птиц выживших в первые месяцы жизни, а по числу птиц, непосредственно участвующих в размножении. Это дает возможность определить вклад в дальнейшее воспроизводство популяции особей, родившихся в выводках разной величины. Такой анализ был проведен по результатам кольцевания птенцов *Fringilla coelebs* в 1959 — 1973 гг. и последующего отлова взрослых птиц. Сравнивали размер выводка, варьирующий от 2 до 6 птенцов, и среднегодовой уровень смертности взрослых птиц, родившихся в этих гнездах.

Результаты анализа показали следующее. **Смертность взрослых особей возрастает по мере увеличения размера выводка, из которого они вылетели.** Статистически достоверны оказались здесь различия только между выводками из 4 и 6 птенцов .

Таким образом, выживаемость взрослых *F. coelebs*, принадлежавших к небольшим по размеру выводкам, достоверно выше, чем у принадлежавших к крупным выводкам. В плане обсуждаемых положений об эволюции размера кладки это означает, что у данного вида птиц продуктивность, выраженная количеством входящих в популяцию членов и числом лет их размножения, т. е. вкладом в воспроизводство, оказалась выше при кладках небольшого размера. Средний размер кладки в этой популяции 4 яиц, а наиболее частый 5 яиц. Результаты данного анализа свидетельствуют о том, что **увеличение кладки свыше обычной не дает популяции никаких преимуществ.** Пониженная же плодовитость (в среднем для популяции) как возможная реакция а какое-либо ухудшение условий размножения может и при таких условиях обеспечить неизменную численность в будущем.

СЕЗОННЫЕ И ГОДОВЫЕ ВАРИАЦИИ ВЕЛИЧИНЫ КЛАДКИ, ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ПТИЦ И ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

У большинства видов в разных точках их ареалов зарегистрированы сезонные изменения размеров кладки. К исключениям относятся виды с детерминированным размером кладки, например вяхирь *Columba palumbus*, всегда откладывающий 2 яйца при нескольких выводках в сезон; чибис *Vanellus uanellus*, откладывающий 4 яйца при всех повторных после разорения кладках

Сезонные вариации количества яиц в полной кладке могут быть сведены к трем основным группам: уменьшению в ходе сезона, увеличению в ходе сезона и увеличению в середине сезона. Наиболее распространенной тенденцией следует признать уменьшение величины кладки в течение сезона размножения птиц. Считается, что эта тенденция в большей степени характерна для видов и популяций, имеющих только один выводок за сезон. В эту группу входят многие пластинчатоклювые, хищные, куриные, ржанкообразные, стрижи, воробьиные.

Разграничить две другие группы довольно трудно, поскольку у разных популяций одного вида одними исследователями обнаружено увеличение размера кладки в середине сезона, а другими — постепенное увеличение в ходе всего сезона; это свойственно, например, черному дрозду *Turdus merula*. Считается, что наибольшие кладки и наибольшая продуктивность в середине гнездового периода свойственны видам и популяциям с несколькими нормальными выводками в сезон. Это характерно для многих популяций лесного жаворонка *Lullula arborea*, полевого жаворонка *Alauda arvensis*, полевого конька *Anthus pratensis*, крапивника *Troglodytes troglodytes*, обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella*.

. Существуют и региональные различия обсуждаемых тенденций. Так, в пределах Евразии размер кладки Одомового воробья *Passer domesticus* в ходе сезона уменьшается, причем зависимость от времени выражена в гиперболической форме, а в США и Канаде у этого вида наибольшие кладки — в середине периода размножения.

Тем не менее, величина вторых и последующих кладок оказывается все же меньшей у целого ряда птиц с несколькими кладками в сезон.

Сравнение показывает, что в большинстве случаев вторая кладка составляет 0.62—0.95 от величины первой, т. е. в среднем на 0.2 меньше ее величины. В тех случаях, когда у рассмотренных видов регистрировалась третья нормальная кладка, ее величина была меньше величины второй. У полевого воробья *Passer montanus* вторая кладка оказалась крупнее первой, но третья — меньше и второй, и первой т.е. у этого вида тенденция была такой же, какая отмечена для ряда других видов в отношении сезонных изменений первой кладки.

Что влияет на величину кладки?

Для хищных птиц и сов кормовая база — мышевидные грызуны — подвержена широким флуктуациям, и корреляция величины кладки со степенью *обилия* пищи имеет адаптивный характер. В этих случаях есть зависимость между ресурсами пищи, численностью гнездящихся и долей холостых птиц. Влияние пищи в данном случае может быть и непосредственным, как, видимо, у куриных и утиных, и косвенным, поскольку птицы, вероятно, могут воспринимать весной какую-то информацию о потенциальном количестве пищи в более поздний период.

Помимо пищевых ресурсов, фактором, определяющим годовую изменчивость величины кладки, может явиться вариация возрастного состава размножающейся популяции. Многочисленными исследованиями установлено, что молодые особи имеют меньший размер кладки по сравнению с более старшими.

Сравнение показывает, что у птиц разных систематических групп отношение величины кладки впервые гнездящихся к величине кладки других членов популяции от 0.74 до 0.99, в среднем 0.88. Пониженная плодовитость молодых птиц, вызванная, по-видимому, возрастными физиологическими особенностями, в целом выгодна для популяции, поскольку потомство молодых птиц играет незначительную роль в воспроизводстве популяции и популяция сохранит больше ресурсов, если таких птиц будет меньше.

Количество выводков за сезон размножения

Количество нормальных кладок и выводков за сезон размножения — признак популяционный, а не видовой. Как уже обсуждалось на примере видов-дуплогнезdnиков, существование вторых и третьих кладок и их количество зависят от многих факторов, воздействующих на размножение. Основные из этих факторов — сроки гнездования популяции и ее географическое местоположение, биотоп, плотность популяции.

Как правило, в пределах ареала вида количество пар, имеющих более чем один успешный выводок, уменьшается у популяций более высоких широт, поскольку продолжительность подходящих для размножения условий на севере сокращается. Так, у обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris* в Алма-Ате вторую кладку предпринимают 25 % пар, а в Варшаве — 5-10 %. Однако вариабельность по годам может быть весьма значительной: вторых выводков у этого вида в Лейпциге — от 10 до 63 %. У певчего дрозда *Turdus philomelos* регистрируют 2 — 3 выводка на 45 — 50° с. ш., 1-2 выводка на 60—65° и 1 — на 67-70° с. ш.. Тенденция уменьшения количества выводков в северном направлении присуща не всем видам. У 10 подвидов ласточки *Stelgidopteryx*

ruficollis, распространенной от Аргентины до Южной Канады, везде только 1 выводок, хотя общая продуктивность размножения широко варьирует. Явление это, однако, не относится к ласточкам как обособленной группе или же как к птицам, поздно прилетающим в северные и умеренные зоны. У европейской деревенской ласточки *Hirundo rustica* вторые кладки может предпринимать разное количество птиц но иногда до 81 % пар.

У зяблика *Fringilla coelebs* в ряде популяций Западной Европы существуют вторые выводки, но доля их среди успешно завершивших первую кладку неизвестна. Об этом же свидетельствуют данные по Воронежской области. Изучение популяций *F. coelebs* Куршской косы цветным мечением размножавшихся птиц показало, что ко второй нормальной кладке приступили только 3 самки из 96 (3.1 %). У щегла *Carduelis carduelis* в европейской части СССР доля птиц, размножающихся дважды, зависит от особенностей погоды, определяющих урожай основных кормов.

Неоднократное воспроизведение потомства за сезон размножения могло бы возникнуть в эволюции как ответ на повышенную смертность. Однако между количеством выводков за один сезон величиной среднегодовой смертности какая-либо связь отсутствует.

УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ

Наиболее часто под успешностью размножения понимают степень выживаемости яиц и птенцов до момента вылета птенцов из гнезд. Однако у выводковых и полувыводковых птиц определяют во многих случаях только успешность вылупления, что вряд ли сравнимо с успешностью вылета у птенцовых и представляет собой специфический показатель, имеющий значение лишь для этих групп птиц. Долю поднявшихся на крыло молодых птиц от числа отложенных яиц у уток, чаек и других выводковых и полувыводковых птиц определяют гораздо реже, чем у птенцовых; в лучшем случае исследователь имеет представление о соотношении молодых и взрослых птиц в конце периода размножения, что и бывает достаточно для оценки других популяционных параметров.

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Существует несколько обзоров показателей успешности размножения в целом для класса птиц. По данным этих авторов, успешность размножения различна у птиц с выводковым и птенцовым типом развития, а среди последних — у открытогнездящихся и дуплогнезdnиков. В умеренном поясе Европы и Америки успешность размножения птенцовых птиц варьирует от 22 до 77 % (в среднем 46 %). У открытогнездящихся птенцовых птиц от числа отложенных яиц в среднем вылупляется около 65 % птенцов и вылетает из гнезд примерно 47 % слетков. У птенцовых дуплогнезdnиков успешность вылета составляет 26 — 94 % (в среднем 66 %). У обитателей тропических лесов общая успешность размножения значительно ниже таковой у птиц умеренного пояса. 23—25 % у открытогнездящихся разных биотопов и около 60 % у дуплогнезdnиков. При этом в тропиках и в умеренном поясе нет связи между уровнем гнездовых потерь и общей численностью.

У выводковых птиц на крыло поднимается в среднем 25 % птиц от числа отложенных яиц.

Насиживание. Все птицы, за исключением нескольких видов, насиживают кладку — обогревают яйца теплом своего тела. У полигамов обычно насиживают только самки, у части моногамов тоже насиживают преимущественно или исключительно самки (при этом самец часто кормит самку на гнезде), у других — попеременно самки и самцы. Только самцы насиживают у нанду, казуаров, эму, киви, тинамуобразных, трехперсток, плавунчиков и некоторых других куликов и якан.

У насиживающей птицы на брюхе и нижней части груди выпадают пух и часть пера и образуется большое наседное пятно - (курообразные, ракшеобразные,

дятлообразные, воробьинообразные и многие другие); у чистиковых образуется два небольших наседных пятна (у кайр они сливаются), у чайковых — три. У императорского и королевского пингвинов в нижней части живота образуется складка кожи — своеобразный мешок, прикрывающий яйцо. У гусеобразных наседных пятен не образуется, но к периоду яйцекладки у самок на брюхе вырастает длинный пух, который птица выщипывает, устилая им лоток гнезда.

В коже наседного пятна увеличивается капиллярная сеть, поэтому его температура на 1—2°С выше, чем на других участках тела. Усаживаясь на кладке, птица прижимается к яйцам наседным пятном (пятнами), что усиливает их обогрев. Не имеющие наседных пятен олуши накрывают яйца плавательными перепонками расправленных пальцев. Не строящие гнезд пингвины и кайры часто подсовывают под яйцо лапы. Все это обеспечивает нагревание верхней части яйца, где находится развивающийся зародыш, до 36—42° С. Температура нижней части яйца обычно несколько ниже; временами у кайр она лишь немного превышает 0°С. Для более равномерного обогрева насиживающая птица довольно часто переворачивает яйца.

Голенастые, хищные, совы, попугаи, клесты и другие начинают интенсивное насиживание сразу после откладки первого яйца; соответственно вылупление птенцов растягивается почти на такой же промежуток времени, который занимала яйцекладка. Так, у сов при большой кладке в гнезде одновременно могут быть яйца, только что вылупившиеся и уже заметно подросшие птенцы.

Пастушковые, рябки, дятловые, вороновые и, некоторые другие начинают интенсивное насиживание после завершения примерно половины кладки, поэтому вылупление птенцов проходит в меньшем интервале времени, чем яйцекладка.

Гусеобразные, кулики, многие воробьинообразные и другие начинают интенсивное насиживание после завершения кладки (до этого насиживают нерегулярно, с большими перерывами); вылупление птенцов проходит почти одновременно — в течение одних, реже двух суток.

Температурный режим инкубации определяется многими факторами: теплоизоляционными качествами гнезда, частотой и продолжительностью отлучек насиживающей птицы, ходом изменений температуры окружающей среды и т. п. У большинства птиц в период интенсивного насиживания в течение суток

Температура яиц изменяется в широких пределах (30—20° С, иногда и несколько больше), но среднесуточная температура обычно составляет 34—38° С. Колебания температуры в определенных пределах необходимы для нормального хода эмбриогенеза; при экспериментальной инкубации с неизменным высоким уровнем температуры появляются нарушения в росте зародыша и увеличивается эмбриональная смертность. Однако частые и продолжительные отлучки насадки с гнезда вследствие испуга (характерно для многих районов с резко возросшим «фактором беспокойства») зачастую приводят к переохлаждению яиц и гибели эмбрионов.

Мелкие воробьиные птицы при насиживании довольно часто оставляют гнездо, но на короткое время (на 3—5—10 мин); утки сходят с гнезда лишь 2—4 раза в сутки, но на более продолжительное время (20—40 мин). Гусеобразные, уходя с гнезда, закрывают кладку пухом, который выстилает лоток и края гнезда, а поганки — гнездовым материалом. У видов с теплыми гнездами плотность насиживания может быть несколько меньше, чем у видов с худшими гнездами. Сказываются и индивидуальные особенности птиц, степень беспокойства и т. п. Во второй половине инкубации плотность насиживания обычно увеличивается. В общем у большинства видов насиживающая птица проводит на гнезде 17—22 ч в сутки, а иногда и больше. Практически без перерывов, все 24 ч в сутки продолжается насиживание при зимнем гнездовании клестов; видимо, совсем не сходят с гнезд во второй половине насиживания гаги, гнездящиеся по о-вам Баренцева моря.

Продолжительность эмбрионального развития в пределах одного отряда обычно короче у мелких видов. Так, среди гусеобразных у чирков она равна 22—24 суткам, у кряквы — 24—26, у гусей — 28—30, у лебедей — 35 суткам. У мелких воробьиных птиц продолжительность инкубации 11—14 суток. Наибольшая длительность насиживания — около 2 месяцев — у крупных пингвинов, страусоподобных птиц, альбатросов, кондоров и некоторых других птиц. Индивидуальные отличия в плотности насиживания и различия в микроклимате гнезд приводят к тому, что в гнездах одного вида продолжительность инкубации может несколько варьировать; например, у чистика в разных гнездах она продолжается 30—35 дней, у тупика — 35—42 дня и т. п.

Вылупление. Важный переломный этап онтогенеза, во время которого зародыш постепенно переходит с аллантоисного на легочное дыхание, освобождается из зародышевых, и скорлуповых оболочек, т. е. выходит в иную среду. Резкое изменение окружающих условий, переход на совершенно иной характер дыхания и питания обуславливает некоторое повышение смертности в период вылупления и первые 1—2 дня после вылупления по сравнению с предыдущим (эмбриональным) и последующим периодами жизни.

Вылупление проходит следующим образом. В конце эмбрионального периода на конце надклювья зародыша образуется твердый известковый нарост — «яйцевой зуб» (у части видов меньший по размерам «зуб» формируется на конце (подклювья); он слущивается вскоре после вылупления. С помощью яйцевого зуба зародыш прорывает зародышевые оболочки и высовывает клюв в воздушную камеру. С этого момента начинаются ритмичные дыхательные движения, воздух постепенно заполняет воздушные мешки и легкие; начинает функционировать легочное дыхание, а аллантоисное прекращается (при этом кровь уходит из кровеносной сети аллантоиса). Возможно, именно постепенное включение легких, определяемое специфическими морфологическими особенностями дыхательной системы, служит причиной отсутствия в классе птиц случаев живорождения, а не их способность к полету (летучие мыши живородящи).

Через несколько часов (у некоторых крупных видов через 1—2 суток) зародыш при помощи яйцевого зуба продавливает отверстие в скорлупе. Затем, постепенно поворачиваясь в яйцо, он надкалывает изнутри скорлупу до тех пор, пока она не расколется и не развалится на две неравные половины. Теперь уже птенец, а не зародыш освобождается от зародышевых оболочек и осколков скорлупы и обсыхает под обогревающей его взрослой птицей. От первого наклева скорлупы до полного освобождения от зародышевых оболочек и скорлупы у большинства воробьиных птиц проходит несколько часов, у куликов, кайр и многих других видов — 1—2 суток, у чаек и хищников — иногда до 3 суток. Масса только что вылупившегося птенца составляет у разных видов около 55—65 % массы яйца.

Во время вылупления насиживающая птица обычно плотно сидит на яйцах, обогревая их, но не помогает птенцу при вылуплении. Писк вылупляющегося птенца стимулирует активность вылупления в других яйцах кладки. В момент вылупления уже проявляется свойственная виду ритмика активности: у дневных птиц вылупление обычно идет днем, у ночных ночью. У тех видов, у которых птенцы, обсохнув, сразу поки-, дают гнездо, скорлупки яиц остаются на месте. Если птенцы какое-то время остаются в гнезде, взрослая птица обычно уносит скорлупки и выбрасывает вдали от гнезда.

Птенцы. По степени физиологической зрелости птенцов в момент вылупления все виды птиц разделяют на две группы:

матуронатных (зреловылупляющихся, или выводковых, nidifugae)

имматуронатных (незреловылупляющихся, или птенцовых, nidicolae).

Часть видов занимает промежуточное положение между этими крайними группами.

Птенцы **матуронатных** видов вылупляются из яйца хорошо опушенными, зрячими, с открытыми наружными слуховыми проходами. Обсохнув, они покидают гнездо и кочуют со своими родителями, поддерживая с ними зрительную и звуковую связь. У многих видов уже с первых дней жизни птенцы кормятся сами; взрослая птица лишь водит выводок по кормным местам, защищает птенцов, греет их (все страусоподобные птицы, тинамуобразные, гусеобразные, курообразные, кроме гоацина, дрофы, многие кулики и др.).

У других видов взрослые птицы довольно длительное время кормят птенцов, постепенно обучающих находить корм (поганки, журавли, пастушки, некоторые кулики). Гагары кормят птенцов, пока те не приобретут способность к полету (это позволяет им гнездиться по берегам бескормных озер), а чайки некоторое время кормят уже летающих птенцов. Птенцы сорных кур сразу после вылупления начинают вести вполне самостоятельную жизнь.

Птенцы обычно нуждаются лишь в относительно кратковременных обогревах, так как имеют густое опушение. У многих видов достаточно совершенная терморегуляция устанавливается уже на 1—4-е сутки после вылупления. Относительно более длинные, чем у взрослых, задние конечности облегчают передвижение птенцов. У куриных интенсивно растет скелет крыльев и быстро формируются перья крыла, что позволяет птенцам перепархивать уже в возрасте 5—8 дней (у сорных кур — сразу после вылупления).

При опасности, обычно по тревожному сигналу родителей, птенцы затаиваются; криптическая окраска пуха делает их малозаметными на фоне субстрата. Взрослая птица часто пытается отвести хищника от затаившегося выводка: бежит, шумно хлопая крыльями, бьется на месте и т. п. Постоянное общение птенцов со взрослой птицей и друг с другом в меняющихся ситуациях способствует быстрому — фактически с первых дней жизни — усложнению их поведения как в результате проявления врожденных рефлексов, так и путем выработки условных рефлексов и подражания поведению взрослой птицы и сверстников. Птенцы быстро обучаются находить и схватывать пищу, скрываться от опасности и неблагоприятных погодных условий, ориентироваться на местности и т. п.

Птенцы **имматуронатных** видов вылупляются голыми (веслоногие, попугаи, стрижи, дятлы, некоторые ракшеобразные и воробьинообразные) или очень слабо опушенными (ракшеобразные, многие воробьинообразные и др.), с закрытыми глазами и закрытыми наружными слуховыми проходами. В гнезде остаются, пока почти не достигнут размеров взрослых и не оперятся. Нуждаются в регулярном обогреве (терморегуляция устанавливается лишь ко времени вылета из гнезда) и выкармливании. В момент вылупления на все раздражения (шум, сотрясение гнезда, прикосновение и т. п.) реагируют однозначно: вытягивают голову и шею вверх и широко раскрывают клюв («просят корм»). Часто более яркая, чем у взрослых, иногда с пятнами окраска ротовой полости и языка служит раздражителем, вызывающим у родителей инстинкт кормления.

У птенцов дуплогнездников мясистые разрастания в углах рта (вертишейки, синицы и др.) и вдобавок более длинное подклювье (дятлы, удоы, скворцы и др.) увеличивают размеры зева, что облегчает птенцу захват принесенного взрослыми корма. У многих видов довольно хорошо выражена пяточная мозоль — разрастание ороговевшей кожи на нижней стороне интертарзального сустава. Видимо, это связано с тем, что тянущийся за кормом еще слабый птенец опирается не на пальцы, а на интертарзальный сустав; особенно сильно пяточная мозоль развита у дятлообразных (дятлы в дупле гнезда не строят).

На 4—6-й день жизни (у дуплогнездников несколько позже) птенцы прозревают (двигающиеся веки открывают глаз); примерно в эти же сроки раскрываются наружные слуховые проходы. В этот период птенцы начинают анализировать внешние раздражители: при появлении на гнезде родителей они просят корм (если голодны), а в ответ на всякие иные раздражители затаиваются на дне гнезда. Далее постепенно начинает формироваться и разворачиваться оперение; с некоторым запозданием идет установление терморегуляции и сокращается продолжительность обогрева птенцов родителями.

При полуразвернувшемся оперении поведение птенцов усложняется: при прилете родителей они просят корм, при необычных раздражителях (шум, сотрясение гнезда и т. п.) затаиваются, а при особенно сильных раздражителях (резкое встряхивание гнезда, появление у гнезда хищника или человека и т. п.) выпрыгивают из гнезда и затаиваются на земле; это позволяет хотя бы части выводка уцелеть при нападении хищника. После прекращения тревоги птенцы в гнездо обычно не возвращаются а, отвечая на призывные крики взрослых, собираются где-нибудь в кучку; взрослые продолжают их кормить и при необходимости обогревать.

Нормальный вылет из гнезда происходит, когда птенцы достигнут или почти достигнут размеров взрослых (их масса может даже несколько превышать массу взрослых за счет накопления жировых резервов); основные группы перьев (в том числе и маховые) почти завершают рост (раскрывшиеся опахала контурных перьев закрывают все тело, сформировались крылья, но рулевые обычно еще очень коротки). К моменту вылета устанавливается полноценная терморегуляция.

У большинства птиц вылетевшие выводки кочуют вместе с родителями 1—2 недели (иногда дольше). Взрослые продолжают кормить птенцов, привлекают их к местам концентрации корма, предупреждают об опасности и т. п. Именно в этот период происходит формирование видового стереотипа поведения на основании развертывания комплекса врожденных рефлексов и приобретения индивидуального опыта при подражании взрослым и сверстникам.

У пингвинов, трубконосых, большинства чистиковых птенцы вылупляются зрячими и хорошо опушенными (сходство с матуронатными видами), но остаются долго в гнезде, пока не оперятся (как иматуронатные виды). У хищных птиц птенцы при вылуплении покрыты пухом (у американских грифов — голые), зрячие, но длительное время нуждаются в обогреве и покидают гнездо лишь полностью оперившись и приобретя способность к полету. То же можно сказать про сов, птенцы которых вылупляются с закрытыми глазами, но довольно хорошо опушенными. У аистов зрячие и опушенные при вылуплении птенцы остаются в гнезде до приобретения способности к полету, а вылупляющиеся голыми или слабоопушенными, с полужакрытыми глазами птенцы цапель, полуоперившись, часто, особенно при опасности, уходят из гнезда и прячутся поблизости. В отряде голубеобразных у рябков птенцы вылупляются зрячими и хорошо опушенными, у голубей — совершенно беспомощными, слепыми, с редким нитевидным пухом. I

Эти примеры показывают, что четкого разрыва между матуронатными и иматуронатными группами нет: существуют виды с более или менее промежуточным типом развития.

Рост птенцов идет по типичной S-образной кривой: небольшой прирост в первые 1—3 суток после выклева (адаптация кишечника), затем интенсивный рост и потом более или менее выраженное замедление прироста, обычно приуроченное к периоду наиболее интенсивного формирования оперения. Интенсивность и общая продолжительность роста широко варьируют в разных группах птиц.

Обычно у иматуронатных видов интенсивность роста выше, а его продолжительность несколько меньше, чем у матуронатных видов. Видимо, это определяется интенсивным кормлением птенцов и их обогревом; позднее наступление терморегуляции и способность при охлаждении — при длительных отлучках обогревающей птицы — впадать в оцепенение, т. е. резко снижать уровень обмена, приводят к тому, что пища не расходуется на терморегуляцию, а идет лишь на прирост массы. Особенно быстро растут птенцы многих мелких воробьиных (славки, пеночки, дрозды, вьюрки и многие другие), у которых в период интенсивного роста масса

тела увеличивается за сутки на 40—60 %, а иногда и больше. Уже в возрасте 12—16 дней птенцы оставляют гнездо способными к активному полету.

У укрытогнездящихся видов вылет происходит несколько позже: у больших синиц на 18—19-й день, у деревенских ласточек — на 20—21-й день т. п. Относительно медленно растут птенцы колибри; они вылетают из гнезда на 25—35-й день жизни.

У сойки (масса около 180 г) птенцы начинают хорошо летать в возрасте 22—24 дней, у серой вороны (около 500 г) — в 32—34 дня, у ворона (около 1,5 кг) — в 45—50 дней. Однако довольно часто встречаются исключения, связанные чаще всего с характером гнездования. Так, у гнездящегося открыто вяхиря (масса около 500 г) птенцы оставляют гнездо в возрасте 3 недель, а у гнездящегося в дуплах клинтуха (около 300 г) — в возрасте 4 недель.

У хищных птиц развитие несколько более замедленное: у ястреба-перепелятника (масса 200—300 г) птенцы взлетают в возрасте 28—30 дней, у ястреба-тетеревятника (более 1 кг) — в 35—37 дней, а у беркута (более 3 кг) — в возрасте около 3 месяцев.

У таких типичных матуронатных видов, как гусеобразные, курообразные и др., рост идет медленнее: за сутки масса тела птенца возрастает лишь на 10—20 %, редко больше. У чирка-свистунка (масса около 350 г) птенцы достигают размеров взрослых и начинают летать в возрасте около 30 дней, а у кряквы (около 1 кг) — 50—55 дней. У бакланов птенцы взлетают в возрасте около 7 недель, у пеликанов — в 2—2,5 месяца, а у фрегатов — лишь в 4—5 месяцев. Медленное постэмбриональное развитие и у трубконосых: даже у мелких видов — качурок с массой тела около 50 г — птенцы активным полетом оставляют гнездо лишь в возрасте около 2 месяцев, а у альбатросов (масса до 7—8 кг) — в 5—7 месяцев. Птенцы страусоподобных птиц, достигают размеров взрослых в 6—8 месяцев.

Влияние факторов среды на рост и развитие птенцов

Колебания температуры внешней среды, несмотря на обогрев родителями и стабилизирующие свойства гнезда, в раннем развитии птиц оказывают значительное влияние на развитие организма и формирование фенотипа.

У птенцов **мухоловки-пеструшки** (*Ficedula hypoleuca*) низкие температуры вызывают ускоренное развитие плечевой, спинной и дорзальной части головной птерилии и замедляют рост хвоста, не сказываясь достоверно на скорости увеличения массы тела (если нет затяжных дождей и недостатка насекомых). По критериям формирования поведения такие птенцы оказываются более зрелыми в переломные моменты становления поведения, у них быстрее развивается слух.

Развитие сенсорных систем, обеспечивающих организм информацией о среде, происходит у гомойотермов строго закономерно и поэтапно, последовательное включение в поведение сенсорных механизмов разной модальности на каждом этапе развития является важнейшим фактором становления поведения. Последовательность созревания сенсорных систем определяется требованиями их рецепторного аппарата к уровню развития гомойотермии.

Особенно значимыми для формирования поведения в раннем онтогенезе птиц являются слух и зрение. Рецепторные аппараты этих анализаторов созревают последними и именно в такой последовательности, т.е. сначала появляется чувствительность к средне-низким акустическим частотам, потом к более высоким частотам (охватывающим спектр сигнала тревоги) и диффузное зрение, затем возможность полноценного анализа акустического сигнала и предметное зрение. Переломным для развития слуха и зрения гомойотермов является момент установления эффективной терморегуляции, к которому приурочен акустический и зрительный импринтинг родителей и после которого слуховой и зрительный анализаторы получают возможность работать по «взрослому» типу, с анализом временных и частотно-амплитудных характеристик акустических сигналов и появлением предметного зрения (до этого момента птенец может реагировать только на частоту заполнения акустического сигнала и на включение и выключение света).

И.А. Шилов (1968) определял момент установления эффективной терморегуляции по интенсивности потребления кислорода и другим физиологическим показателям. Мы предположили, что момент установления эффективной терморегуляции наступает, когда птенец может поддерживать температуру тела выше 37°C при температуре среды, равной нижней критической температуре термонеutralной зоны взрослых. Исследовали развитие способности птенцов поддерживать температуру тела при температуре среды, равной нижней критической температуре термонеutralной области взрослых (у мухоловки-пеструшки, например, 24°C).

Зависимость изменения температуры тела ТВ при охлаждении птенца при температуре среды, равной нижней границе термонеutralной зоны (24°C у мухоловки-пеструшки), описывается экспоненциальным уравнением: $TB = T_0 + A_1 \exp(-x/t)$. Зависимость экспоненты T_0 при температуре среды 24°C от возраста описывается линейным уравнением $T_0 = 24,4 + 1,32N(^{\circ}C)$; $R = 0,96$, $p < 0,0001$ (где N-возраст птенцов, сут.). При температуре тела ниже T_0 для данного возраста птенцы не могут осуществлять пищевое и оборонительное поведение. В диапазоне температур тела выше T_0 громкость вокализации, активность локомоции и латентные периоды реакции выпрашивания при пищевом поведении зависят от ТВ. Можно безопасно допускать на непродолжительное время охлаждение птенцов до температуры тела, равной T_0 для данного возраста, и такие изменения температуры тела встречаются в естественных условиях в гнезде. Определенный таким методом момент установления эффективной терморегуляции совпадает с данными И.А. Шилова. Колебания температуры тела эмбрионов и птенцов выше T_0 ускоряют формирование эффективной терморегуляции и служат подкрепляющим фактором при формировании поведения. Регуляция температуры тела является важнейшей функцией, вовлеченной во все формы поведения и оказывает влияния на любые физиологические показатели. Закономерные колебания температуры тела и изменения частоты сердечных сокращений происходят при всех поведенческих реакциях.

В пищевом поведении выделяются следующие этапы: а) I фаза- реакция выпрашивания: сопровождается повышением ЧСС и понижением температуры тела; б) получение пищи: сопровождается повышением ЧСС и кратковременным понижением температуры тела. II фаза - стадия покоя, постепенное уменьшение ЧСС и повышением температуры тела.

Оборонительное поведение - реакция затаивания всегда сопровождается повышением температуры тела, которое при неподвижности птенца обусловлено термогенной активностью грудных мышц (аналогичной холодовой дрожи) и уменьшением ЧСС (если температура внешней среды не слишком высока). По-видимому, в начальной стадии формирования реакция затаивания является «натуральным рефлексом», в котором информация от сигнала тревоги родителей (ритмический сигнал с относительно узким высокочастотным спектром) замещает информацию от терморцепторов при охлаждении, вызывая реакцию организма, соответствующую реакции при охлаждении. Одновременно термогенная активность и сердечная деятельность при реакции затаивания аналогичны таковым в фазе насыщения пищевого поведения.

Таким образом, эндотермия обеспечивает не только высокий уровень метаболизма и независимость от условий внешней среды, но само ее формирование является инструментом развития организма. У всех видов птиц выявляются три этапа развития слуха, каждый из которых имеет четкие границы и характеризуется определенным коррелятивным соотношением между структурой, функцией и поведением целого организма.

Границы этапов развития слуха, зрения и поведения совпадают с критическими моментами становления терморегуляции, а само терморегуляционное поведение при понижении температуры среды (в границах нормы реакции) ускоряет развитие анализаторов, нервной системы, сердечной и мышечной деятельности и, по-видимому, определяет индивидуальный возраст переломных моментов формирования гомойотермии.

(например, момент установления эффективной терморегуляции на 8-й или 9-й день постнатального онтогенеза; следует подчеркнуть, что акустическая (прямые доказательства) и зрительная стимуляции (косвенные данные) оказывают сходное влияние на темпы развития.

Температура среды во время раннего онтогенеза задает последующую разнокачественность членов популяции по многим признакам.

РАЗВИТИЕ СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРА, СТАНОВЛЕНИЕ ГОМОЙОТЕРМИИ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ У ПТЕНЦОВЫХ ПТИЦ

У птенцов акустический анализатор с момента вылупления и на протяжении всего гнездового периода является важнейшим дистантным анализатором, который обеспечивает коммуникацию с родителями и акустически управляемое поведение, при этом акустическая информация влияет на рост и развитие птенцов. У большинства птенцов дуплогнездников пищевое поведение в период от вылупления до открытия глаз регулируется только акустической стимуляцией, а после созревания - акустической и зрительной. С момента открытия глаз акустический анализатор обслуживает, благодаря расширению к этому моменту диапазона слуха птенцов в сторону высоких частот, еще и их оборонительное поведение.

Акустические сигналы тревоги родителей отличаются от пищевых узким спектром в диапазоне более высоких частот, чем диапазон тональных сигналов, вызывающих пищевое поведение птенцов. После установления эффективной терморегуляции акустический анализатор приобретает новые функции, такие как способность временного и амплитудного анализа, обеспечивая акустический импринтинг. Временные характеристики активности слухового анализатора, в первую очередь латентные периоды и длительность вызванных потенциалов, являются важнейшими показателями степени функциональной зрелости слухового анализатора.

Мы показали, что в процессе становления слуха, оцениваемого по пороговым, временным и амплитудным характеристикам вызванных потенциалов и акустически управляемому поведению, значимыми оказываются следующие моменты. **Слух появляется при достижении организмом определенного уровня обмена - у птенцовых непосредственно перед вылуплением.** Следующим событием является резкое увеличение громкости собственной вокализации птенцов, которое свидетельствует о возрастании интенсивности дыхания. Поскольку акустическая стимуляция, как собственная вокализация, так и стимуляция родительскими сигналами, ускоряет развитие слуховой чувствительности, увеличение собственной вокализации сопровождается резким увеличением скорости понижения порогов слуха. Этот момент наступает у птенцов галки (*Coloeus monedula*) на вторые сутки после вылупления, а у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) - на четвертые сутки. Открытие ушных проходов у мухоловки-пеструшки происходит на третьи-пятые сутки постнатального онтогенеза, у галки - на шестые.

Хотя этот показатель не свидетельствует о начале слуховой функции, поскольку слуховая чувствительность имеется уже при вылуплении, но очевидно связан с началом функционирования среднего уха (полость которого в это время окончательно освобождается от мезенхимной ткани и жидкости), в результате чего меняется способ проведения звука от тканевого (возможно, через кровеносную и лимфатическую системы головы) на специализированный, через барабанную перепонку и слуховую косточку. Быстрый рост барабанной перепонки, подготавливает структуры среднего уха к обеспечению амплитудного анализа акустического сигнала.

Нервные клетки центральных отделов слуховой системы начинают специфически функционировать и переходят от стадии детерминированного нейробласта в стадию раннего роста нейрона при появлении слуховой чувствительности и пищевой реакции в ответ на акустические сигналы определенного диапазона частот. Рецепторный аппарат наиболее рано появившихся слуховых волосковых клеток достигает в этот момент стадии функциональной зрелости.

Все нейроны ангулярного ядра - первого уровня пути, анализирующего интенсивность сигнала, вступают в стадию позднего роста на седьмые-восьмые сутки, непосредственно предвзя следующий важнейший момент развития акустической коммуникации - становление эффективной терморегуляции, после чего благодаря сохранению стабильной температуры тела в условиях внешней температуры открываются возможности для осуществления временного и частотно-амплитудного анализа. Период от появления интенсивной вокализации и открытия ушей (четвертые сутки) до установления эффективной терморегуляции на девятые сутки (II этап развития) характеризуется высокой скоростью понижения порогов, уменьшением латентных периодов и длительности слуховых вызванных потенциалов, быстрым ростом амплитуды ответа, т.е. удовлетворяет требованиям критического периода организации систем. Акустическая стимуляция в течение I и II этапов развития обеспечивает настройку слуховой чувствительности на собственную вокализацию и сигналы родителей. Этот период является сенситивным периодом становления акустической коммуникации.

Исследования развития слухового анализатора мухоловки-пеструшки показали значительную зависимость характера развития слуховой чувствительности от ряда факторов: акустической активности родителей, акустической и, по-видимому, любой другой активности самого птенца и сибсов, от температуры среды и, следовательно, от гнездового поведения родителей. Именно установление эффективной терморегуляции и константной, независимой от внешней температуры тела позволяет птенцу осуществлять анализ временных параметров акустического сигнала и позволяет слуховой чувствительности окончательно сформироваться в высокочастотном диапазоне. Само установление эффективной терморегуляции связано с фундаментальными характеристиками энергетики - метаболизмом и теплопроводностью.

Важную роль в управлении поведением птенца играет ритмическая организация акустических сигналов. Сигнал тревоги у мухоловки-пеструшки ритмичен, максимальный эффект оборонительной реакции у птенцов имеет место, когда сигнал тревоги издают и самец и самка, что дает частоту следования около четырех в секунду. Важно, то песня, как и пищевой сигнал, начиная с пятых суток «отменяет» оборонительную реакцию и увеличивает уровень локомоторной, акустической и эмоциональной активности птенцов. В результате птенцы ранних (в условиях повышенного песенного фона за счет соседей) и поздних выводков имеют различие еще и по этому фактору.

Темпы созревания слухового анализатора и их характеристики определенным образом зависят от поведения родителей. У родителей, обладающих высокой акустической активностью и адекватным ритмом обогрева птенцов, потомство должно расти в более обогащенной сенсорной информацией среде и развитие птенцов происходит наиболее полноценно в морфофизиологическом плане. Этот процесс протекает под воздействием эндогенных и экзогенных факторов, соотношение между которыми меняется в зависимости от географического положения популяции и локальных условий.

Гнездовой консерватизм. У большинства птиц довольно четко выражен гнездовой консерватизм: после успешного гнездования на следующий год птицы возвращаются на свой гнездовой участок и либо восстанавливают старое гнездо (хищники, утки и др.), либо где-то поблизости строят новое. При неудачном гнездовании (гибель яиц или птенцов) птицы на следующий год возвращаются в свой район, но обычно занимают другой участок. Повторное гнездование в знакомой местности облегчает поиск пищи и укрытий, помогает избегать хищников и т. п. Достигшие половой зрелости молодые птицы для размножения прилетают на свою родину, но обычно поселяются на более или менее значительном расстоянии (километры и даже десятки километров) от места гнезда, где они вывелись. Менее отчетливо выраженный гнездовой консерватизм молодых птиц приводит к перемешиванию популяции и предотвращает инбридинг, обеспечивает возможность расселения и т.-д.

Тема 5

КОЛОНИАЛЬНОСТЬ

Колониальность у позвоночных возникла независимо в разных классах. Среди птиц она описана в 47 семействах, причем среди морских птиц 93% видов колониальны. Возникновение и развитие колониальности у птиц, как и у других позвоночных, возможно при наличии ряда факторов или условий, которые можно разделить на обязательные и необязательные.

Во многих группах птиц есть **колониальные** виды, гнездящиеся большими скоплениями. Территориальность у них тоже отчетливо выражена, но размеры охраняемой территории сокращаются до нескольких квадратных метров (гуси и др.) или еще меньше. У многих чаек, пингвинов, олуш и других активно защищается лишь пространство, куда сидящая на гнезде птица может дотянуться клювом; расстояния между центрами гнезд в этом случае сокращаются до нескольких десятков сантиметров. У кайр, насиживающих свое единственное яйцо на голых скалах, охраняется лишь участок, где лежит яйцо (т. е. площадь примерно 10 X 10 см). На одном квадратном метре скалистого уступа может гнездиться до 10 и более пар кайр.

Колониальность свойственна видам, питающимся массовыми кормами и собирающим их на большом расстоянии от гнездовой колонии. Особенно много колониальных видов среди гнездящихся по побережьям морских птиц (веслоногие, трубконосые, чайковые, чистиковые и др.). Колониальность свойственна и части видов, населяющих берега крупных внутренних водоемов (фламинго, многие цапли и ибисы, некоторые бакланы, чайки и крачки и др.). Реже отчетливая колониальность встречается среди наземных птиц: ряд видов ткачиков (в том числе и у воробьев, особенно в южных районах), грачей береговых ласточек, розовых скворцов, стрижей-саланганов, гуахаро (козодоеобразные) и некоторых других. У африканского общественного воробья *Philetairus socialis* под общей совместно построенной крышей располагается рядом друг с другом до 200—400 индивидуальных гнезд.

Многие колониальные птицы **совместно активно и успешно защищают свою колонию** от наземных и пернатых хищников: так, многие чайки и крачки отгоняют лисиц, песцов, ворон и др.

В других случаях колониальное гнездование может быть средством **пассивной защиты**: многие хищники не осмеливаются приблизиться к массе кричащих птиц, хотя те активно не защищаются (кайры, олуши, пеликаны и др.).

В обоих случаях обычна меньшая смертность яиц и птенцов в центре колонии по сравнению с ее периферией, в более плотно населенных участках колонии по сравнению с участками, где птицы гнездятся более редко. Это установлено для кайр, многих чаек и других видов.

Интересно, что около колоний птиц, активно защищающих свое гнездовье (чайки, крачки и др.), нередко отчетливо выражена концентрация гнезд ряда одиночно гнездящихся видов: мелких куликов (фифи, травники и др.) и уток (хохлатые чернети, чирки, кряквы и др.). Здесь же уместно отметить, что многие птицы стремятся гнездиться и около одиночно гнездящихся видов, активно защищающих свои гнездовые участки. Так, в стенках гнезд орлов нередко гнездятся воробьи. В непосредственной близости от гнезд таких сильных хищников, как белая сова, соколы кречет) и сапсан, мохноногий канюк, гнездятся гуси, казарки, гаги, кулики. Дело в том, что около гнезда в особенно сильной форме проявляется рефлекс защиты, подавляющий рефлекс кормодобыывания; хищник не реагирует на поселившихся рядом особей видов, на которых он активно охотится вдали от гнезда, и, активно защищая свое гнездо, защищает и гнезда своих «соседей».

Вероятно, колониальность формировалась под преимущественным воздействием двух факторов: **недостатка подходящих мест для постройки гнезд и воздействия хищников**. Непременное условие колониальности — наличие достаточного количества пищи.

Колониальные виды кормятся значительно дальше от своих гнезд, чем одиночно гнездящиеся виды. Розовые скворцы летают за кормом на 5—10 км от колонии, кайры, чайки и другие виды — за 20—40 км, а альбатросы — даже за сотни километров. У разных видов значение этих факторов неодинаково. Для кайр, бакланов, олуш и других недостаток мест гнездования и воздействие хищников, видимо, в равной степени способствовали формированию колониальности. Для многих видов чаек, вероятно, более существенным было воздействие хищников. Для береговых ласточек, ткачей, стрижей-саланганов, возможно, главенствующим фактором был недостаток подходящих мест для гнездования.

Можно выделить и **промежуточный тип гнездования** — групповой: гнезда отдельных пар расположены дальше друг от друга, чем при колониальном гнездостроении (метры — десятки метров); от особей своего вида защищается относительно небольшой участок около гнезда, а при приближении к гнездовой хищника на него активно нападают все члены группы. Такими группами гнездятся дрозды-рябинники, многие скворцы (в том числе и обыкновенный), кобчики, местами коршуны, грифы и др. Корм эти птицы собирают за пределами охраняемой территории.

В подотряде чаек (*Lari*) мы находим весь спектр плотности гнездования — от одиночно-территориальных длиннохвостого и среднего поморников до облигатно-колониальных пестроносы крачки, морского голубка, черноголового хохотуна. В семействе чаек можно проследить все вариации от невысокой (для чаек) плотности гнездования у розовой чайки до облигатной колониальности перечисленных выше видов. Подобное разнообразие колониальных структур прослеживается и на уровне взятых отдельно подсемейств чаек и крачек.

Более того, даже если мы возьмем группы подродового ранга, например, достаточно четко очерченную группу озерной чайки, то и здесь можно отметить спектр различных типов колониальности — от диффузно-гнездящихся факультативно-колониальных видов (*Larus serranus*, *Larus maculipennis*) через плотно гнездящуюся факультативно-колониальную буроголовую чайку к облигатной колониальности морского голубка. Подобный ряд можно выстроить и в группе крупных белоголовых чаек: от диффузной факультативной колониальности большинства видов этой группы через плотно гнездящуюся факультативно-колониальную *L. delawarensis* к, по-видимому, облигатной колониальности *L. (belcheri) atlanticus*. Если мы будем рассматривать не степень колониальности, а, скажем, степень развития гнездового консерватизма в том же подотряде чаек, то снова получим повторение рядов изменчивости на уровнях от подотряда до подрода.

Другой пример — подсемейство песочников (*Calidridinae*). Для него характерно большое разнообразие форм взаимоотношений брачных партнеров. В подсемействе отмечена моногамия, полиандрия, «сдвоенное гнездование», полигиния и промискуитет. Такое же разнообразие брачных отношений характерно и для рода *Calidris* (за исключением, возможно, лишь промискуитета). У подрода *Pisobia* из этого списка отсутствует только промискуитет, у подрода *Erolia* — еще и «сдвоенное гнездование». Если же анализировать разнообразие форм участия самцов и самок в заботе о потомстве, то здесь все эти систематические группы разного уровня выглядят одинаково: во всех таксонах насиживать кладку и водить птенцов могут как только сами самки или только самцы, так и совместно самцы и самки.

Примеры повторения пространственно-этологических структур на разных таксономических уровнях можно найти и в отряде Passeriformes. Здесь весь спектр от одиночно-территориального гнездования до поселения в плотных и очень плотных колониях прослеживается как на уровне самого отряда, так и на уровне ряда семейств (*Ploceidae*, *Icteridae*, *Sturnidae*, *Corvidae*, *Hirundinidae* и родов *Passer*, *Corvus* и др.).

Подотряд чистиковых, включает виды, которые характеризуются как одиночным гнездованием (все пыжики), так и колониальным — вплоть до облигатно-колониального (оба вида кайр).

В период широкой адаптивной радиации параллельно с активным освоением новых экологических ниш происходит быстрое формирование максимально возможных для данной систематической группы вариантов социальных структур. Образование их на первых порах идет, по-видимому, относительно независимо от требований внешних условий. Могут формироваться структуры в долговременном плане не оптимальные для данного характера использования территории, экологии, питания и д. Затем, по мере отбора отбором неудачных и оставления наиболее благоприятных вариантов, их разнообразие уменьшается.

Отбор шлифует сформировавшиеся социодемографические системы. Одновременно он способствует их специализации и препятствует обратимости развития. Подобная заостренность усиливается пропорционально времени действия отбора в одном направлении. В качестве примера можно сравнить облигатную колониальность у чайковых птиц, жестко запрограммированную и сцепленную с определенными особенностями гнездования и экологическими характеристиками и плотное гнездование индийского воробья, который может гнездиться и громадными плотными колониями, и небольшими группами, и отдельными парами. И если облигатная колониальность у чаек явно закреплена генетически, то различия в плотности гнездования индийского воробья могут представлять собой лишь адаптивные модификации единого типа социальной организации.

МЕСТО КОЛОНИАЛЬНОСТИ ПТИЦ СРЕДИ ДРУГИХ ТИПОВ АГРЕГАЦИЙ У ЖИВОТНЫХ

Исследователи сталкиваются со столь большим разнообразием структурных и экологических воплощений колониальности у птиц, что единственным выводом оказывается заключение о невозможности выявить в настоящее время содержательно богатые, не тривиальные инварианты (организационные и функциональные) колониальности пернатых.

В основе альтернативного подхода, который предлагается обсудить, лежит предположение, что самые общие закономерности эволюции и функционирования колониальности у птиц относятся к числу **универсальных закономерностей существования компактных группировок животных.**

4 критерия колониальности:

- 1) дискретность агрегаций;
- 2) интегрированность, определяющая успех размножения;
- 3) компактность расположения гнезд
- 4) фуражировка членов колонии за ее пределами.

Критерий 1, вероятно, не является специфическим только для колониальных видов птиц, поскольку контагиозное (пятнистое) распределение гнезд характерно также для типично территориальных видов.

Критерий 2 едва ли имеет смысл вводить в определение колониальности, ибо представления об организационной целостности колонии (синхронизация, информационное единство, совместная защита) есть не более, чем гипотеза, нуждающаяся в тщательной проверке.

Критерии 3 и 4 взаимозависимы, так что первый из них с неизбежностью требует второго — по крайней мере, в тех случаях, когда речь идет о животноядных видах; крошечный гнездовой участок не в состоянии предоставить сколько-нибудь существенных кормовых запасов для хозяев гнезда. Что касается растительноядных

колониальных птиц (таких, например, как белый гусь — *Chen caerulescens*), то у них существенная часть корма может потребляться в границах индивидуальных территорий, в пределах колонии, то есть в данном случае критерий 4 вообще не работает.

В итоге единственным постоянным и специфичным признаком колониальности оказывается компактность гнездовых агрегаций (критерий 3). Однако степень компактности варьирует в широких пределах, так что «разреженные колонии» (характерные, в частности, для ряда видов поморников) иллюстрируют собой связующее звено между колониями в узком смысле слова и компактными поселениями территориальных видов. Классификационная граница между теми и другими может быть проведена лишь условно. Стоит подчеркнуть, что степень компактности гнездовых группировок подчас широко варьирует даже в пределах одного и того же вида, что создает дополнительные трудности при попытках однозначного разграничения «колониальных» и «территориальных» видов.

Многообразие структурных вариантов колониальности у птиц обязательно не только широкой вариабельности по признаку компактности, но также структурному разнообразию элементарных ячеек, слагающих колонию. По этому последнему признаку у птиц выделяется 4 типа колоний:

1. Элементарные ячейки представлены отдельными особями (самками, опекающими собственное гнездо). Какие-либо устойчивые персонализированные связи между половыми партнерами отсутствуют, копуляции имеют место за пределами колонии. Это так называемые промискуитетные колонии, описанные у ряда видов южноамериканских кассиков из сем. *Icteridae*.

2. Элементарные ячейки представлены моногамными парами.

3. Элементарные ячейки представлены полигиническими семейными группами (например, у ряда видов трупалов из сем. *Icteridae*).

4. Элементарные ячейки первого порядка представлены моногамными парами либо полигиническими семейными группами, но отличие от типов 2 и 3 такие ячейки объединены в ячейки второго порядка. Все члены этой ячейки (или группировки) второго порядка строят общее «составное» гнездо. Колония в целом представляет собой группировку третьего порядка. Такие колонии описаны, в частности, у некоторых видов африканских ткачиков *Ploceida*.

Каждый из названных 4 типов колоний может быть в принципе представлен тремя вариантами: предельно компактным, умеренно компактным и разреженным.

Предлагаемая классификация в контексте данной работы необходима нам как основа для выявления структурных аналогий между гнездовыми колониями птиц и репродуктивными группировками других животных. Оказывается, все 4 основных типа колоний птиц имеют свои структурные аналоги как у прочих позвоночных, так и у беспозвоночных.

Это заставляет еще раз вспомнить, известную истину, согласно которой самые разнообразные сочетания причин зачастую приводят к внешне сходным результатам. Такое сходство может быть во многом следствием общих, имманентных законов саморазвития структур. В качестве одного из таких законов предложено рассматривать так называемый «принцип усиления флуктуации», который в популяциях животных уже сам по себе, вне каких-либо специальных внешних (экологических) воздействий должен теоретически приводить к формированию компактных, пространственно разобщенных агрегаций особей, скоплений моногамных пар либо семейных групп иного типа.

Легко видеть, что одна лишь пространственная близость (компактность) не является достаточным условием истинной интеграции социума. Реально интеграция возникает в тот момент, когда происходит переход от «бессвязной однородности к определенной и сплоченной разнородности». В этом смысле интегрированными

колониями у птиц могут быть названы лишь такие, в которых имеет место разделение функций. Примером может служить колония-коммуна, состоящая из одной размножающейся пары и многих особей-помощников, участвующих в постройке «составного» гнезда. Существование таких колоний предполагается у некоторых видов африканских ткачиков.

Что касается тех колоний птиц, которые служат стандартными объектами изучения (например, колонии чайковых или веслоногих), то здесь специфика социодемографических процессов определяется, по-видимому, лишь эффектами скученности. В основе взаимоотношений членов колонии лежит взаимный антагонизм, который при увеличении компактности (например, у так называемых облигатно-колониальных видов) оказывает преимущественно отрицательное влияние на репродуктивный успех. В качестве проявлений мутуализма и кооперации можно было бы рассматривать такие явления, как синхронизация гнездования (эффект Дарлинга), обмен информацией о кормовых ресурсах и коллективная защита от хищников. Однако реальных свидетельств мутуализма и кооперации у облигатно-колониальных видов пока что совершенно недостаточно.

В связи со сказанным возникает интересная проблема: имеют ли колонии птиц какую-либо собственную специфику помимо компактности расположения гнезд и тех дезорганизующих эффектов, которые являются неизбежным следствием переуплотнения

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ТИП КОЛОНИАЛЬНОГО ГНЕЗДОВАНИЯ МОРСКИХ ПТИЦ

Колониальность у позвоночных возникла независимо в разных классах. Среди птиц она описана в 47 семействах, причем сред морских птиц 93% видов колониальны. Возникновение и развитие колониальности у птиц, как и у других позвоночных, возможно при наличии ряда факторов или условий, которые можно разделить на обязательные и необязательные.

К обязательным условиям относятся пространственное разделение кормовых и гнездовых биотопов, причем площадь кормового биотопа должна быть несравнимо больше площади гнездового биотопа; часто кормовые биотопы представляют объемные пространства. Пища в кормовых биотопах должна быть обильной находиться на расстоянии, не превышающем максимально возможного кормового разлета птиц. Использование определеной пищевой ниши ведет к морфологическому приспособлению птиц к данному способу кормодобывания, формирует морфологические особенности птицы. Фактически пищевая ниша определяет путь к типу колониальности, по которому пойдет данный вид. Так, на пример, среди чистиковых виды, питающиеся таким обильным кормом, как пелагические виды рыб и зоопланктон, облигатно - колониальны, а чистики, эксплуатирующие донные виды рыб, могут гнездиться как отдельными парами, так и тысячными колониями. К этим же факторам, видимо, относится и плотность популяции вида. При ее значениях выше какого-то предела птицы начинают гнездиться колониально.

К необязательным факторам относятся межвидовая конкуренция, влияние хищников, климатические и микроклиматические условия, геоморфология и микрорельеф колоний, гидрологические условия.

Возьмем для примера кайр. По мнению Л. Сприна (1971), толстоклювая кайра возникла в плейстоцене в результате изоляции части популяции кайр в акватории Северного Ледовитого океана. Острова арктического бассейна доступны для наземных хищников, которые «заставили» кайр гнездиться на карнизах. Тонкоклювая кайра эволюционировала в бореальной зоне где была защищена от наземных хищников незамерзающим морем, и освоила для гнездования плоские части высоких островов.

Различия в местах гнездования повлекли за собой различия во многих аспектах поведения: реакция на пернатого хищника, тактика противников при борьбе за места гнездования, позы при приземлении и т. п. Различается у этих видов и локомоция на суше: тонкоклювая кайра хорошо ходит на пальцах, тогда как толстоклювая кайра использует этот способ передвижения крайне редко, предпочитая передвигаться на цевке. У тонкоклювой кайры на плоскостных колониях возникла особая пространственная структура, где есть охраняемые «ядра» и нейтральные территории, дающие возможность птицам передвигаться от «посадочных площадок» к своим «ядрам». Ничего подобного у толстоклювых кайр нет. Как видно из вышеизложенного, оба вида, формируясь из одного «исходного материала», под действием различных факторов были «разведены» по разным гнездовым биотопам, и, несмотря на то, что ареалы обоих видов перекрываются на значительной территории, гибридизации между этими видами не происходит.

Морфологические особенности птиц — размеры, вес, маневренность полета, способность взлетать с горизонтальной поверхности — определяют выбор гнездовых биотопов. Хорошо летающие и маневренные птицы, такие, как чайки и крачки, способны гнездиться на деревьях и плоских горизонтальных поверхностях независимо от веса и размера особей. Для пингвинов, крайне неповоротливых на суше, весовой критерий выбора гнездового биотопа равняется 3—4 кг. При меньшем весе птицы гнездятся в норах, пещерах и других укрытиях. Для летающих, но неманевренных видов птиц этот предел лежит в пределах одного килограмма (трубноносые, веслоногие, чистиковые).

Рассмотрим более подробно семейство чистиковых. Оно уникально среди морских птиц, поскольку, несмотря на небольшое число видов, в нем реализуются все типы развития птенцов, известные у морских птиц, и все типы гнездования — от одиночного до облигатно-колонияльного, есть здесь и открыто- и закрыто-гнездящиеся виды. Чистиковые, освоив подводный полет, утратили маневренность полета в воздухе, а вместе с ней и способность взлетать с ровной горизонтальной поверхности. Подводный полет «закрыл» для них возможность гнездиться на косах, низких островах и т. п. Этот гнездовой биотоп заняли чайки и крачки. Так же стала невозможна активная защита потомства от пернатых хищников, поэтому гнездиться открыто могут только крупные виды; кайры и бескрылая гагарка, поскольку только они способны противостоять крупным чайкам. Численность чистиковых на колониях, по крайней мере, кайр, может достигать нескольких сотен тысяч особей. При такой высокой численности птиц на колониях кайры и, возможно, бескрылые гагарки были поставлены во время репродуктивного периода перед рядом трудностей. Для защиты птенца от пернатых хищников один из родителей должен постоянно присутствовать на «гнезде», и хотя растущему птенцу необходимо все больше и больше корма, кормит его только один из родителей.

Кайры из сложившейся ситуации выходят следующим образом. Во-первых, родители приносят птенцам более крупную рыбу, чем та, которой питаются сами. Во-вторых, развитие птенцов идет по полувыводковому типу: они сходят на воду в возрасте около 3 недель, достигнув только 15—30% веса взрослых птиц. С более крупных колоний сходят более мелкие птенцы, поскольку кормовой разлет ограничен физическими возможностями птицы и составляет у кайр 80 км и на крупных колониях родителям труднее выкармливать птенцов.

Итак, полувыводковый тип развития птенцов открытогнездящихся чистиковых решает сразу две проблемы — растущие птенцы получают достаточное количество корма и становятся недоступными для пернатых хищников.

Все остальные виды колониальных чистиковых птиц из-за своего небольшого размера гнездятся в укрытиях. У ряда видов развился своеобразный тип облигатной колониальности, когда облигатная колониальность вида в целом сочетается с territori-

альностью отдельных пар, защищающих пространство около входа в нору. У закрытогнездящихся видов отпала необходимость охранять птенцов, и кормлением птенца после установления у него терморегуляции заняты оба родителя; птенцы развиваются по птенцовому типу и сходят на воду при весе 60 и более процентов веса родителей.

Возникает вопрос о **возрасте, при котором птенцы покидают гнездо**. Очевидно, чем раньше это происходит, тем меньше птенец подвергается воздействию хищников, что особенно актуально для открытогнездящихся видов. На наш взгляд, раннему сходу птенцов препятствуют два фактора. Во-первых, у них должна установиться нормальная терморегуляция. Во-вторых, их масса должна постигнуть пороговой величины, при которой удельная плотность птенца будет энергетически выгодной для самостоятельной добычи пищи. Необходимость достижения птенцами определенного веса подтверждается тем, что у выводковых и полувыводковых видов птенцы в море сопровождаются родителями. Так, птенцы всех четырех видов рода *Syntliboramphus* (включая *Endomichura*), развиваясь по выводковому типу, сходят на воду в возрасте 1,5—3 дней при весе 28—38 г, но семейные пары распадаются только тогда, когда птенцы почти достигают веса взрослых птиц. У птенцовых видов птенцы сходят в море без сопровождения родителей и сразу же способны кормиться самостоятельно. Среди этой группы птиц прослеживается такая закономерность: у более мелких птиц на воду сходят относительно более крупные птенцы.

В заключение приведем **возможную схему возникновения колониальности**. Вид, у которого кормовые и гнездовые биотопы разделены в пространстве, уже имеет возможность гнездиться колониально. Приспособление вида к пищевой нише ведет к морфологическому изменению особей, а уже этот морфологический тип, взаимодействуя с необязательными факторами и условиями, определяет выбор гнездового биотопа. Пищевая ниша, как современная, так и та, в которой формировался вид, определяет выбор типа колониальности, а тип колониальности в свою очередь влияет на биологию вида.

КОЛОНИАЛЬНОСТЬ «НЕКОЛОНИАЛЬНЫХ» ВИДОВ ПТИЦ

Под колониальностью понимается один из способов гнездования птиц в частности в тесном соседстве друг с другом, то есть это явление специфично для репродуктивного периода. Колониальность — объективно существующая реальность, в первоначальной своей основе сугубо экологическое явление, сопровождающееся изменениями в поведении, морфологии, анатомии и физиологии и других сторонах биологии видов. Фактически колониальность является частным случаем бисоциальности, то есть явно выраженного стремления особей одного или разных видов к общению с себе подобными, установлению между ними различного рода контактов.

Многообразие форм проявления колониальности у разных видов животных, а также в рамках одного вида в разных экологических условиях, делает это явление универсальным. В классе птиц данное явление распространено довольно широко. В мягких формах (факультативная колониальность) оно, как правило, способствует процветанию вида, который при данной стратегии размножения осваивает субоптимальные и даже пессимальные по ряду параметров местообитания (нехватка гнездопригодной территории, удаленность источников пищи от мест гнездования, давление хищников и др.). В жестко фиксированных формах (облигатная колониальность) оно ведет зачастую к деградации вида (например, у реликтовой чайки), что является исключением и противоречит ходу биологического процесса.

Общепринятое деление птиц на «колониальных» и «неколониальных», то есть одиночно гнездящихся, довольно условно, за исключением ряда крайних форм, относимых к категории «облигатных». Они являются противоположными полюсами единого линейного процесса размножения. В разных условиях большинство видов птиц может использовать разные стратегии размножения (гнездования), причем доля их в

различных систематических группах различна. Видов с крайними вариантами (облигатно-колониальные) немного, большинство колониальных птиц, как показывают анализ литературных данных и наш наблюдения 1971—1990 гг., может в определенных условиях гнездиться поодиночке (например, грач, кудрявый пеликан, серая цапля, черношейная поганка и др.) или отдельными парами в колониях массовых видов — организаторов смешанных или многовидовых колоний. И наоборот, сугубо одиночно гнездящиеся виды могут легко переходить к колониальному или протоколониальному типу гнездования (например, лебедь-шипун, чомга, серошекая поганка, скворец, деревенская ласточка, пустельга, кобчик и др.).

Особый интерес представляют смешанные гнездовые скопления (колонии) птиц разных видов, а именно: феномен совместного их гнездования, причины его возникновения и механизмы функционирования. Этому способствует ограниченность гнездопригодных стаций, совпадение экологических требований особей разных видов к гнездовой стации и местам расположения гнезд; частичное или полное разделение гнездовых и кормовых территорий, снижение уровня внутри- и межвидовой агрессивности, различия в ритме сезонной и суточной активности и другие факторы. В смешанных колониях всегда выделяется один или несколько «видов-организаторов», характеризующихся набором следующих признаков: крупные размеры тела, ранние сроки гнездования, агрессивное поведение, многочисленность, пониженная межвидовая агрессивность к соседям (не врагам и хищникам!), низкий уровень внутривидовой агрессивности, стремление к совместному гнездованию, яркая, бросающаяся в глаза окраска тела, развитая акустическая сигнализация, резко выраженные оборонительные реакции, защита общей территории колонии (серая цапля, серебристая, сизая, озерная чайка, грач и др.). К видам-организаторам смешанных поселений относятся и «неколониальные» — сапсан, белая сова, лебедь-шипун, орлан-белохвост, лысуха и др.). Характерными признаками «сопутствующих видов» таких поселений являются: поздние сроки гнездования, высокая экологическая валентность в выборе стаций и мест гнездования, низкий уровень внутри- и межвидовой агрессивности, терпимость к соседям, покровительственная окраска, слабые оборонительные. Реакции на хищника или их отсутствие, низкий уровень акустической активности, разобщенность гнездовой и кормовой территории, нередко и токовой (поганки, многие виды уток, мелких цапель, воробьиные и др.). Для смешанных поселений характерна значительная динамика видового состава, численности и плотности гнездования в ходе гнездования значительная устойчивость к хищникам. Основные критерии поселений показаны в таблице.

В состав смешанных поселений входят как типичные колониальные так и в норме одиночно-гнездящиеся виды птиц. В условиях низкой численности для первых данный способ гнездования позволяет им успешно размножаться даже в «одионом» состоянии и (для облигатно-колониальных видов, например). Для вторых повышает успешность их гнездования и является одной из ступеней перехода к колониальному типу гнездования. Эволюция структуры смешанных поселений шла и идет вслед за трансформацией и эволюцией ландшафтов (в первую очередь, видовой структура) и биотопов (видовой состав, пространственно-временные связи), определяется географической зональностью, уровнем состоянием численности каждого вида, их экологической пластичностью и валентностью. Предположительно можно говорить о наличии сопряженной эволюции видов, составляющих смешанные поселения, приводящей к морфологическим, экологическим, трофическим, этологическим адаптациям и коадаптациям как по отдельному признаку, так и по их совокупности. Таким образом, колониальность у птиц носит динамичный характер, зависит от истории и экологии вида, конкретной экологической обстановки; может принимать различные формы, вплоть до крайних. Как один из вариантов стратегии размножения птиц колониальность при-

нимает разные формы тактик и, в конечном итоге, способствует повышению успешности гнездования и размножения в целом.

Встречаемость колониального типа гнездования у птиц Палеарктики

Отряд	Количество видов			
		только колониальный	только одиночный	оба типа
Гагарообразные	5	0	5	0
Ржанкообразные	5	1	0	4
Трубноносые	15	15	0	0
Пеликанообразные	12	12	0	0
Аистообразные	25	7	5	13
Гусеобразные	58	2	51	5
Соколообразные	52	0	47	5
Курообразные	21	0	21	0
Журавлеобразные	24	0	24	0
Ржанкообразные	134	20	63	51
Голубеобразные	18	0	16	2
Кукушкообразные	6	0	6	0
Совообразные	18	0	18	0
Козодоевообразные	3	0	3	0
Стрижеобразные	5	2	0	3
Ракшеобразные	11	1	9	1
Дятлообразные	15	0	15	0
Воробьинообразные	338	14	303	21

ГРУППОВЫЕ ПОСЕЛЕНИЯ НЕКОЛОНИАЛЬНЫХ ПТИЦ

Самой существенной и самой заметной особенностью гнездования колониальных птиц можно считать их стремление формировать плотные поселения. Это заставляет птиц распределиться по местообитаниям не равномерно и не случайно, а формировать выраженные агрегации.

О том, что не только колониальные, но и типичные одиночно гнездящиеся птицы склонны занимать территории неподалеку друг от друга, было замечено давно. Отмечали эту особенность у зяблика, который общеизвестен как выраженный территориал. Поселения (агрегации территорий) были названы общим способом распределения в пространстве практически для всех лесных певчих птиц.

ПРИМЕРЫ ПАРЦЕЛЛЯРНОСТИ

Просматривая литературу по птицам Субарктики, можно выделить целый ряд видов, привлекающих внимание исследователей именно своей склонностью образовывать гнездовые агрегации. Из куликов эта особенность ярко выражена у белохвостого песочника, причем в разных частях ареала — от Финляндии до Чукотки.

Известно это и для других песочников: большого; перепончатпалого, красношейки, дутыша, а также для грязовика. У среднего кроншнепа, у которого ярко выраженные поселения были найдены на Ямале А. А. Естафьев (1977) в северной тайге Коми АССР обнаружил очень плотное поселение (12 пар на 0,4 км²). У галстучников группы из трех-четырёх пар встречали на Мурманском побережье, на Чукотке. На Ямале мы нашли поселения и других куликов: хрустана, щеголя, малого веретенника, тулеса, камнешарки, бурокрылой ржанки, круглоногого плавунчика. На Чукотке известны очень плотные поселения камнешарки (до четырех гнезд на 0,5 га) и у щеголя (гнезда в 20 м одно от другого).

На границах ареалов можно заметить мозаичность распределения и стремление к агрегативности неколониальных воробьиных, что в более южных районах далеко не всегда удается увидеть на почти сплошном ареале. В данном случае под поселениями мы понимаем группы из нескольких примыкающих друг к другу территорий при отсутствии пар этого вида в аналогичных окрестных местообитаниях. Из воробьиных птиц Ямала мы такую парцеллярность обнаружили у рогатого и полевого жаворонка, желтой, желтоголовой и белой трясогузок, лугового конька, пеночки-веснички, дрозда-белобровика, сибирской завирушки, камышевки-барсучка, серого сорокопута, полярной овсянки. Все эти виды встречались и одиночными парами.

Пожалуй, из изученных нами воробьиных самым склонным к групповому гнездованию видом можно назвать пеночку-зарничку. Склонность зарнички селиться группами подмечена и в других частях ее ареала — на Приполярном Урале, в енисейской тайге и в Туве.

Скопления очень плотно гнездящихся пар довольно часто обнаруживали у чечетки. Несколько раз такие скопления находили в колониях дроздов-рябинников, но это вовсе не обязательное условие. У чечеток, гнездящихся с повышенной плотностью, была достоверно более высокая плодовитость.

В приведенных примерах групповые поселения очевидны группы из гнездящихся по соседству птиц были отделены других птиц своего вида большими расстояниями.

Насколько же агрегативность неколониальных птиц присуща именно субарктам по сравнению с птицами более южных широт?

Вряд ли можно сказать, что неколониальные птицы Субарктики птицы более южного распространения по своей склонности образовывать агрегации заметно отличаются. Характер распределения в пространстве, свойственный виду в какой-то одной точке ареала, скорее всего, будет таким же и в других районах. Если же какие-то отличия есть, то они, скорее, обусловлены не зональными условиями.

ОБЛИГАТНОСТЬ И ФАКУЛЬТАТИВНОСТЬ ГРУППОВЫХ ПОСЕЛЕНИЙ

Иногда возникает подозрение, что для некоторых видов агрегированность может быть так же необходима, как для типично колониальных птиц.

Рассмотрим процесс формирования территориальной структуры и ее особенности у некоторых изученных нами видов в условиях различной плотности.

У всех изученных нами птиц схема формирования поселений очень сходна: сначала образовывалось рыхлое поселение, (которое затем уплотнялось путем вселения новых особей. В качестве примеров можно рассмотреть динамику территориальной структуры овсянки-крошки, пеночки-веснички, камышевки-барсучка, юрка.

Интересный материал для анализа представляют картосхемы распределения территориальных самцов или гнездящихся пар на одних и тех же контрольных площадках в разные годы. В качестве только одного примера показано распределение территорий самцов овсянки-крошки в кустарниковой тундре.

При низкой плотности, когда большие площади пригодных местообитаний оставались незанятыми, пары поселялись обособленно, когда коммуникативные связи между ними были либо затруднены, либо вообще невозможны из-за больших расстояний. При наличии взаимной аттракции пары могли бы поселяться вплотную друг к другу.

Другой пример — распределение пар, казалось бы, такого «социального» вида, как краснозобый конек. При относительно высокой плотности на Южном и Среднем Ямале пространственная структура населения у этого вида представляет собой почти непрерывную мозаику из примыкающих друг к другу (точнее — перекрывающихся) территорий, а на Северном Ямале — это отдельные пары, с большими промежутками между ними.

В целом можно сказать, что из изученных неколониальных птиц Субарктики, в той или иной мере склонных к образованию парцелл, нет ни одного вида, для которого такая парцеллярная структура при распределении по местообитаниям проявлялась бы всегда, т. е. можно было бы предположить, что она облигатна. Пожалуй, только пеночка-зарничка поселялась всегда изолированными «парцеллами».

Несомненно, что для многих видов коммунальность гнездования может давать какие-то преимущества, повышающие успешность репродуктивного периода: оповещение об опасности, коллективную защиту от хищников и др. Однако, видимо, эти выгоды не настолько существенны, чтобы формирование гнездовых группировок стало облигатным.

О СТАТУСЕ ГНЕЗДОВЫХ АГРЕГАЦИЙ

Практически ни один из потомков птиц, состоящих в парцелле, не попадает на это место при достижении половой зрелости. У многих видов и взрослые птицы не возвращаются на места прошлогоднего гнездования, так что состав парцеллы формируется всего на один сезон.

Видов, потомки которых возвращаются в район рождения, зарегистрировано очень мало. Известно, что доля возврата максимальна у: пеночек в северной тайге (2—4 %) при дисперсии в сотни и тысячи метров. При таких масштабах консерватизма и дисперсии можно говорить о генетической преемственности населения птиц какого-то района, но никак не парцеллы, состоящей всего из нескольких пар или десятков пар, как чаще всего бывает. Следовательно, эти группировки никак не могут быть эволюирующими единицами или единицами отбора.

ЭЛЕМЕНТЫ СОЦИАЛЬНОСТИ В ПОВЕДЕНИИ НЕКОЛОНИАЛЬНЫХ ПТИЦ

Помимо признаков пространственного распределения, следует рассмотреть ряд экологических и поведенческих черт и сравнить колониальных и неколониальных птиц в функциональном аспекте.

ОСОБЕННОСТИ КОЛОНИАЛЬНОГО ГНЕЗДОВАНИЯ ГУСЕОБРАЗНЫХ

Вопрос о частоте встречаемости колониального гнездования в пределах отряда усложняется проблемой выбора критериев колониальности. Несмотря на всю сложность этой проблемы, можно попытаться применить формальные критерии колониальности для выявления отличительных особенностей колониального гнездования гусеобразных.

Прежде всего, плотность гнездования гусеобразных достигает весьма значительных величин в поселениях различных представителей отряда.

Так, колонии лебедей-шипун известны уже давно, а в настоящее время они появляются все чаще, что связано с повышением численности этих птиц. Дистанции между гнездами лебедей в колониях могут не превышать 2 м.

Среди гусей обычны колонии у короткоклювого гуменника, однако они часто встречаются и у серых гусей. Отмечено колониальное гнездование у гуменника и белолобого гуся. Очень высокая плотность гнездования наблюдается в колониях гуся Росса и белых гусей (до 300 гнезд/га), почти такой же величины достигает этот показатель в колониях канадских казарок. Дистанции между гнездами горных гусей, гнездящихся на горных островах, — 0,4—1,5 м.

Характерно, что плотность гнездования уток бывает даже более высокой, чем у «настоящих» колониальных гусей и казарок. Так, на островах плотность гнездования кряквы и серой утки может превышать 300 гнезд/га. Важно, что наибольшего значения этот показатель достигает в тех биотопах, где растительность обеспечивает скрытое расположение гнезд. В зарослях, кустарнике, на острове плотность гнездования уток может достигать 600 гнезд/га. При дефиците пригодной для гнездования территории наблюдаются смешанные колонии речных и нырковых уток, причем плотность гнездования хохлатой чернети достигает 240 гнезд/га. Наличие плотного гнездования отмечено и у других нырковых (белоглазого нырка, морской чернети), есть скопления колоний крохалей, морянок, каменушек, турпанов. Характерно, что гон нырковых и морских уток почти всегда приурочены к колониям чайковых птиц. В колониях чаек гнездятся и гуси (пискулька, черная и краснозобая казарка, гуменник) и речные утки (кряква, шилохвость, широконоска и др.). Колонии пеганок и огарей, расположенные на земле, найдены именно на островах, (особенно высока плотность гнездования в колониях обыкновенной гаги (до 4 гнезд/м, расположенных на морских островах, однако столь же тесным может быть расположение гагачьих гнезд в колониях около гнезд белых сов).

Большинство северных гусеобразных, для которых характер колонии, гнездится на островах, где отсутствуют крупные хищники, в дельтах рек, на небольших островках в море и озерах, на косах и в речных каньонах. Именно в таких биотопах отмечалась наибольшая плотность гнездования этих птиц. Плотные скопления гнезд встречаются у представителей почти всех триб гусеобразных, так что легче указать исключения, к которым можно отнести, например, лебедя-кликуна с ярко выраженной территориальностью и одиночным гнездованием. Помимо того, колониальное гнездование нехарактерно для специализированных видов-дуплогнездников и ряда видов, численность которых в настоящее время просто мала. Плотно гнездящиеся гусеобразные характеризуются самыми различными типами питания — от зеленоядных (гуси), видов со смешанным питанием (речные лебеди) до специализированных ихтиофагов (крохали) и малакофагов (гаги). Большинство уток кормится только в воде и никак не использует гнездовую территорию в качестве кормовой, и раз более «колониальны» гуси и казарки, питающиеся наземной растительностью, они кормятся около гнезда, однако при высокой плотности гнездования размеры гнездовых участков явно недостаточны для обеспечения крупных птиц малокалорийным кормом. К тому же многие гуси, а в особенности казарки, часто гнездятся в местах, лишенных растительности, и кормятся в таких случаях за пределами колонии.

В поселениях гусеобразных трудно выделить признаки агрегированности, которые могли бы служить критерием колониального гнездования. Однако у некоторых видов все же отмечено совместное окрикивание хищника (обыкновенная гага), у белых гусей плотное гнездование может затруднить проникновение хищника в глубь колонии. Наибольшую роль в защите от хищников играло, по-видимому, взаимное оповещение об опасности. Другим проявлением агрегированности поселений служит наличие социальной стимуляции, выражающееся в стремлении птиц поселиться близости к уже существующим гнездам (несмотря на сопротивление их хозяев). На это указывает и образование скоплений гнезд при избытке пригодной для гнездования территории. Поэтому нельзя рассматривать скопление гнезд гусеобразных только как прямое следствие дефицита пригодной для гнездования территории для мест, недоступных для хищников, следует учитывать и явление

социального притяжения. Одним из следствий такого явления выступает массовое проявление гнездового паразитизма, столь характерное для колоний гусеобразных. Известно, что это явление широко распространено в колониях белых гусей и обыкновенных гаг, однако оно отмечается у подавляющего большинства гусеобразных независимо от способа гнездования, а некоторые виды специализированы в таком размножении (черноголовая утка). Интересно, что из-за высокой степени самостоятельности выводковых птенцов гусеобразных межвидовой гнездовой паразитизм также не бесполезен даже при подкладывании яиц в гнезда неблизкородственных видов (смешанные кладки пеганки и длинноносого крохале, нырковых и речных уток и даже откладка гусями яиц в гнезда хищных птиц). Само наличие гнездового паразитизма нельзя считать достаточным признаком колониальности, поскольку оно распространено и при одиночном гнездовании, но массовое подкладывание яиц в колониях является следствием высокой плотности гнездования и становится взаимовлияющим фактором. По нашему мнению, скопления гнездящихся лебедей, гусей и уток все же являются колониями. Колониальность у гусеобразных распространена значительно шире, чем это принято считать, при этом она наблюдается среди представителей, характеризующихся самыми разными размерами тела, питанием, окраской, принадлежащих к разным таксономическим группам. Плотность гнездования у многих видов сходна с таковой у факультативно-колониальных видов других отрядов. Колониальное гнездование ярче всего проявляется в биотопах с оптимальными условиями гнездования, характеризующихся повышенными защитными свойствами.

Отсутствие выраженной территориальности у уток отличает их от явно территориальных лебедей, гусей и казарок, самцы которых к тому же держатся рядом с гнездом. Представление о «ненастоящих» колониях уток связано с характернейшей особенностью колониальности гусеобразных — противоречивым сочетанием скрытого гнездования с его высокой плотностью. Несмотря на то, что дистанции между гнездами уток могут быть весьма малы, структура их колоний все же показывает наличие ограничений плотности гнездования, как и у гусей. Превышение порога плотности у всех гусеобразных вызывает резкое увеличение потерь продукции размножения из-за бросания чрезмерно больших кладок и массового оставления гнезд. Т.о., колониальное гнездование в безопасных местах является интенсивным путем освоения территории и дает явные преимущества всей популяции в целом даже при высоких потерях изначальной продукции. На примере гусеобразных легко проследить наличие плавного перехода между колониальным и одиночным гнездованием, который можно наблюдать даже в пределах одной локальной популяции, что еще раз указывает на отсутствие четких границ между двумя способами гнездования.

СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОРНИТОЛОГИЯ И КОЛОНИАЛЬНОСТЬ У ПТИЦ

Любое палеорнитологическое исследование сейчас в значительной мере обеспечивается использованием сводок «Каталог ископаемых птиц», 5 выпусков которого опубликованы Пирсом Бродкорбом (P. Brodkorb) в 1963—1978 гг. в бюллетенях музея штата Флорида; «Обзор ископаемых птиц», составленный Сторрсом Олсоном (1985 г.) и опубликованный в 8-м томе серии «Avian Biology».

Анализ феномена **колониальности** у птиц оказывается возможным выполнить на фоне обзора палеонтологических данных по тем группам водных и околоводных современных и вымерших семейств птиц, которые могли вести или доказанно вели колониальный образ жизни. В первую очередь здесь приходится брать морских птиц.

В мировом океане на протяжении почти всего палеогена и неогена были широко распространены большие и гигантские ложнозубые птицы Pelagornithidae. Они были морскими парителями с длинными крыльями и длинными челюстями, усаженными

острыми зубами из выростов челюстных костей. Самый древний ложнозуб найден в верхнем палеоцене Англии. Наиболее многочисленны ложнозубы из миоцена.

Ложнозубые жили на протяжении очень длительного времени около 50 млн. лет: от позднего палеоцена до плиоцена. Несмотря на то, что остатки их зафиксированы во многих точках всего мира, нигде скоплений их не найдено, всюду встречаются преимущественно фрагменты челюстей и черепов как наиболее прочные элементы скелета. Какой характер имели гнездовья ложнозубов, сказать сейчас совершенно невозможно, хотя не исключено, что они, как и многие морские птицы, гнездились колониями. Ближе всего они оказываются к семейству пеликановых.

В Северной Пацифике в палеогене и неогене обитали очень своеобразные птицы — **плоскокрылы, или плотоптериды (Plotopteridae)**. Открытие этой группы птиц является одной из ярких страниц современной палеорнитологии. Впервые семейство было точно идентифицировано по единственному фрагменту коракоида из раннего миоцена Калифорнии, описанному Х. Говардом в 1969 г. Размеры *Plotopterum joaquinensis* были небольшими — со средних размеров баклана. Два других более древних плотоптеруса также происходят из США: *Tonsala* из верхнего олигоцена Вашингтона и *Phocavis* из среднего эоцена Орегона. Но прежде, чем эти два последних стали известны, в олигоценовых и миоценовых отложениях Японии были найдены скопления остатков странных птиц, в том числе и в виде полных скелетов, первоначально определенные как пингвины. Среди них были гиганты высотой в 2 м. Только позднее при сотрудничестве с С. Олсоном было установлено, что японские морские птицы относятся к группе, описанной ранее по единственному фрагменту коракоида из Калифорнии. Плотоптерусы были лишены способности к полету, имели маленькие ластовидные крылья, жили на морских побережьях. Плавали под водой с помощью крыльев. Кормились планктоном или рыбой. Внешне и по экологии они, очевидно, были аналогичны пингвинам. Знаменательно, что самые крупные плотоптерусы существовали в одно время с гигантскими пингвинами Южного полушария — в миоцене. И вымерли они одновременно, в среднем миоцене, около 16 млн. лет назад. Причинами их вымирания считаются или конкуренция с широко адаптивно радиировавшими в миоцене дельфинами и ушастыми тюленями, или резкое потепление климата, приведшее к гибели масс планктона и рыб и питавшихся ими плотоптерусов и пингвинов. Плотоптерусы принадлежали к отряду веслоногих, ближайшими их родственниками были олушевые.

Документальные факты о гнездовании птиц в прошлом, даже о колониальном гнездовании, тем более редки. Необходимо учитывать, что для сохранения на много миллионов лет ситуации, связанной с колониальным гнездованием птиц, должно было счастливо сложиться много обстоятельств, чтобы захоронить и законсервировать нетронутыми одновременно большое количество скелетных остатков птиц, их яиц и гнезд. Даже, казалось бы, в условиях, где такие ситуации должны были бы сохраниться, например на островах, в молодых отложениях, в местах массового гнездования морских птиц, в руки исследователей часто попадают только кости отдельных особей. Сейчас известно 4 случая колониального гнездования птиц в неогене и палеогене.

В Капской провинции ЮАР обнаружено скопление костей морских раннеплиоценовых птиц возрастом около 5 млн. лет. Среди них оказалось более 300 костей вымершего вида качурки *Oceanites zaloscarthmus* и около 200 костей вымершего приона *Pachyptila salax*, причем в обоих случаях сохранилось много костей молодых особей и слетков. Так что эта качурка и прион гнездились где-то рядом и, очевидно, большими скоплениями. В верхнемиоценовых отложениях на юге Германии (около 14,5 млн. лет) выявлено скопление костей тиркушек вымершего рода *Mioglareola* и современного *Glareola*. Всего 137 костей. Захоронение образовалось на берегу соленого озера в результате одномоментной гибели большого количества тиркушек. Некоторые их кости, как установил П. Бальманн (1979), были медуллярными, то есть содержали во внутренних частях изъеденную костную ткань, формирующуюся у птиц во время

откладки яиц, когда кальций из костей переходит в скорлупу. Очевидно, здесь же тиркушки и гнездились, причем группами или небольшими колониями. Следовательно, 5 и 14 млн. лет назад тиркушки, качурки и прионы, представляющие соответствующие современные семейства, гнездились так же колониально, как и сегодня. В эти свидетельствах, похоже, нет ничего удивительного, все так и должно быть.

Очень важное значение имеют документы о вероятности колониального гнездования у древних фламингообразных юнцитарсусов и об определенности такого гнездования у пресбиорнисов, относившихся к вымершему семейству отряда ржанкообразных. Значит, такой способ гнездования, как определенный уровень социальности, существовал уже у архаичных птиц в эоценовую эпоху — около 50 млн. лет назад. Поэтому колониальность у птиц возникла не как новая адаптивная реакция этой высокоорганизованной группы позвоночных, а ее можно рассматривать как давнюю характеристику многих отрядов, сложившуюся на ранних этапах эволюции всего класса птиц.

К ВОПРОСУ О ВОЗНИКНОВЕНИИ КОЛОНИАЛЬНОСТИ У ПТИЦ

В настоящее время общепринятой является точка зрения, что колониальное гнездование у птиц возникло в процессе эволюции из одиночно-территориального. Однако, обращает на себя внимание то, что колониальный способ гнездования доминирует в наиболее древних отрядах — пингвинов, трубконосых, веслоногих, голенастых, ржанкообразных. В первых четырех колониальные виды абсолютно доминируют, составляя в каждом от 85 до 100%. Это позволяет предположить, что у части птиц эволюция шла от колониального гнездования к одиночно-территориальному, то есть для некоторой части отрядов птиц первичным был колониальный способ гнездования. Как косвенное подтверждение данной гипотезы можно привести мнения многих авторов о том, что колониальное гнездование не дает особых преимуществ при размножении. Если сравнить птиц, гнездящихся облигатно, с птицами, которым присущ факультативный способ гнездования, то выясняется, что облигатный способ гнездования в основном характерен для древних видов.

Рассматривая характеристики облигатного типа гнездования, данную В.А.Зубакиным (1976) для отряда ржанкообразных.

Отсутствие охраняемой территории — охраняется только само гнездо,
криптичность яиц понижена,
дефекация птицы на край гнезда;
отсутствие выноса скорлупы из гнезда после вылупления птенцов,
образование птенцами табунков или затаивание на гнезде,
каннибализм,

транспорт эктопаразитов и возможность вспышек эпизоотии в результате скученности,- следует признать, что все вышеперечисленные признаки вполне можно трактовать как проявление примитивности, то есть облигатно-колониальный способ гнездования, возможно, является наиболее древней формой гнездования из ныне существующих.

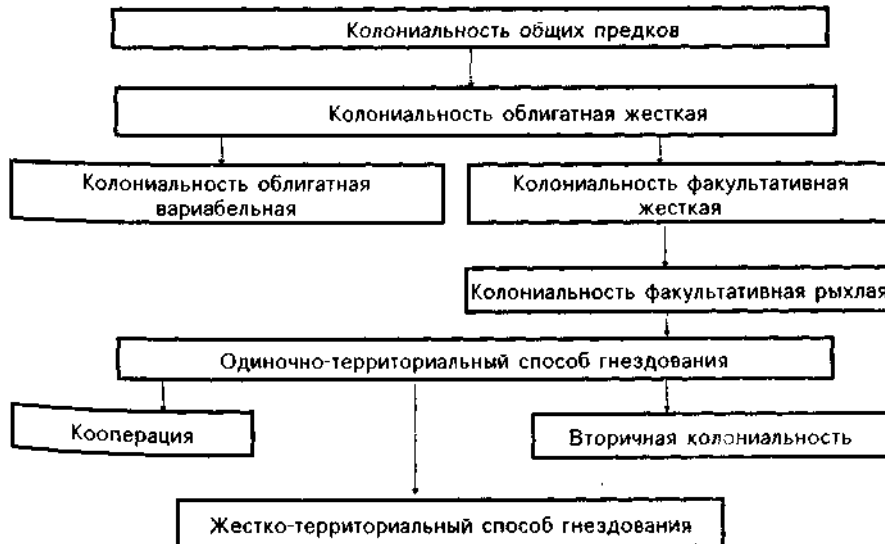
При факультативном типе гнездования

- птицы имеют охраняемую гнездовую территорию, различную по величине у разных видов,
- способны успешно гнездиться отдельными парами,
- маскируют гнезда,
- дефекация в гнездо отсутствует,
- после вылупления птенцов скорлупа из гнезда удаляется

Т.е. одиночно-территориальное гнездование очень близко к факультативно-диффузному и сохраняет большинство черт, присущих данному способу гнездования, и, скорее всего, является следующим этапом в процессе эволюции.

В наиболее современном отряде воробьиных колониальность присуща только приблизительно 6% видов, при этом у некоторой части видов отряда воробьиных она, возможно, вторичного происхождения.

Конечно, эволюционный процесс проходил в разных группах с разной скоростью, остановками, параллелизмом, вариациями направлений, вероятно, на определенных этапах носил в разных отрядах противоположную направленность, но общий его ход, нам кажется, можно представить так:



Обследуя колонии **голенастых** на восточном Сиваше, наблюдали, как первыми заселяли массивы тростниковых зарослей большие белые и серые цапли, образуя рыхлые колонии где гнезда находились друг от друга в 10—50 м. Следом прилетали рыжие цапли и поселялись на участке, уже занятом серыми большими белыми цаплями, колонии уплотнялись и увеличивались в размерах. Затем в колонии вселялись колпицы, кваквы, каравайки, следом желтые и малые белые цапли, при этом в тростниковых зарослях трехметровой высоты образовались плотные трехъярусные поселения, поливидовые по составу. Гнезда почти касались краями друг друга, то есть возникли очень плотные поселения, центры которых представляли структуры, близкие к колониям облигатного типа, с переходом на периферии к разреженному гнездованию. Если вспомнить, что у цапель отсутствует охраняемая территория у гнезда, а охраняется только само гнездо, дефекация при насиживании происходит на край гнезда, крипτικότητα яиц понижена, скорлупа после вылупления не выносятся, птенцы во время тревоги затаиваются на гнезде или пытаются его оборонять, в более взрослом возрасте разбегаются, то выясняется, что в норме реакций у голенастых, при сохранении облигатного типа гнездования, плотность поселений может варьировать в зависимости от места гнездования и видового состава колоний. Эту форму колониальности мы считаем **облигатно-переменной**.

Таким образом, кроме общепризнанного пути эволюции колониальности у птиц — от одиночного гнездования к колониальному, — существовал еще один: от колониального к одиночно-территориальному. При этом в разных группах эволюция, возможно, на определенных этапах шла в противоположных направлениях. Наличие в древних отрядах птиц как облигатного способа гнездования, так и факультативного и даже одиночно-территориального говорит о том, что разветвление путей эволюции гнездования у птиц произошло на очень ранних стадиях развития.

Причины колониальности, выдвинутые Модестовым, — скопление пищевых ресурсов, дефицит мест гнездования и влияние хищников — можно рассматривать не как

причины, а как факторы, оценивающие колониальность на жизнестойкость. Исследуя поливидовые колонии, нужно учитывать, что такие структуры представляют собой сумму репродуктивных стратегий составляющих их видов, где успешность размножения зависит как от видового состава, так и от общей численности особей в данных поселениях. Очевидно, что для птиц, гнездящихся колониально, существует оптимальная численность особей в поселении, при котором успешность размножения наибольшая.

Интересным представляется вопрос о **предельной численности колонии** *т.е.* предельной численности вида в колонии. Предельная численность колонии для разных видов различна, но она существует, так как в однородных биотопах колонии не представляют собой сплошные поселения, а делятся на субколонии. При дефиците мест гнездования и большой численности вида в регионе этот вид может образовывать поселения, значительно превышающие оптимальную численность, где количество птиц достигает предельной величины: в этом случае происходит резкое снижение успешности размножения.

Интересно отметить, что **эффект Дарлинга** срабатывает до определенной величины поселения, за пределами которой **синхронизации цикла размножения** не происходит. Наличие механизма, регулирующего общую численность и численность отдельных видов в колонии, позволяет предположить, что колония — саморегулирующаяся система, стремящаяся к оптимальному состоянию. Механизмом саморегуляции, возможно, являются уровни голосовых и визуальных контактов внутри колонии. В пользу этого предположения говорит то, что в поселениях такие «молчаливые» птицы, как каравайки и бакланы, издают звуки, то есть в поселениях всегда существует звуковой фон.

По поводу гипотезы «**колония как информационный центр**» высказываются противоречивые мнения. На наш взгляд, представляется весьма сомнительным наличие системы передачи сложной информации у птиц с неразвитой голосовой коммуникацией. К этой группе относятся пингвины, трубконосые, веслоногие, голенастые, то есть наиболее древние группы с первичной колониальностью. Хотя простая информация передается: так, тревожный крик серебристой чайки вызывает массовый взлет хохлатых бакланов с колонии; у голенастых в поселениях звуковой фон складывается из специфических звуков, издаваемых разными видами цапель; в случае опасности птицы замолкают, после нескольких секунд тишины следует массовый взлет птиц с колонии — отсутствие комфортных звуков служит сигналом опасности. У ржанкообразных (на примере Майковых) уже проявляются некоторые признаки зачатков информационной системы. Наиболее вероятно функционирование колонии как информационного центра у воробьиных с высокой степенью вторичной колониальности. Примером такого центра может служить колония розовых скворцов. Поселение насчитывало около 4 тысяч пар и располагалось в каменной осыпи, в колонии птицы постоянно поддерживали друг с другом голосовой контакт, вылет за кормом и возвращение осуществлялись почти исключительно стаями от 20 до 150 особей, через определенные промежутки времени. На кормежку и с кормежки скворцы следовали узким коридором, четко сформированными стаями, место кормежки (очаг саранчи) находилось в 15—20 км от поселения. Отдаленность места сбора корма и пищевая специализация предполагают обязательную разведку мест концентрации пищевых объектов и передачу об этом информации. В данном случае в разведанный очаг саранчи летало до 60% птиц, еще около 30% особей приносили корм из очага размножения гусениц, остальные 10% собирали корм в окрестностях поселения. Кормежка происходила очень организованно, методом облавы, птицы во время нее постоянно перекликались, взлеты и посадки осуществлялись синхронно. Появление наземного хищника в колонии вызывало тревогу в локальном участке колонии, при этом голосовая коммуникация позволяла ориентироваться птицам не только в верхнем ярусе, но и в глубине осыпи. Из

вышеизложенного видно, что значение колонии как информационного центра увеличивается по мере перехода птиц от первичной колониальности к вторичной.

О ПУТЯХ ФОРМИРОВАНИЯ КОЛОНИАЛЬНОСТИ У ПТИЦ

Типы гнездования у птиц, вероятно, формировались разными путями в разных таксономических группах. Выделяемые в настоящее время типы гнездования (одиночно-территориальный, факультативно-колониальный и облигатно-колониальный могут проявляться в разной степени даже в пределах родственных групп (видов одного рода или родов одного семейства). Имеется множество примеров, на основании анализа которых следует считать возникновение колониальности явлением, не связанным с общим генезисом таксономической группы.

Стратегия гнездования определяется многими факторами главнейшими из которых, по нашему мнению, являются: экологическое благополучие вида (степень адаптации к существующим экологическим условиям), интенсивность воспроизводства, степень практического использования ресурсов данного вида, величина пресса хищников, интенсивность фактора беспокойства со стороны человека и тип размножения (птенцовый, полувыводковый, выводковый).

Общий путь генезиса колониального гнездования, по нашему мнению, следующий. Мутационный процесс в конкретной популяции приводит к тому, что в ряду поколений регулярно появляются особи, имеющие склонность к колониальному гнездованию большей или меньшей степени. В тех случаях, когда отбор (в конкретных условиях) благоприятствует этой форме гнездового поведения, формируются группировки, связанные общностью происхождения. Указанием на такой именно путь возникновения колониальности служит замеченное нами в колониях большого баклана и обыкновенного грача явление: колония, как правило, подразделяется на несколько субколоний с некоторой, достаточно определенной численностью; формирование колоний происходит из нескольких центров одновременно; между субколониями (даже в случаях облигатно-колониального плотного гнездования существует хотя бы небольшой пространственный интервал, всяком случае в несколько раз превышающий максимальные расстояния между гнездами внутри субколоний.

Бытующее представление о возрастной зависимости в размещении гнездящихся птиц внутри колонии (более молодые птицы — на периферии колонии) верно лишь отчасти. Так, в колониях большого баклана в центре колонии размещаются как старые, так достаточно молодые птицы, впервые гнездящиеся, что видно по и особенностям окраски. Иная ситуация проявляется при анализе возрастного состава птиц в субколонии. Общая тенденция следующая: старые особи занимают центр субколонии, ближе к периферии размещаются более молодые птицы. Вероятно, каждая колония — это не конгломерат случайно гнездящихся совместно особей, а группа, связанная общностью происхождения. Такое предположение позволяет объяснить наличие субколоний, относительно одинаковую численность ее членов и достаточно четкую синхронизацию гнездового цикла. Каждая субколония — это дом, численность которого зависит от взаимодействия двух факторов: плодовитости и смертности. При существующей продолжительности жизни и величине смертности (от хищников, паразитов, прямого антропогенного воздействия и т. д.) при благоприятных других условиях устанавливается определенная величина субколонии, причем в разные годы она может быть несколько различной. Сходство в наследственной информации определяет и достаточно высокую синхронизацию процессов гнездового цикла. Здесь различия у членов субколонии укладываются в пределы нормы реакции (следует также учитывать и некоторое «запаздывание» полового цикла у птиц, впервые приступающих к размножению). В целом же сроки гнездования колонии достаточно стабильны, так как отбор элиминирует потомство особей, приступивших к размножению не в оптимальные

сроки. Последние зависят не только от температурного режима, но и от специфики динамики кормовых ресурсов, топических условий, а также от динамики всего комплекса метеорологических факторов. Различия в комплексе перечисленных условий и определяют сроки гнездования разных колоний, расположенных даже в одной и той же ландшафтно-климатической зоне. Вместе с тем, в результате достаточно высокой панмиксии абсолютная синхронизация внутри субколоний не достигается. В случаях, когда асинхронность очень велика, не соответствующая условиям генетическая информация элиминируется: потомки поздно гнездящихся пар обычно погибают. Известно, что облигатно-колониальные виды — это или птенцовые, или полувыводковые; одиночно-территориальные и факультативно-колониальные птицы — преимущественно выводковые. В связи с этим можно предположить, что первоначальный тип гнездования был факультативно-колониальным, в его основе лежало генетическое родство. Одиночное и облигатно-колониальное типы гнездования являются производными от факультативно-колониального, причем облигатно-колониальный тип развивался параллельно с развитием полувыводковости и птенцовости.

Виды, у которых сформировался одиночно-территориальный тип гнездования, не утратили способности к факультативно-колониальному гнездованию. В то же время у облигатно-колониальных видов крайне редко отмечаются случаи одиночно-территориального гнездования. Причины усиления тенденций колониального гнездования у нынешних одиночно-территориальных видов могут быть следующие: сокращение площади гнездовых стаций в сочетании с обилием кормов (утки, гуси, кулики); увеличение интенсивности фактора беспокойства и в связи с этим концентрация птиц на отдельных участках гнездовых биотопов; искусственное разведение; искусственное повышение гнездовой емкости отдельных угодий; отсутствие у вида собственных защитных адаптаций (в связи с этим — необходимость в покровительстве животных, осуществляющих одновременно с охраной собственной и охрану территории вида-комменсала").

Следовательно, колониальное гнездование у различных видов гусеобразных вызвано различными причинами. Наблюдаемое в последние годы возникновение групповых поселений у кряквы и других некоторых речных уток — результат резкого сокращения площади гнездовых стаций, развития работ по искусственному разведению и повышению емкости гнездовых угодий в охотхозяйствах. Колониальное гнездование у краснозобой казарки и у некоторых видов тундровых гусей связано с возможностью успешно гнездиться лишь на территории, охраняемой пернатым хищником (сапсаном, кречетом и др.); у белого гуся оно обусловлено лимитом гнездовых стаций. Земляные утки (пеганка, огарь) и серый гусь могут гнездиться как одиночно-территориально, так и колониально — в зависимости от наличия нор или укрытый для гнездования.

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ СИНХРОНИЗАЦИИ РАЗМНОЖЕНИЯ КОЛОНИАЛЬНЫХ ПТИЦ

Период размножения птиц показывает значительную растянутость, связанную с неравноценностью особей по физиологическому состоянию. Вместе с тем, для истинно колониальных птиц характерна значительно более высокая степень синхронизации размножения в каждой отдельной колонии по сравнению с циклом размножения всей, популяции. Причины возникновения синхронизации до сих пор неясны, хотя гипотеза «эффекта Дарлинга» (1938) выдвинута достаточно давно.

Взаимная социальная стимуляция — суть последней заключается в том, что активное токование птиц, формирование пар и копуляция активизируют особей физиологически еще не готовых к размножению.

Не отрицая полностью «эффект Дарлинга» в крупных колониях — мы хотели обратить внимание на то, что наиболее сильно синхронизация выражена в небольших,

по нашим наблюдениям порядка 10—30 пар, и нередко разреженных поселениях, в которых, согласно этой теории, взаимной стимуляции птиц не должно существовать. Тем не менее, высокая синхронизация размножения в небольших колониях или субколониях давно отмечается многими авторами. Следовательно, причины высокой синхронизации размножения необходимо искать в другом. Не касаясь различных трактовок термина «колония», мы обращаем внимание на тот факт, что почти во всех случаях под ним подразумевается система гнездовых участков на определенной территории, и нередко как раз эту территорию называют колонией. Между тем нельзя забывать, что колония — это прежде всего группа особей, и именно это подчеркивается в ряде определений. Исходя из последнего положения, мы попытались объяснить суть синхронизации размножения колониальных птиц.

Прежде всего, что представляет собой синхронизация размножения? Это объединение птиц, находящихся на одинаковой стадии репродуктивного цикла. В таком случае исходной ее предпосылкой может быть миграционное состояние птиц. Особи отдельных стай отличаются наибольшим сходством миграционной активности, обусловленной одинаковыми физиологическими ритмами. Следовательно, они, в принципе, могут быть и наиболее близкими по степени готовности к размножению. В таком случае дальнейшее будет зависеть только от особенностей биологии птиц. Виды, у которых территория является местом сбора пищи, гнездятся диффузно, образуя плотные скопления лишь изредка. Причиной их образования в данном случае служат различные факторы окружающей среды. Колониальные птицы, гнездовой участок которых не используется для поиска пищи, формируют агрегации той или иной степени плотности, отличающиеся синхронным размножением.

СООТНОШЕНИЕ МЕСТ СБОРА КОРМА И ТЕРРИТОРИИ

Этот признак многие орнитологи считают существенным для характеристики колониальности или одиночности гнездования. В. А. Зубакин с соавторами (1983) предлагают называть колонией такое поселение, в котором охраняемые гнездовые территории либо отсутствуют, либо не используются для добывания корма. Если пользоваться определениями М. Найс, то следует сказать об этом менее жестко: одиночно-территориальные птицы большую часть корма собирают в пределах территории.

Действительно, такие факты, как кормежка и сбор корма для птенцов вне колонии, для подавляющего большинства колониальных птиц как-то сами собой разумеются, так как в пределах колонии, на гнездовой территории, ограниченной небольшим пространством вокруг гнезда, корма чаще всего просто нет. Колониальные птицы не только кормятся вне колонии, но часто делают это совместно, образуя кормовые скопления, которые являются и средством взаимной информации о наличии источников пищи.

Если проанализировать известные данные о распределении мест сбора корма неколониальными птицами Субарктики, то можно сказать, что в общих чертах определение М. в приложении к ним справедливо: в идеальном, типичном варианте большую часть пищи территориальные птицы собирают в пределах своей территории, на которой находится и гнездо — центр активности размножающейся птицы или пары. Но в тех случаях, когда гнездо находится вне территории, кормовой участок может совсем не совпадать с территорией. Есть и много других «нестандартных» ситуаций, которые следует рассмотреть подробнее, так как у птиц разных таксономических и экологических групп много своих особенностей.

Белоклювые гагары на арктической Аляске часто кормятся вне своих территорий, собираясь вместе по несколько особей, как в период инкубации, так и с птенцам. Краснозобые гагары на Семи островах кормились в море, улетаю со своих гнездовых озер, а следовательно, и со своих территорий, что отмечено и на Ямале. Видимо, это свойственно краснозобым гагарам повсюду.

Лебеди, гуси и казарки, гнездящиеся в тундре и лесотундре отдельными парами, на кормежку вылетают обычно за несколько сотен метров или километров от гнезда, где кормятся частую и члены соседних пар. При встрече птицы обмениваются церемониями приветствий, затем долго «пасутся» вместе. Такую группу легко принять за стаю негнездящихся птиц, логичное поведение мы отмечали у гаг-гребенушек, селящихся по тундрам Среднего и Северного Ямала отдельными парами. На наиболее кормных озерах собираются вместе до десяти пар морянок, а во второй половине инкубации часто можно видеть стаи кормящихся самок. Видимо, большая часть пар в этих стаях относится к негнездящимся, собирающимся линьку. Но наблюдения за индивидуально маркированием морянками показали, что насиживающие самки, на время оставляя гнездо, охотно присоединяются к таким группам.

Кулики по типу территориального поведения поделены на две группы: имеющие большую охраняемую территорию и не имеющие или почти не охраняющие территорию. Наши материалы хорошо укладываются в эту схему. Кулики, входящие во вторую группу, очень свободно распоряжаются пространством как кормовой площадью, и говорить о них подробнее в этом разделе вряд ли имеет смысл. Стоит только заметить, что многие из них в период насиживания зачастую кормятся группами и стайками, очевидно, получая от этого такие же преимущества, что и кулики, кормящиеся стаями в периоды миграций,— большую защищенность от хищников, экономичность распределения бюджета времени и др.

Голмес, проводивший изучение чернозобиков на Аляске, нашел, что в субарктической тундре птицы, имеющие гнездо, редко покидают пределы территории, а в арктической нередко кормятся и вне территории, причем совместно с соседями. По нашим наблюдениям, в субарктической и арктической тундре Ямала свободный от насиживания член пары чернозобиков редко присутствует на территории. О перепончатопалом песочнике субарктической тундры Аляски известно, что его кормовой участок не совпадает с территорией.

Интересные скопления кормящихся малых веретенников мы видели на юге Канина, где эти кулики питались в начале лета луковичками лука-скороды (*Allium schoe-lorprasum*), находя их путем зондирования. Ограниченность мест произрастания лука, видимо, и была причиной того, что птицы концентрировались на таких участках, слетаясь к ним издалека и собираясь стаями до 10—15 особей. Интересно, что на Южном Ямале, где лук-скорода не растет, кормовых скоплений довольно обычных здесь веретенников не отмечали.

О том, что у территориальных воробьиных птиц имеются «нейтральные зоны», где кормятся особи, гнездящиеся по соседству, сообщил Х. Говард в своей известной работе о территориальности. Можно привести много более поздних примеров, но ограничимся наиболее интересными.

Картирование кормовых участков краснозобых коньков на Южном Ямале показало, что относительно недалеко от гнезда собирают корм обычно самки. Самцы же большую часть вылетов за кормом совершают на берега водоемов, иногда за сотни метров от гнезда. Кормовой участок пары может включать до 11 гнезд соседних пар, так что пары, гнездящиеся по соседству, пользуются, по сути дела, единой общей территорией. В. Н. Рыжановский (1976) нашел, что перекрывание кормовых участков у краснозобого конька тем выше, чем больше плотность гнездования; увеличивается оно и с продвижением на север. Белые трясогузки используют места кормежки коммунально, причем это относится как к синантропным так и к «диким» птицам.

О других воробьиных можно сказать, что из более чем десятка изученных видов не было ни одного, для которого территория ограничивала бы площадь кормовой активности пары. Практически у всех видов используемый участок был гораздо шире демонстрируемой и охраняемой территории самца.

Использование пространства членами нескольких соседствующих пар возможно лишь при соблюдении определенных условий, перечисленных в одном из следующих пунктов.

1. Использование «нейтральных зон», не принадлежащих какому-то конкретному самцу или паре. Сюда можно отнести примеры с юрком, луговым коньком, желтой и желтоголовой трясогузками, а также примеры Говарда и Бергмана.

2. У многих видов территориальная агрессивность ослабляется, вплоть до полного угасания, уже в период инкубации (многие выводковые) или при выкармливании птенцов (многие воробьиные, особенно самки). Это позволяет птицам использовать ресурсы вне зависимости от их нахождения на чьей-то конкретной территории.

3. Самцы агрессивно реагируют в течение всего гнездового периода на всех посторонних самцов, в том числе и на ближайших соседей, но это не лишает их возможности проникать на территории друг друга при поисках корма, так как густой Древесный или кустарниковый ярус хорошо скрывает нарушителей от глаз хозяев и столкновения происходят довольно редко (к примеру, у пеночек).

4. Агрессивность хозяина территории проявляется только по отношению к токующим (поющим) птицам, но сохраняется полная индифферентность к кормящимся или просто находящимся на территории, не рекламирующим себя. Это известно для ряда видов куликов. В наших наблюдениях и экспериментах с подстановкой чучел такое отношение хорошо проявлялось у краснозобых коньков.

5. Совместное использование источников корма членами поселения весьма высокого социального уровня, когда взаимные отношения соседей персонализированы и между ними нет проявлений агрессивности. Такие отношения в группах гнездящихся по соседству птиц и совместное использование ими источников корма мы нашли у белых трясогузок, варакушек, краснозобых коньков, о чем будет сказано ниже.

Резюмируя перечисленное, можно сказать, что территориальное поведение самых разных одиночно-территориальных птиц вполне позволяет им использовать кормовые ресурсы как на собственных территориях, так и за их пределами.

ЗАЩИТА ОТ ХИЩНИКОВ

Коммунальное гнездование дает повышенную защищенность потомства от хищников даже в том случае, когда каждая пара защищает только свое гнездо, например, белые гуси, дрозды-рябинники, тем более когда птицы активно сообща защищают колонию, то хорошо выражено у чайковых. Совместная охрана колонии дает не только прямую защиту, но и косвенные выгоды — сокращает энергетические затраты гнездящихся птиц и позволяет более рационально тратить энергию и время при добывании пищи для птенцов. Коммунальная защита от хищников свойственна очень многим одиночно гнездящимся птицам, но проявляется она по-разному. Наиболее ярко выраженная защита — нападение на хищника или имитация нападения. Чаще всего такая реакция наиболее эффективна даже в том случае, когда атакуемый хищник многократно крупнее птиц, которые защищаются.

Как правило, атакам (в том числе и групповым) подвергаются воздушные хищники — чайки, поморники, вороны и дневные хищные птицы. Всех перечисленных потенциальных разорителей гнезд активно атакуют (нередко усилиями нескольких пар) тулеса, средние кроншнепы, малые веретенники, фифи, щеголи, камнешарки, а также чайки, поморники, крачки.

Более пассивная форма защиты — отведение — тоже может проявляться одновременно у хозяев нескольких гнезд, расположенных по соседству. Такое групповое отведение от гнезд (до шести — восьми птиц одновременно) очень часто приходится наблюдать у густучников. Иногда к отводящей паре короткохвостых поморников присоединяется прилетевший издали поморник и тоже начинает отводить. Как правило, эту птицу хозяева гнезда сразу прогоняют. Нередко приходится встречать по несколько чернозобиков или куликов-воробьев, одновременно отводящих от выводков. Иногда к ним присоединяются и тоже начинают отводить целые стайки мигрирующих куликов, оказавшихся неподалеку.

Интересный случай отведения пришлось однажды наблюдать Э. А. Поленцу у азиатского бекаса: от маленьких пуховиков одновременно отводило пять взрослых птиц. Все они вели себя при этом приблизительно так же, как самка при отведении от гнезда или выводка, но по меньшей мере три из них были, по-видимому, самцами: спугнутые, они поодиночке поднимались в воздух и исполняли в укороченном виде свои характерные токовые полеты.

Самый примитивный способ коллективной защиты от хищника — совместное беспокойство членов нескольких пар. Главной функцией такого беспокойства является, скорее всего, взаимное оповещение об опасности, обычное для очень многих птиц, в особенности для воробьиных. Наиболее ярко выраженная защитная реакция, при которой вокруг человека беспокоилось до шести самцов, была у всех видов трясогузок, краснозобого конька, рогатого жаворонка, лапландского подорожника. Самки участвовали в т.н. «переполохах» обычно не более одной-двух. При наблюдении проведенных из укрытия за гнездом краснозобого конька, заметили, что, когда самка, сидящая на гнезде, слышит негромкий сигнал опасности соседней пары, она либо настораживается, либо покидает гнездо; точно так же нередко ведет с самка подорожника.

Из куликов совместное беспокойство при появлении человека отмечали у золотистой ржанки, тулеса, камнешарки, Круглоносового плавунчика, среднего кроншнепа, малого веретенника (до пяти самцов и двух самок вместе). С расстояния нескольких километров могут слетаться к идущему по тундре человеку серебристые и сизые чайки, поморники всех трех видов. У гусей пары, потревоженные на гнезде, либо улетают, либо кружат на почтительном расстоянии от людей и беспокойно кричат. Нередко соседние пары при этом объединяются и выстраиваются «походным» строем. Особенно часто мы отмечали такое поведение у пискулек.

В литературе сообщений о коллективной защите у одиночно гнездящихся тундровых птиц в общем немного. А. В. Ахеев (1939) писал, что на сигналы беспокойства слетается сколько самцов подорожника. А. Я. Кондратьев отметил коллективное отведение от гнезда у галстучника.

Тема 6

ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ В МИРЕ ПТИЦ

В общий список гнездовых паразитов мировой фауны относят 78 видов птиц, принадлежащих к пяти семействам и четырём отрядам.

Обыкновенная кукушка - не единственный гнездовой паразит в классе птиц. Паразитический способ размножения характерен для целого ряда видов, принадлежащих к разным группам птиц, не имеющим между собой прямого родства. В процессе эволюции это явление возникало неоднократно и независимо. Все же большинство гнездовых паразитов относится к отряду Кукушкообразных и, в частности, к семейству Кукушковых. Это семейство птиц включает 130 видов, и среди них свыше одной трети — гнездовые паразиты.

Паразитизм облигатный и факультативный.

Кулик-черныш откладывает яйца как в собственное гнездо, так и в чужие гнезда птиц, расположенные на деревьях, чаще всего, в гнезда дроздов, голубей, ворон, соек и др. Бывают также случаи, когда занимаются не только старые брошенные гнезда но и свежие, причем, с кладкой (белобровик, певчий дрозд)

Так же поступают и другие кулики (), а также утки (кряква, нырки) при недостатке гнездопригодных территорий.

Медоуказчики, африканские обитатели составляют особое семейство в пределах отряда **дятлообразных**.

Гнездовые паразиты есть и среди отряда **воробьиных** птиц. Это так называемые **воловьи птицы** и некоторые родственные им виды из американского семейства **касси́ков**, или **трупялов (6 видов)**, а также африканские птицы — **вдовушки**, образующие особое подсемейство в семействе **ткачи́ковых**. Кроме того, в Африке обитает еще один вид ткачи́ковых птиц из **подсемейства настоящих ткачи́ков**, получивший за паразитический образ жизни название **кукушкового, или паразитического, ткача**.

У кукушек, медоуказчиков, воловьих птиц и птиц-вдовушек птенцы развиваются по птенцовому типу и требуют со стороны приемных родителей постоянной заботы — обогрева и систематического кормления. Это настоящие паразиты, обязанные своей жизнью и существованием в природе другим видам птиц. Они появляются на свет и вырастают за счет большой затраты энергии птиц-воспитателей, которые к тому же очень часто, хотя и не всегда, «расплачиваются» за заботу о них жизнью своего молодого поколения.

Но у ряда видов гнездовых паразитов — некоторых кукушек, воловьих птиц и вдовушек — птенцы вырастают совместно с потомством воспитателей.

Особый тип гнездового паразитизма наблюдается у **американской черноголовой утки**. Свои яйца она не насиживает, а подкладывает их в гнезда в основном других видов уток или пастушков. Однако ее птенцы почти сразу же после вылупления становятся самостоятельными и дальнейшей заботы о себе не требуют. Таким образом, чрезмерных хлопот эта утка своим хозяевам не доставляет.

Паразитизм внутри – и межвидовой

Внутривидовой гнездовой паразитизм

У золотого шилоклювого дятла *Colaptes auratus* впервые описан случай внутригнездового паразитизма. Пары птиц, гнездившейся в искусственном гнездовье, сооруженном специально для золотых дятлов и непригодном для скворцов, в Бриттоне (шт. Мичиган), в мае-июне 2003 г. было подложено 6-8 яиц в течение 2-3-нед. периода, так что общая величина кладки составляла 16 яиц. Предполагается, что 8-10 яиц было отложено самкой дятла, хозяйкой гнезда. Птиц не метили индивидуально и предположение о подкладывании яиц основывается на факте появления >1 яйца в день в гнезде. Случаи откладывания самой дятлов >1 яйца в день неизвестны. Гнездовому паразитизму в данной местности способствовали недостаток пригодных мест для гнездования наряду с обостренной конкуренцией за гнездовые ниши со скворцами, предпочитающими гнездиться в дупле, уже заселенном золотым дятлом, нежели в свободном соседнем.

Некоторые данные о внутривидовом гнездовом паразитизме черного скворца.

В течение 5 лет на Корсике наблюдали за колонией (20-45 искусственных гнездовий) черных скворцов (*Sturnus unicolor*). Среди 94 полных кладок отмечено 18 (19%) случаев внутривидового паразитизма (ВП), 36% яиц было подложено в период откладки яиц хозяев, остальные - во время насиживания. Первые давали слетков в 62-75% случаев, вторые - в 21%. Кладки, содержащие подброшенные яйца, были достоверно крупнее, но давали недостоверно больше птенцов и слетков. ВП в данном случае представляется малоэффективным.

Доказательство внутривидового гнездового паразитизма и опознавания яиц у каролинского погоныша. Близ Миннедоза (Канада, Манитоба) 25 июня 1986 г. нашли гнездо каролинского погоныша (*Porzana carolina*) с 15 яйцами, из к-рых 3, отличавшиеся окраской и меньшими размерами, были зарыты в подстилку. Положенные в гнездо, они вновь были зарыты в подстилку, а яйцо с искусственно измененной окраской постигла та же участь. Автор полагает, что внутривидовой гнездовой паразитизм у пастушковых - обычное явление и они хорошо отличают собственные яйца от чужих.

*Реакции зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*) на экспериментальный внутривидовой гнездовой паразитизм.* В кладки содержавшихся в неволе зебровых амадин подкладывали по 2 яйца в начале, в середине и в конце периода яйцекладки. Внутривидовой паразитизм наблюдается у этого вида и в природе, и в неволе. Высокая частота разорения гнезд амадины хищниками, отсутствие территориальности и др. особенности экологии возможно способствовали возникновению гнездового паразитизма, как дополнительной тактики, повышающей успех размножения. Контролем служили др. кладки той же пары, в к-рые чужих яиц не подкладывали. В эксперименте использованы 30 кладок 22-х пар. Из них 11 пар бросали гнезда. Гнезда с подложенными яйцами (обычно в начале кладки) амадины покидали чаще, чем контрольные гнезда, причем гл. обр. до начала вылупления птенцов. Прежде чем покинуть гнездо птицы обычно закапывали свежее отложенные яйца в течение суток после появления 1-го чужого яйца. Небольшая часть подложенных яиц выживала, причем доля своих и чужих птенцов была примерно одинакова, хотя на 10-й день после вылупления птенцы хозяев весили немного больше. Яйца гибли чаще в тех гнездах, в к-рые были подложены чужие яйца: вероятно, при увеличении кладки родители не могли справляться с возросшей нагрузкой.

Гнездование с откладыванием паразитических яиц в гнезда конспецификов

В популяции американских лысух (*Fulica americana*), размножающихся в Британской Колумбии (Канада), почти 1/4 самок следует репродуктивной стратегии, совмещающей в себе гнездование с откладыванием паразитических яиц в гнезда своего вида. Проведена оценка экологических и социальных факторов, вынуждающих самок американских лысух к гнездовому паразитизму. Гнездовой паразитизм становится **адаптивным**, если высока численность птиц-хозяев, их гнезда доступны и подкладывать яйца в чужие гнезда становится выгодным. Только при таких условиях самки американских лысух выбирают паразитическую репродуктивную стратегию. Благодаря лимитированным пространственно-временным паттернам паразитизма, к моменту начала размножения 23-39% непаразитических самки абсолютно не имело никаких потенциальных объектов для паразитизма. Гнездовой паразитизм размножающихся самки американских лысух - это репродуктивная тактика, вызванная конкретными условиями, а не частью стохастической смешанной эволюционно-стабильной стратегии.

О природе и редкости межвидового гнездового паразитизма у птиц.

Межвидовой гнездовой паразитизм, позволяющий одному виду использовать родительскую заботу др. видов, у птиц очень редок. Одна из возможных причин - "птенцы-паразиты" не получают адекватную родительскую заботу и корм в гнездах чужого вида. В данной работе имитировали гнездовой паразитизм у родственных видов, для которых

гнездовой паразитизм не свойствен. Эксперименты проводили в весенние сезоны 1995-1997 гг. в лесу близ Осло (Норвегия) с 3-мя видами синиц, гнездящимися в искусственных дуплянках. Производили перекладку яиц (по 1 яйцу с сохранением размера выводка) между гнездами большой синицы (*Parus major*), лазоревки (*P. caeruleus*) и московки (*P. ater*). Результаты экспериментов показали, что прием чужих яиц и птенцов не были препятствием, предотвращающим гнездовой паразитизм. Успех вылета (масса тела, выживаемость) у "птенцов-паразитов" был выше, когда яйцо подкладывали в гнездо более мелкого вида, чем в гнездо того же вида, и когда "птенцы-паразиты" вылуплялись раньше, чем птенцы хозяев. Из этого следует, что эволюция межвидового гнездового паразитизма не требует стадии внутривидового гнездового паразитизма, но может возникать в направлении использования более крупным видом родительской заботы более мелкого вида, или вида с коротким инкубационным периодом – вида с более длительным инкубационным периодом.

Симпатрические гнездовые паразиты

На Ю.-З. США и сев. Мексике встречаются симпатрические облигатные гнездовые паразиты - *Molothrus aeneus* красноглазый коровий трупиял и *Molothrus ater* буроголовый коровий трупиял. В 1998-1999 гг. в шт. Аризона (США) исследован выбор местообитаний и птицы-хозяина, обилие и распространение обоих видов. В 4 из 10 местообитаний отмечен высокий уровень симпатрии этих видов: в сосново-дубовом лесу, в городе, в прибрежных горах и предгорьях. Видовое богатство воробьиных птиц в большей степени предсказывало присутствие гнездовых паразитов, чем обилие птиц-хозяев.

Оценка влияния гнездового паразитизма и гнездового хищничества на сезонную плодовитость у воробьиных птиц.

Гнездовой паразитизм (подкладывание яиц в чужие гнезда) и гнездовое хищничество сокращают сезонную плодовитость и, соответственно, рост популяции жертв. Однако, в большинстве полевых исследований оценивается прямое влияние гнездового паразитизма и гнездового хищничества на одну попытку гнездования без учета того, что самки могут гнездиться повторно после потери гнезда; они могут покидать зараженное гнездо или успешно выводят выводок. Разработана математическая модель сезонной плодовитости, включающая ряд параметров, таких как уровень гнездового паразитизма, уровень гнездовое хищничество, вероятность оставления гнезд в ответ на гнездовой паразитизм, а также длину сезона размножения, время события в гнездовом цикле и продукцию зараженных и незараженных гнезд. Показано, что разные исследователи, использующие разные методики наблюдения, при изучении практически одной и той же популяции, будут приходить к заметно различающимся заключениям, касающиеся интенсивности гнездового паразитизма; предложена математическая формула для сравнения разных способов измерений гнездового паразитизма. Модель использовали для анализа данных по гнездованию прерийного лесного певуна (*Dendroica discolor*), и черноголового виреона (*Vireo atricapillus*). Были определены параметры модели для этих видов и полученные величины использованы для расчета сезонной плодовитости. Для обоих видов предсказания сезонной плодовитости хорошо согласуются с данными, полученными напрямую.

АДАПТАЦИИ К ГНЕЗДОВОМУ ПАРАЗИТИЗМУ

Необходимо выбрать **хозяина**, который не отвергнет подброшенное яйцо или вылупившегося из него птенца. Благодаря превосходно развитой **мимикрии** – как в окраске яиц (рисунок на яйцах паразитирующих кукушек и их хозяев чрезвычайно сходен), так и окраске гортани птенцов различные виды птиц – гнездовых паразитов обеспечивают **адаптацию своих птенцов в чужом гнезде**. Птенцы не отличаются от птенцов хозяина ни

по величине и цвету, ни по характеру движений и вокализации. Таким образом, подкидыши могут нормально развиваться в выводке без риска быть отвергнутыми.

Для успешного размножения вида-паразита нужна **синхронизация его репродуктивных циклов** с циклами вида -хозяина.

Обеспечение отсутствия конкурентов (не у всех видов-паразитов). Некоторые волосьи птицы перед откладкой яйца проклеивают в яйцах хозяина небольшие отверстия, что ведет к гибели зародышей. Птенец африканского медоуказчика вылупляется с мощным крючковатым клювом. Он наносит птенцам хозяина тяжелые раны и остается, в конце концов, единственным потребителем всего корма, приносимого родителями. Птенцы некоторых кукушек просто выталкивают из гнезда яйца и птенцов хозяина в первые же дни жизни. Птенцы других видов кукушек настолько опережают в росте птенцов хозяина, что последние быстро гибнут от истощения.

Стратегия, направленная на уничтожение птенцов вида - хозяина, в конечном счете, сравнительно невыгодна. Каждая паразитирующая самка ежегодно нуждается в нескольких гнездах хозяина, а сокращение его популяции означает уменьшение числа пригодных гнезд.

Мимикрия

Окраска ротовой полости птенцов

Хозяева этого вида - вьюрки семейства Estrildidae - отличаются большим разнообразием окраски и меток ротовой полости. Среди 125 видов вьюрков этого семейства нет и двух с полностью совпадающим рисунком в ротовой полости. Ротовая розетка может быть красной, беловатой, желтой или голубоватой, с метками в виде трех или пяти пятнышек или с тонкой подковообразной линией. Цвет пятен тоже может варьировать: они бывают черными или фиолетовыми. Кроме того, бугорки зева у птенцов имеют разную форму и различно окрашены. Они могут быть желтовато-белыми, васильковыми, желтыми или бледно-фиолетовыми и выглядеть как небольшое утолщение или как нарост в форме жемчужины.

В процессе эволюции эти вьюрки приобрели не только сложную систему меток в ротовой полости, но и генетически запрограммированную способность узнавать видоспецифические метки. В несложных экспериментах с заменой птенцов в гнезде удалось показать, что птицы кормят только птенцов с метками, характерными для своего вида. Родители замечают даже незначительные отклонения рисунка, и птенцы с нетипичными метками неизбежно гибнут от голода. Одну из главных опасностей для любой тщательно отработанной системы адаптации к паразитизму представляет случайная гибридизация различных, но близко родственных видов паразита, обитающих на одной территории. В случае вдовушек это привело бы к тому, что гибридное потомство имело бы в ротовой полости метки, отличные от меток вида-хозяина. Это в свою очередь означает, что в гнездах обоих видов вьюрков-специфических хозяев родителей-гибридные птенцы не получали бы пищи. Такая опасность, грозящая в конечном итоге исчезновением всех вдовушек, предотвращается благодаря уникальной среди паразитирующих птиц форме поведения. Дело в том, что **самцы вдовушек включают в свою песню видо-специфические фрагменты песен приемных родителей.**

Птенец паразитического вида с момента вылупления и до вылета из гнезда постоянно контактирует с приемными родителями, которые становятся для него неотъемлемой частью окружающей среды. Вид-хозяин «обучает» паразитов некоторым особенностям своей биологии, таким как выбор местообитания и пищи, вокализация.

Вокальная мимикрия

Ранее полагали, что В прошли параллельное видообразование со своим обычным видом-хозяином Lagonosticta. Ряд более поздних исследований выявил др. популяции и виды Vidua, к-рые связаны песенной мимикрией с др. вьюрками: Nypaeros niveoauratus, Clytossiza monteiri, Eustichossiza dybowskii, Amandava subflava и Ortvaossiza atricollis. У В наблюдается мимикрия как песен, так и окраски рта птенцов, и большинство из них

являются отдельными видами; у *V. camerunensis* существуют популяции, к-рые вероятно не являются специализированными для подражания какому-либо единственному виду-хозяину. Экспериментальная подмена птенцов показала, что В выучивают песню того вида, к-рый является их хозяином. Полевые и экспериментальные наблюдения и данные молекулярной генетики говорят в поддержку гипотезы эволюционной ассоциации между хозяином и гнездовым паразитом путем колонизации, а не путем параллельного видообразования.

Песенная мимикрия и ассоциации видов западно-африканских вдовушек с обыкновенным перепелиным астрильдом, золотистогрудым астрильдом и коричневым астрильдом.

Вдовушки (В), гнездовые паразиты, подражают песням своих видов-хозяев, к-рыми для многих видов служат вьюрки рода *Lagonosticta*. Сообщается о ранее неизвестных ассоциациях В с астрильдовыми вьюрками в Зап. Африке. В *Vidua nigeriae* в сев. Камеруне подражает песне вьюрка *Ortygospiza atricollis*. В *Vidua ruficollis* в Камеруне и Сьерра-Леоне подражают песням вьюрков *Amandava subflava*. Оба вида В отличаются от др. видов В по брачному оперению самцов. Популяция голубых В *Vidua sp.* в Камеруне подражает песням коричневого астрильда *Clytospiza monteiri*. Эти В сходны по окраске и размерам с голубыми В, ассоциирующимися с вьюрками *Lagonosticta rubricata* и *L. rara*. Окраской рта слетков В *Vidua nigeriae* и *V. ruficollis* напоминают окраску тех видов, к-рые служат им песенной моделью и предположительно являются видами-хозяевами, однако, мимикрия окраски рта слетков, ассоциированных с вьюрком *Clytospiza monteiri* нечетко отличается от рта молодых вьюрков *L. rara*. На основании полевых наблюдений были показаны ассоциации определенных видов В с вьюрками, не относящимися к роду *Lagonosticta*. Эти результаты согласуются с данными оценок митохондриальной ДНК, свидетельствующих о большем генетическом сходстве между В, чем между их видами-хозяевами. Эти полевые наблюдения подтверждают скорее гипотезу о возникновении эволюционных ассоциаций гнездовых паразитов и видов-хозяев посредством колонизации с переключением от одного хозяина на др., а не параллельного видообразования.

Песенная мимикрия и ассоциация гнездовых паразитов (Vidua camerunensis) с красноспинным (шиферным) астрильдом (Eustichospiza dybowskii). Популяция гнездовых паразитов-вдовушек *Vidua camerunensis* в Сьерра-Леоне мимикрирует песни своего вида-хозяина, красноспинного астрильда. Песенная мимикрия включает широко распространенные песенные элементы и фразы, а также основные признаки песенной организации (вводные слоги, конечные слоги, повторение определенных слогов и сложный набор различных слогов) красноспинного астрильда. Песенная мимикрия вдовушек предсказывается гипотезой о колонизации новых видов-хозяев, родительское поведение и повадки к-рых сходны с имеющимися у старого вида-хозяина. Сейчас известно, что вдовушки мимикрируют 5 видов и родов астрильдов, не относящихся к роду *Lagonosticta*, более обычной группы хозяев. Эволюционное значение песенной мимикрии вдовушками популяций и видов нескольких родов астрильдов, включая красноспинного астрильда, по-видимому, состоит в том, что они ассоциировались с этими астрильдами в рез-те недавней колонизации.

Для африканских вдовушек характерна полигамия. В начале сезона размножения самец захватывает обширную территорию, которую защищает от вторжений возможных соперников. В течение сезона он избирает несколько деревьев и кустов на своей территории и поет, сидя на их ветках. При сравнении песен различных видов вдовушек на слух или при помощи спектрографического анализа выясняется, что все они содержат несколько общих фрагментов. Например, все песни содержат щебетание, сходное с вокализацией ближайших родственников вдовушек - ткачиков подсемейства *Euplectrae*. Так как это щебетание, по-видимому, унаследовано от давних общих предков, мы называем его «собственными фразами вдовушек».

Однако большая часть песен у всякого самца вдовушки состоит из совершенно иных вокализаций. У разных видов они различны, и каждая видоспецифическая часть песни точно воспроизводит мотивы, характерные для вида-хозяина. Поэтому мы называем такие фрагменты «фразами хозяев». Среди них можно выделить сигнал «дальней связи», сигналы, связанные с контактом, с гневом и огорчением, со встречей, и, естественно, обычную видовую песню. Паразиты воспроизводят этот репертуар с такой точностью, что отличия мало заметны как на слух, так и при сравнении спектрограмм. Более того, сами самцы вида-хозяина не в состоянии отличить вокализации собственного вида от их имитации паразитом.

Принцип вокализационной мимикрии характерен для песен почти всех видов вдовушек. Распознав в песне самца вдовушки заимствованные фрагменты, имитирующие песни хозяина, можно даже предсказать, какой вид вьюрков окажется хозяином, если хозяин еще не известен. Такие предсказания не раз делались в нашей лаборатории после анализа песен самцов вдовушек, содержащихся в неволе, и позже они были подтверждены: в восточной Африке мы находили птенцов соответствующих паразитов в гнездах именно тех вьюрков, в которых мы предполагали их хозяев.

Имитации песен вьюрков, используемые в песнях вдовушек, служат очень важной цели: они препятствуют гибридизации. Происхождение этого изолирующего механизма легче всего установить, рассмотрев жизненный цикл вдовушки. Первые недели жизни, протекающие в гнезде вида-хозяина, птенец-подкидыш проводит в постоянном контакте с приемными родителями. Он становится относительно самостоятельным в возрасте пяти недель, но и после этого некоторое время продолжает жить среди птенцов хозяина. На протяжении этих нескольких недель совместного существования у птенцов вдовушки происходит импринтинг: запечатлеваются некоторые особенности вида-хозяина. Именно этот импринтинг и определяет в дальнейшем их репродуктивное поведение. Когда в возрасте семи-восьми недель у птенцов вдовушек, как и у всех певчих птиц, начинают проявляться ранние формы полового поведения, у них возникает особый интерес к активности особей вида-хозяина. В то время как другие певчие птицы в этот период не только «играют» в строительство гнезд, но также кормят и ухаживают друг за другом, внимание птенцов вдовушки приковано к одному из двух аспектов поведения приемных родителей в зависимости от пола птенца.

В молодости, в период наибольшей восприимчивости внимание птенца сосредоточено на вокализациях приемного отца; песни других птиц он, очевидно, игнорирует. В результате к моменту полового созревания птенец в состоянии точно воспроизводить весь репертуар сигналов вида-хозяина. Хотя самка паразитического вида и не поет, в результате такого же импринтинга она на всю жизнь запоминает песни вьюрка. Это дает о себе знать, когда овулирующая самка начинает испытывать половое влечение. Она «знает», что ей необходимо найти самца, способного издавать те же звуки, которые она слышала еще в гнезде от приемного отца. Только в том случае, если ухаживающий самец удовлетворяет этому требованию, самка допускает спаривание.

На первый взгляд может показаться, что песня самца выполняет функцию простого привлечения партнера и означает что-то вроде «Я вырос в гнезде того же вида, что и ты!» Мне, однако, кажется, что эти сигналы имеют гораздо более глубокий биологический смысл. Их можно было бы расшифровать так: «Я унаследовал те же адаптивные признаки, что и ты; значит, у наших потомков тоже будут большие шансы выжить!»

Ясно, что такие адаптации, как заимствование репертуара песен у хозяев, синхронизация с ними репродуктивных циклов и мимикрия птенцов, могли сформироваться у вдовушек только в результате длительной эволюции. По мере того как нам становится известно все большее число вьюрков сем. Estrildidae, используемых в качестве хозяев вдовушками, проясняются некоторые механизмы, лежащие в основе столь необычных адаптаций. По-видимому, появление нового вида вдовушек оказывалось возможным только после того, как в процессе эволюции выделялся новый вид вьюрков.

От себя можем добавить, что явление голосовой мимикрии свойственно не только вдовушкам. Оно распространено среди певчих птиц довольно широко и не обязательно связано с гнездовым паразитизмом. Это один из видов пересмешничества — способности птицы в раннем возрасте выучивать и запоминать песню другого вида, в тесном контакте с которым она находится. Например, в клеточных условиях японская амадина, или чаечка, воспитанная Г. А. Носковым в гнезде канарейки, начала высвистывать канареечные трели, совсем непохожие на песню своего вида, которая исполняется к тому же в низком регистре. Мало того, сын и даже внук этой же амадины, тоже воспитанные вместе с канарейками, продолжили традицию, то есть стали петь сходно с канарейками. Таким образом, голосовая имитация у вдовушек является, с нашей точки зрения, не причиной их гнездового паразитизма, а следствием.

Синхронизация репродуктивных циклов

Период размножения у большинства вьюрков семейства Estrildidae совпадает с сезоном дождей. Когда после нескольких месяцев засухи ряд ливней возвращает растительность к новой жизни, гонады у них набухают. Такая связь не случайна: изобилие пищи в дождливый сезон облегчает выкармливание птенцов. Размножение некоторых видов приурочено к началу сезона дождей, а некоторых - к середине или концу. Брачная активность отдельных видов, например желтокрылой питилии, начинается лишь после сезона дождей, когда условия для кормления наиболее благоприятны.

Во всех этих случаях **репродуктивные циклы вдовушек и видов-хозяев синхронны**. Важный момент в цикле вдовушек то, что у самцов к началу брачного периода появляется характерное для каждого вида яркое оперение. Приводящая к этому линька длится 4-6 недель. Поэтому у вдовушек созревание гонад, инициирующее линьку, происходит несколько раньше, чем у их будущих хозяев.

Самка вдовушки, достигшая половой зрелости, внимательно наблюдает проявления репродуктивного цикла вида-хозяина. Она следит за ходом строительства гнезда избранной ею парой. При этом вдовушка синхронизирует собственную овуляцию с овуляцией самки вьюрка. Это необходимо для того, чтобы паразитирующая самка могла отложить яйцо одновременно со вторым или третьим яйцом хозяев. В результате птенец-подкидыш вылупляется примерно в то же время, что и собственные птенцы вьюрков, и способен успешно конкурировать с ними в борьбе за пищу.

ЗАЩИТА ОТ ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА.

Распознавание и подсчет яиц уменьшают потери от гнездового паразитизма.

Внутривидовой гнездовой паразитизм распространен у птиц, однако лишь небольшое число видов способно распознавать и удалять подброшенные яйца. Такая способность хорошо развита у американской лысухи (*Fulica americana*): 42,9% самки отвергают хотя бы одно подброшенное яйцо. Подкладывание яиц отмечено у этого вида в 41% гнезд, в ср. 3,1 яйца/гнездо. Распознавание чужих яиц происходит на основе их цвета и пигментации, к-рые у лысухи сильно варьируют между самки; они практикуют 2 способа избавления от яиц: 1) закапывание в подстилку и 2) выбрасывание из гнезда. Первым способом птицы избавляются от подложенных яиц, вторым - от собственных яиц, по тем или иным причинам погибшим.

Исследуя особенности внутривидового гнездового паразитизма у этого вида в 1987-1990 гг. в Британской Колумбии (Канада) обнаружили еще один способ защиты: самки перекапывают паразитические яйца на периферию гнезда, поэтому такие птенцы вылупляются позже и чаще погибают. Лысухи откладывают неопределенное кол-во яиц. В таких случаях регуляция числа яиц в кладке осуществляется на основе тактильных стимулов. Выяснилось, что *часть самок принимает подброшенные яйца*, тогда как др. отвергали. Если в гнезда принимающих яйца самок подкладывать яйца в процессе инкубации, они *уменьшают собственный размер кладки* так, чтобы необходимое число яиц

достигалось вместе с подложенными яйцами. Отвергающие яйца самки откладывают положенное им число яиц вне зависимости от присутствия паразитических яиц. В этом случае регуляция размера кладки не может осуществляться на основе тактильных стимулов, как это имеет место у принимающих яйца самок. Видимо, регуляция размера кладки у конкретной самки (лысухи откладывают 8-12 яиц) осуществляется *на основе способности к счету, что позволяет отвергающим яйца самкам регулировать число яиц в обход тактильной стимуляции. Это 1-й зарегистрированный в природе случай доказательства счета у птиц.*

Фенотипическая пластичность европейской тростниковой камышевки в защите против гнездового паразитизма. В Британии интенсивность гнездового паразитизма кукушки (*Cuculus canorus*) на тростниковой камышевке (*Acrocephalus scirpaceus*) варьирует географически и во времени. В 4-х популяциях камышевки интенсивность удаления яиц кукушки хозяевами гнезда положительно коррелировала с интенсивностью паразитизма. Эти различия между популяциями могут определяться генетически или фенотипической пластичностью. Поэтому различия в интенсивности удаления яиц паразита между популяциями скорее всего определяются индивидуальной пластичностью поведения. Эксперименты показали, что камышевки из 2-х популяций, отличающихся по интенсивности удаления яиц, имитирующих яйца кукушки, обладают одинаковой способностью удалять яйца, но в сходной ситуации принимают разные решения. Птицы чаще удаляют яйца, если вероятность паразитирования высокая или экспериментальные яйца легко удаляются. Удаления добавленных яиц адаптивно, если цена принятия неверного решения - удаление своего собственного яйца вместо кукушечьего - меньше, чем выгода от удаления паразитического яйца. Модель предсказывает, что в случае очень низкой вероятности паразитирования выгоднее принимать добавленные яйца. Изменчивость вероятности паразитирования благоприятствует развитию фенотипической пластичности в принятии решения удалять яйца.

Последствия *оставления паразитированного гнезда* у угрожаемого вида хозяина, виреона Белла. На юге Калифорнии частота паразитирования буроголового воловьего трупиала (*Molothrus ater*) на виреоне Белла (*Vireo bellii pusillus*) в 1988-2000 гг. составляла в среднем 37%. В гнездах с птенцом паразита птенцы хозяина не выживают. Поэтому паразитизм играет важную роль в динамике популяции виреона. Наиболее *распространенной стратегией защиты от паразитизма является оставление паразитированных гнезд*. В изучаемой популяции такой способ использовали хозяева 23% паразитированных гнезд. В 1988-2000 гг. изучали успех размножения:

(1) паразитированных и оставленных гнезд, после чего пара предпринимает еще одну попытку гнездования;

(2) гнезд, в к-рых яйцо паразита удалено искусственно;

(3) непаразитированных гнезд.

Среди первой группы 60% гнезд были неуспешными (не вылетело ни одного птенца). Среди второй и третьей – были неуспешными соответственно 31% и 37%. Основная причина различий - высокая вероятность повторного паразитирования при 2-й попытке гнездования в первой группе. Частота оставления паразитированного гнезда низка по сравнению с другими изученными популяциями (43-55%). Паразитирование трупиала на виреоне Белла в южной Калифорнии насчитывает не менее 100 лет, поэтому антипаразитические адаптации еще не вполне выработались. Об этом свидетельствует низкая частота оставления паразитированных гнезд и малая продуктивность этого мероприятия.

Ошибка опознания и вероятность паразитизма определяют примет или отвергнет тростниковая камышовка мимикрически окрашенные яйца кукушки.

Тростниковые камышовки (*Acrocephalus scirpaceus*) при наличии в их гнездах мимикрически окрашенных яиц обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) могут ошибаться и отвергать одно или более своих собственных яиц вместо чужих. Взаимоотношения

тростниковой камышовки и кукушки – хороший пример коэволюции и у камышовки должна была выработаться точка равновесия при выборе решения по отношению к чужим яйцам. Близ Кембриджа (Великобритания) в гнезда камышовок подкладывали искусственные яйца, имитирующие яйца кукушек разных линий. Модельные яйца, окрашенные под яйца других линий кукушки отвергались в 67% случаев (51 гнездо), а при окраске, имитирующей окраску яиц камышовки – в 5% случаев (30 гнезд). Предъявление чучела кукушки повышало отказ от мимикрически окрашенных модельных яиц до 39% (23 гнезда). В естественных случаях тростниковые камышовки отвергают в среднем 19% яиц кукушки (42 гнезда), что составляет промежуточную величину между реакцией на модельные мимикрически окрашенные яйца при наличии и отсутствии чучела кукушки. Согласно результатам модели, при базовом уровне паразитизма в 19-41, птицам выгоднее принять чужие яйца, т. к. цена превышает преимущества, в то время как при превышении этого уровня более выгодно отвергнуть. Таким образом реакция хозяев может меняться в зависимости от риска ошибиться и вероятности паразитизма.

ПАЗАРИТИЗМ У ГУСЕОБРАЗНЫХ

Американская черноголовая утка

Среди обширного семейства уток, насчитывающего около 150 распространенных по всему земному шару видов, только один вид полностью освободился от заботы о своем потомстве и стал гнездовым паразитом. Это южноамериканская черноголовая утка — средних размеров птица, с несколько укороченной шеей и укрупненной головой. Ее относят к группе савок, хотя и выделяют в особый род. По образу жизни она ближе всего к ныркам и крохалям, так как хорошо плавает и часто ныряет. Собственных гнезд американской черноголовой утки еще никто не находил. Как уже говорилось выше, в период размножения она отыскивает гнезда различных видов водоплавающих птиц и подкладывает в них свои яйца. Чаще всего яйца попадают в гнезда других видов уток, лысух, иногда чаек. Вылупившийся птенец, едва обсохнув, начинает вести самостоятельную жизнь.

Возможные пути возникновения такого паразитизма понять значительно легче, чем объяснить происхождение несравненно более древнего паразитизма обыкновенной кукушки и ряда родственных ей видов, связанного с развитием специальных приспособлений. Дело в том, что для птенцов многих уток, особенно для нырков и крохалей, вообще характерна ранняя самостоятельность. Кроме того, в гнездах уток довольно часто находят смешанные кладки, содержащие яйца разных видов. Бывает и так, что в одно гнездо откладывают яйца две самки уток одного вида. В отличие от смешанных кладок эти кладки называются совместными.

Смешанные и совместные кладки — явление, довольно широко распространенное. Помимо уток, оно наблюдается также у чаек, гнездящихся колониями. Изучая биологию размножения уток на озере Чаны в Западной Сибири, сотрудник Ленинградского университета Р. Л. Сагитов установил, что у всех гнездящихся там уток при определенных обстоятельствах могут возникать смешанные или совместные кладки. В разные годы количество их бывает, однако, неодинаковым. В многоводные годы, благоприятные для гнездования, чаще наблюдаются случаи, когда две самки одного вида откладывают яйца в одно гнездо. Напротив, в засушливые годы, когда удобных мест для гнездования уток мало и им их явно не хватает, возрастает число смешанных (межвидовых) кладок.

Таким образом, в природе самих уток заложена потенциальная склонность к «частичному паразитизму», то есть к подбрасыванию яиц в чужие гнезда. При определенных экологических условиях эта склонность может проявляться в большей или меньшей степени. Однако у всех уток, кроме одного вида, подобный частичный паразитизм всегда выступает на уровне индивидуальных особенностей поведения, не охватывая всех представителей вида. И только у американской черноголовой утки эта склонность приобрела характер видовой черты. Поэтому ее и причисляют к гнездовым паразитам.

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ГНЕЗДОВЫМИ ПАРАЗИТАМИ И ПТЕНЦАМИ У ВЫВОДКОВЫХ ПТИЦ:

североамериканские нырки и американские красноголовые нырки в Дельт-Марш

В маршах юж. берега озера Манитоба (Канада) на площади 27 тыс. га в 1977-1980 гг. изучали гнездовой паразитизм на 110 гнездах нырков: североамериканских (*Aythya valisineria*) и американских красноголовых (*A. americana*).

Птиц отлавливали ловушками с использованием приманочных самок обоих видов. Отловленных птиц индивидуально метили назальными метками, возраст определяли по деталям оперения. В 2 м над гнездом были установлены кинокамеры, осуществляющие покадровую съемку (1 кадр в мин). Зафиксировано 125 взаимодействий у 14 гнезд североамериканских нырков и 5 гнезд Американских красноголовых нырков, характеризующих гнездовой паразитизм.

Американские красноголовые нырки численно превосходили североамериканских нырков в соотношении 5,4:1. Американские красноголовые нырки паразитировали в 95% гнезд североамериканских нырков. Из 846 яиц в гнездах североамериканских нырков 52% составляли яйца Американских красноголовых нырков; > 21% из 405 яиц Американских красноголовых нырков были подложены чужими самками своего вида (определено по цвету скорлупы). Описан процесс выбора самкой Американского красноголового нырка гнезда хозяина по особенностям поведения. По мере откладки новых яиц, хозяйка гнезда все дольше и дольше остается на кладке. Поэтому часто Американскому красноголовому нырку приходится насильно вторгаться в гнезда североамериканских нырков. 75-88% столкновений с хозяйкой (зарегистрированных кинокамерой), завершилось откладкой паразитических яиц. Американский красноголовый нырок **откладывает паразитические яйца во все периоды насиживания североамериканских нырков**, в результате лишь 34% их выводятся. В то же время каждая самка Американских красноголовых нырков способна откладывать до 30% яиц. Агрессивная ответная реакция на вторжение паразитических уток у североамериканских нырков выражена слабо, у Американских красноголовых нырков - сильно. Описан эффект продления насиживания инкубированных яиц хозяином в случае несовпадения сроков вылупления своих и паразитических яиц.

Объединение выводков, выводковый паразитизм

Объединение выводков одного и разных видов уток на больших прудах, окруженных густой растительностью, довольно обычное явление. Межвидовой паразитизм на гнездах и выводках наиболее часто проявляется у красноголовых нырков *Aythya ferina* (до 1,4%) и хохлатой чернети *A. fuligula* (до 10,3%). Красноносые нырки (*Netta rufina*) нередко держатся обособленно, однако и у них отмечены случаи выводкового паразитизма, - т. е. присоединение птенцов к чужим выводкам. Так, на одном из прудов Домбе была обнаружена самка кряквы с выводком, состоящим из 4-х ее собственных птенцов 40-дн возраста и 2-х птенцов красноногого нырка 12-дн возраста. Предполагается, что низкая успешность размножения уток приводит к захвату и присоединению ими чужих птенцов и к образованию смешанных выводков. Так, в 8 смешанных выводках кряквы кол-во собственных птенцов было меньше, чем в чистых (5,1 и 6,6 молодых/семью соотв.).

Выводковый паразитизм у поганок. Описано 3 случая выращивания птенцов чомги (*Podiceps cristatus*) парами серошекой поганки (*P. grisegena*) на плотно заселенных водоемах в северной Германии. Во всех случаях при паре было по 1 птенцу чужого вида и ни одного своего. Поскольку поганки индивидуально распознают своих птенцов и проявляют агрессивность к чужим, паразитизм вероятнее всего происходит путем подкладывания яиц. Межвидовой паразитизм встречается редко, внутривидовой - намного чаще (у черношейной поганки *P. nigricollis* - регулярно), особенно при высоких плотностях гнездования и в колониях. Яйца поганок относительно некрупные, их продукция не требует больших затрат, на выращивание птенцов нужно намного больше времени и энергии.

Наблюдали как *самки императорских пингвинов* при гибели своих яиц или птенцов, набрасывались на самку с птенцом, отбивали его, сажали в "сумку" и убегали²³. Инстинкт усыновления связан с выработкой в организме птиц пролактина. Усыновление птенцов известно и у др. видов птиц; у канадских белых гусей наблюдали увеличение семьи за счет чужих гусят

Смешанный выводок орлана-белохвоста (Haliaeetus albicilla) и обыкновенного канюка (Buteo buteo). 14/VI 1994 г. в гнезде белохвоста вместе с двумя собственными птенцами отмечены 2 уже больших, но еще нелетающих, птенца канюка. Всех птенцов кормили взрослые белохвосты. Птенцы канюков доминировали в гнезде, первыми получали пищу. Все птенцы успешно покинули гнездо. Предполагается, что яйца канюка появились через 2 недели после кладки белохвоста. Подобный же случай паразитизма был отмечен в 1982-1983 гг. в долине р. Бариц (Польша).

ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ У ПТИЦ РОДА MOLOTHRUS

Воловьёвые птицы

К воловьим птицам относят нескольких представителей американского семейства трупиалов, вообще богатого видами и родами. Один из родов составляют воловьёвые птицы. Свое название «воловьёвые» они получили за привычку кормиться среди стад крупных копытных животных, которые выпугивают из травы насекомых, тем самым, облегчая птицам их обнаружение и ловлю.

С точки зрения происхождения гнездового паразитизма воловьёвые птицы представляют исключительный интерес. Все они — близкие родственники, относящиеся к одному роду, и несмотря на это, **сильно различаются по степени выраженности паразитизма**. По этому признаку все виды данного рода могут быть выстроены в определенный ряд.

Блестящая воловьёвая птица (Molothrus bonariensis), обитавшая в Южной Америке, на о-вах Тринидад и Тобаго, в настоящее время заселяет Вест-Индию и Флориду. На Тринидаде и Тобаго за последние 50-60 лет набор "хозяев" этого гнездового паразита стабилен: основными являются Troglodytes aedon, Leistes militaris, Agelaius icterocephalus; второстепенными - Fluvicola pica, Arundinicola leucocephala, Thryothorus rutilus, Nylophilus aurantifrons и 13 видов - случайные. За этот период лишь однажды отмечено паразитирование на новом "хозяине" - Tyrannus melancholicus. На заселяемых ею новых территориях экологический набор "хозяев" сходен (19 видов, гл. обр. Myiarchus antillarum, Vireo altiloquus, V. latimeri, Dendroica adelaidae, Agelaius xanthomus, Icterus dominicensis). Если на Тринидаде и Тобаго достигнуто репродуктивное равновесие между паразитом и "хозяевами", поддерживаемое поведенческими адаптациями, в силу чего паразитирование не оказывает отрицательного влияния на продуктивность "хозяина", то на новых территориях потенциальные "хозяева" вынуждены их вырабатывать в настоящее время.

У этого гнездового паразита еще сохранились элементы гнездостроительного инстинкта. В начале брачного периода самец и самка носят в клюве строительный материал и иногда даже принимаются за сооружение собственного гнезда, но никогда его не заканчивают и приступают к поиску гнездовых построек других видов птиц. Полагают также, что и в таких поисках они еще плохие специалисты, в связи с чем откладка яиц в чужие гнезда у них идет несколько беспорядочно. При отсутствии подходящего гнезда самка порой откладывает яйцо прямо на землю. И наоборот, при обнаружении удобного свободного гнезда какой-либо птицы в него откладывается иной раз слишком много яиц, больше, чем могут высидеть хозяева. Так, например, в гнезде одного вида южноамериканских птиц-печников из подотряда кричащих воробьиных было одновременно найдено 37 яиц блестящих воловьёвых птиц. С другой стороны, имеются наблюдения, свидетельствующие о том, что этот вид гнездового паразита в целях уменьшения количества яиц вида-хозяина расклеивает или уносит из гнезда часть его яиц.

²³ Magnan G. Пингвин ищет птенца для усыновления. Manchot cherche poussin a adopter. Sci. et vie N 978, 1999, 86-88.

Новый хозяин специализированного гнездового паразита - крикливой воловьей птицы.

Для крикливой воловьей птицы (*Molothrus rufoaxillaris*) был известен лишь 1 "хозяин" - *M. badius*, при отсутствии к-рого наблюдали паразитирование на *Gnorimopsar chopi*. Близ г. Дженерал-Лавалли (Аргентина) в 1993-1994 гг. проследили судьбу 338 гнезд *Pseudoleistes virescens*, из них в 17 (5%) обнаружили яйца крикливой воловьей птицы. В 14 из этих 17 были также яйца (по 1-5) др. паразита - *M. bonariensis*. Паразитирование отмечено в течение всего сезона гнездования (октябрь-декабрь), однако в конце его доля паразитированных гнезд резко возросла. Гибель паразитированных и непаразитированных гнезд. была одинаковой (82,3% и 82,5%). Крикливая воловья птица обычно прокалывает яйца "хозяина", устраняя конкурентов для своих птенцов. Все эти виды относятся к сем. Icteridae.

Близ Ашланда (США, Миссури) 15 июля 1995 г. впервые видеокамерой снят эпизод выбрасывания из гнезда птенцом буроголовой воловьей птицы (*Molothrus ater*) птенца индиговой овсянки (*Passerina cyanea*). Оба были в возрасте 6 дн (вес 18, 2 и 6, 9 г, соотв.). После того, как самка покормила птенца воловьей птицы и улетела, птенец овсянки высунулся на край гнезда, а затем при попытке вернуться в лоток оказался на спине птенца буроголовой воловьей птицы, к-рый медленно выпрямился и выбросил его из гнезда. За 2 дня до этого из гнезда исчез младший птенец индиговой овсянки. Частичная гибель выводка зарегистрирована в 3, 2% не-паразитированных гнезд индиговой овсянки и в 33, 3% паразитированных (гибели птенцов буроголовой воловьей птицы не было).

У буроголовой воловьей птицы гнездовой паразитизм в группе воловьих птиц проявляется в наиболее развитой форме. По количеству видов, воспитывающих ее птенцов, она занимает одно из первых мест среди всех птиц — гнездовых паразитов мировой фауны, хотя и уступает в этом отношении обыкновенной кукушке. Яйца буроголовой воловьей птицы находили в гнездах более чем 200 видов преимущественно мелких птиц: лесных американских славков (особое семейство воробьиных птиц, которое нельзя смешивать со славками Старого Света), трупялов, американских пересмешников, овсянковых птиц и др. Исследования С. Ротштейна показали, что буроголовая воловья птица ведет себя по отношению к своим многочисленным «жертвам» примерно так же, как наша кукушка. Для нее характерна широкая географическая изменчивость использования тех или иных видов-воспитателей. Виды птиц, на которых он интенсивно паразитирует в одной части ареала, игнорируются или очень редко выступают в качестве воспитателей буроголовой воловьей птицы в другой части области ее распространения, и наоборот. По данным С. Ротштейна, чаще всего хозяевами этого гнездового паразита являются представители семейства американских пересмешников и некоторые виды трупялов. Изначально буроголовая воловья птица была обычна лишь в центральных областях Северной Америки, но за последнее столетие сильно увеличилась в численности и, удачно подбирая хозяев, широко расселилась во всех направлениях.

Как и обыкновенная кукушка, буроголовая воловья птица следит за процессом строительства гнезда птицы-воспитателя и подкладывает свое яйцо, как правило, сразу после появления в кладке первого яйца вида-хозяина. Птенец этого гнездового паразита вылупляется примерно через 12 дней после начала инкубации. В противоположность птенцу нашей кукушки она не выбрасывает яйца и птенцов хозяев гнезда, хотя обычно бывает крупнее их. Благодаря своей активности он чаще других птенцов, находящихся с ним в гнезде, получает пищу, растет быстрее и раньше покидает гнездо. Тем не менее, известно много случаев, когда птенец буроголовой воловьей птицы вырастал в гнезде один.

Крикливая воловья птица — близкий к бурокрылой воловьей птице вид, тоже распространенный в Бразилии и Аргентине,— уже настоящий гнездовой паразит. Своих гнезд она вообще не имеет, а яйца подбрасывает в кладки своего ближайшего родственника— бурокрылой воловьей птице, выжидая для этого момент, когда у той начнется период откладки яиц. Установлено, что бурокрылая воловья птица — единственный хозяин крикливой воловьей птицы. Специальный учет гнезд бурокрылой воловьей птицы,

проведенный аргентинским орнитологом Р. Фраго-Гвайдо, показал, что *соотношение яиц в таких смешанных кладках примерно равное*. Однако, в конечном счете в гнездах оказывается больше птенцов гнездового паразита, чем птенцов вида-хозяина. Последние, вероятно, менее активны и притесняются птенцами паразитического вида. Возможно также, что и взрослые крикливые воловьи птицы при подкладке своих яиц повреждают часть яиц вида-воспитателя.

К четырем видам охарактеризованных выше воловьих птиц, объединяемым ныне в один род, примыкают еще два близких в систематическом отношении паразитических вида из того же семейства трупалов.

Это бронзовая, или красноглазая, и гигантская воловьи птицы. Каждому из этих видов сейчас придают ранг самостоятельного рода. Они распространены в Центральной и Южной Америке, а бронзовая воловья птица проникает и в Северную Америку. Названные гнездовые паразиты специализируются на подкладке яиц в гнезда определенных видов птиц, относящихся главным образом к тому же семейству, что и они сами.

Влияние изменения плотности хозяев на частоту паразитизма буроголовой воловьей птицы на черношапочном виреоне. В 1991-1992 гг. в Форт-Худ (Техас) в 6 биотопах проследили судьбу 392 гнезд 11 видов-хозяев гнездового паразита буроголовой воловьей птицы (*Molothrus ater*). Степень паразитирования на виреонах (*Vireo atricapillus*, *V. griseus*) была в 3-4 раза выше, чем на кардинале (*Cardinalis cardinalis*) и овсянке *Passerina ciris*, хотя кардинал был наиболее многочисленным. Кумулятивная плотность хозяев коррелирует со степенью паразитирования на виреонах, однако при частичном изъятии буроголовой воловьей птицы степень паразитирования коррелирует с плотностью кардинала. Вероятно, буроголовой воловьей птицы привлекают на эти участки именно хорошо заметные виды птиц (кардинал), однако высокая их численность негативно влияет на виреонов, гнезда которых легко обнаруживаются и поэтому степень паразитирования на них выше. Характер растительности не влияет на степень паразитирования.

Гнездовое хищничество и гнездовой паразитизм

Исходя из гипотезы гнездового хищничества буроголовых воловьих птиц Манитобы (Канада), предполагалось объяснить связь между гнездовым хищничеством и межвидовым гнездовым паразитизмом. В 1974-1976 гг. в юж. Манитобе (Канада) сравнивали частоту неуспешного гнездования в паразитируемых и непаразитируемых воловьими птицами гнездах лесных певунов (*Dendroica petechia*). Обнаружено, что в 7 популяциях лесных певунов хищничество на гнездах и гнездовой паразитизм находились в сильной отрицательной корреляции ($r_s=0,85$; $P=0,008$). При помощи только гипотезы Arcese объяснить взаимодействие системы "хищничество - паразитизм" не представляется возможным.

Вдовушки

Особая группа птиц в семействе ткачиковых, которую систематики выделяют в самостоятельное подсемейство птиц — вдовушек, охватывает девять видов, распространенных исключительно в Африке, южнее Сахары. Вдовушки населяют саванны и другие полуоткрытые пространства, иногда встречаются в садах. Во внегнездовой период они ведут общественный образ жизни, часто объединяясь в стаи с другими видами мелких зерноядных птиц.

Свое название вдовушки получили скорее всего за своеобразие их оперения. Дело в том, что брачный наряд самцов некоторых наиболее широко распространенных видов вдовушек имеет бросающуюся в глаза особенность. Перья хвоста (четыре центральных рулевых) отрастают у них до грандиозных размеров. Они в несколько раз превышают длину тела самой птицы и свисают вниз, как траурные ленты. Наиболее в этом отношении замечательны самцы так называемой райской вдовушки. Украшающие перья их хвоста имеют интенсивно-черный цвет и очень широкие опахала, постепенно сужающиеся к концу

хвоста. Верхняя сторона тела, голова, горло и зоб у райской вдовушки тоже блестяще-черные. Все это напоминает траурное одеяние вдовы, хотя у птиц-вдовушек его надевают в брачный сезон самцы.

Другая версия происхождения названия вдовушек менее распространена. Ранее считалось, что длинные хвостовые перья самцов этих птиц мешают их маневренному полету. В период дождей, с которым совпадает сезон размножения вдовушек, перья хвоста сильно намокают и снижают летательные способности самцов, из-за чего они чаще становятся жертвами хищников, чем самки. Численное соотношение полов нарушается. Поскольку в природе самцов оказывается значительно меньше, чем самок, вдовушки стали полигамами, но многим самкам все же не хватает самцов. Возможно, поэтому их и называли вдовушками. Иногда с этой особенностью биологии размножения связывают то, что самки вдовушек вынуждены были откладывать яйца в чужие гнезда и превратились таким образом в гнездовых паразитов. Так или иначе, но этих птиц издавна называют вдовушками, причем на самых различных языках: по-немецки «Witwen», по-английски «Widowbirds», по-латыни «Viduinae» и т. п.

Собственных гнезд вдовушек в природе никто не находил. Все они настоящие гнездовые паразиты. Подкладывают свои яйца они главным образом в гнезда различных представителей родственного им семейства вьюрковых ткачиков. Связь каждого вида гнездового паразита с его хозяином очень определенная. В качестве воспитателя птенцов вдовушки используют в основном какой-либо один вид вьюрковых ткачиков. Например, райская вдовушка связана размножением с желтокрылой пителией, пурпурно-индиговая вдовушка — с огненным ткачиком. Лишь немногие, наименее специализированные, виды вдовушек иногда Подкладывают яйца в гнезда представителей других семейств.

Все исследователи отмечают несколько общих черт биологии и поведения вдовушек, выделяющих их среди других гнездовых паразитов. Одна из них заключается в том, что **птенцы всех видов вдовушек вырастают всегда совместно с птенцами вида-воспитателя.** При этом они не отличаются от птенцов хозяев гнезда по размерам, окраске оперения, характеру поведения и даже голосу. Кстати, совпадает у них и белая окраска яиц. Самое удивительное, на что специально обращали внимание орнитологи, изучавшие биологию размножения вдовушек,— это **точное совпадение раскраски ротовой полости** птенца гнездового паразита, выпрашивающего корм, с цветом и рисунком открытого рта птенцов воспитателя.

Важно отметить, что у птенца каждого вида-воспитателя свой рисунок ротовой полости и он по числу темных отметин и цвету клювных валиков в точности повторяется у птенца паразитирующего вида вдовушек. В экспериментах с заменой птенцов, проводившихся Юргеном Николаи и его коллегами из Института физиологии поведения имени Макса Планка в ФРГ, удалось показать, что реакция кормления птенца у воспитателя возникает только в ответ на его открытый рот с рисунком, характерным для своего вида. Птенцы-паразиты с нетипичными метками во рту голодают, истощаются и погибают. В этом плане воспитатели вдовушек представляют исключение в классе птиц. Мы уже говорили ранее, что при выкармливании птенца обыкновенной кукушки камышевками, горихвостками, вьюрками, овсянками и другими певчими птицами раскраска ротовой полости не играет никакой роли. Птенцы всех этих птиц имеют совершенно различные рты, как по рисунку, так и по цвету. Тем не менее их родители отлично выкармливают кукушонка, оказавшегося в их гнезде, независимо от того, какой цвет ротовой полости характерен для их собственных птенцов. Им важно одно: чтобы птенец, которого они кормят, достаточно долго держал рот открытым. При взаимоотношениях же вьюрковых ткачиков с птенцами вдовушек соответствующая окраска ротовой полости имеет, оказывается, первостепенное значение для налаживания контактов между воспитателем и гнездовым паразитом. Этой особенностью вдовушки действительно отличаются от других гнездовых паразитов.

Медоуказчики

Как уже упоминалось, медоуказчики — особое семейство птиц в отряде дятлообразных. Среди них обычно различают 12 видов, хотя некоторые систематики выделяют 14. Внешне медоуказчики мало похожи на дятлов, скорее напоминают по общему облику крупных синиц, размером от воробья до дрозда. Клюв у них небольшой, но крепкий, полет быстрый и маневренный. Одеты они в довольно скромный наряд. Оперение окрашено в сероватые, коричневатые и оливковые тона. Тем не менее половой диморфизм у них выражен. Ноги, как и у дятлов, короткие. Когда медоуказчик сидит на ветке, то два пальца у него направлены вперед, а два — назад. Это так называемая зигодактилия. Она характерна для всех дятловых птиц, а также для попугаев и кукушек и заметна с первого же дня жизни медоуказчика. Иногда отмечают еще относительно толстую кожу этих птиц — признак, который часто расценивается как своеобразное приспособление, защищающее медоуказчиков от укусов жалящих насекомых.

Распространены медоуказчики в Африке, но один или два вида обитают в Юго-Восточной Азии. Все они ведут древесный образ жизни и гнездятся в лесах тропической, центральной и южной частей Африканского континента. Питаются разнообразными насекомыми, которых могут ловить как в воздухе, так и в местах их скопления и у гнездовых построек. Некоторые виды даже специализировались на питании личинками пчел и других общественных насекомых, а также медом и сотами. Считается, что медоуказчики благодаря своеобразной бактериальной флоре кишечника способны усваивать воск. В связи с этим у них выработалась особая повадка, за которую они и получили свое название. Увидев зверя, питающегося личинками насекомых и медом, в частности африканского медоеда, или человека, птицы начинают манить его к дуплу или пню, в котором поселились пчелы. При этом медоуказчик держится возможно более заметно: издает громкие трещащие звуки, вертит хвостом, испещренным белыми пятнами, совершает различные телодвижения, — одним словом, всеми средствами стремится обратить на себя внимание. Такая повадка известна тем, кто не прочь поживиться за счет пчелиных сотов, и медоуказчик становится для них своеобразным гидом. Когда поселение пчел обнаружено, медоуказчик замолкает и ждет, пока зверь или человек разрушит постройку насекомых, воспользуется медом и уйдет. После этого медоуказчик сам начинает кормиться оставшимися личинками, медом и сотами.

Помимо такой особенности биологии, медоуказчики широко известны и как гнездовые паразиты. **Среди них одни виды паразитируют на открыто гнездящихся птицах — белоглазках, славках и мухоловках; другие подкладывают яйца к птицам, поселяющимся в дуплах, — дятлам и африканским видам бородастиков.**

Самая замечательная морфологическая и поведенческая особенность гнездового птенца медоуказчиков — это большой крепкий крючок на конце его челюстей, с помощью которого он наносит глубокие раны своим соседям по гнезду, от чего они в конце концов и погибают. Тогда родители выбрасывают их из гнезда или дупла и начинают кормить приемыша. По прошествии одной-двух недель крючок у птенца гнездового паразита исчезает и его клюв приобретает нормальную форму. Кроме того, как у всех дятловых, птенцы медоуказчиков имеют так называемую «пяточную мозоль». Это особые роговые выросты на ин-тертарзальном (между голенью и цевкой) сочленении, позволяющие им сохранять устойчивую позицию в гнезде во время выпрашивания корма. Впоследствии эта мозоль тоже пропадает. Имеются сведения, что своим крючком на конце клюва птенец медоуказчика может уничтожать и яйца хозяев гнезда с еще невылупившимися эмбрионами. Иногда, действуя наподобие птенца кукушки, птенцы медоуказчиков выталкивают яйца и птенцов вида-воспитателя из гнезда. Так или иначе, но в конечном счете медоуказчик остается в гнезде один уже к недельному возрасту, а его приемные родители относятся к нему так, как будто он — их собственное дитя.

Семейство кукушковых

Кукушки — птицы очень разнообразные и по строению, и по образу жизни. Несмотря на это, всех их принято объединять в семейство кукушковых. Оно очень богато представителями и насчитывает около 130 видов, встречающихся во всех регионах земного шара, за исключением полярных и приполярных областей. Большинство видов живет в тропиках Азии и Африки, однако есть и американские, мадагаскарские, австралийские, новогвинейские и новозеландские виды.

По биологии размножения всех кукушковых принято подразделять на паразитических (около 40 видов) и непаразитических. Но это деление до известной степени условно, поскольку в группе так называемых непаразитических кукушек существуют отдельные виды, которые тоже ведут паразитический образ жизни. В целом гнездовой паразитизм характерен для кукушек Старого Света. Среди американских кукушек он наблюдается лишь у очень немногих видов.

Формирование рас у обыкновенной кукушки.

Использование нового вида-хозяина паразитом может привести к формированию новой расы или нового вида. У обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*), гнездового паразита птиц, существуют расы, характеризующиеся определенным цветом яиц и паразитирующие на определенных видах-хозяина. Микросателлитные ДНК-маркеры были использованы для анализа процессов, происходящих в районе, где недавно появилась новая раса кукушки. Самки кукушки подкладывают яйца строго определенным видам-хозяина в соответствии со специализацией расы, тогда как самцы могут спариваться с самками, к-рые специализируются на разных видах-хозяина. Специализация самок может привести к эволюции признаков, связанных с полом, таких как окраска яиц, даже, если поток генов по мужской линии препятствует завершению видообразовательного процесса.

Анализ генетической дифференциации хозяин-специфичных рас кукушки *Cuculus canorus* с использованием данных об изменчивости микросателлитной ДНК.

Считается, что популяции паразитической кукушки состоят из рас самок, симпатричных видам-хозяевам, каждая из этих самок подкладывает яйца в гнезда определенных видов-хозяев. Проведено тестирование этой гипотезы путем сравнения скорости эволюционирования ДНК-маркеров птенцов кукушки, выращиваемых тремя наиболее обычными для Великобритании видами-хозяевами этого гнездового паразита. При сравнении кукушек разных рас не выявлено существенных различий в числе повторов ни по контрольному участку мтДНК, ни по частоте аллелей 3-х микросателлитных локусов ДНК. С учетом того, что кукушки паразитируя на разных хозяевах, откладывают разные яйца, сходные по окраске с яйцами хозяев, результаты исследований означают, что:

- (1) окраска яиц кукушек факультативна;
- (2) генный обмен между расами кукушек имеет место вследствие того, что самки кукушек паразитируют на альтернативных видах-хозяев с переменным успехом;
- (3) предположительно нейтральные маркеры, использованные в данном исследовании, не имеют отношения к скорости и недавней эволюции рас *Cuculus canorus*.

Риск вероятности паразитизма в связи с расстоянием от гнезд тростниковых камышевок до присад обыкновенных кукушек. В течение 2-х гнездовых сезонов в ю.-в. Чехии изучали связь между частотой откладки яиц кукушки в гнезда тростниковой камышевки и удаленностью гнезд от деревьев, различий в размерах яиц и кладок, а также в сроках откладки яиц в гнезда камышевок, расположенных на разном расстоянии от берега. Из 605 обследованных гнезд 80 были с яйцами кукушек. Показано, что паразитизм заметно снижается по мере удаления от присад, что коррелирует с возможностью визуального обнаружения кукушками гнезд или строящих гнезда пар камышевок. С удалением от присад растет также плотность гнездящихся пар камышевок и средний размер их яиц; кроме того, эти участки заселяются раньше.

Взаимоотношения обыкновенной кукушки и тугайного соловья. В Испании степень гнездового паразитизма *Cuculus canorus* на *Cercotrichas galactotes* достигала 19%. Репродуктивный успех кукушки составил 72, 2%. Репродуктивный успех хозяев в гнездах с яйцами кукушки равен нулю, в гнездах без ее яиц 86%. Число яиц вида-хозяина в гнездах с яйцами кукушки было достоверно ниже, чем в гнездах без ее яиц, что косвенно подтверждает частичное разорение кукушкой гнезд, выбранных для подкладки своего яйца. Птенцы кукушки выбрасывают из гнезда яйца и птенцов вида-хозяина в возрасте 5 дней. Вылет кукушат из гнезд приходится в среднем на 17-й день.

Общественная родительская забота моногамных сорок - воспитателей слетков хохлатой кукушки. Слетки гнездового паразита - хохлатой кукушки (*Clamator glandarius*) часто образуют группы (до 5 особей), при которых "родителей" бывает больше, чем хозяев паразитированных гнезд. Частота кормления слетков в таких группах возрастает соответственно увеличению их числа и количества взрослых сорок. Видимо, групповое поведение слетков кукушки способствует получению ими больше корма.

Хищничество кукушки на гнездах, ближайших к паразитируемым ею гнездам. Поедание кукушкой яиц и птенцов в неиспользуемых ею гнездах отмечалось неоднократно. В окр. Севильи (Испания) в течение двух гнездовых сезонов изучали связь кукушки с гнездами тугайного соловья. На участках в 21 и 36 га держалось соответственно, 2-3 и 3-5 самок кукушки и располагалось 10 и 11 гнезд соловья. Отмечена высокая степень хищничества на гнездах соловья, не имеющих яиц кукушки, и более низкая - на его гнездах яйцами кукушки. В частично или полностью разоренных гнездах не было следов разрушения, что также свидетельствует в пользу предположения о хищничестве кукушки на неиспользуемых гнездах. Разоряемые гнезда были сконцентрированы вокруг гнезд с яйцами кукушки.

Адаптации к паразитизму У КУКУШЕК

Является ли большая плотность скорлупы яиц у паразитирующих кукушек альтернативным механизмом увеличения прочности яиц? Гнездовые паразиты откладывают необычно прочные яйца, что предположительно препятствует проклеиванию и выбрасыванию их из гнезда хозяином. Однако нек-рые считают, что у ряда паразитических кукушек, судя по толщине скорлупы и форме яйца, они имеют обычную прочность. Для проверки гипотезы, что увеличение прочности яйца может определяться и плотностью скорлупы (вес скорлупы / ее объем, последний рассчитывали, умножая площадь скорлупы на ее толщину). Сравнение этих показателей у паразитических и непаразитических кукушек, а также у не-воробьиных показало, что у паразитических кукушек от существенно выше, чем можно было бы ожидать по их размерам. Это подтверждает гипотезу, что большая плотность скорлупы у паразитических кукушек является альтернативным механизмом увеличения прочности яиц.

*Исследования динамики температуры тела у различных видов взрослых птиц весом от 15 г (желтая мухоловка) до 735 г (ворон) проводили при содержании их в метеорологической камере. Измерения проводили при помощи радиопередатчиков весом 1,5 г, укрепляемых на спины птицам, и микротермисторов, касающихся кожи. Среди исследованных птиц были 17 кукушек (*Cuculus canorus* и *C. fugax*) весом тела 111-129 г. У кукушек измерения проводили и в полевых условиях.*

Отмечено, что *более всего подвержена колебаниям температура тела у кукушки.* Пониженная способность кукушки к терморегуляции расценивается как адаптация к гнездовому паразитизму. Яйца кукушки относительно размеров тела малы, птенцы кукушки рождаются раньше, чем птенцы птиц-хозяев, многие виды птиц, в т. ч. и кукушки, мигрируют ночью, когда температура воздуха пониженная. При гнездовом паразитизме для кукушки важно то, что эмбрионы способны ассимилировать желток при низкой температуре тела; яйца кукушки имеют более широкую зону оптимальной температуры инкубации, а при повышении температуры развитие эмбрионов кукушки происходит быстрее, чем у птиц-хозяев.

В Марамуре (Румыния, долина р. Изей) 4 июля 1995 г. нашли гнездо рябинника (*Turdus pilaris*) с 1 птенцом кукушки и 1 птенцом дрозда, причем последний был старше кукушонка. Видимо, у дрозда это была повторная кладка, т. к. др. гнезда в колонии были уже пустыми.

Почему хозяева принимают птенцов кукушки?

Птенцы кукушки не отвергаются хозяевами гнезда, несмотря на их очевидные внешние отличия и очень высокие затраты кормовых усилий при выращивании птенцов кукушки, навязанных хозяевам. Однако, хозяева иногда отвергают яйца кукушки, имеющие мимирию под яйца хозяев. Различие в поведении хозяев по отношению к яйцам и птенцам кукушки объясняют:

- 1) эволюционным запаздыванием,
- 2) ошибками в распознавании птенцов кукушки,
- 3) ценой ошибок, если обучение происходит путем импринтинга,
- 4) супернормальными стимулами.

Ни одно из этих объяснений не удовлетворительно. Авторы показывают, что восприятие хозяевами птенцов кукушки эволюционировало из-за репрессивного поведения кукушек по отношению к хозяевам, отвергавшим птенцов. Отвержение хозяевами яиц кукушек сохраняется перед лицом влияния кукушек, поскольку происходит в начале сезона, и наносит менее серьезные последствия хозяевам.

Частота неприятия яиц потенциальными хозяевами новозеландских кукушек.

Два вида новозеландских кукушек: бронзовая кукушка (*Chrysococcyx lucidus*) и длиннохвостый козль (*Eudynamis taitensis*), подкладывают яйца в гнезда небольшого числа видов, **круг которых специфичен для каждого паразита, несмотря на обилие потенциальных воспитателей.**

Длиннохвостый козль подкладывает яйца в гнезда 3-х видов рода *Mohoua* (Acanthizidae), бронзовая кукушка – в гнезда *Gerigone igata* из этого же семейства шипоклювковых. При этом Бронзовая кукушка в Австралии имеет больший круг хозяев.

Для объяснения различий в характере паразитизма бронзовая кукушка в Новой Зеландии и на материке, в 1998-2001 гг. на 2-х островах близ побережья Новой Зеландии провели серию экспериментов. Изучали ответ 9 видов новозеландских воробьиных (потенциальных хозяев паразитов) на подкладку в их гнезда искусственных яиц длиннохвостого козля и бронзовой кукушки. Из 9 видов 8 отвергали яйца бронзовой кукушки, яйца длиннохвостого козля отвергал только *Mohoua novaeseelandiae*. В Австралии в целом яйца кукушек отвергаются значительно реже. Хотя отвергание ограничивает спектр хозяев бронзовой кукушки в Новой Зеландии, часть видов, редко отвергающих яйца и являющихся хозяевами этого вида в Австралии, паразитизму не подвергаются. Причины различий могут состоять в более быстрых темпах эволюции на островах. В этом случае быстрая выработка хозяевами антипаразитических стратегий делает невыгодным формирование у паразита генеральных адаптаций к широкому спектру хозяев. Перспективным может оказаться адаптация к специфичному хозяину в процессе коэволюции с ним.

Сравнение популяционной структуры и генного потока гнездового паразита, хохлатой кукушки (*Clamator glandarius*) и его основного хозяина, сороки (*Pica pica*).

Использованы микросателлитные маркеры ДНК для оценки значений генного потока у хохлатой кукушки и ее основного европейского хозяина, сороки. Обследованы соответственно 7 и 15 популяций этих видов в разных частях европейского ареала. Генетический анализ показал, что у обоих видов существует изоляция по расстоянию, хотя данные по кукушке лишь указывают на это из-за малого объема выборки. Генный поток выглядит обширным между соседними популяциями, выше у сороки, чем у кукушки, и особенно высок в тех популяциях сороки, которые расположены в пределах ареала кукушки. Корреляции генетических расстояний у сороки и кукушки не выявлено. Обсуждается влияние роста генного потока между популяциями сороки в симпатрии с

кукушкой для их динамики (в частности, случаи неприятия подброшенных яиц), а также то, как различные нормы миграции обоих видов могут влиять на процессы их сопряженной эволюции.

По характеру строения и образу жизни семейство Кукушковых подразделяют на шесть подсемейств: шпорцевых, мадагаскарских, личинкоедов, бегающих (земляных), пестроклювых и настоящих кукушек.

Шпорцевые кукушки. Представленные одним родом и 28 видами, кукушки этого подсемейства распространены в тропической зоне Старого Света. Это длинноногие и короткокрылые птицы средней величины, ведущие в основном наземный образ жизни. Свое название они получили за резко удлинённый коготь заднего пальца, что, кстати, характерно и для некоторых видов воробьиных птиц, часто бегающих по земле, например для жаворонков и коньков. Шпорцевые кукушки — самостоятельно гнездящиеся птицы.

Мадагаскарские кукушки. По распространению это подсемейство соответствует своему названию. Птицы живут на Мадагаскаре, не совершая миграций. Всех их относят к одному роду. Известно десять видов, из которых один близок к вымиранию. Некоторые виды ведут древесный образ жизни, гнездясь в лесах. Остальные обитают в полузасушливых районах и часто передвигаются по земле. Питаются насекомыми, иногда плодами и мелкими рептилиями. Гнездового паразитизма у мадагаскарских кукушек не наблюдается.

Кукушки - личинкоеды. Обитающие в Центральной и Южной Америке два рода этих кукушек замечательны своим коммунальным гнездованием. Несколько самок откладывают яйца в общее гнездо, совместно насиживают их и сообща выкармливают птенцов. Самцы часто им в этом помогают. Правда, такое поведение наблюдается не у всех представителей данной группы кукушек. Некоторые из них, например гуйра, гнездятся отдельными парами. Полагают, что коммунальное гнездование не может иметь отношения к происхождению гнездового паразитизма у птиц и что его следует рассматривать как особое явление в семействе Кукушковых. Но есть мнение, что как раз групповое гнездование или скученность и нехватка удобных мест для размножения могут привести к тому, что часть особей в этих условиях начнет откладывать яйца в чужие гнезда. Такое поведение некоторые орнитологи склонны рассматривать как начальную стадию гнездового паразитизма. Из других особенностей биологии личинкоедов укажем на то, что их птенцы могут зачастую покидать гнезда и лазать, подобно птенцам гоацина, по ветвям деревьев с помощью всех четырех конечностей. Однако когти на пальцах, которые имеются у птенцов гоацина, у них отсутствуют. Будучи напуганными, они покидают гнездо и располагаются на ветвях деревьев или даже на земле, а затем снова возвращаются в гнездо.

Бегающие (земляные) кукушки. Это подсемейство представлено 13 видами, объединяемыми в шесть родов. Большинство их распространено в Западном полушарии, но два вида одного рода обитают в Восточной Азии. Земляные кукушки редко поднимаются в воздух. Они чаще бегают по земле, спасаясь от опасности в зарослях наземной растительности. Их можно увидеть и на дорогах. В связи с такой повадкой наиболее известный вид земляных кукушек получил название кукушки-подорожника. Эта кукушка живет в засушливых районах в центральных и юго-западных штатах Америки и в Мексике. Как и многие другие виды земляных кукушек, она не является гнездовым паразитом, а строит гнезда и сама воспитывает птенцов, выкармливая их насекомыми, а также ящерицами. Однако наибольший интерес для нас представляют **три вида данного подсемейства, ведущие паразитический образ жизни**.

Полосатую кукушку, обитающую в Центральной и Южной Америке и паразитирующую на мелких воробьиных птицах, выделяют даже в особый род. Она замечательна тем, что клюв ее птенца, так же как у птенцов медоуказчиков, вооружен небольшим, но крепким крючком, с помощью которого он убивает птенцов вида-воспитателя. Нападает кукушонок на них в тот момент, когда они, выпрашивая корм, вы-

тягивают шею. В нее-то он и вцепляется своим крючком. Гнездовыми паразитами среди земляных кукушек являются, кроме того, еще два вида, принадлежащие уже к другому роду подсемейства земляных кукушек. Это **фазановая и павлиновая кукушки**.

Пестроклювые кукушки. Данное подсемейство насчитывает 28 видов, объединяемых в 12 родов. Большинство их распространено в Центральной и Южной Америке, но есть среди них и виды, живущие в Африке и Юго-Восточной Азии. С точки зрения вопроса о происхождении гнездового паразитизма особый интерес представляют два вида одного рода американских пестроклювых кукушек, на которых остановимся подробнее.

Желтоклювая и черноклювая кукушки зимуют в Центральной и Южной Америке, но на период размножения мигрируют в Северную Америку. Своим обликом, повадками, характером питания и даже голосом они в целом похожи на паразитических кукушек Евразии. Однако размножаются они обычно, как и все другие птицы, то есть строят гнезда, откладывают в них яйца, сами насиживают кладки и сами выкармливают своих птенцов. Откладка яиц у них идет с промежутками в два-три дня. Естественно, что птенцы вылупляются не одновременно и в гнездах можно найти птенцов различного возраста. Благодаря хорошо развитым способностям к лазанию птенцы этих кукушек очень рано оставляют гнезда и начинают передвигаться по ветвям чуть ли не с недельного возраста. Чтобы воспитать такой выводок, требуется, очевидно, много энергии. В биологии североамериканских желтоклювой и черноклювой кукушек подмечена особенность, имеющая некоторое отношение к явлению гнездового паразитизма. В годы изобилия пищи эти кукушки становятся очень плодовитыми и начинают откладывать яйца не только в свои гнезда, но и в гнезда других видов птиц, даже им не родственных. Считается, что в таких условиях мы сталкиваемся с явлением случайного паразитизма: кукушки оказываются частичными гнездовыми паразитами в те годы, когда они могут собрать больше пищи, чем это необходимо для воспитания их нормального выводка.

Настоящие кукушки. Подсемейство настоящих, или, как их иногда называют, паразитических кукушек представлено 12 родами и 47 видами. **Все они гнездовые паразиты. Распространены в Старом Свете.** Большинство видов ограничено в своем обитании тропиками Африки, Юго-Восточной Азии и Австралии. Остальные виды живут в других зонах Африки и Азии, и только два вида из них частью ареала заходят в Европу. На территории умеренной зоны Евразии размножается пять видов. Обычно их относят к одному роду, хотя некоторые систематики ширококрылую кукушку выделяют в особый род. Кроме того, на эту территорию несколько раз залетала так называемая пятнистая, или хохлатая, кукушка. Она обитает в основном в Африке, Малой и Передней Азии, местами в Южной Европе. Залеты ее к нам отмечались в юго-западных районах страны.

Пятнистая (или хохлатая) кукушка — крупная птица, размером почти с сороку, с длинным хвостом, хохлом на голове и белыми пятнами на боках тела. Паразитирует она в основном на врановых птицах. В гнездо вида-воспитателя кукушка часто откладывает не одно, а несколько яиц. При этом ее птенцы всегда вырастают совместно с птенцами вида-хозяина. По новым данным испанского орнитолога Л. Ариас-де-Рейнэ, в Южной Европе главными воспитателями хохлатой кукушки являются сорока и голубая сорока.

Кукушки Сибири и Дальнего Востока

Все пять видов кукушек, распространенных на территории Палеарктики, включая и обыкновенную кукушку, могут быть встречены на Дальнем Востоке — в Приморье, в частности в заповеднике «Кедровая падь». Из них малая кукушка заходит к нам из Юго-Восточной Азии лишь краем ареала в леса южной части Приморья. Индийская кукушка распространена по долинам Амура, Зеи, Уссури и населяет восточные склоны Сихотэ-Алиня. Область размножения ширококрылой кукушки у нас более обширна. Она встречается в зоне лиственных и смешанных лесов Хабаровского края и Приморья. Шире всех из наших восточных кукушек распространена глухая кукушка. Она населяет Курильские

острова, Сахалин и Приморье, попадает на глаза по территории всей Сибири до Урала и европейского Приуралья. Ее находки известны и к западу от Приуралья — в Горьковской, Костромской, Московской, Калининской, Рязанской областях. В. Б. Зимин слышал голос этой кукушки и видел ее несколько дней подряд даже в Карельской АССР. Но фактов, свидетельствующих о размножении глухой кукушки, из этих районов пока не поступало. Самое широкое распространение из кукушек, встречающихся в СССР, имеет обыкновенная кукушка. Как уже отмечалось, область ее паразитирования простирается у нас от Сахалина до западных границ страны.

Все они — гнездовые паразиты. Все паразитируют только на певчих птицах. Откладывают, как правило, по одному яйцу в гнездо вида-воспитателя. У тех видов, у которых это удалось пронаблюдать, процесс подбрасывания яйца происходит чрезвычайно быстро, в считанные секунды. Два яйца в одном гнезде — явление крайне редкое. Как и у обыкновенной кукушки, откладываемые яйца часто не имеют мимикрирующей окраски. Тем не менее, многие певчие птицы принимают такие яйца и выкармливают кукушонка. Корм, который кукушата разных видов получают от своих воспитателей, в целом сходный. В основном это гусеницы бабочек, личинки пилильщиков, кобылки и другие насекомые, а также пауки, наземные моллюски. Способ выпрашивания корма такой же, как и у птенца обыкновенной кукушки. Например, птенец глухой кукушки, раскрывая рот, не вытягивает шею, как это делают птенцы всех певчих птиц, а скорее, наоборот, втягивает ее и лишь закидывает голову. После того как корм положен ему в рот, птенец долгое время не проглатывает пищу и продолжает держать рот открытым, то есть ведет себя точно так же, как и птенец обыкновенной кукушки. Общей для птенцов обыкновенной и глухой кукушек оказалась даже такая деталь поведения: при выпрашивании корма подросшие птенцы обоих видов как бы приседают в гнезде и, открывая рот, приподымают одно согнутое крыло. У птенца глухой кукушки при этом становятся особенно заметными белые перья на сгибе крыла. Проглотив корм, птенец поворачивается задом к своему воспитателю и выдавливает из себя комочек экскрементов. Хозяева гнезда, как бы специально задержавшиеся на гнезде, подхватывают «пакет» и улетают. Одним словом, характер поведения птенцов кукушки и их хозяев при выкармливании кукушат разных видов повторяется до деталей.

Самым главным общим признаком, наиболее интересным в эволюционном плане, является **характер движения птенцов разных видов кукушек при выбрасывании яиц или птенцов вида-воспитателя из гнезда**. Позы, принимаемые при этом, у птенцов всех видов наших кукушек такие же, как и у птенца обыкновенной кукушки. Кукушонок выталкивает яйцо, пятась задом к краю гнезда, или выносит его на спине, придерживая яйцо передними конечностями. Птенцы глухой и малой кукушек действуют абсолютно так же, как и птенец обыкновенной кукушки. А литературные данные свидетельствуют о том, что птенцы не только всех 12 видов рода *Cuculus*, но и многочисленных представителей двух других родов, поступают при выбрасывании яиц сходным образом. Цель у всех них одна — остаться единственными обитателями гнезда и единственными потребителями корма, приносимого птицами-хозяевами. Птенцы всех наших кукушек имеют уплощенную спину, цепкие зигадактильные ноги (то есть два пальца направлены вперед, два — назад) и удлинённые, очень подвижные передние конечности. Крестец и спина — зона наибольшей тактильной чувствительности — зарастают пером у них позднее всего. Птенец, например, глухой кукушки в возрасте нескольких дней неотличим от птенца обыкновенной кукушки как по внешности, так и по своим действиям.

Подбор гнезд мелких певчих птиц и подкладка в них одного яйца тоже рассчитаны именно на агрессивное поведение птенца кукушки.

Глухая кукушка. Внешне самец глухой кукушки очень похож на самца обыкновенной. В полевых условиях по большинству признаков они не отличимы. Они сходны по размерам, окраске оперения, характеру полета. Однако подросшего птенца глухой кукушки в гнездовом наряде узнать легко по темному цвету перьев на нижней стороне тела, особенно по почти черным зобу и груди, а также по несколько иной раскраске

ротовой полости. При открытом ярко-оранжевом зеве у птенца глухой кукушки заметны черные углы близ краев надклювья. Самки тоже похожи; кроме того, как уже говорилось, среди них встречаются особи, одетые в рыжее или серое оперенье. При определении глухой кукушки в природе приходится прежде всего ориентироваться на голос самца и на стацию обитания.

В отличие от обыкновенной кукушки, предпочитающей пересеченную местность, разреженные леса, луга, поросшие кустарником, или побережья водоемов, глухая кукушка заселяет преимущественно первозданную тайгу, массивы старого высокоствольного леса, произрастающего как на равнинных участках, так и на сопках, где глухая кукушка проникает на высоту до 1200 метров.

Яйца, откладываемые самками глухой кукушки, имеют несколько необычную — вытянутую, продолговатую форму и часто, находясь в середине кладки вида-воспитателя, занимают вертикальное положение. Поэтому различия в размерах яиц кукушки и хозяев гнезда иногда не сразу бросаются в глаза. Яйцо у глухой кукушки имеет белую скорлупу, просвечивающую розоватым тоном, по которой разбросаны мелкие каштанового цвета пятнышки, иногда сгущающиеся у тупого конца. Интересно, что яйца глухой кукушки такого типа на Дальнем Востоке чаще всего находили в гнездах светлоголовой пеночки, у которой кладка состоит из чисто-белых яиц. Этих находок сейчас известно более десяти, и никакой мимикрии яиц кукушки в данном случае не наблюдается. В гнездо светлоголовой пеночки яйцо глухой кукушки иногда попадает первым, и тем не менее пеночка, не обращая на него внимания, начинает откладывать свои яйца.

Сходное явление наблюдается и у обыкновенной кукушки. Значение имеет не столько окраска яиц, сколько отношение вида-хозяина к кукушке, которое может варьировать географически и индивидуально. Пеночки вообще излюбленные хозяева глухой кукушки. Они выступают основными воспитателями ее потомства и в Сибири, и на Дальнем Востоке. Помимо трех уже упомянутых видов пеночек, яйца и птенцов глухой кукушки орнитологи находили у *корольковой, толстоклювой, зеленой, бурой пеночек*, а также у *пеночки-таловки*. Многие из перечисленных видов, например таловка, корольковая и бурая пеночки, являющиеся хозяевами глухой кукушки в Сибири, принимают яйца и воспитывают птенцов гнездового паразита и на Сахалине. Важно подчеркнуть, что в гнездах почти всех видов пеночек орнитологи находили не только яйца глухой кукушки, но и птенцов. Это указывает на то, что связь между пеночками и глухой кукушкой не случайная и достаточно прочная.

В европейской части Евразии контакты пеночек с обыкновенной кукушкой значительно менее устойчивы. При посещении их гнезд этой кукушкой пеночки почти всегда бросают кладки. Очевидно, поведение глухой кукушки более соответствует «нраву» пеночек. Подкладывая свои яйца, эта кукушка ведет себя, возможно, не так «грубо», как обыкновенная кукушка.

Всего пока установлено 17 видов певчих птиц, с которыми в той или иной степени связана глухая кукушка.

Дело в том, что чем шире становится известный круг хозяев разных видов кукушек, обитающих на Дальнем Востоке, тем больше обнаруживается видов певчих птиц, способных воспитать птенца глухой и одновременно обыкновенной кукушек. Так, например, из перечисленных выше 17 видов певчих птиц, составляющих сейчас список хозяев глухой кукушки, 11 видов зарегистрированы и как воспитатели обыкновенной кукушки.

Это прежде всего различные пеночки — *теньковка, таловка, бурая и толстоклювая*, а также *чернобровая и толстоклювая камышевки, черногорлая завирушка, желтогорлая и седоголовая овсянки, белогорлый дрозд и сибирский жулан*. Последний вид — сибирский жулан — зарегистрирован у нас как воспитатель сразу трех видов кукушек: обыкновенной, глухой и индийской.

Все эти факты имеют, как нам кажется, принципиальное значение для понимания общей картины явления гнездового паразитизма у птиц. Выясняется, что эволюция

отношений «паразит — хозяин» у птиц далеко не всегда идет в направлении совершенствования узких контактов определенного вида-паразита с определенным видом-воспитателем. На самом деле связи между ними более многоплановые, широкие и подвижные, нежели это принято считать. Широкие связи, несомненно, выгодны гнездовому паразиту, во всяком случае, такому, как кукушка.

Индийская кукушка в целом похожа на обыкновенную. Она имеет сходные размеры и примерно такую же окраску оперения.

Интересны детали поведения самки индийской кукушки в момент подбрасывания яйца в гнездо сибирского жулана. Это гнездо располагалось на земле. Кукушка отложила в него яйцо в присутствии хозяев гнезда. Сорокопуты активно нападали на кукушку, но она не обращала на них никакого внимания. Очевидно, местоположение гнезда кукушка установила заранее, так как она без промедления проникла в него и уже через 25—30 секунд покинула его. Осмотр гнезда показал, что к шести яйцам сибирского жулана, находившимся в нем, добавилось яйцо индийской кукушки. Всего, таким образом, в гнезде стало семь яиц, **и самка кукушки не взяла ни одного яйца вида-воспитателя**. По окраске яйцо индийской кукушки не отличалось от яиц сорокопутов, но по размерам несколько превосходило их. То, что свое яйцо индийская кукушка отложила последним, удивления не вызывает. Обыкновенная кукушка тоже иногда так делает. Однако то, что она не съела или не унесла с собой ни одного яйца хозяев гнезда, ставит вопрос, требующий дальнейшего изучения ее биологии. Пока еще неясно, всегда ли она так поступает в отличие от обыкновенной кукушки.

Малая кукушка. Размеры ее небольшие, и по этому признаку ее легче всего отличить в природе. Весит она в среднем около 60 граммов, то есть примерно в 1,5—2 раза меньше, чем обыкновенная кукушка. Соответственно и масса откладываемых яиц невелика. Яйцо малой кукушки примерно на треть легче яйца обыкновенной кукушки. Поэтому в гнезде вида-воспитателя оно особенно не выделяется по размерам.

Как и другие виды кукушек, малая кукушка — птица очень осторожная. Ведет она чрезвычайно скрытный образ жизни, в связи с чем ее биология и хозяева ее среди певчих птиц до самого последнего времени оставались неизвестными. Основным хозяином этой кукушки у нас в южном Приморье действительно является короткокрылая камышевка. Это, однако, не должно означать, что она — единственный хозяин малой кукушки.

Во всех наблюдавшихся случаях птенец малой кукушки вылуплялся за один-два дня до появления на свет птенцов вида-воспитателя или одновременно с ними. Рефлекс выкидывания у кукушонка обнаружился уже через шесть часов после вылупления. Весь процесс выбрасывания яйца продолжался 7—10 минут, после чего следовала двухминутная пауза. Затем птенец начинал подбираться под новое яйцо. Короткокрылые камышевки совершенно не реагировали на действия кукушонка. Они не обращали никакого внимания и на лежащие рядом, только что выброшенные яйца, а в одном случае спокойно перепрыгивали даже через труп их собственного птенца, застрявший на краю входного отверстия гнезда. Стремление накормить приемыша было теперь их главным стимулом. Поза выпрашивания пищи у птенца малой кукушки такая же, как и у птенцов обыкновенной, глухой и индийской кукушек: шею он не вытягивает, а, открывая рот, запрокидывает голову назад. При появлении приемных родителей, прилетевших его кормить, птенец долго сохраняет позу выпрашивания. Корм уже давно находится в его глотке, а он все еще держит рот раскрытым, то есть ведет себя точно так же, как и птенец обыкновенной кукушки при приеме пищи. Проглатывает корм он позднее. Вследствие такого поведения может действительно создаться впечатление, что кукушонок способен проглатывать пищу, не закрывая рта.

Развитие малой кукушки идет, видимо, несколько быстрее, чем ее более крупных родственников.

Ширококрылая кукушка. По ряду признаков, в том числе и по окраске оперения, ширококрылая кукушка существенно отличается от только что рассмотренных

нами видов кукушек. На этом основании систематики выделяют иногда ее в особый род. Ширококрылая кукушка — птица среднего размера. Она немногим меньше обыкновенной кукушки и с более широкими и тупыми на концах, чем у нее, крыльями. Во время полета бросаются в глаза светлый, с охристым налетом низ, темный верх, белые пятна по бокам шеи и серый, с широкими черными поперечными полосами хвост.

Биология размножения, яйца, птенцы и характер паразитирования ширококрылой кукушки до сих пор в нашей стране остаются неизученными. Судя по литературным данным, окраска скорлупы яиц ширококрылой кукушки может сильно варьировать от серовато-зеленого до светло-коричневого цвета с красновато-коричневыми пятнами. Длительные поиски и многолетние наблюдения наших орнитологов, работавших в районах, где ширококрылая кукушка достаточно многочисленна, не привели пока к выявлению видов певчих птиц, воспитывающих ее птенцов. В то же время неоднократные встречи молодых ширококрылых кукушек, ведущих уже самостоятельный образ жизни, не позволяют сомневаться в том, что эта кукушка достаточно успешно размножается на Дальнем Востоке России. В бассейне реки Бикин ширококрылая кукушка нередко попадает в местах, где довольно обычны синий соловей, синехвостка, зеленый конек и некоторые другие птицы, отмеченные как хозяева ширококрылой кукушки за пределами континента, например в Японии. Там эта кукушка особенно часто подкладывает свои яйца в гнезда синего соловья и синей мухоловки. Вполне вероятно, что эти же виды птиц воспитывают птенцов ширококрылой кукушки и где-либо у нас.

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА У ПТИЦ

Пути возникновения типичного гнездового паразитизма пока не ясны. Первая стадия гнездового паразитизма — стремление гнездиться в чужих гнездах (видимо, связанное со слабым проявлением инстинкта гнездостроения) — свойственна птицам из разных отрядов: многим хищным птицам, некоторым куликам, ряду видов кукушек, трупалов и др. Подкладывание яиц в гнезда своего или близких видов при недостатке подходящих мест для постройки гнезда характерно для некоторых гусеобразных — белого гуся, хохлатой чернети, красноногого нырка и др.; такое подкладывание изредка, видимо, встречается у некоторых чаек, куликов и, возможно, других птиц. Этим путем мог развиваться гнездовой паразитизм черноголовой утки. В ряде опытов было выяснено, что вид готового гнезда и яиц в нем может стимулировать гнездостроение и яйцекладку у других особей того же и даже других видов (ряд попугаев и др.)- Возможно, это могло способствовать — при утрате инстинкта гнездостроения — выработке гнездового паразитизма.

Относительная редкость гнездового паразитизма — он свойствен примерно 80 видам 5 семейств, менее 1 % ныне живущих видов, — вероятно, свидетельствует о том, что такой способ размножения не дает существенных биологических преимуществ.

Бурокрылая воловья птица — один из видов воловьих птиц — вообще не является гнездовым паразитом. Это моногамный вид, размножающийся самостоятельно. Все его представители строят гнезда, сами насиживают свои кладки и воспитывают птенцов. Но у некоторых особей иногда наблюдается стремление использовать и чужие гнезда, в этом случае они своих не сооружают.

Кстати, все наши соколы тоже не строят гнезд, а занимают жилища врановых и других птиц, в которых и насиживают кладки. Это как бы начальная стадия гнездового паразитизма — потеря инстинкта гнездостроения. У бурокрылой воловьей птицы, живущей в Бразилии и Аргентине, гнездостроительный инстинкт выражен, но при наличии свободных гнезд других особей этого же вида или даже неродственных ему птиц он **может не проявиться**.

Эволюционная динамика как внутривидового, так и межвидового гнездового паразитизма проанализирована с использованием колич. генетической модели. Принято допущение, что птицы способны откладывать яйца в гнезда либо того же, либо др. вида и развивать в эволюции оптимальное соотношение обеих этих тенденций. Модель рассматривает 4 признака: способность распознавать яйца своего вида, величину кладки, общую интенсивность гнездового паразитизма и интенсивность межвидового гнездового паразитизма.

Модель дает 5 предсказаний:

1. Исходной формой гнездового паразитизма вероятнее всего был внутривидового гнездового паразитизма.
2. гнездового паразитизма любого типа может развиваться лишь в том случае, если цена внутривидового гнездового паразитизма ниже, чем цена конкуренции между птенцами в гнезде.
3. межвидового гнездового паразитизма может развиваться только если его цена низка в обоих рассматриваемых вариантах - и внутривидового, и межвидового.
4. Если гибель крайних в гнезде др. вида яиц паразита в расчете на единицу прироста их общего кол-ва в кладке выше цены межвидового гнездового паразитизма, то должен эволюировать двухвидовой гнездового паразитизма, при к-ром птицы откладывают яйца в гнезда как своего вида, так и другого.
5. Наконец, если относительная гибель крайних яиц ниже цены межвидового гнездового паразитизма, должен формироваться полный межвидового гнездового паразитизма, при котором в гнезда других видов откладываются все яйца.

Тема 7

КООПЕРАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Совершенно особое явление в мире птиц, когда одно гнездо или выводок пользуются заботой не только собственных родителей, но и других птиц того же вида.

Для ряда видов кооперативное гнездование – неотъемлемая черта их биологии, для некоторых – факультативное явление. К тому же случаются (как исключение) моменты, когда у моногамных птиц появляются помощники в выкармливании выводка.

Кооперативное гнездование и наиболее яркие примеры помощничества свойственны почти исключительно тропическим и субтропическим птицам, реже – птицам умеренных широт.

Так, из птиц Субарктики, явление кооперативного размножения демонстрировали две самки подорожника, складывавшие яйца в одно гнездо и пытавшиеся насиживать эту кладку.

На приполярном Урале две самки пеночки-таловки имели гнезда рядом на кочке и периодически менялись местами; иногда они пытались высидеть одну кладку – причем одна сидела на спине у другой. В другом случае таловки откладывали яйца в одно гнездо. Оба случая отмечены в период задержки таяния снега, т.о., был большой дефицит гнездопригодной площади.

Известен случай находки гнезда чибиса (1994 г, Польша), которое содержало 6 яиц, а позже – 11 яиц. Судя по размерам и окраске яиц, они были отложены тремя самками. Возле гнезда всегда находились 1 или 2 самки. Явление "сверхкладок", о которых заботятся 2 самки, прежде не было известно для чибиса.

Утиное гнездо, содержавшее 6 яиц широконоски *Anas clypeata* и 4 яйца шилохвосты *Anas acuta*²⁴ насиживалось самкой шилохвосты. Кроме того, ещё 4 яйца шилохвосты были разбросаны вокруг гнезда. Судя по степени насиженности, данная кладка была сформирована широконоской, к которой присоединилась шилохвость. Видимых причин для паразитирования не было. Гнездо находилось в межозёрном калтусе среди очень дисперсной колонии сизой чайки *Larus canus*, на участке с отличными кормовыми и защитными условиями, где не было дефицита мест для размещения гнезда. Устроено гнездо было в основании куртины манника трёхцветкового *Glyceria triflora* и хорошо укрыто растительной ветошью. Пуховый валик по кромке гнезда был хорошо выражен и состоял из пуха обоих видов уток.

Через 2 дня после обнаружения кладки с неё была вспугнута широконоска, а на следующий день – шилохвость. В последующую неделю кладку насиживала широконоска, а затем три раза бы вспугивали с неё шилохвость. За 4 дня до вылупления кладку насиживала широконоска. Вылупление прошло за 2 суток, так как синхронность откладки яиц обоими видами была неполной. Широконоска, тем не менее, дождалась вылупления всех утят, хотя обычно в подобных случаях утки нередко оставляют даже наклюнутые яйца. Шилохвость у гнезда в это время не отмечалась и выводок был уведён широконоской.

Южный поморник (*Catharacta antarctica*) гнездится на многих островах Антарктики и Субантарктики и в отличие от других видов морских птиц у него отмечаются случаи кооперативного гнездования. С декабря 1996 г. по февраль 1997 г. проводили наблюдения на о.Буве за 36 гнездами, на 2-х гнездах отмечены трио. Не отмечено различий в скорости роста птенцов между парами, трио и экспериментально сдвоенными выводками. Отмечены лишь небольшие различия в составе кормов между парами и трио.

Т.о., мы имеем дело с факультативными проявлениями кооперативного размножения.

Всех гнездящихся птиц можно разделить по принципу организации территориальности в период гнездования на устойчивые замкнутые группировки с разным демографическим составом:

²⁴ Мельников Ю.И., Мельников Н.И., Клименко Н.М. 1998. О насиживании сдвоенной кладки широконоской и шилохвостью // *Орнитология* **28**: 244.

1) Моногамные и полигинические семьи (потомство уходит с гнездового участка после вылета из гнезда); иногда к ним могут присоединяться особи-«помощники» – и тогда может формироваться коммунальная группировка (мухоловка-белошейка, домовый воробей).

2) «Группировки с разновозрастными самцами» - когда молодняк остается на гнездом участке до полной половозрелости и формирует социальную группировку со своими родителями.

3) Молодые половозрелые особи остаются в группе и участвуют в размножении – (многосамцовые группировки). Здесь может присутствовать моногамия, полигамия и промискуитет (султанки, дятлы *Melanerpes formicivorus*, австралийские сорочки жаворонки, тимелии *Yuhina brunneiceps*). Пастушки *Tribonyx mortierii* создают полиандрические комунны. Самки откладывают яйца в одно гнездо. В охране территории принимают участие все члены группы. Вне сезона гнездования могут держаться стаей.

Проявление кооперативного гнездования может быть у полигинных и полиандрических птиц. **Кооперация самок у полигиничных куликов-сорок.** У типично моногамного кулика-сороки (*Haematopus ostralegus*) по наблюдениям в 1983-1997 гг. на о. Схирмонниког (Нидерланды) 1,85% самцов и 2,70% самок полигиничные. Трио: полигиничные самки (2 самки) с 1 самцом чаще всего (89% случаев) возникали в результате узурпации самок. В 57% трио полигиничных самок оставались агрессивными друг к другу (агрессивная полигиния), в остальных случаях у таких птиц не было агрессии, и для них были характерны прининг, регулярные копуляции, откладка яиц в одно гнездо и совместное насиживание яиц (кооперативная полигиния). Сравнение генотипов полигиничных смок в трио не выявило их большего родства, чем с другими самками. Полигиничные самки выращивали в среднем меньше птенцов, чем моногамные, и их выживаемость не была выше, т. е. явных выгод полигинии у кулика-сороки нет. Доля трио не различалась на высококачественных и низкокачественных участках поселений, так что не подтвердилось предположение стремления полигиничных смок внедряться на хорошие территории за счет отхода от моногамии. Наиболее вероятное объяснение возникновения трио у кулика-сороки - перенасыщение пригодных для размножения вида местообитаний и низкий шанс для птиц занять гнездовую территорию. Образование трио - этап для облегчения формирования моногамной пары в будущем. Показано, что шанс полигиничных самок образовать пару в будущем выше, чем у холостых куликов-сорок, особенно после суровых зим, когда численность популяции снижается.

Галапагосский канюк (*Buteo galapagoensis*) демонстрирует крайнюю форму кооперативно-полиандрического поведения, при котором все самцы на данной территории поровну разделяют партнерство с самкой, не являясь при этом родственниками между собой. В 1990-1991 гг. на о-вах Сантьяго (50 территорий) и Санта-Фе (15 территорий) изучалась родительская забота канюков в зависимости от разделенного отцовства и было предложено объяснение такому групповому объединению. Было выяснено, что родительская забота варьирует, и что все самцы на территории заботились о птенцах независимо от количества проживающих вместе самцов. Это доказывает, что самцы, являющиеся и не являющиеся родителями потомства, не различаются в количестве родительской заботы. Предполагается, что самцы руководствуются простым правилом: если самец - член группы, он копулирует с самкой, получая некоторую вероятность оплодотворить яйца, и заботится о потомстве в этом гнезде.

Помощничество

У большинства видов птиц, чье гнездование тщательно изучено, каждая пара строит свое гнездо и возводит его без посторонней помощи. Это, действительно, соотносится с теорией Территории, которая учит, что каждая пара занимает определенную гнездовую территорию, от которой они решительно изгоняют всех других особей собственного вида.

У некоторых видов сложившиеся пары имеют на своем участке птиц своего вида-«помощников» (хелперов). Количество зарегистрированных случаев хелперства на гнезде относительно мало, но проявление их бывают, как правило, частичным, поэтому их открытие требует большей концентрации внимания. Относительно небольшая численность видов, для которых известно наличие хелперства на гнездах относятся к разным, далеко отстоящим друг от друга родам и семействам птиц настолько, что это наводит на мысль, что обычай подавать и принимать помощь в выведении птенцов не ограничен некоторыми необычными группами, но является широко распространенным спорадичным случаем.

Общие признаки таких птиц: групповая территориальность при четко выраженной оседлости и повышенная конкуренция за пищевые ресурсы.

«Помощники» могут быть:

1. Ювенильными особями, потомками той же пары прошлого выводка;
2. Особями по разным причинам не имеющими пары;
3. Теми и другими одновременно.

Виды, у которых хелперство существует как жесткий генетически обусловленный признак – т.е. является неременной составляющей жизненного цикла, образуют коммунальные системы, основными особенностями которых являются: пребывание молодых в составе семейной ячейки, запаздывающее (отложенное) размножение, помощь родителей в охране территории и кормлении выводков.

Помощь ювенильных особей.

В некоторых случаях молодые из первых выводков еще не способны перемещаться (расселяться) самостоятельно и зависят от отцов, в то время, как матери инкубируют следующую кладку. Такие виды, как правило, толерантны к присутствию на участке слетков, потомков из предыдущего выводка, получивших самостоятельность. Они более коммуникативны и получают помощь со стороны молодых в заботе о следующем выводке в данном сезоне.

Молодые птицы бороздчатоклювой кукушки Ани (*Crotophaga Ani*) чуть старше двух месяцев, помогают в кормлении и защите младшего выводка. Такое же явление свойственно британской куропатке (граус), североамериканским горным синим птицам и др.

Хелперы из птиц, не имеющих пары. Ювенильные хелперы конечно, не имеют пары, но они формируют очень четкий и легко определяемый класс. «Хелперы из птиц, не имеющих пары» - помощники, родившиеся в предыдущие гнездовые сезоны. Это могут быть молодые птицы, внешне зрелые, но сексуально неактивные и недоразвившиеся или половозрелые особи, которые из-за избытка одного пола или от других причин не нашли надлежащего партнера; или особи старые для гнездования, которые из-за несчастного случая или болезни стали стерильны. В каждом индивидуальном случае не всегда возможно принять решение – почему отдельная птица без пары в течение гнездового сезона.

Среди Коричневых соек хелперы в большинстве если не всецело годовалые птицы, то предположительно неполовозрелые. Статус хелперов среди окаймленных кактусовых вьюрков сложно определить; они, как правило, старше года, и, по внешнему виду, неотличимы от гнездящихся птиц. Среди черноухих кустарниковых синиц в отдельных регионах, как правило, имеет место большой перевес самцов, которые не имеют возможности защитить партнера и помощь оказывают птенцам других птиц.

Мутуальные хелперы.

Мутуальные хелперы являются гнездящимися птицами, которые кооперируются и помогают друг другу в заботе их соответствующих семейств. Среди них мы находим все степени кооперации от случайной помощи в защите от врагов к полноценному коллективному дежурству на гнездах.

Внешне это бывает очень похоже на колонии отдельных видов – птицы совместно защищают территорию, отгоняя хищников. Но при детальном рассмотрении способа гнездования таких видов, как монтесумская оропендола или большехвостый гракл, становится заметно, что среди самцов колонии, которые ничего не делают непосредственно для самок на гнездах, существует настоящая охрана, каждый раз поднимающая шум с возникновением опасности – когда нежелательные гости вторгаются на территорию колонии. Причем, кричащие самцы граклов более активны на удалении, чем более крупные самцы монтесумской оропендолы.

Птицы, которые строят колониальные гнезда, такие как Зеленый попугай в Аргентине и Африканский Общественный Ткачик, показывают строго высокую степень коммуникабельности и групповой кооперации в течение гнездового сезона.

Пингвины Адели инкубируют свои яйца и ухаживают за своими гнездами нормальным образом (т.е. в паре), но как только подростки станут постарше и потребуют больше пищи, удовлетворять их потребности станет гораздо сложнее, гнездовая площадь часто лежит далеко от моря и родители должны проводить долгие часы в переходах к кромке льда и обратно. Молодые, покинувшие гнездо, собираются в ясли, где несколько родителей могут стоять на страже детей из многих семей, в то время как остальные наполняют голодные рты. Не имеющие пары самцы пингвинов Адели представляют актуальную опасность для птенцов и должны быть отведены в сторону от яслей родителями. В решении социальной проблемы - как удерживать бесполезных, не имеющих пары птиц и не дать нанести ущерб, принимают участие взрослые, охраняющие маленьких пингвинят и отгоняющие «подростков».

Совершенную кооперацию, включающую все стадии гнездового цикла – от строительства гнезда до ухода за птенцами наиболее ярко демонстрируют кукушки Ани. Бороздчатоклювый Ани в Гондурасе и Гватемале, фактически объединяется в пары в начале гнездового сезона. Пара должна построить свое собственное гнездо и вырастить своих собственных птенцов, как это делают большинство птиц, или 2-3 пары могут объединить в одну конструкцию общего гнезда, в котором яйца – в основном по 4 для каждой самки отложены бок о бок. Затем все родители, как самцы, так и самки, возвращаются к обогреву яиц и позже все соединяются в кормежке птенцов.

Помощники на гнездах - не всегда те же самые виды, что и собственники гнезда и не всегда они необходимы. Зарегистрирован случай, когда самец варакушки, который был сам занят кормежкой птенцов домового короля, принадлежал к семейной паре, и его самка вывела их собственных птенцов. Самец красного танагра помогал кормить выводок молодых воробьиных овсянок, в то время как его собственная самка насиживала.

Зарянки, как Американские, так и Европейские виды часто готовы положить маленький кусочек пищи в любой открытый рот молодой птицы, нуждающейся в помощи, встреченной случайно, не обязательно собственного вида.

Довольно часто встречаются случаи подобного сотрудничества среди представителей орнитофауны Центральной Америки.

Один из типичных представителей видов с коммунальным гнездованием является флоридская кустарниковая сойка – обитатель Юго-Востока США, оседлая птица. Локальная ее популяция состоит из «коммунальных групп», ядром каждой из которых служит одна размножающаяся пара. Постоянство ее – от 5 до 10 лет. В 50 % групп присутствуют неразмножающиеся особи-помощники, до 6 одновременно. Это потомки данной пары и особи-иммигранты, неродственные данной паре. Самцов среди помощников больше, чем самок. Они принимают участие только в выкармливании потомства. Их возраст – от 1-3 до 5-8 лет. В группе существует система иерархии: α -самец из пары; β – самка из пары, далее- помощники, занимающие различное положение в зависимости от возраста и времени пребывания в группе. Низкий уровень смертности (20 %) не позволяет всем новоприбывшим особям приступать к размножению – отсюда и обилие

неразмножающихся помощников. При появлении вакансии ее захватывает один из самцов-помощников, имеющий высший ранг в иерархии – происходит т.н. «почкование территорий».

Ткачик *Plocepasser mahali*

Родственник общественному ткачику; все члены колонии принадлежат к одной семейной группе. Даже при обилии гнезд в колонии лишь в одном из них насиживает единственная размножающаяся самка. За исключением самца – все остальные члены группировки – неразмножающиеся помощники, которые принимают участие в гнездостроении и выкармливают птенцов.

Явление помощничества также нечасто встречается у птиц умеренных и высоких широт. На Ямале при экспериментальном изъятии самцов у варакушки и подорожника появились новые самцы, которые помогали выкармливать выводок. Возможно, это были хозяева разоренных гнезд.

Заботу о чужих птенцах проявляли и взрослые птицы у пеночки-таловки и пеночки веснички. Известно это явление и у чечетки.

Полярные крачки иногда проявляют заботу о птенцах другой пары – один выводок кормит три или более птиц. На Аляске самец подорожника участвовал в выкармливании птенцов соседней пары после того, как его собственное гнездо погибло.

В системе кооперативного гнездования длиннохвостые синицы (*Aegithalos caudatus*) при неуспешном размножении могут становиться помощниками в гнездах др. пар, с к-рыми они обычно находятся в родственных отношениях.

В начале сезона размножения большинство птиц начинает гнездиться парами. Разоряемость гнезд высока, поэтому появляется много не размножающихся птиц, к-рые присоединяются к оставшимся гнездам в качестве помощников. Число помощников варьирует (1-6).

При определении эффекта наличия помощников на выживание как их самих, так и тех, кто принял их помощь использованы результаты мечения - повторных отловов, обработанные при помощи программы MARK, для анализа выживания 482 синиц, помеченных слетками и 155 птиц, помеченных взрослыми.

Молодые самцы в целом имели более высокую вероятность выживания, чем молодые самки, в то время как выживание взрослых не зависело от пола. У представителей одного пола вероятность выживания молодых синиц, вылетевших из гнезд с помощниками, была выше, чем у тех, которые не имели помощи.

Синицы, которые после неуспешной попытки размножения стали помощниками, имели более высокую вероятность выжить (56%), чем не ставшие таковыми (46%). Успех выживания синиц после удачного гнездования (56%) был относительно постоянным и не зависел от наличия помощников. Синицы-неудачники, ставшие помощниками, имели меньшую вероятность успешного размножения в будущем году (27%), чем такие же синицы, не ставшие таковыми (38%).

Предполагается, что помощники выигрывают с точки зрения семейного отбора на приспособленность посредством увеличения выживания родственных потомков, но не за счет увеличения уровня выживания родственных взрослых синиц. Помощники имеют прямой выигрыш в приспособленности за счет увеличения собственной выживаемости, но ценой этому служит сокращение вероятности будущего успешного размножения.

Родительский вклад взрослых птиц в присутствии помощников и в зависимости от биотопа может изменяться. Родительский вклад самца оказался постоянным от года к году, тогда как вклад самки менялся значительно.

Исследования проводили на 3,5 км² участке лиственного леса вблизи Шеффилда, Англия. В рез-те высокого уровня хищничества лишь 47% пар синиц успешно вывели молодых, и 54% пар имели помощников (в среднем, 1,92 - 1,12). Наблюдения в естественных условиях показали, что и самцы, и самки синиц сокращали свои усилия по выкармливанию птенцов при наличии одного помощника, но дальнейшее увеличение числа помощников не влияло

на их поведение. Напротив, помощники не регулируют свои усилия по кормлению птенцов в зависимости от числа помощников. При экспериментальном временном удалении помощников оба родителя значительно увеличивали уровень кормления, но общий уровень кормления при этом не менялся.

Интенсивность кормежки и индивидуальные вклады в выкармливание.

Для многих видов кооперативно размножающихся птиц показано, что помощники увеличивают успешность размножения. Одним из механизмов, обеспечивающих успешность, является помощь в выкармливании птенцов. Исследования оседлой популяции американских воронов (*Corvus brachyrhynchos hesperis*) проведены в Калифорнии с марта 1985 г. по август 1990 г. Интенсивность выкармливания оценена в 19 гнездах воронов (в 9 были помощники). За все годы эффект помощничества был незначительным.

Анализ соотношения полов в потомстве у коммунально-гнездящегося вида с помощниками:

У кооперативно размножающихся птиц пол помощников и их влияние на успешность размножения группы, степень родства членов группы и дисперсия молодых теоретически влияют на соотношение полов. Межвидовым сравнениям этого показателя препятствуют трудности в измерении всех соответственно факторов. Кроме того, совместное действие всех этих факторов в целом еще не осмыслено теоретически. Более обещающими представляются внутривидовые тесты факультативных изменений в соотношении полов, при которых исследуются особи в сильно различающихся условиях. Несмотря на малочисленность эмпирических исследований такого рода, последние технические новшества в определении пола потомства меняют ситуацию. Исследования на сейшельской кустарниковой славке (*Bebrornis sechellensis*), белобровом кустарниковом крапивнике (*Sericornis frontalis*) показали, что адаптивные изменения в соотношении полов имеют место среди кооперативно размножающихся птиц.

Теория равновесного соотношения полов Фишера предсказывает, что если для родителей с позиций итоговой приспособленности выгоднее производить потомков одного пола по сравнению с потомками другого, то родители должны уравновесить затраты на разные полы, производя меньше особей невыгодного для них пола.

У кооперативно гнездящегося сейшельского боброрниса *Bebrornis sechellensis* (Sylvidae) дочери помогают родителям в выращивании потомства, в то время, как сыновья разлетаются. Самки у птиц - гетерогаметный пол, наличие или отсутствие W-хромосомы определяет пол их потомства. Самки боброрниса адаптивно изменяют пол их единственного яйца в сторону пола-помощника, если их территория богата ресурсами, и помощники могут увеличить успех гнездования родителей, или в сторону расселяющегося пола, если территория бедная и/или от помощников нет выгоды. Кроме того, регулируя пол своего потомства, родители максимизируют число потомков во 2-м поколении.

Сорочьи сойки (*Calocitta formosa*) гнездятся коммунальными группами, в к-рых **в роли помощников в абсолютном большинстве случаев (88-92%) выступают самки**, что необычно. - т. к. в основном в таких социальных системах помощниками бывают самцы. В этих условиях может быть выгодно производить больше самок, поскольку в присутствии помощников успех размножения увеличивается. Для проверки этого предположения в 2001-2002 гг. в Коста-Рике генетическими методами изучали соотношение полов в потомстве сорочьих соек. Использован анализ мтДНК 135 проб от птенцов и яиц из 38 гнезд: общее соотношение полов оказалось равным.

У сейшельской камышевки (*Acrocephalus sechellensis*), обладающей аналогичной социальной организацией, имеет место зависимость соотношения полов от числа особей в группе.

Поведение в кооперативно гнездящихся группах.

Охрана самки. Арабская дроздовая тимелия - кооперативно размножающаяся певчая птица. В некоторых группах присутствует более одного размножающегося самца. Все размножающиеся ♂♂ стараются копулировать с размножающимися ♀♀. Однако, непосредственно перед и во время яйцекладки альфа-♂ несет охрану поблизости от ♀ и старается предотвратить ее копуляции с др. ♂♂. Как показали данные ДНК-дактилоскопии, охрана ♀♀ альфа-♂ имела успех. В некоторых группах бета-♂ пытался препятствовать копуляциям альфа-♂. В этих группах оба ♂ часто демонстрируют поведение аллофидинга, что может рассматриваться как выражение соперничества.

В Швейцарских Альпах²⁵ изучали кооперативное размножение альпийской завирушки (*Prunella collaris*). В каждой группе 3-5 самцов совместно защищают общую групповую территорию, в то время как каждая из 2-3 самок поддерживает исключительно свою территорию. Самцы конкурируют за доступ к фертильным самкам в пределах своих групповых территорий. Самки спариваются промискуитетно со всеми или с несколькими самцами в пределах своей группы; альфа и бета-самцы имели больший доступ, чем др. субординантные самцы. Высокранговые самцы совмещали частые копуляции с охраной партнера, демонстрируя один из вариантов защиты вклада в потомство. Самки выполняют большую часть родительской заботы, кормить молодых им, как правило, помогают 1-4 самца. Анализ ДНК показал, что члены одной группы редко бывают близкими родственниками. В 3-х из 5 проанализированных выводков отмечено множественное отцовство: до 3-х самцы были отцами потомства в одной кладке.

Усыновление (забота о слетках). Одна из гипотез в связи с усыновлением слетков у воробьиных птиц предполагает, что усыновляющая птица может быть генетическим родителем усыновляемого птенца в результате внепарных спариваний. В этом исследовании в природных условиях (Калифорния) в 1991-1993 гг. с помощью метода ДНК-дактилоскопии оценивали, играет ли роль внепарное родительство в усыновлении у капюшонной вильсонии. Птицы были индивидуально помечены цветными кольцами. В ходе исследования наблюдали заботу о слетках 17 родителей из 13 семей. Двоих самцов наблюдали кормящими приемных слетков. Ни тот, ни другой не были биологическими родителями усыновленных птенцов.

За отвергнутым родителями и выброшенным из гнезда птенцом певчего медососа наблюдали в течение 11 дней после того, как птенец был перевезен и выпущен в 15 км от места вылупления. За это время птенца >20 раз посещал по меньшей мере один взрослый медосос, и в 9 случаях кормил птенца. Это 1-е опубликованное свидетельство существования кооперативной заботы у певчего медососа.

По наблюдениям в 1993 и 1994 гг. на о. Коутс (Сев.-Зап. Территории, Канада) описано 4 случая принятия толстоклювыми кайрами (*Uria lomvia*) чужих птенцов младше 10 дн. В одном случае пара кайр приняла и выкармливала 2-го птенца примерно того же возраста, что и ее собственный. В остальных 3-х случаях меченые птицы потеряли свое яйцо и приняли чужого птенца. У кайр известна защита птенцов соседей от хищников. Возможно, это поведение является основой, на которой может сформироваться и "усыновление" чужих.

Султанка – в насиживании и воспитании птенцов принимают участие помощники из прошлогоднего выводка. Один самец может водить птенцов из нескольких выводков.

Зимородок – зарегистрирован случай, когда молодая птица уже через месяц после вылета из гнезда помогала кормить птенцов чужой пары.

У Золотистой щурки на последней стадии кормления присутствуют птицы – помощники – вероятно, неполовозрелые самки.

²⁵ Heer Lorenz. Cooperative breeding by alpine accentors *Prunella collaris*: Polygynandry, territoriality and multiple paternity // J. Ornithol. № 1, 1996, т.137, 35-51.

Известны случаи **межвидового кооперативного гнездования**: деревенская ласточка (*Hirundo rustica*) и феб (*Sayornis saya*). В конце марта 1993 г. пара фебов построила гнездо над уже имеющимся гнездом деревенской ласточки, так что отложенные обеими парами яйца оказались лежащими рядом. Описан ход насиживания, вылупления птенцов и их выкармливания у обоих видов и межвидовые агрессивные взаимоотношения.

Причины кооперативного гнездования у этих птиц могут быть следующими: 1) оба вида предпочитают гнездиться на искусственных сооружениях; 2) деревенские ласточки не отличают свои яйца от яиц др. видов птиц, и могут терпимо относиться к появлению яиц феба; 3) возникающий из-за аридных климатических условий дефицит гнездового материала для деревенской ласточки способствует тому, что они скорее будут использовать уже имеющееся гнездо, чем строить новое, и, следовательно, будут более терпимы к присутствию феба; 4) эта пара деревенских ласточек либо имела опыт неудачного гнездования, либо иммигрировала из др. района. Кооперативное гнездование для этих птиц могло быть единственным шансом размножения, т. к. все удобные места были заняты др. деревенскими ласточками, и гнездовой материал отсутствовал.

Выгоды кооперативного размножения

Кооперативное размножение встречается у >220 (<3%) существующих видов птиц.

У птиц с коммунальным типом размножения успешность гнездования повышают иногда помощники, участвующие не только в выкармливании потомства, но и в насиживании.

Успешность размножения иногда прямо коррелирует с количеством помощников – для *Corvus caurinus* (северо-западная ворона из Сев.Америки), дятла *Picoides borealis*, дрозда *Turdoides caudatus*. Хотя, иногда есть и обратный эффект.

Т.о., в ряде случаев мы имеем дело с репродуктивным «разделением труда» у птиц.

Есть две гипотезы эволюции этого явления - помощничество закрепилось генетически в результате отбора; помощничество – обратимое поведенческое явление, которое наблюдается только в определенных условиях среды и не является эволюционным событием.

У расписного малюра (*Malurus cyaneus*) в отличие от большинства кооперативно гнездящихся птиц, о птенцах часто заботятся неродственные им помощники. Причина - высокая смертность и подвижность самок, а также то, что отцом птенцов обычно бывает самец, не относящийся к группе, в которую входят помощники. На данных ДНК-фингерпринтинга устанавливались родственные связи и показано, что наличие или отсутствие помощников не повышает успешность размножения взрослых пар. Т. обр., наличие помощников нельзя рассматривать с точки зрения повышения успеха размножения.

Альтернативные объяснения явлению - отсутствие отбора, направленного против него, или "тренировка" помощников перед тем, как они сами начнут размножаться. Скорее всего, действия помощников - плата за присутствие в группе вместе со взрослыми птицами.

Подтверждением этому служит исследование репродуктивного успеха у кооперативно размножающийся рыжей ванги на Мадагаскаре. Эндемик о. Мадагаскар - рыжая ванга (*Schetha rufa*) имеет один выводок за сезон. Потери кладок и выводков рыжей ванги связаны с хищничеством. Моногамные пары с 1-4 помощниками составляли 24-43% всех размножающихся групп. Большинство помощников были самцами предыдущего выводка, оставшимися на родительской территории; они вносили существенный вклад в защиту территории от хищников. В 1/3 групп самцы-помощники не участвовали в этом. В целом, помощничество не повысило репродуктивный успех.

Австралийская черношапочная манорина (*Manorina melanocephala*) хорошо известна в Австралии своим поведением - групповым моббингом ("окрикиванием"), сопровождающимся громкими криками. Явление моббинга этого вида исследовано в январе-декабре 1996 г. в ю.-в. Квинсленде (С.-В. Австралии). Показано, что кол-во птиц,

вовлеченных в моббинг, не варьировало с возрастом или размером выводка. До 80% птиц, участвующих в моббинге, не имели никакого отношения к "защищаемому" гнезду. Предполагается, что поведение моббинга, является демонстрацией социального статуса или индивидуального качества.

Что теряют и что приобретают «помощники»? Много ли приобретают птицы, являющиеся реципиентами?

Эволюция помощничества тесно связана с эволюцией явления «отложенного размножения». У особей, потенциально способных к размножению, но не вступающих в него, проявляются черты родительского поведения, которое может быть адресовано не только особям своего вида, но даже и абсолютно неродственным видам. Предполагают, что отсрочка эта происходит вследствие высокого отношения платы к выигрышу в предрепродуктивный период.

На примере тимелий было рассчитано:

- при отказе от размножения «помощник» в 1, 2 и 3 год жизни теряет возможность вырастить, соответственно, 0,32, 0,25 и 0,20 собственных птенцов. В то же время среднее число потомков в среднем на взрослую особь у данного вида в 1,2,3 и 4-й годы жизни составило, соответственно, 0,00; 0,33; 1,20; и 3,04. Следовательно, особи выгоднее начать размножаться на второй год жизни. Но в этом возрасте к размножению приступают только 14 % птиц. По успеху размножения они не уступают взрослым. А 86 % их сверстников остаются «помощниками». У кустарниковой сойки средний возраст вступления в размножение 4,3 года; время пребывания в ранге «помощника» - 3,3 года.

Видимо, отбор должен идти в направлении формирования оптимальной поведенческой стратегии вида, в том числе – способности вовремя «переключиться» с одной социальной роли на другую в подходящее время и в подходящем месте. Пребывая в роли помощника, особь постоянно готова к принятию репродуктивного статуса и реализует эту возможность при появлении вакансии (свободной пары или территории). С другой стороны, взрослые особи с потерей возможности размножаться переходят в роль помощников.

Тема 8

ПОСЛЕГНЕЗДОВЫЕ КОЧЕВКИ

Послегнездовые кочевки начинаются с уходом слетков из гнезда и заканчиваются у оседлых птиц занятием территории будущего гнездования, у перелетных — началом активного пролета в направлении мест зимовки. После вылета связь молодых птиц с территорией постепенно усложняется: до распада выводка ее осуществляют взрослые птицы, собирающие корм для следующих за ними слетков, т. е. связь носит преимущественно пассивный характер. Распадение семейной группировки способствует установлению активной связи с территорией, особь оценивает свое положение в пространстве в соответствии с наследственной программой и опытом, приобретенным в период следования за взрослыми птицами. Важным событием этого периода является **послегнездовая дисперсия** — расселение молодых птиц. Массовое кольцевание позволило получить сведения о радиусе дисперсионного разлета, о поведении этих птиц в период дисперсии.

По окончании дисперсии птицы осуществляют преимущественно трофические перемещения. Учитывая, что дисперсия свойственна не всем особям популяции и краткость периода дисперсионного разлета, с этими выводами можно согласиться.

Для многих видов воробьиных послегнездовой период — это время линьки, в процессе которой существенно возрастают потребности в корме. Поскольку в ходе выкармливания птенцов определенная часть корма на гнездовом участке выедается, птицы в послегнездовое время активно перемещаются по территории в поисках участков и биотопов, мало посещавшихся в гнездовое время, и биотопов, где максимум появления корма приходится на позднелетние сроки. Такие перемещения могут иметь самые разные масштабы. Для севера тайги, тундры и лесотундры это кочевки с водоразделов в поймы, из тайги в лесотундру, из тундры в поймы озер, на морские побережья, в осоковые болота. При этом происходит совершенствование летных и навигационных способностей.

В послегнездовой период у многих видов перелетных воробьиных птиц образуется связь с районом будущего гнездования и даже с гнездовым биотопом. Тем самым послегнездовые кочевки могут влиять на динамику плотности гнездования.

Таким образом, послегнездовые кочевки — необходимое и сложное явление годового цикла, выполняющее определенные биологические функции. Они имеют видоспецифические особенности, а также некоторые адаптивные черты. Широко распространенная смена биотопов, отмеченная орнитологами, это и есть послегнездовые кочевки.

Послегнездовые кочевки выводков

Поведение слетков в первые дни после оставления гнезда описано неоднократно и не отличается большим разнообразием.

В течение 5 — 7 дней после вылета слетки находятся в непосредственной близости от места вылупления, связи между собой не поддерживают, за взрослыми птицами не перемещаются или делают это неактивно. Затем активность молодых резко возрастает, происходит объединение слетков в одну или две группы (по числу взрослых птиц, докармливающих выводок); может произойти смена биотопов.

Активное перемещение в раннем возрасте свойственно овсянке-крошке. Потревоженные птенцы способны оставить гнездо в 7 — 8-дневном возрасте, в нормальных условиях они сидят в гнезде 9 — 10 дней. Два 9-дневных птенца, покинувших гнездо днем раньше, были обнаружены в 100 метрах от гнезда и в 50 метрах друг от друга. На 10 — 12-й день жизни некоторые слетки уходили из гнезда (точнее — их уводили взрослые птицы) на 500 — 700 метров. Были выводки, все особи из которых в течение полутора-двух недель не удалялись из гнезда более чем на 30 — 50 метров. Четыре бывших под наблюдением выводка разделились между взрослыми птицами через 21, 21, 21 и 23 дня после вылупления первого птенца. Последняя встреча двух птиц выводка вместе отмечена в возрасте 21 -29 (в среднем-

27) дней, т. е. семейная группировка распадается, когда молодые достигают 25 — 30-дневного возраста. В Финляндии 13-дневные овсянки-крошки отошли от гнезда на 20 метров.

Слетки варакушки до 18 — 22-дневного возраста находились в непосредственной близости от гнезда, затем происходило быстрое, в течение нескольких часов, перемещение всего выводка с обеими птицами или части его с одной из птиц на расстояние от 200 до 1500 м. Возраст старшего птенца в день переселения был 21,6 дня. К 23-дневному возрасту из 12 контрольных выводков в районе гнезда осталась часть слетков из четырех выводков, на 200 — 350 м переселились птицы из пяти выводков, на 500 — 600 м — из двух, слетки одного выводка встречены в 1,5 км от гнезда.

Переселение сопровождалось делением выводка между взрослыми варакушками в следующем соотношении: (1 : 1; 1 : 3; 2 : 3; 3 : 3); один выводок остался с самкой (самец был бигамный). После разделения выводка самец уходит из гнезда вместе со слетками дальше, чем самка. Выводки у варакушки начинают распадаться в 26 — 28-дневном возрасте. Белые трясогузки до 18 — 20-дневного возраста **докармливают выводок** (обе взрослые птицы) в районе гнезда, затем хорошо летающие молодые выселяются на берега водоемов, где держатся вместе еще полторы-две недели. Видимо, такое же поведение свойственно желтоголовым трясогузкам.

Суммируя изложенное, следует отметить, что в высоких широтах выводки сохраняются не дольше, чем в умеренных, а в ряде случаев, возможно, меньшее время. Взрослые желтые трясогузки должны рано оставлять выводок из-за интенсивной линьки маховых перьев. Раннее начало линьки у некоторых участвующих в размножении особей свойственно также весничке, овсянке-крошке, варакушке, краснозобому коньку, юрку. Такое совмещение не способствует длительному вождению выводка. Характерно, что послебрачная линька луговых коньков начинается позднее, чем у перечисленных видов, дольше сохраняются и выводки.

Уход из гнездового района

По литературным данным, в умеренных широтах гнездовой район очень быстро покидали чижи, пухляки, большие синицы, зяблики, камышевые овсянки, речные сверчки, белобровики, мухоловки-пеструшки. Белые и желтые трясогузки, лесные коньки, пеночки-веснички, ястребиная, садовая и серая славки, луговые чеканы, пухляки, большие синицы, сорокопуты-жуланы, мухоловки-белошеики, зарянки встречаются в гнездовом районе по нескольку недель. При желании эти списки можно увеличить, по уже сейчас видно, что в обеих группах есть одни и те же виды. На Ладожском озере пухляки уходят с гнездовых участков очень быстро, а на Куршской косе они находятся в районе гнезда по 20 — 30 дней. Большая синица в Карелии находится в районе гнездового участка до 40 — 50-дневного возраста, а в Средней России покидает район вылупления почти сразу после вылета. Желтые трясогузки в Ленинградской области находились на гнездовом участке 20 — 30 дней после ухода из гнезда, в Центральной Европе — до 50 дней; в Германии часть молодых трясогузок осталась в районе гнездовых участков во время пролета северных популяций. Все эти примеры можно рассматривать в качестве подтверждения выводов о большом генетически обусловленном разнообразии поведения молодых птиц в послегнездовой период. Характерно, что они касаются птиц из географически удаленных точек, т. е. это могут быть популяции с разной долей дисперсирующих особей. Часть птиц (до 20 % популяции) может не принимать участия в дисперсии.

Ход смены оперения у варакушки весьма четко связан с возрастом, а линное состояние соответственно влияет на подвижность птиц. Птицы, оставившие участок в период распада выводков, были в юношеском оперении или только начинали линьку: в возрасте 30 — 35 дней они находились на 1 — 3-й стадиях. Количество линяющих перьев к этому времени не достигло максимума, варакушки были в состоянии совершать перелеты на значительные расстояния, т. е. участвовать в дисперсионном разлете. К 40-дневному возрасту количество растущих перьев максимально (конец 3-й, 4-я и 5-я

стадии), но интенсивная линька не способствует дальним перемещениям. Можно предположить, что варакушки в возрасте 36 — 45 дней, покинув район рождения, кочуют в его окрестностях. Птицы старше 45 дней завершали смену оперения; рост кроющих, крыла был закончен, выходили из линьки и другие птерилии. Все это не должно препятствовать перелетам, т. е. последние покинувшие район рождения варакушки были в состоянии включиться в миграцию. Отсюда, по длительности нахождения в гнездовом районе, можно несколько условно разделить молодых варакушек на три группы: дисперсирующих, кочующих и мигрантов. В группу дисперсирующих входит около половины птиц местного происхождения в возрасте не старше 35 дней; к группе кочующих относятся птицы в возрасте 36 — 45 дней (20 — 25% особей); птиц старше этого возраста следует отнести к мигрантам.

Таким образом, из изученных видов в послегнездовую дисперсию включаются все или почти все: желтые трясогузки, пеночки-веснички и таловки, предположительно — белые трясогузки и лапландские подорожники. В дисперсии не участвует до 30 — 50% молодых варакушек, дроздов-белобровиков и рябинников, овсянок-крошек, часть славков-завирушек, вероятно, — часть юрков. У всех видов дисперсия начинается практически немедленно после распада выводков. Не участвующих в дисперсии особей делят на кочующих (из района наблюдения уходят позднее дисперсирующих) и на мигрантов, т. е. находящихся в гнездовом районе до включения в миграцию.

О моделях послегнездовых кочевок

Молодые птицы в период послегнездовых кочевок находятся под влиянием двух основных факторов — внутренней программы развития и внешних условий. Программа определяет сроки распада выводка, длительность нахождения особи в районе вылупления, возможность участия в дисперсионном разлете, сроки начала дисперсии, длительность периода дисперсии и, вероятно, расстояние, преодолеваемое птицей при дисперсионном разлете.

Внешние факторы, прежде всего трофические, определяют местное направление и биотопическую предпочтимость кочевки, возможно, корректируют сроки распада выводков. Влияют внешние факторы и на длительность нахождения особи в контрольном районе: в богатых кормом биотопах птицы находятся дольше. Немаловажное значение имеют климатические условия: в неблагоприятную погоду птицы малоподвижны. На поведение птиц влияет физиологическое состояние особей, прежде всего — участие в линьке и полнота этой линьки. Практически у всех изученных нами видов в период активной линьки подвижность птиц снижалась.

Разная доля участвующих в дисперсии птиц, разная длительность периодов покоя и разлета создают характерную для вида схему кочевки. Повидовые схемы можно объединить в несколько типов-моделей послегнездовых кочевки:

Модель таловки должна быть свойственна видам, у которых в гнездовой части ареала отсутствует постювениальная линька и имеется длинный миграционный путь — таловке, камышевке-барсучку, обыкновенной чечевице. В дисперсионном разлете участвуют преимущественно птицы из ранних выводков, особи нормальных и поздних выводков включаются непосредственно в миграцию, возможно — вместе со взрослыми птицами в составе выводка. В гнездовых биотопах может наблюдаться два пика численности. Первый образован поднявшимися на крыло птицами из ранних выводков. Второй — частично включает заканчивающих дисперсию птиц, но в основном мигрантов.

Для модели веснички характерно кратковременное пребывание в районе рождения; участие в дисперсионном разлете преобладающей части местных молодых птиц; наличие последисперсионного периода относительного покоя. В пойменных биотопах возможно три пика численности. Первый образуют поднявшиеся на крыло и перераспределившиеся по биотопам местные птицы, характер распределения зависит от биомассы беспозвоночных; второй пик образуют начинающие дисперсию

птицы, это максимальный пик; третий пик образуют птицы, заканчивающие дисперсию. Движение мигрантов по участку может не иметь выраженной волны, а если она и есть, то очень небольшая. Эта модель подходит и для коньков, которые гнездятся в поймах лесотундровых озер, т. е. для той части птиц, которые после распада выводков не спускаются в поймы рек. Здесь также наблюдается три пика численности: в период подъема молодых на крыло, в период начала дисперсии и в последисперсионный период.

Модель варакушки применима к видам с растянутым периодом покидания гнездового района — варакушке, овсянке-крошке, а также, видимо; белобровику и рябиннику, сибирской завирушке. Несколько периодов ухода птиц из гнездового района, перемещения дисперсирующих и кочующих птиц образуют ряд последовательных волн численности, чаще 4 — 6, из которых каждая последующая обычно ниже предыдущей.

Модель чечетки характеризуется быстрой утратой связи молодой птицы с районом рождения, включением в стаю, где молодые особи, вероятно, занимают зависимое положение и не определяют продолжительность нахождения стаи в данном районе. Направление движения птиц и весь характер послегнездовых кочевков непредсказуемы.

Послегнездовые кочевки и формирование связи с будущей гнездовой территорией

У воробьиных птиц высоких широт послегнездовые кочевки нередко начинаются в более раннем возрасте и протекают в более сжатые сроки, чем в умеренных широтах. Возникает вопрос о возможности формирования связи с будущей гнездовой территорией в таких условиях. Эксперименты, подтверждающие формирование связи с территорией будущего гнездования в определенном возрасте проводились с использованием метода отлова, мечения и повторного отлова на Енисейском стационаре института эволюционной экологии животных им. Северцова.

Из пеночек, родившихся на изучаемом участке, на следующий год здесь же поймано 1,8 % таловок и 1,9 % весничек. Из таловок, окольцованных в послегнездовой период, поймано 1,8 % птиц, из весничек — 0,35 %. Из таловок, меченных в первые 10 дней с момента появления их в сетях, вернулись 4,8%, во вторую десятидневку — 0,8% и в третью — 1,2%, из весничек соответственно вернулись 1,1% и 0,8%. Птицы, окольцованные позднее, на участок не возвращались. С учетом эффективности отлова и смертности в район рождения вернулось около 33% весничек и 31% таловок, а в район послегнездовых кочевков вернулось 18% весничек и 80% таловок, помеченных в первой декаде отлова; 14,6% весничек и 16,2% таловок, помеченных во вторую декаду, и 21% таловок, помеченных в третьей декаде.

Окольцованные в гнезда варакушки, овсянки-крошки и чечетки на следующий год в район гнездования не возвращались. Из окольцованных в период послегнездовых кочевков поймано по 1 особи. **С учетом эффективности отлова и смертности в район мечения вернулось 1—2% птиц.**

Из видов, у которых в послегнездовой период окольцовано несколько сот молодых птиц, в район гнездования не возвращались желтые трясогузки, луговые и краснозобые коньки, но в пойме, в районе контрольной территории, они не гнездятся.

Из 212 белых трясогузок вернулась 1 птица. В долину Оби вернулись 3 дрозда-белобровика из 155 окольцованных (2,8%) и 3 сибирские завирушки из 140 окольцованных (1,2%), а в долину Оби — 2 теньковки из 90 окольцованных птиц. С учетом эффективности отлова и смертности возврат у этих видов превышает 30%-й уровень. В. К. Рябицев оценивает уровень филопатрии у воробьиных птиц он «близким к нулю» — из 1089 птенцов в район вылупления вернулись 2 белых трясогузки из 58 и 2 лапландских подорожника из 356. Он считает очевидным снижение филопатрии у птиц Субарктики по сравнению с птицами умеренных широт. К выводу о снижении филопатрии с юга на север у веснички пришел С.

В. Шутов (1988). Он объясняет данное явление уходом молодых птиц из гнездового района в более раннем возрасте, до формирования связи с территорией будущего гнездования.

В умеренных широтах связь с территорией будущего гнездования образуется в следующем возрасте: у зяблика, ястребной славки и пеночки-веснички в 30—40 дней, у славки-завирушки — в 40—55 дней, у пересмешки, сорокопута-жулана, обыкновенной чечевицы — в возрасте до 50 дней, у мухоловки-белошейки — в 45—60 дней, у мухоловки-пеструшки — в 35—50 дней, по другим данным — в 30—60 дней, у камышевой овсянки — в 40—55 дней, у белой трясогузки — в 30—50 дней.

Большая часть весничек, почти 90%, покидает гнездовой район до 28-дневного возраста, а остальные — в 30—32 дня. Поскольку в гнездовой район возвращается почти треть выживших к следующему году птиц местного происхождения, значит в их число входят особи, покинувшие участок в 26—28 дней, соответственно в этом возрасте и происходит импринтинг территории. В том же возрасте происходит запечатление территории и у пеночки-таловки.

У теньковки, сибирской завирушки, белобровика с учетом смертности и эффективности отлова возвращалось 30—40% окольцованных молодых. Высокий процент возврата позволяет считать, что связь с территорией будущего гнездования у этих видов образуется в дни, предшествующие отлету.

Но 2% вернувшихся в район кочевков варакушек и овсянок-крошек — это очень мало. Такое возвращение можно считать случайным залетом, если площадь запечатлеваемой территории не превышает нескольких десятков гектаров, как, вероятно, у пеночек. Если же территория запечатления составляет несколько сот или тысячи гектаров, то возвращение на участок 50 га двух птиц из сотни выживших — закономерное явление.

У чечетки видимо, также образуется связь с территорией кочевков и размножения, но реализуется она реже, чем у других видов, например, в случае зимовки недалеко от гнездового района.

Таким образом, у пеночки-веснички и таловки, а также, вероятно, у варакушки и овсянки-крошки связь с территорией будущего гнездования образуется на начальных этапах послегнездового периода, до 35—40-дневного возраста; у теньковки, сибирской завирушки и белобровика образование связи с территорией происходит, видимо, позднее, перед началом миграции, в 40—60-дневном возрасте. Говорить что-либо определенное о формировании связи с территорией у чечетки не имеет смысла.

Направление послегнездовых кочевков

Дисперсионный разлет не должен иметь выраженного направления движения, но поскольку перемещения птиц после распада выводков осуществляются по богатым кормом биотопам, всегда есть местный вектор движения — по долинам ручьев, рек, рек, горным долинам, по морскому побережью.

В долине Оби практически с самого начала периода кочёвок преобладает южное направление. В притоках Оби, текущих в широтном направлении, птицы движутся обычно вниз по течению. На реке Хадытаяхе хорошо заметно также перемещение белых и желтых трясогузок. В конце июля — августе в лесотундру выселяются птицы из северной тайги.

Территориальное поведение птиц в послегнездовой период

У варакушек найдены различия в размерах индивидуальных участков птиц, родившихся в исследуемом районе и появившихся здесь в послегнездовой период. У местных гнездовых варакушек средний размер индивидуальной территории составлял $0,99 \pm 0,3$ га ($n = 13$), у негнездовых варакушек — $1,76 \pm 0,2$ га ($n = 18$). Различия достоверны. У гнездовых птиц из 13 участков только четыре были больше 1 га, у остальных площадь участков составляла 0,2—0,8 га, из негнездовых варакушек две птицы держались на территории 0,6—0,9 га, участки остальных составляли 1,1—3,5 га

Индивидуальные участки гнездовых овсянок-крошек были в среднем меньше, чем у негнездовых. Птицы первой группы встречались на территории 0,15 — 0,88 га, в среднем $0,49 \pm 0,1$ га ($n = 10$), а птицы второй отлавливались и наблюдались на участке 0,15 — 2,3 га, в среднем $0,85 \pm 0,17$ га ($n = 18$). Различия достоверны. Среди негнездовых овсянок 8 птиц занимали участки более 1 га, чего не наблюдалось у гнездовых овсянок. Поскольку от размеров индивидуального участка зависят энергетические затраты, птицы местного происхождения, не участвующие в дисперсии, имеют некоторые преимущества перед пришлыми. До начала активной линьки, требующей значительного количества корма, они узнают территорию, находят место его концентрации и ограничивают подвижность. Птицы, заканчивающие дисперсию, не знают территории и мест расположения корма, поэтому затрачивают на ее освоение и поиск корма больше энергии, облетая участок значительных размеров. Характерно, что у долго находившихся в исследуемом районе негнездовых варакушек наблюдалось постепенное сокращение размеров участка.

Период жизни молодых особей мухоловки-пеструшки²⁶ с момента вылета из гнезда и до отлёта на зимовку остаётся слабо изученным. Скрытый образ жизни и трудность обнаружения непоющих птиц способствовали мнению о том, что молодые мухоловки-пеструшки вскоре после оставления гнезда покидали место своего рождения и отлетали на зимовки. Регулярные встречи окольцованных особей в районе места рождения в послегнездовой период их жизни послужили поводом для специальных наблюдений за территориальным поведением молодых птиц этого вида сразу же после перехода к самостоятельному образу жизни.

По наблюдениям Г.Н.Лихачёва (1955) и В.Н.Карповича (1962), птенцы мухоловки-пеструшки сразу же после вылета из гнёзд покидают гнездовые участки. В.Н.Карпович (1962), например, указывает, что приблизительно с середины июля птицы этого вида образуют стайки, состоящие из 10-20 особей, которые затем объединяются в более крупные стаи с другими видами птиц и улетают на зимовку. В работе же А.В.Михеева (1971) сказано, что пеструшки в Подмоскowie приступают к так называемым «послегнездовым кочёвкам» во второй половине июня сразу же после вылета из гнёзд. По его мнению, эти кочёвки переходят вскоре в выраженный перелёт, и уже к середине июля птицы исчезают из Подмоскowie. В середине августа отмечались поимки мухоловок-пеструшек в северной Италии (Карпович 1962).

В.А.Паевский (1967), специально изучавший послегнездовые перемещения лесных птиц путём отловов их большими рыбачинскими ловушками, обратил внимание на **индивидуальные различия в дальности перемещений молодых особей**. Так, по его данным, одна пеструшка за 51 день переместилась на 500 км к юго-западу от места своего рождения, в то время как две другие птицы через 44 и 25 дней оказались соответственно в 12 км и в 700 м к югу от своих гнёзд.

В.Б.Зимин и Н.В.Лапшин (1976) указывают, что в Карелии мухоловки-пеструшки сразу же после вылета из гнёзд оставляют гнездовые территории, расположенные в молодом лесу, и перемещаются на участки спелого леса, где держатся на ограниченной площади в течение месяца. Авторы объясняют это явление бедностью кормовой базы и плохими защитными условиями молодого леса.

На севере Ленинградской области птенцы мухоловки-пеструшки вылетают из гнёзд в конце июня – первых числах июля и лишь незначительная часть слётков оставляет гнёзда в более поздние сроки. К последним, как правило, относятся выводки птиц, приступивших в повторному размножению после гибели первых кладок. Птенцы покидают гнёзда в возрасте 15-17 дней.

²⁶ Головань В.И. 1983. Поведение молодых мухоловок-пеструшек (*Ficedula hypoleuca* L.) в послегнездовой период // *Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц* **14**: 113-118.

Оставление гнёзд выводками мухоловки-пеструшки происходило в подавляющем большинстве случаев в первой половине дня. Птенцы вылетали из гнёзд очень дружно. Так, 5 июля 1971 выводок, состоявший из 7 птенцов, покинул гнездовье за 38 мин. Вылет из этой дуплянки начался в 9 ч 17 мин и закончился в 9 ч 55 мин.

Первое время после оставления гнезда слётки держались в нижних ярусах леса, а затем перемещались в кроны деревьев. Полёт молодых птиц в первые часы внегнездовой жизни всегда бывает неуверенным, но всё же птенцы способны набирать высоту. Молодые пеструшки, покинувшие гнездо, постоянно издавали птенцовые призывные крики, которые регулярно отмечались у них до перехода к самостоятельному добыванию пищи. Первые дни молодые птицы держались преимущественно на одном месте и лишь на 3-4-е сутки начинали перемещаться за родителями. С этого времени слётки стали преследовать взрослых птиц и выпрашивать у них корм. Первые попытки самостоятельного поиска и схватывания добычи отмечались у птенцов мухоловки-пеструшки в 23-24-дневном возрасте. Летающие насекомые становились доступными для молодых на 8-9-й день после оставления ими гнезда, т.е. в 25-27-дневном возрасте. До 30-дневного возраста молодые пеструшки основную часть корма получали от родителей. К концу 2-й – началу 3-й недели внегнездовой жизни молодые птицы приобретали способность хорошо летать и полностью переходили к самостоятельному образу жизни. В это время происходило распадение выводков, хотя ещё некоторое время молодёжь могла держаться вместе, но уже без взрослых птиц. С 32-дневного возраста пеструшки встречались поодиночке или небольшим группами по 6-8 особей. Иногда происходило объединение нескольких выводков, но связи в таких стайках были непрочными, и они вскоре распадались.

Хотя в течение всего июля пеструшки встречались в древесных насаждениях различных типов и возрастов, наибольшие концентрации молодых мухоловок наблюдались на опушках леса. Особенно их привлекали старые боры, где, по-видимому, птицы находили благоприятные кормовые и защитные условия.

Молодые мухоловки-пеструшки после вылета из гнёзд продолжали держаться в течение 3-5 недель в непосредственной близости от мест своего рождения. Перемещения слётков в этот период не носили направленного характера. Так, выводок из 4 молодых птиц в сопровождении самки в течение 4 дней держался на берегу реки в молодом лиственном лесу, площадь которого не превышала 1.5 га. Птицы в течение июля передвигались в поисках корма вблизи своих гнёзд, то удаляясь от них на расстояние от нескольких сотен метров до 3-5 км, то вновь появляясь в местах своего рождения. Так, птенец, окольцованный 9 июля за два дня до вылета из гнезда, с 26 по 29 июля ежедневно отлавливался на территории бывшего гнездового участка. Интересно отметить, что иногда молодые особи проявляли интерес к гнездовьям. Они подлетали к дуплянкам и обследовали их. Пользуясь этим, автор неоднократно отлавливал лётных молодых у брошенных или занятых птицами гнездовий.

Материалы, собранные на юго-восточном побережье Ладожского озера, позволили установить, что часть местных птиц до начала августа задерживается на местах своего рождения и совершает небольшие перемещения, направленность которых неоднократно меняется. Птицы, окольцованные птенцами на гнёздах, отлавливались ежегодно с середины июля до конца первой декады августа. Материалы визуальных наблюдений и отловов птиц свидетельствуют о том, что местные пеструшки улетают из гнездового района в последних числах июля – первой декаде августа.

К настоящему времени имеются сведения лишь о двух мухоловках-пеструшках, пойманных на пути пролёта. Птенец, окольцованный 30 июня 1971 в Ленинградской области, был пойман 1 сентября 1971 в Италии, а второй, окольцованный в тот же день птенец был встречен 9 сентября 1971 во Франции.

Послегнездовые перемещения взрослых птиц

Поведение взрослых птиц после распада выводка не отличается разнообразием. У большинства видов начинается интенсивная линька маховых, они частично утрачивают способность к полету, держатся скрытно и, видимо, мало перемещаются.

Рассмотрим некоторые видовые особенности.

Желтые трясогузки покидают гнездовые участки вместе с выводками, в конце июля они появляются в пойме Оби. В августе количество взрослых птиц на территории стационара снижалось, во второй половине месяца на участке оставались молодые птицы. Часть взрослых, в основном самцы, закончив линьку, вероятно, включаются в миграцию, остальные перемещаются в другие биотопы. **Луговые и краснозобые коньки** после распада выводков, по-видимому, не уходят далеко от гнездового участка. Подобным образом ведут себя и **лапландские подорожники**. Редки были взрослые птицы в стайках **белых трясогузок**.

Птицы, гнездившиеся в пос. Октябрьский, периодически включались в стаи молодых птиц, кормились вместе с ними, но оставались в этом районе и после ухода этой стаи, присоединяясь к другой стае. Так продолжается до конца августа — начала сентября.

Варакушки, веснички, овсянки-крошки, гнездившиеся на территории стационара Октябрьский, судя по повторным отловам, оставались на гнездовых участках или в районе распада выводка до конца линьки. Сокращение их числа в сетях и в ловушке к середине августа связано в основном с сокращением подвижности, но характерно, что после отрастания маховых на вершине крыла число птиц в сетях не возрастало: видимо, они немедленно покидали наш район.

Таловки после распада выводков, судя по повторным отловам, находятся в гнездовом районе 10—15 дней, доля взрослых птиц в отловах также неуклонно снижалась. Послегнездовые кочевки взрослых чечеток рассматривались вместе с кочевками молодых птиц. Чечетки способны к перелетам на любой стадии линьки, и эту возможность они реализуют весьма активно, внезапно и в большом числе появляясь в нашем районе в августе — сентябре. С другой стороны, установлены случаи пребывания особи в одном районе в течение всего послегнездового периода.

Взрослые юрки, как и чечетки, в период линьки не утрачивают способность к полету. Повторные отловы свидетельствуют, что юрки не покидают гнездовой район до конца линьки.

Вероятно, в районе размножения далеко не все взрослые птицы остаются до начала миграции, доля повторно пойманных птиц от числа окольцованных в гнездовой период у всех видов не превышала 1%.

Тема 9

ЯВЛЕНИЕ ЛЕТОВАНИЯ И ПОПУЛЯЦИОННЫЙ РЕЗЕРВ У ПТИЦ

Далеко не все взрослые, половозрелые птицы в популяции приступают к размножению в каждом конкретном сезоне. Можно наблюдать **негнездящихся взрослых (судя по оперению) птиц** в пределах области гнездования, в гнездовое время, иногда – в брачном наряде, чаще всего – в группах, кочующих и кормящихся, но не занимающих гнездовые территории. Наседные пятна у таких птиц отсутствуют.

Т.о., летующая группировка – это птицы, не собирающихся гнездиться в данном сезоне вообще, хотя и отлетающие вместе с остальными с мест зимовок на родину.

Летовочные группировки легко спутать с:

- неполовозрелыми птицами у видов, приступающих к гнездованию не в первый год жизни и прилетающих в гнездовой ареал. Их опознают по оперению – это не брачный наряд, а один из промежуточных.
- птицами, гнездившимися в этом сезоне, но потерявшими кладку или гнездо, или партнера и бродящими в пределах гнездового ареала. Как правило, такие птицы либо остаются у гнезд до начала послегнездовых кочевок, либо сразу присоединяются к летующим особям.
- группами самцов или самок, участвовавших в размножении, но, в силу особенностей гнездовой биологии вида, покидающих места гнездования до выведения потомства.

Термин «летующие» в основном применяется у исследователей, занимающихся семейством Настоящие журавли. У всех остальных в ходу термин «холостые птицы».

Явление негнездования части популяции изучено мало и известно не для всех видов, отчасти, видимо, из-за перечисленных выше причин. Его сложно вычленить и еще сложнее наблюдать. Даже у крупных заметных птиц, таких как серый журавль или аист негнездящиеся стаи отслеживаются, в большинстве случайно.

У Гагарообразных в пределах области гнездования проводят лето и негнездящиеся взрослые птицы. как правило, они держатся в это время по рекам и крупным озерам. (Краснозобая гагара) однако, с гнездовых территорий они изгоняются. Чаще всего их можно наблюдать по рекам (Чернозобая гагара). В горах они держатся выше гнездящихся пар.

Годовалые птицы в промежуточном наряде лето проводят на море и на гнездовых озерах никогда не встречаются. Неполовозрелые птицы также летом держатся вдали от гнездовых озер- на море. Половой зрелости достигают на третьем году жизни.

У Поганкообразных:

Чомга

У части птиц в популяции половая зрелость наступает на 1 году жизни, у части - на втором. Некоторые особи в возрасте 1 года образуют пары и занимают территорию, но не гнездятся. Данные кольцевания показывают, что отдельные экземпляры вообще проводят второй год жизни вдали от мест размножения (Турция, Черноморское и Азовское побережье).

У Трубконосых большое количество птиц концентрируется летом в австрало-Новозеландском секторе Антарктики, в районе ледяной кромки – крупные скопления наблюдаются в январе-марте (Серый буревестник). В Атлантическом океане в сезон размножения некоторое количество северной качурки остается в тропиках и даже субтропиках южного полушария. Вероятно, многие особи размножаются не ежегодно; после успешного гнездового сезона часть из них очередной сезон пропускает.

Состав летующих скоплений у некоторых представителей **Курообразных** остается невыясненным. Так, у **Алтайского улара** встречаются летние стайки, в основном из неразмножающихся самцов, *видимо, годовалых*. К ним могут примыкать потерявшие кладки самки, или холостые самки. У **Дикуши** летом холостые самцы и самки держатся поодиночке, но на незначительных расстояниях друг от друга, образуя как бы диффузные небольшие скопления среди территорий, где дикуш нет совсем. У **Тундряной куропатки** часть птиц, *видимо, из поздних выводков*, не размножается и держится все лето небольшими группами или одиночками. Кроме того, при высокой численности часть молодых самцов может остаться без гнездовых территорий, не выдерживая конкуренции со старыми птицами.

Холостые самцы **белых куропаток** постепенно снижают территориальную активность, но остаются в том же районе или даже на территории. Когда это явление становится массовым, а также под воздействием хищников они сбиваются в стаи, а вернее — в оседлые «клубы».

У представителей **отряда Журавлеобразные** лучше всего явление летования изучено у **сем. Настоящие журавли**. Так, у **Канадского журавля** местами до 55 % популяции в размножении не участвует. Негнездившиеся в данном сезоне птицы начинают линять несколько раньше.

В наиболее неблагоприятные годы значительная часть популяции **Стерха** (более 50 %) не гнездится вовсе. Летовочные скопления для этого вида неизвестны, да и вряд ли возможны из-за высокой агрессии птиц.

У журавля – красавки стаи неразмножающихся в данном сезоне птиц собираются на отдых и ночевку на открытых берегах рек и озер, на песчаных мелководьях, часто вместе с серыми журавлями. На оз.Тенгиз (Кургальджинский заповедник) собирается в мае-июне на летовку до 2500 особей – вместе с линяющими серыми журавлями.

У **Серых журавлей** только 43 % популяции участвуют в размножении. В Ленинградской области гнездится 300 пар журавлей и обитает еще 700-900 неразмножающихся птиц. Самарский лес (Украина, Днепропетровская обл.) - гнездится 20-30 пар журавлей, встречались летовочные группы до 240 особей.

В летнее время в окрестностях залива Матсалу (Эстония) останавливается до 400 серых журавлей. Все они ведут кочевой образ жизни и не привязаны к конкретным территориям. Большую часть времени они кормятся. Почти всегда заметно выделение внутри стай отдельных пар.

На основе летующих групп формируются предотлетные скопления журавлей. Летующие журавли не имеют постоянного места ночевки до августа. В начале августа они ночуют на одном и том же месте. Увеличение численности птиц за счет притока неразмножающихся особей начинается с середины августа. В Талдомском скоплении под Москвой по-видимому, первыми отлетают птицы, не имеющие потомства.

О летовках серых журавлей на юге Украины известно давно (1931, 1932 гг). На побережье Молочного лимана, на Сиваше и оз.Донузлав летовки серого журавля являются обычным явлением – от 80 до 20 особей. Среди летующих на Сиваше часть птиц держится парами. Т.е., это взрослые птицы, возможно, уже имевшие гнезда и потомство в предыдущие годы, в данном сезоне не гнездящиеся.

Оз.Тенгиз (Казахстан) - громадное летовочное скопление, в котором 30-35 % составляют взрослые журавли. От 5000 (1978) до 46 особей (в 1984); это линное скопление,

птицы здесь совмещают летовки с линькой, временно становясь нелетными и скрываясь в труднодоступных местах. Встречается как **серый журавль**, так и **красавка**.

Известны случаи встреч летующих групп Черных журавлей –вероятно, неполовозрелых птиц (7 птиц –Монголия).

У представителей сем.Пастушковые (**Лысуха**) от 10 до 14 % годовалых птиц к размножению не приступают и проводят лето в гнездовой области. Они держатся крупными стаями по 200-2000 особей на мелководных крупных озерах на границе зарослей и открытой воды. Линяют в июне-июле. В эти месяцы у берегов Крыма (Каркинитский залив) скапливается несколько сот неразмножающихся птиц, а в августе к ним добавляется несколько тысяч птиц, собирающихся на линьку.

В сем.**Дрофиные** стаи неразмножающихся птиц существуют как социальное образование в течение всего года, к этим стаям летом присоединяются самки, потерявшие свои кладки (**Дрофа**).

Для представителей сем.**Чайковые Отр. Ржанкообразных (Черноголовая чайка)** явление летования известно очень мало: во всяком случае – факт негнездования части особей имеет место – им объясняют, среди прочего причины резких колебаний численности в колониях по годам. У **Вилохвостой чайки**, которая гнездится циркумполярно по Арктическому побережью, кочующие особи встречаются далеко за пределами гнездового и зимнего ареалов. **Розовая чайка** образует летовочные и линные скопления (неразмножающиеся взрослые особи и молодые первого года) у края паковых льдов севернее Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена и у побережья Гренландии. Остается зимовать в северной Атлантике у края льдов. Во время разлета с этих зимовок розовые чайки появляются в стаях других чаек на Новой Земле, в Великобритании.

Для представителей рода **Крачки** характерна частая смена мест гнездования и резкие колебания численности по годам вплоть до негнездования в отдельные годы. Для **Камчатской крачки** характерна склонность к образованию «клубов» - постоянных скоплений холостых птиц в стороне от колонии. В гнездовое время негнездящиеся птицы отдыхают и спят группами на песчаных отмелях и косах.

Подотряд Чистиковые – негнездящиеся в данном сезоне птицы вместе с неполовозрелыми также присутствуют в колониях. В колониях Тихоокеанского чистика присутствует до 30% молодых неполовозрелых птиц и холостующих взрослых. У Большой конюги в июле 1984 г зарегистрированы тысячные стаи больших конюг, ночующих в море в 3-4 км мористее колонии. Возможно, это были неразмножающиеся особи.

Молодые особи Конюги-крошки посещают колонию уже в первое лето после вылупления –они очень пугливы, не принимают участия в социальной активности и держатся не более месяца. Двухлетние птицы составляли около 20 % колонии, они уже социально активны, некоторые носили корм. Основная часть птиц приступает к размножению в 3-х летнем возрасте, надев брачный наряд. Взрослые птицы, потерявшие кладку, продолжают посещать колонию; количество неполовозрелых особей в это время сокращается. Вечером большая часть негнездящихся птиц улетает в море.

Размножающаяся часть популяции **Белобрюшки** на о-ве Топорков (Командорские о-ва) составляет 30-40 %, на о-ве Св.Лаврентия самцов несколько больше, чем самок- 53 и 47 % соответственно. У неразмножающихся и молодых птиц в колонии активность двухпиковая с дневной кормежкой на море, причем, утренний пик максимально смещен к полудню. Ночуют птицы, свободные от насиживания, в море, прилетая на колонию утром.

Пары **Тупика** постоянны и имеют высокую степень привязанности к гнездовой территории. Об этом свидетельствует высокий процент возврата пар в одни и те же колонии, норы или участки колоний (до 99, 6%). Число неразмножающихся птиц в колонии может быть равно числу размножающихся или превышать его в 3-5 раз за счет обитания в колониях сеголетков и годовиков. По некоторым данным, тупики могут приступать к размножению даже на 5-6 год. На Британских островах 20-27 % птиц, обитающих в

колонии – двух- и трехлетки и годовики, не образующие пар. На Айновых островах не размножаются около 20 % тупиков. Кроме того, из занявших гнездовые норы птиц, еще 5-16 % не откладывают яиц.

В небольшом числе в районе гнездовий могут присутствовать на скалах неполовозрелые особи **Ипатки** - они заметны в «клубах» возле колонии, где на плоских камнях собираются от 2-3 до 10 и более особей. Свободные от насиживания птицы и молодые, не размножающиеся особи составляют население «клубов».

У **Топорка** неполовозрелые особи могут присутствовать в районе колонии в небольшом числе (половозрелые приступают к размножению – это происходит в возрасте 4-5 лет).

У представителей **п/отр Кулики отряда Ржанкообразные** молодые неполовозрелые птицы в основном остаются на местах зимовок, поэтому летующие особи хорошо заметны - у птиц, которые держатся в районе гнездования нет насаженного пятна. как правило, они одеты в брачный наряд, но держатся в скоплениях, широко кочуя как в пределах гнездового ареала, так и вне его – между гнездовым и зимовочным ареалами.

Так, у **Турухтана**, существует некоторое количество самок и самцов в брачном наряде, которые не принимают участия в размножении, но кочуют все лето очень широко – их наблюдали в Тульской, Орловской областях, в Украине, в Приазовье, около Астрахани, в степях Юго-Западной Сибири.

Некоторые взрослые **кулики-воробы**, не размножающиеся в этом сезоне, покидают места зимовок и улетают по направлению к родине. Но в основной своей массе эти птицы не достигают мест гнездования и все лето кочуют между зимним и летним ареалами в подходящих кормных местах. такие общества отмечались многими исследователями,- на Сивашах, на отмелях Дона, Оки, в Киевской обл., в Пермской области, в Астраханских степях, особенно много – в степях северного Казахстана и Средней Азии Отдельные особи долетают до гнездового ареала – известны находки куликов без насаженных пятен в тундре в гнездовой период.

Подобное явление зарегистрировано для **Длиннопалого песочника, Краснозобика, Чернозобика, Морского песочника, Острохвостого песочника** (образует смешанные стайки с **Дутищами**), **Песчанки, Большого песочника, Грязовика, Большого кроншнепа, Среднего кроншнепа, Большого и Малого веретенников. Белохвостый песочник** ведет себя сходно, но стай не образует – держится одиночно в стациях, сходных с гнездовыми. **Исландский песочник** в летующих группах пытается токовать.

Как правило, эти холостые и неполовозрелые птицы, прилетевшие с мест зимовки, держатся вместе раньше гнездящихся линяют и раньше начинают осеннее движение в направлении миграции.

Часть молодых арктических куликов²⁷ проводит лето на местах зимовок в Южной Африке. Сравнение их численности в январе и июле в Великобритании и лагуне Лангеман (Юж. Африка) показало, что в Африке летует значительно больше куликов, причем чаще - это крупные виды. У краснозобика относительное кол-во летующих птиц коррелирует с кол-вом сеголеток зимой, что доказывает задержку именно молодых особей. Это подтверждается также ходом их линьки, массой тела и размером гонад. Полагают, что задержка на зимовках связана с риском совершения миграций, а масштабность явления определяется продолжительностью жизни вида.

Другие представители **Ржанкообразных** – **зуйки** иногда наблюдаются на летовках в районах, совершенно нехарактерных. **Большеклювый зуюк** в полном брачном наряде кочует в гнездовой период стайками, нигде долго не задерживаясь и посещая, главным образом, берега солоноватых и пресных внутренних водоемов. Обычно очень упитанны. Половые железы их мало развиты. Птицы этого вида, видимо, гнездятся не ежегодно (причины неясны).

²⁷ Why do young waders in Southern Africa delay their first return migration to the breeding grounds? / Summers Ron W., Underhill Les G., Prys-Jones Robert P. // Ardea. 1995. - 83, № 2. - С. 351-357.

Холостые особи **Короткоклювого зуйка** в полном брачном наряде, прилетевшие на родину, но без наседных пятен встречаются в различных частях гнездового ареала вида. Они рано начинают кочевки в направлении пролетных путей. Часть холостых птиц присоединяется к отгнездившимся и летит вместе с ними. также ведет себя **Каспийский зуек** и **Морской зуек**, образующий довольно многочисленные стаи холостых птиц, которые держатся по морским побережьям. **Черныш** образует летовочные группы, кочующие очень широко между ареалами, но избегает только глухих лесных водоемов, где гнездящиеся особи обычно и поселяются. У **Фифи**, **Большого улита**, **Травника** часть холостых особей остается на зимовках, большинство отлетает по направлению к родине, иногда задерживаясь по пути, иногда- достигая южных границ ареала. Летовочные скопления встречаются по открытым речным отмелям, на грязях у озер и на морском побережье.

Холостые особи **Щеголя** проводят время в кочевках южнее. реже - севернее гнездового ареала, а также, видимо, раньше линяют. Неполовозрелые особи остаются на зимовках. На территории гнездового ареала бродячие особи **Перевозчиков** чрезвычайно редки.

Камнешарка гнездится не каждый год. Самец, гнездившийся в предыдущем сезоне, в следующем оставался холостым, хотя сооружал ложные гнезда и имитировал брачные игры. Неполовозрелые особи кочуют между ареалами, либо так же стаями- держатся в гнездовой области.

Обыкновенный козодой нигде не образует скоплений, даже мигрируют поодиночке. В популяции имеют место холостые особи – именно они начинают осенний отлет в июле.

Летние кочевки и ранние массовые миграционные передвижения у **Иглохвостого стрижа** осуществляют молодые неразмножающиеся и холостые стрижи (на кормежке к постоянным парам стрижей присоединяются бродячие стайки из 4,7 или 18 птиц).

Черный стриж- неразмножающиеся в этом году птицы совершают летние миграции с середины июля. **Белопоясный стриж** - начиная с середины июня, небольшие стайки от 6 до 30 особей отмечают вне мест гнездования.

Широкорот - холостующие, по-видимому предыдущего года птицы собираются в стаи численностью 100 и более особей и ведут кочевой образ жизни или все лето держатся у гнездящихся пар. **Зимородок** - некоторые особи, достигшие половой зрелости, держатся летом у мест гнездования, но в размножении не участвуют. **Золотистая щурка** - птицы-помощники в колонии – по-видимому, неполовозрелые особи.

По-видимому, явление летовки существует и в других систематических группах птиц.

Причины существования летовок изучены мало. Есть ряд гипотез, частично объясняющих это явление.

1. Отсутствие достаточного количества гнездопригодных мест – как следствие, конкуренция и вытеснение части взрослых птиц.
2. Для птиц, у которых пары образуются на зимовке, летующие особи – это холостые половозрелые птицы, утратившие пару во время миграции и, как следствие, остающиеся без пары в данном сезоне.
3. Наличие негнездящихся половозрелых особей является регулярным явлением; они составляют некий «популяционный резерв», вступающий в действие при угрожаемых состояниях популяции, а в годы с избыточной численностью «отдыхающий». Это один из ведущих механизмов, препятствующих чрезмерному росту общей численности популяции. В случае угрозы истощения корма или другого ресурса популяции должно быть выгодно исключение из процесса размножения части особей.

На начальных стадиях гнездового периода территориальное поведение холостых самцов почти не отличается от поведения тех, чьи самки уже приступили к строительству гнезда, кладке яиц или насиживанию. Именно в период насиживания у большинства воробьиных трудно отличить самцов, чьи самки сидят на гнездах, от тех, кому обзавестись самкой не удалось. Особенно это относится к тем видам, у которых самцы не участвуют в насиживании и не кормят насиживающих самок (например, у всех пеночек, подорожника, белой трясогузки).

Предварительные наблюдения за утками, имеющими собственную гнездовую территорию, (например, за морянкой и шилохвостью) позволяют предположить, что самцы, прилетевшие с зимовок без самок, вообще не оседлы. Видимо, то же можно сказать о куликах и воробьиных, формирующих пары до появления в гнездовом районе (кулик-воробей, краснозобик, чечетка). У юрков, которые тоже часто прибывают на места гнездования уже парой, холостые самцы поют на территории всего несколько дней, после чего улетают, а на смену им появляются другие. Несколько дольше, до двух — четырех недель, занимают территории и поют оставшиеся без самок самцы овсянок-крошек.

Все лето, даже дольше, чем птицы, имеющие гнезда, занимаются саморекламиранием на своих территориях холостые пеночки-веснички и таловки. Удивительно привязаны к месту гнездования сапсаны, остающиеся здесь при любом стечении брачных и гнездовых обстоятельств.

О том, что должен существовать какой-то **механизм, лимитирующий численность популяции изнутри**, впервые высказался К.Моффэт еще в начале прошлого века (Moffat, 1903, цит. по: Wynne-Edwards, 1962). Позднее конкретизировали мысль о территориальном поведении как о своеобразном «выпускном клапане» популяции Д. Лэк (1957), Андреварта (Andrewartha, 1961) и Винн-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1959, 1962, 1970). Эти соображения были высказаны в применении к популяции как функциональному единству у самых разных животных, а в отношении территориального поведения — к одиночным животным. В работе Х. Говарда (Howard, 1920) еще раньше говорилось о том, что негнездование отдельных особей, несомненно, бывает в тех случаях, когда гнездовая территория не найдена, т. е. при недостатке места. Наиболее веские доказательства были получены экспериментальным путем: из популяции размножающихся птиц изымали часть владельцев территорий, следили, займут ли их место другие (removal experiments).

Явление новых особей на экспериментальных участках расценивали как свидетельство наличия **популяционного резерва**. Данные, подтверждающие наличие такого резерва были получены на разных птицах умеренной зоны. В 1979 г. в Вагенингене (Нидерланды) состоялся международный симпозиум «The integrated study of bird populations», на котором территориальному поведению было уделено очень много внимания. Под впечатлением от большого числа публикаций, доказывающих наличие популяционного резерва у птиц результатами экспериментов по изъятию, И. Петтерсон в обзорном докладе на этом симпозиуме заявил, что **избыток способных к размножению особей в популяциях птиц — явление весьма обычное** (Patterson, 1980).

Работ по Субарктике, в которых говорится о популяционном резерве птиц, чрезвычайно мало. Многие авторы базируются в своих выводах на внешнем впечатлении, аргументируя, что вся тундра была поделена на территории того или иного вида, имели место «ожесточенные драки» и т. д. А. В. Михр (1948) и Р. Н. Воронин (1978), исследуя белых куропаток, проводили пробный отстрел территориальных самцов, на месте изъятых птиц появлялись другие. Вообще на куропатках — важном промысловом виде — выполнено довольно много популяционных работ. О фактах наличия «излишка» самцов этого вида, не сумевших занять территории, есть данные из внутренней Аляски (1972) а в Канаде путем экспериментального изъятия получили свидетельства наличия резерва как среди самцов, так и среди самок (Hannon, 1983, 1984; Harmon, Roland, 1984).

Есть сообщения о популяционном резерве у субарктически куликов. Р. Холмес

(Holmes, 1970) нашел неразмножающихся взрослых чернозобиков и в арктической и в субарктической тундре Аляски. Е. И. Хлебосоловым (1986) на Чукотке проведены эксперименты с отстрелом территориальных самцов дутышей: на месте изъятых самцов появились новые.

На о-ве Врангеля в годы с затянувшимся снеготаянием имеет место жестокая конкуренция за места гнездования на проталинах у колониальных **белых гусей**. Иногда из-за этого не гнездится большая часть способных к размножению птиц (Сыроечковский, Кречмар, 1981; Кречмар, Сыроечковский, 1982).

О популяционном резерве среди субарктических воробьиных известно следующее. А. В. Михеев (1939) сообщал о том, что лапландские подорожники в Тиманской тундре в 1938 г поделили на территории всю тундру, погибших быстро заменяли новые самцы. В северо-восточной Гренландии, по данным Мелтофта (Meltote, 1983), была конкуренция за территории между самцами пуночек, вызванная дефицитом гнездопригодных мест.

Механизм снижения численности популяции через территориальное поведение проявляется не только в том, что «лишние» особи вовсе не имеют территорий и потому не участвуют в процессе размножения. На ряде видов было показано, что самцы, которым не хватило места в оптимальном биотопе, занимают территории в субоптимальном, где они имеют меньше шансов привлечь самку, и благополучно выкормить птенцов. И выживаемость самих самцов, занявших субоптимальные территории, ниже. Они в первую очередь погибают и от хищников, и от эпидемий.

В. А. Паевский (1985), основываясь на анализе смертности воробьиных на Куршской косе, приходит к следующему выводу: «...основная часть популяционного излишка весной не распределяется на каких-то других территориях, а погибает».

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ВЫЯВЛЕНИЮ ПОПУЛЯЦИОННОГО РЕЗЕРВА У ПТИЦ НА ЯМАЛЕ И ПРИПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

В высоких широтах исследования, направленные на выявление популяционного резерва, были проведены буквально на единичных видах. В умеренных и еще более южных районах таких работ выполнено гораздо больше. Однако никто из исследователей не ставил себе задачу оценить весь орнитокомплекс по наличию в нем видов с избыточной численностью, иначе говоря, выяснить, насколько часто в природе бывают ситуации, когда территориальное поведение действует как «выпускной клапан» популяции.

При высокой плотности, т. е. при подозрении того или иного вида в перенаселенности, предпринимали экспериментальное изъятие территориальных самцов (а иногда и самок) на вакуум-площадках, где на площади от 4 до 10 га изымали всех поющих самцов, или на вакуум-территориях, с которых убирали гнездящегося самца - резидента и следили за появлением новых птиц и поведением меченых соседей. Изъятие проводили либо путем отлова птиц с их передержкой в клетках, либо отстреливали. Эксперименты ставили в 1978—1981 гг. в пойменном лесу р. Хадытаяхи на стационаре Ласточкин берег на самых многочисленных в тех местах воробьиных — варакушке, пеночке-весничке, камышевке-барсучке, овсянке-крошке и юрке.

Помимо вакуум-территорий, на каждом из этих видов, параллельно три года подряд (1979—1981) проводили эксперимент «тундра — лес»: закладывали вакуум-площадку, которая была предназначена не только для выявления популяционного резерва, но и для оценки биотопических предпочтений ряда видов. Заложили ее на краю пойменного леса с примыкающим ивняком, растущим по ручью в тундре. Поводом для этого эксперимента была ежегодно повторяющаяся закономерность в порядке заселения местообитаний варакушкой, пеночкой-весничкой и овсянкой-крошкой: сперва самцы этих трех видов начинали петь в пойменном лесу и только спустя три — десять дней - в окрестной тундре с ивняками. Все это самые массовые виды птиц пойменного леса. Естественно, возникало предположение, что тундра для перечисленных видов — это субоптимальный биотоп, в котором вынуждены поселяться поздно прилетевшие, самцы из-за того, что им не

хватило места в пойменном. На вакуум-участке площадью 10 га раз в два-три дня проводили отстрел самцов, занявших территории, и таким образом давали возможность самцам занять территории в лесу при наличии тундровых ивняков по соседству.

На стационаре Хановэй в 1982—1986 гг. также проводили эксперименты по изъятию самых многочисленных тундровых воробьиных — подорожников и краснозобых коньков, а также самцов белых куропаток. Изъятие куропаток провели и в 1989 г на Яйбари.

В северной предгорной тайге Приполярного Урала проводили вакуум-опыты: в течение шести недель (с 25 мая до 10 июля) проводили отстрел самцов только двух видов — пеночки-веснички и пеночки-таловки, причем на каждый вид была заложена отдельная вакуум-площадка по 6 га. Такая раздельная проверка была нужна для выявления возможности влияния межвидовой территориальности на плотность населения близкого вида.

Помимо экспериментальной проверки популяционного резерва, проводили анализ и по косвенным признакам, которые могли бы указывать на его наличие. Это было естественное сокращение гнездопригодной площади из-за позднего снеготаяния или высокого затяжного половодья.

СЛУЧАИ ОБНАРУЖЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОГО РЕЗЕРВА

На Ямале излишек готовых к размножению особей выявлен у **юрка** в пойменном лесу. Это было только в 1978 г. (один год из четырех), приток самцов, самок и уже сформированных пар на вакуум-территорию продолжался до 5 июля, когда прекратили эксперимент. Иногда место изъятых самца уже через 5 мин занимал другой самец. Наблюдали интенсивные драки самцов, одновременно пытавшихся поселиться на свободном месте. Однако в то лето число пар, гнездившихся на участке, было не больше, чем в другие годы, что говорит, скорее всего, об оптимальности биотопа для этого вида.

Вакуум-опыты на Приполярном Урале показали избыток готовых к размножению самцов у обоих подопытных видов **пеночек** — и **веснички**, и **таловки**. Заселение вакуум-площадок продолжалось до 10 июля, когда опыт был прекращен.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ САМЦОВЫХ СТАЙ У БЕЛОЙ КУРОПАТКИ

Демографические процессы у **белой куропатки** как самого многочисленного промыслового вида тундры относительно хорошо исследованы. **Популяционный резерв** у этого вида также выявляли путем экспериментального изъятия территориальных самцов. Если исследователь работает с индивидуально мечеными особями, опознать вновь появившихся птиц на экспериментальном участке не составляет труда (Harmon, 1983, 1984). Иногда такие эксперименты проводят без индивидуального мечения или судят о популяционном резерве по косвенным признакам, считая, что птицы, которым не досталось места, собираются в стаи и служат в гнездовое время свидетельством «излишка» в популяции. Как правило, при этом упоминают об «ожесточенных драках» и о том, что вся площадь тундры была поделена между территориальными самцами. А. Бергеруд с соавторами (Bergerud et al., 1985), обсуждая факторы, определяющие колебания численности у белых куропаток, в качестве устоявшегося термина используют выражение **«ожидающая стая»** («waiting flock»), вслед за коллегами допуская, что стая куропаток в гнездовое время есть резерв, выжидающий момента занять освободившуюся почему-либо гнездопригодную площадь.

На стационаре Хановэй, в 1986 г. после распределения по территориям и формирования пар выяснилось, что около 30 % самцов остались без самок. Различия в поведении самцов, имевших самку, и холостых заметны.

Со середины июня в тундре стали встречаться группы и стаи в 20, а иногда и более 50 самцов. Самок среди них не было. Оказалось, что именно к таким стаям улетали холостые самцы, которых спугивали на контрольном участке. Меченых холостяков видели в стаях на расстоянии до 4 км от их территорий. Птицы в этом «клубе» просто сидели, не затаиваясь, кормились, иногда токовали.

Итак, в 1986 г. стаи состояли не из популяционного резерва и не из птиц, чьи гнезда были разорены, а из холостых самцов, оставлявших свои территории сначала на время, а затем окончательно.

Было высказано предположение, что холостяцкие стаи формируются лишь при резком нарушении соотношения полов и относительно высокой плотности (Рябицев, 1988).

1989 г. для всего Ямала был «годом хищника» (Рябицев, 1990) после резкой депрессии леммингов многочисленные песцы и поморники перешли на питание яйцами птиц. Первая стайка из семи самцов куропатки встречена 26 июня, позднее стаи стали встречаться чаще, они были более многочисленными — до 30-60 птиц, причем в них видели уже и самок, и меченых самцов чьи гнезда были разорены хищниками. Более того, в стаях видели и самцов, чьи самки в то время еще сидели на гнездах. Мы склонны объяснять столь повышенное стремление куропаток к стайности постоянными нападениями со стороны белых сов. Известно, что птицы в стаях имеют повышенную защищенность от хищников по сравнению с одиночными птицами (Page Whitacre, 1975; Stinson, 1980).

В 1989 г. на Среднем Ямале тоже было много хищников, были стаи куропаток (200—300 особей), состоявшие из самцов и самок. Есть основания полагать, что именно в 1989 г на Среднем Ямале был настоящий **популяционный резерв** готовых к размножению птиц. В пользу этого свидетельствует, во-первых, рекордная для этих мест плотность, которая составила 29,3 территориальных самца на 1 км². Во-вторых, стаи самцов появились не спустя какое-то время после распределения птиц по территориям, как в 1986 или в 1989 г. на севере Ямала, а были всю весну, так что весенняя миграционная стайность постепенно перешла в летнюю.

Таким образом, **стаи куропаток в летнее время могут иметь разное происхождение**. Они могут быть следствием избыточно численности, но сами по себе еще не являются ее бесспорным свидетельством.

ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И РАЗНОВРЕМЕННОСТЬ ГНЕЗДОВАНИЯ. ВОЗМОЖНОСТЬ УПЛОТНЕНИЯ ТЕРРИТОРИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ. СУДЬБА ПОПУЛЯЦИОННОГО РЕЗЕРВА

Д.И. Михантьев (1980), исследуя экологию уток на степных ериках, пришел к выводу, что одна из функций территориального поведения — обеспечение разновременности начала размножения у разных пар. Механизм этого явления заключается в том, что агрессивность первых поселенцев, препятствующая внедрению новых птиц в поселение, по прошествии некоторого времени снижается и поселение принимает в свою среду новых особей, которые начинают гнездиться позднее. Сосуществование в одном местообитании птиц, имеющих гнезда на разных стадиях репродуктивного цикла, дает популяции большую устойчивость к неблагоприятным условиям среды.

Другой аспект этого вопроса заключается в оценке судьбы тех птиц, которые в начале гнездового сезона были тем самым популяционным резервом или, того хуже, «излишком», якобы обреченным на гибель (Паевский, 1985).

В 1977 г. на Приполярном Урале на контрольном участке (11 га) в первых числах июня имели территории десять самцов пеночек-весничек. Позднее удалось одному за другим вселиться новым самцам, так что к 20 июня их стало 14, а к началу июля — 17. Появление на контрольном участке новых самцов спустя месяц после начала гнездового сезона, приток новых самцов на «вакуум» можно расценивать как аргумент против утверждений о неизбежной гибели самцов, не сумевших с самой весны занять территории. Успешно загнездилась и последняя пара юрков, занявшая вакуум-территорию 5 июля (!) на стационаре Ласточкин берег.

Условия для вселения новых птиц в сформированное сообщество возникают не

всегда. Примером может служить пеночка-таловка: в то же лето 1977 г. при непрерывном притоке новых самцов на вакуум-участок число поселенцев на контрольном участке не увеличилось. Появление новых птиц на контрольной площадке в ходе гнездового сезона еще не говорит о территориальной напряженности. Так, подробный анализ, проведенный на овсянке-крошке показал, что разновременность гнездования разных пар вида определялась не территориальной конкуренцией, а была следствием разновременного прилета птиц (Шубенкин, 1986).

По-видимому, значение территориального поведения как механизма, повышающего разновременность гнездования, существенно для ряда видов. Однако для того чтобы этот механизм действовал, необходимы высокие плотности популяций.

Возвращаясь к высказыванию В. А. Паевского (1985) о неминуемой гибели «излишка» именно в период «между весенней миграцией и началом размножения», следует сделать заключение, что этот «излишек», погибнув, уже никак не сможет стать резервом, способным (пусть с некоторым опозданием) пополнить ряды размножающихся птиц. Многочисленные примеры из литературы и полевые данные говорят о том, что мнение о фатальной трагичности судьбы «излишка» глубоко ошибочно. Как уже отмечалось, птицы без территории могут иметь повышенную смертность от различных факторов. Но есть и совершенно иные данные.

На **белых гусях** о-ва Врангеля выяснено, что меченые птицы, которым не хватало места в годы с поздним снеготаянием, жили дольше, чем размножающиеся. Негнездование служило птицам благодатным отдыхом. У птиц высоких широт известны случаи массового негнездования самых разных видов, но не известно, чтобы это приводило к столь же массовой гибели.

Наблюдения характера занятия территорий самцами в периферийной популяции **горихвостки-чернушки**²⁸ *Phoenicurus ochruros* показали, что ежегодно занимается 57% территорий; только 15% территорий использовались постоянно из года в год. Оптимальные территории занимались раньше и в основном - взрослыми самцами. Доля самцов, не сумевших занять территории или быстро покинувших их, составляла 26% (в основном это были молодые птицы). Эксперименты с удалением территориальных самцов показали, что на 13 из 22 территориях в среднем за 4 дня (от 0,5 до 10 дней) появились новые самцы (не соседи), причем взрослые птицы их занимали быстрее. Оптимальные территории вновь занимались быстрее, чем территории более низкого качества. 7 из 17 удаленных самцов после выпуска в другом месте вновь оказались на своих прежних территориях. Из 8 самцов, вновь оказавшихся на своих территориях после удаления и встретивших здесь новых самцов, 4 сумели отстоять свои участки, а на 4х хозяевами остались пришельцы.

ВОЗРАСТ ПТИЦ, СОСТАВЛЯЮЩИХ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ РЕЗЕРВ

Практически во всех работах, где говорится о **популяционном резерве** или птицах, занявших субоптимальные территории, сказано, что в эти категории попадают либо исключительно, либо преимущественно молодые особи. Достоверной разницы нет.

ВОЗМОЖНЫЕ ОШИБКИ ПРИ ВЫЯВЛЕНИИ ПОПУЛЯЦИОННОГО РЕЗЕРВА

Еще с 60-х годов XX ст. было принято в качестве метода выявления «популяционного резерва» использовать «эксперименты с изъятием» («removal experiments») территориальных птиц. Самый главный вопрос, который мы вынуждены ставить перед собой при подобных экспериментах в природе, должен заключаться в следующем: каково происхождение птиц, занимающих освобожденные в эксперименте территории?

Ч.Томпсон (1977) предложил три возможных варианта происхождения птиц, которых исследователь видит поющими на экспериментальной площадке: 1 — из

²⁸ Andersson Reino. Hannars etableringsmonster, revirkvalitet samt flytande bestand i en randpopulation av svart rodstjart *Phoenicurus ochruros* // *Ornis svecica* № 3-4, 1995, т.5, 143-158.

субпопуляции негнездящихся, безземельных или лишних особей (т.е. именно искомый популяционный резерв); 2 — из особей, имеющих территории неподалеку и исследующих новое пространство; 3 — из прежних (прошлогодных) владельцев территории.

Иногда пытаются судить о **популяционном резерве** по косвенным признакам, по таким, как стаи и группы в гнездовое время, повышенная агрессивность, проявляющаяся в виде «ожесточенных драк» и частых демонстраций. Но тут ошибиться еще проще. Например, при формировании территориальной структуры у куропаток между самцами даже при невысокой плотности можно видеть демонстрации, драки, длительные погони. Такие полеты, погони и драки двух самцов, между которыми, казалось бы, взаимоотношения давно устоялись, происходили в 3-х км от общей границы их территорий, на чужих территориях, хозяева которых оставались к таким вторжениям безразличными. И если бы птицы были опознаваемыми, можно было бы строить какие угодно предположения.

Приток новых птиц на экспериментальную площадку («вакуум») еще не является бесспорным свидетельством популяционного резерва или излишка. Наиболее близкий к истине результат, очевидно, дает сочетание вакуум-площадки большего размера с контрольным участком, где визуальные наблюдения за маркированными птицами позволяют контролировать события, происходящие в популяции. Необходимо всестороннее многолетнее изучение каждого вида, доскональное знание его экологии.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Таким образом, **перенаселенность, т. е. недостаток места в подходящих местообитаниях**, имеет следствие — **появление популяционного резерва**.

К этому предрасположены виды со слабыми территориальными связями. пожалуй, это даже издержки лабильных видов, которые таким образом платят за возможность легко перераспределяться гнездовому ареалу и использовать районы с наиболее благоприятными условиями в каждом конкретном сезоне.

Однако есть птицы более консервативного типа, у которых были обнаружены факты перенаселенности (например, пеночки). К тому же, если у многочисленного вида в течение ряда лет условия для размножения, миграций и зимовок благоприятны, возможность появления у него популяционного резерва вполне реальна. Особенно этого можно ожидать у наиболее плодовых птиц, близких к г-стратегическому типу.

У целого ряда видов уток в умеренных широтах очевидной причиной **недостатка мест гнездования** можно считать дефицит пригодных местообитаний, видимо, в результате антропогенной трансформации природной среды и действия фактора беспокойства.

В высокой Арктике гораздо большее значение имеет такой фактор, как снежный покров в весеннее время, поэтому там **дефицит площади**, несомненно, возникает чаще.

В Субарктике, где отчуждение человеком естественных местообитаний птиц еще не проявилось в столь значительной мере, проблема недостатка места не актуальна. Кроме того, субарктические птицы и на местах гнездования, и на путях пролета, и на зимовках подвергаются многим воздействиям, сокращающим численность или снижающим прирост популяции.

Может быть, территориальное поведение для каких-то видов — еще более древний **анахронизм, существующий как генетический груз**. У многих видов вообще отсутствует территориальная агрессивность. У других она настолько модифицирована, что перестала быть механизмом, способным контролировать численность. Возможно, такие виды всегда существуют в условиях «недонаселенности», а потому контроль за численностью и даже плотностью не являлся необходимостью и не поддерживался отбором.

Тема 10

ПРЕДОТЛЕТНЫЕ СКОПЛЕНИЯ

Предотлетные скопления известны и хорошо заметны у крупных одиночно гнездящихся видов – представителей сем. Настоящих журавлей, сем. Аистов. У колониальных видов такие скопления, видимо, также существуют, но вычленить их бывает сложно из-за агрегированного расположения птиц на гнездовании, зимовке и т.д.

Первые осенние локальные перемещения журавлей начинаются с конца июля или начала августа. К первой декаде сентября журавли обычно концентрируются в определенных районах, где держатся до середины сентября. Массовый отлет с этих мест концентрации проходит сравнительно дружно и падает на вторую половину сентября—начало октября. Отдельно стаи птиц пролетают до середины—конца октября. Как правило, на осенней миграции журавли держатся очень большими стаями, достигающими сотен птиц. На весеннем пролете журавли больших скоплений не образуют и мигрируют обычно группами по 10—15 особей.

Определенное представление о численности серого журавля в целом дает характеристика осенних концентраций и данные по интенсивности пролета. Наиболее известные сейчас места осенних концентраций расположены:

- 1) на побережьях залива Матсалу (около 12 000 птиц),
- 2) в Белоруссии: Ельнинский заказник (500—700 птиц), оз. Освея (500—600 птиц);
- 3) в окрестностях пос. Копорье Ленинградской обл. (до 600 птиц),
- 4) в заказнике «Журавлиная родина», Московская обл. (до 1700 птиц). В Московской области выявлено шесть предотлетных скоплений серых журавлей. Из них четыре первых образуются ежегодно. (от 1000 до 3200; 551 ; 200;600 птиц). Динамика Талдомского скопления прослежена наиболее полно с 1983 по настоящее время. Пик численности по годам пришелся на 1997 г, когда было зарегистрировано порядка 3200 птиц.

Серый журавль — птица с дневной активностью, которая начинается незадолго до восхода солнца и заканчивается с наступлением темноты. В гнездовой период они ночуют в пределах гнездовой территории, при выводке там, где их застанет ночь. Во время кочевек, концентраций, миграций и на зимовках для ночевки обычно избирается сравнительно открытое место, как правило, залитое неглубокой водой, хотя иногда пролетные стаи останавливаются на ночлег и на сухих полях (Московская обл. – в районе Дубненского болотного массива. Спят серые журавли обычно стоя на одной ноге и положив голову сверху под крыло.

Пики численности птиц во всех скоплениях приходятся на конец 1- начало 2 декады сентября. Период существования скопления начинается с момента появления крупной стаи. С середины сентября журавли начинают исчезать и к началу октября отлетают полностью. В 1993 под Москвой наблюдалось отчетливое двупиковое нарастание численности птиц в скоплении. Обнаружены двухгодичные циклы колебания численности птиц в скоплении. Всего в Московской области в осенних предотлетных скоплениях насчитывается до 2800-3100 птиц.

Многолетние колебания численности журавлей на примере Талдомского предотлетного скопления обусловлены: сокращением площадей зерновых культур, изменениями численности вида на той территории, с которой журавли собираются в Талдомское скопление, локальной динамикой скопления за время его существования.

Использование журавлями территории выявленных скоплений происходит примерно по одной схеме. Места ночевок, в качестве которых служат открытые болота или лесные болота с редкостойными березами и ольхами, пространственно разьединены с местами дневок на сельскохозяйственных полях, где журавли кормятся. Ранним утром журавли вылетают с мест ночевок на поля, где держатся весь день; вечером они возвращаются обратно на места ночевок (разлет в радиусе 20 км).

- 5) в районе Окского заповедника, Рязанская обл. (до 600 птиц),
- 6) в районе Щучинских озер, в Барабинской степи (до 7000 птиц).
- 7) Нижегородская обл.: от 24 до 800 ос. на 3-х ночевках; Ульяновская обл. максимум 605 ос. в одном скоплении; Архангельская обл.- 400-600 птиц, всего на 2002 г – до 3х тыс журавлей в скоплениях по области.
- 8) **Север Украины** – в Черниговской области после поднятия молодых на крыло семьи серого журавля покидают гнездовые участки и переселяются на открытые лесные болота верхового и переходного типов или на мелиорированные луга, где, объединившись в небольшие группы и стаи, в конце июля — августе почти все светлое время суток занимают поиском и добычей пищи. С середины июля по начало августа становятся заметными взрослые птицы с выводками. В середине августа – конце августа – встречаются группы от 20 до 40 ос. Всего 4 локальных скопления- от 50 до 300 птиц.
- 9) **Северо-Восток Украины:** В Харьковской области: По нашему мнению, формирование предотлетных скоплений серых журавлей определяется двумя основными факторами - окончанием линьки летующих птиц и подъемом на крыло молодых.

Птенцы серого журавля поднимаются на крыло во второй декаде июля. У части пар подъем на крыло молодых происходит позднее - в третьей декаде июля и начале августа.

Пары с летными молодыми некоторое время держатся поблизости от своих гнездовых участков, ночуя на их территории. Начиная с третьей декады июля они выводят птенцов на открытые пространства и становятся заметнее. В первое время семьи с птенцами проявляют некоторую агрессивность по отношению к другим журавлям. Такие семейные группы кормятся на лугах и болотах, летают на полях овса, пшеницы, гречихи и гороха.

Связь с территорией гнездования сохраняется у семейных групп журавлей, вероятно, около месяца после подъема молодых на крыло. Таким образом, большинство наших журавлей полностью покидает свои гнездовые территории в конце первой - начале второй декады августа. Затем они могут присоединяться к уже существующим к этому времени предотлетным скоплениям, состоящим из летовавших групп и не выводивших птенцов пар, что, вероятно, и представляет собой **заключительный этап формирования скоплений**.

Для серого журавля характерно, что формирование летних скоплений негнездящихся птиц и более крупных, предмиграционных скоплений приурочено к местам с повышенной плотностью гнездования.

Самое известное и наиболее крупное предмиграционное скопление журавлей в Харьковской области формируется в Изюмской излучине, в пойме Северского Донца. Здесь ежегодно отмечается, в среднем, 120 - 150 птиц.

Начало формирования этого скопления приходится на первую декаду августа, причем сроки его образования варьируют. Так, в 1983 - 1984 гг. уже 1.08 в месте пребывания скопления отмечалось значительное количество журавлей (до 120 особей). 7.08.1986 здесь встречались только отдельные птицы (сформированного скопления еще не было). Регулярные наблюдения в 1991 г. позволили точно определить сроки его

образования. Поскольку обычно критерием образования скопления считается появление птиц в постоянном, ежегодно используемом месте ночевки, то о начале его формирования в 1991 г. судили по регистрации журавлей 6.08 в подобном месте, - на обширной гари в пойменном лесу, поросшей кустарником и травянистой растительностью (в основном, *Daucus carota*).

В 1991 году нарастание численности птиц в скоплении наблюдали на протяжении всей второй декады августа, а максимум был отмечен 21.08 (149 особей).

В пойме Северского Донца на севере Донецкой области местные журавли образуют скопления (до 15-17 особей) в середине августа, а затем исчезают. Учитывая, что упомянутый участок находится на границе с Изюмским р-ном Харьковской области, можно допустить, что он входит в район сбора Изюмской группировки.

Крупное скопление серых журавлей регулярно отмечается в районе Лиманской озерной системы, чаще всего - на территории урочища Горелая Долина. Наибольшее количество журавлей в скоплении на Горелой Долине отмечено 4.08.1996 - 62 особи.

Птицы, составляющие скопление, совершают ежедневные перелеты на кормежку на поля (утром) и обратно - на ночевку. Пары с птенцами, гнездившиеся поблизости от места формирования скопления, вылетают вместе с остальными птицами утром на кормежку, но по возвращении отделяются от основной стаи в момент ее захода на ночевку и ночуют отдельно. Связь с территорией гнездования у таких семейных групп прерывается, вероятно, лишь в конце августа, то есть позже, чем у остальных птиц.

Процесс распада предотлетных скоплений местных птиц начинается в последней декаде августа, а к концу этого месяца он обычно полностью завершается. Вероятно, распад целого ряда небольших скоплений связан с беспокойством птиц во время начала охоты на пернатую дичь. Возможно, птицы, их составляющие, могут перемещаться южнее и пополнять крупные скопления. В местах с постоянной высокой концентрацией журавлей (Изюмская Лука) распад скопления характеризуется прекращением регулярных перелетов стай на места кормежки и обратно.

Нам представляется, что основные этапы формирования скопления могут быть охарактеризованы следующим образом. Образование предотлетных скоплений начинается, вероятно, с объединения мелких групп летующих птиц, поскольку линька летующих журавлей заканчивается несколько раньше подъема на крыло молодых. Впоследствии к таким объединениям присоединяются пары, не участвовавшие в размножении, но занимавшие гнездовые территории, и пары с птенцами, гнездившиеся неподалеку от места пребывания (ночевки) скопления. Последние поначалу еще сохраняют связь с территорией гнездования и ночуют отдельно от основной массы составляющих скопление журавлей. Пары с летными молодыми, занимавшие гнездовые территории на значительном удалении от места формирования скопления, присоединяются к нему позднее, после нарушения связи с территорией гнездования, чем и объясняется быстрое нарастание численности птиц в скоплении (Изюмская Лука) во второй декаде августа. Возможно, в это время происходит слияние небольших группировок в крупные предотлетные скопления типа изюмского. Такое объединение может быть инициировано беспокойством журавлей в начале охотничьего сезона. Распад скоплений начинается в третьей декаде августа и обычно полностью завершается к концу этого месяца.

По годам сроки этих событий могут варьировать - в зависимости от момента формирования скопления: обычно от начала до распада (отлета первых групп) проходит около 3 недель.

10) Скопления на **Сиваше**: основу предмиграционных скоплений составляют также летовочные группировки. Во второй половине июня увеличивается число птиц в них, а перемещения становятся более упорядоченными. На территории Крымского полуострова у с. Целинное Джанкойского р-на учтены группировки из 50 и 66 серых журавлей, а 25.06.1993 на п-ове Ад во время сбора на ночевку учтено 140 птиц (несколько стай). Группа в 120 птиц учтена в этот период на Восточном Сиваше южнее с. Чайкино

Джанкойского р-на. Незначительное число птиц (хотя и больше, чем в начале лета) держится в заповеднике "Лебяжий острова" и на Керченском полуострове. В этот период в некоторых районах Крыма уже идет уборка зерновых культур и скошенные поля являются хорошей кормовой базой для журавлей. Места ночевки чаще расположены вблизи таких кормовых полей. В июле происходит увеличение численности птиц, которое ярче всего выражено для традиционных мест летовочных скоплений (Центральный Сиваш).

В августе летовочное скопление на Центральном Сиваше насчитывало в разные годы от 800 (1992) до 1500 (1993) серых журавлей.

Заметный рост численности, связанный с прилетом популяций северных птиц, начинается со второй половины августа, но особенно выражен в сентябре. Так, в 1993 году на Центральном Сиваше 12.09 при разлете с ночевки учтено 840 птиц, 13.09 - 941, 14.09 - 1024, а вечером этого дня - 1947 птиц. В момент утреннего разлета 15.09 отсюда улетело 2277 журавлей. Первая волна прилета "северных птиц", по-видимому, охватывает гнездовые популяции Днепропетровской, Харьковской, Луганской, возможно, Сумской и Черниговской областей.

Поведение: За 1 - 1.5 часа до восхода солнца в месте ночевки раздаются отдельные крики журавлей, которые достигают максимума к моменту отлета первой стаи. В утренних сумерках было заметно, как птицы активно подпрыгивают со взмахами крыльев, совершают отдельные пробежки на 3-5 м. Нередки случаи, когда группы из 3-5 особей совершали перелеты внутри скопления на расстояние 30-50 м. Чаще всего это предшествовало началу разлета или проходило во время его.

Отлет птиц с мест ночевки проходил с 5 ч 07 мин - 5 ч 24 мин и длился от 15 до 60 мин (в среднем 33 мин, $p=8$). Утренний разлет начинается за 25 минут до, а заканчивается через 8 минут после восхода солнца. Разлет на кормовые поля проходил одиночками и группами от 2 до 120 ос. (в среднем 10.8 особей; $p=66$) на расстояние от 800 м, когда граница кормового поля примыкала к месту ночевки, до 6.5 км (в среднем 3.5 км; $p=14$). В этот период отмечались отдельные группы числом до 50 особей, которые с рассвета не улетают с основной массой птиц, а выходят из воды на близлежащее кормовое поле, где и кормятся большую часть времени до сбора на дневку (водопой). Вероятно, это птицы, у которых не завершена линька оперения и которые еще не могут достаточно уверенно летать.

Кормовые места были представлены скошенными полями ячменя и пшеницы. К 10 часам большинство птиц прекращало кормление и вскоре одиночками и небольшими группами от 2 до 33 ос, следовали на место водопоя и дневного отдыха. Сразу по прилету на опресненный сбросными водами залив Сиваша журавли усиленно пили воду. Чаще всего на дневку собирались все птицы, но были случаи, когда незначительная часть птиц оставалась на кормовых полях или находила другое место водопоя. По окончании дневки, которая продолжалась 1 ч 32 мин, после 14 ч птицы снова разлетались на кормежку. Разлет продолжался 1 ч 57 мин группами со средним числом особей 17.8. Поля, где птицы кормились утром и после дневки, чаще всего отличались месторасположением.

Вечером сбор на ночевку начинался за 41 мин и заканчивался за 4 мин до захода солнца и проходил в интервале 19 ч 42 мин - 20 ч 19 мин. На вечернем перелете отмечены одиночки и группы от 2 до 120 ос. После захода солнца и наступления темноты перемещения птиц не отмечены, но 16 августа, после наступления рассвета в заливе сидела группа из 65 журавлей, не отмеченная с вечера. Картина суточных перемещений скопления серого журавля на Центральном Сиваше состоит из следующих типов активности: ночевка, утренний разлет, утреннее кормление, сбор на дневку, дневка, разлет с дневки, вечернее кормление, сбор на ночевку.

В сентябре картина суточной активности несколько меняется. Разлет птиц с места ночевки длился в среднем 37 мин. По сравнению с августом увеличилось среднее число птиц в группах разлета с ночевки. Увеличение общей численности птиц и снижение кормовой базы близлежащих полей привело к увеличению дальности перелетов. Кормовые

поля были удалены от места ночевки в среднем на 5.3 км. Отлет на ночевку проходил в интервале 44 мин. Среднее число особей в группах, следующих на ночевку, практически не отличалось от августовского показателя. Однако, число крупных стай (свыше 150 особей) в сентябре было больше. В сентябре журавли практически все светлое время суток проводили на полях. Долгота дня в описываемый период сентября была на 1 ч 51 мин короче, чем в августе; а продолжительность ночевки равна августовской ночевке и дневке, резко увеличивается продолжительность кормления, отсутствует дневка и заметно снижается время на перелеты.

Появившиеся семьи в скоплении держались обособленно во все фазы активности (на кормовых полях, на водопое, в момент перелетов). Все попытки других журавлей из скопления приблизиться к семьям заканчивались конфликтом и чужие птицы изгонялись с условной "территории". В 1992 году семьи с молодыми появились в первой половине августа, в 1994 - 21.08, в 1995 - 23.08, в 1996 - 20.08. Резкое возрастание доли молодых птиц в скоплении начинается с конца сентября. В начале ноября 1995 г. во время автомобильных учетов в скоплении общей численностью 8000 журавлей, определен возраст птиц в отдельной группе из 1400 птиц, где молодых особей было 12.3%.

Общую численность серых журавлей, проследовавших осенью 1985 г. через Крым, можно оценить в 8000—9000 особей. В районе скопления на западном Сиваше погибло не менее 50 птиц, из них около 40 разбились о провода линии электропередачи, 1 убита охотником; причины гибели остальных не выяснены (собственные и опросные данные).

Однако, несомненно, большая часть птиц рассредоточивается в это время по более мелким, но многочисленным местам предотлетных концентраций, данных по которым пока очень мало.

Вопрос об исторических изменениях в распределении предотлетных скоплений серого журавля и их численности практически не изучен. В отношении летних скоплений журавлей в Эстонии известно, что в 1910—1959 гг. чисто их было большим, а количество журавлей и каждом скоплении — меньшим, чем в период 1960—1988 гг. Существуют работы испанских орнитологов, посвященные проблемам динамики скоплений серого журавля в местах зимовок в центральной и юго-западной Испании. Здесь прослежено изменение пространственной структуры зимующей популяции серых журавлей за последние 50—40 лет. Сначала зимующие группы насчитывали примерно 100 птиц в каждой, их было много и распределялись они сравнительно равномерно. Дальнейшее интенсивное развитие сельского хозяйства, приведшее к сведению дубовых лесов и увеличению площадей сельхоугодий, вызвало исчезновение ряда мелких скоплений и образование крупных — из 500—1500 птиц. По-видимому, для серого журавля в лесной зоне европейской части России первоначально также было характерно наличие большого количества относительно малочисленных (от нескольких десятков до сотни птиц) предмиграционных скоплений, что наблюдается, например, и сейчас в Волжско-Камском крае и на Среднем Урале. Затем, по мере сельскохозяйственного освоения лесной зоны и осушения болотных массивов, происходило укрупнение таких скоплений в немногочисленных местах с оптимальным сочетанием биотопов, пригодных для ночевки и кормежки (что мы видим в настоящее время на примере Московской области). В особо благоприятных условиях образовывались крупные скопления, подобные Талдомскому. Укрупнение предотлетных скоплений, с одной стороны, свидетельствует о приспособляемости вида к изменяющимся условиям среды обитания, с другой — оно делает вид более уязвимым, поскольку любая угроза существованию скопления (прямое преследование птиц; дальнейшая деградация территории, на которой формируется скопление; применение ядохимикатов и удобрений и др) может привести к значительному снижению численности вида. Поэтому крупные предотлетные скопления журавлей должны находиться под постоянным контролем и охраной.

Тема 11

ЛИНЬКА

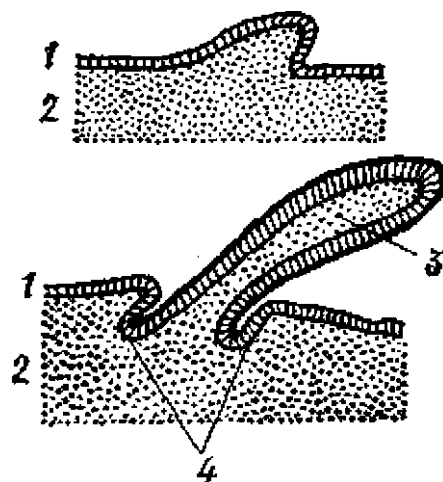
Перья постепенно выплывают и обнаживаются, края иссекаются. Смена оперения осуществляется в процессе линьки, периодически, в определенные сезоны года. Благодаря этому обеспечивается возрастная и свойственная каждому виду сезонная смена нарядов, отличающихся по структуре и окраске перьев, а часто и по теплоизоляционным свойствам. Периодичность линьки является сложным взаимодействием эндогенных ритмов, обычно синхронизирующихся с внешними условиями; линька регулируется нейрогуморальной системой. Следует добавить, что особенности линьки многих даже обычных видов пока выяснены лишь в самых общих чертах. Нет достаточного единообразия и в применяемой терминологии — в названиях линек и нарядов.

Онтогенез оперения

Образование зачатков пера, на первых порах сходных с зачатками чешуи, происходит еще у зародышей (в разные сроки у разных видов). Сгущение мезенхимных клеток образует сосочек, прикрытый энергично делящимися эпидермальными клетками. Этот зачаток пера погружается в более глубокие слои кожи. Образуется перьевая сумка, стенки которой формируются из участков эпидермиса, продолжающихся в эпидермальный покров перьевого зачатка. Перьевой зачаток растет: клетки поверхностного слоя эпидермиса уплощаются и ороговевают, образуя полупрозрачный роговой чехлик, а расположенные под ним слои эпидермальных клеток постепенно дифференцируются в структурные элементы первичного (эмбрионального) пера или пуха. Когда дифференцировка и ороговение образовавшихся структур завершаются, роговой чехлик распадается и эмбриональное перо (пух) расправляется. Обычно это происходит в первые часы жизни птенца.

Эмбриональный наряд формируется в период эмбриогенеза и хорошо развит у маторонатных птенцов (всех страусообразных, тинаму, гагар, поганок, гусеобразных, курообразных, журавлеобразных, ржанкообразных), которые оставляют гнездо вскоре после вылупления. У части имматуронатных видов эмбриональный наряд также развит хорошо (трубноносые, дневные хищные птицы, совы, козодои), но у большинства видов этой группы он чаще развит слабо (воробьинообразные, аистообразные, голубеобразные и др.) или вовсе не развит (стрижи, ракшеобразные, дятлообразные, пеликанообразные).

В эмбриональном наряде различают эмбриональный пух и эмбриональное перо. Бородки эмбрионального пуха выходят пучком из перьевой сумки.



. Схема образования зачатка пера:

1 — эпидермис, 2 — кориум»,
3 — сосочек пера, 4 — зачаток перьевой сумки



Развитие эмбрионального пуха и его вытеснение пером гнездового наряда

Впоследствии каждая бородка эмбрионального пуха вытесняется бородкой пуха следующей генерации гнездового наряда.

Бородки эмбрионального пера отходят от более или менее заметного стержня. При последующей линьке стержень вновь образующегося пера выталкивает из перьевой сумки очин эмбрионального пера. Эмбриональное перо образует наряд вылупившихся птенцов страусоподобных птиц, тинаму, гусеобразных и курообразных; у птенцов других групп развивается эмбриональный пух.

У немногих групп (пингвины, гагары, поганки, трубконосые, сипухи из совообразных) птенцы при вылуплении имеют хорошо развитый эмбриональный наряд; однако вскоре после вылупления у них развивается еще добавочный пуховый наряд — мезоптиль, а уже позже начинают формироваться перья гнездового наряда.

Гнездовый наряд. Смены нарядов осуществляются в процессе линьки. Из-за увеличения числа функционирующих кровеносных сосудов происходит набухание кожи; усиление кровоснабжения обеспечивает питание развивающихся перьевых зачатков следующей генерации. Поверхностные ороговевшие слои кожи как на птерилиях, так и на аптериях постепенно слущиваются и опадают. В это же время наружные слои эпидермиса перьевой сумки интенсивно ороговевают и отслаиваются; поэтому ослабевает связь перьевой сумки с очинем старого пера. Одновременно на дне перьевой сумки начинает расти перьевой пенек — зачаток нового пера: усиленное деление эпидермальных клеток зачатка (матрикс) приводит к быстрому разрастанию клеточного материала, который под защитой вновь образовавшегося рогового чехлика постепенно дифференцируется в структурные элементы нового пера. Расположенный в основании перьевого пенька соединительнотканый сосочек (пульпа) пронизан капиллярами, что обеспечивает питание растущего зачатка пера.

Растущий перьевой пенек выталкивает старое перо и показывается над поверхностью кожи. Дифференцировка эпидермального клеточного материала и ороговение образовавших тур пера начинается в верхних частях перьевого пенька и постепенно распространяется к его основанию. Постепенно, по мере развития ороговения, с вершины начинает слущиваться роговой чехлик пенька, а освобождающаяся часть опахала разворачивается. После формирования и разворачивания всего опахала формируется очин и дегенерирует соединительнотканый сосочек; его остаток сохраняется внутри очина в виде пергаментообразной пленки — дужки. В период ороговения нижних частей очина и отмирания старого сосочка на дне перьевой сумки уже формируется новый зачаток пера следующей генерации.

Для успешного хода линьки и формирования нормальных перьев нужно полноценное питание с достаточным количеством белковых веществ: обязательны содержащие серу аминокислоты (метионин, цистин, цистеин). Для нормальной пигментации формирующихся перьев в пище должны быть ее ответствующие компоненты. Так, для образования меланинов необходим ряд аминокислот, в первую очередь тирозин, и витамины В₁ (тиамин) и В₂ (рибофлавин), для синтеза липохромов - каротиноиды и т. д. В период энергичной линьки интенсивность метаболизма возрастает на 25—35 %, а иногда и выше; обычно затраты энергии на линьку равны 20—40-суточным бюджетам энергии существования (Дольник, 1975, и др.).

Первая линька птиц — *юношеская*, или *гнездовая*, в которой эмбриональный наряд сменяется гнездовым, или юношеским, нарядом. При этом часть пеньков гнездового наряда развивался в основании перьевых сумок эмбрионального наряда (и растущие пеньки выталкивают своих предшественников — эмбриональное перо или пух), а часть формируется во вновь возникающих новых перьевых сосочках. Первые пеньки гнездового наряда обычно показываются над кожей вскоре после вылупления: у птенцов тетеревиных уже на 1—2-й день жизни, у многих воробьиных — на 3—6-й день, у утят — в возрасте 7—10 дней и т. д.

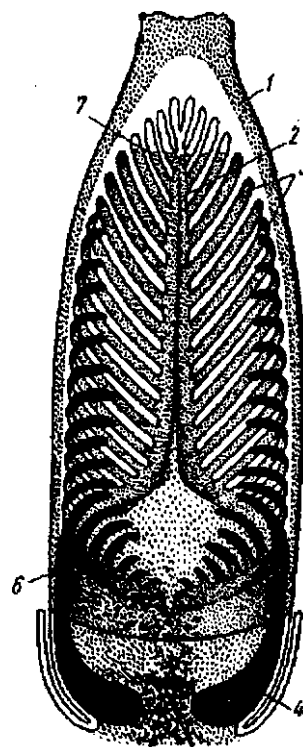
Почти завершается формирование гнездового (юношеского) наряда (еще не полностью вырастают рулевые и часть маховых и приобретает способность к полету тогда, когда птенцы достигнут или почти достигнут размеров взрослых птиц: у мелких воробьиных в возрасте 2—3 недель, а у более крупных позже — у вороны около 5, у ворона — 7 недель, чирков — в 4—5 недель, у кряквы — около 6 недель, у бакланов — около 7 недель, а у пеликанов в 10—11 недель и т. п. Формирование гнездового наряда, как и рост тела, идет относительно быстрее у имматуронатных птенцов и несколько медленнее — у матуронатных, а в пределах семейства — у мелких видов быстрее, чем у более крупных.

Характер формирования гнездового наряда, как и общие закономерности роста, определяется экологической спецификой отдельных групп. Так, у птенцов тетеревиных птиц очень рано по сравнению с ростом контурных перьев на теле начинают разворачиваться маховые и их кроющие, и птенцы в возрасте около недели уже способны перепархивать и взлетать на низкие ветки. Это уменьшает гибель птенцов при нападении наземных хищников. У утят в первую очередь начинают расти контурные перья на нижней стороне тела (улучшается теплоизоляция при плавании), а оперение крыла начинает интенсивно развиваться лишь тогда, когда птенцы достигнут примерно половины размера взрослых.

Своеобразно развивается гнездовой наряд у вылупляющихся хорошо опушенными птенцов дневных хищных птиц: у них сначала развиваются пуховидные перья гнездового наряда (и создается впечатление, что развивается вторая генерация пуха), а затем — с заметным запозданием — начинают расти контурные перья гнездового наряда. Сходное явление отмечено и для веслоногих (пеликанообразных). У них не развивается эмбриональный наряд, и птенцы вылупляются голыми. Почти сразу же после вылупления у птенцов начинают расти пуховые перья юношеского наряда (ранее их считали поздно появляющимся эмбриональным пухом), а уже позже между ними начинают развиваться контурные перья того же гнездового наряда.

У птенцов стрижей, ракшеобразных и дятлообразных эмбрионального наряда нет; вскоре после вылупления в развивающихся перьевых зачатках сразу формируются перья гнездового наряда.

У части видов возрастные изменения окраски выражены слабо: гнездовой наряд отличается от окраски взрослых птиц лишь более тусклыми тонами, отсутствием блеска (вороновые, синицы, зимородки, голуби, многие пастушки и др.) У других птиц молодые в юношеском наряде довольно резко отличаются от взрослых. Например, у бело-сизых серебристых чаек птенцы пестрые (перья коричневато-буроватые с поперечным рисунком и светлыми каемками), у белых лебедей птенцы буровато-серые, у обыкновенных скворцов птенцы однообразно бурые. У многих мухоловок — пестрые благодаря охристым каемкам и множеству бурых перьев и т. д. Обычно хорошо отличимы от взрослых молодые хищные птицы, часть веслоногих, голенастых, некоторые дятлы и др. У видов с хорошо выраженным сезонным изменением окраски юношеский наряд молодых обычно похож на зимний (послебрачный) наряд взрослых птиц (гагары, многие кулики и



5. Развитие перьевого пенка (по Войткевичу, 1962):

1 — чехол пенка, 2 — стержень. 3 - бородки первого порядка, 4 — матрикс. 5 — соединительнотканый сосочек, 6 — зона дифференцировки, 7 — ороговения

чистиковые, некоторые голенастые и др.). У видов с резко выраженным половым диморфизмом юношеский наряд напоминает окраску самок (курообразные, утки, турухтаны, многие воробьиные и др.).

Перья гнездового наряда в большей или меньшей степени отличаются от перьев взрослых птиц и по структуре: они обычно более мягкие и «рыхлые» — бородки и бородочки располагаются на большем расстоянии друг от друга, менее прочно сцепляются и т. п. Особенно заметно это у настоящих сов, у которых контурные перья юношеского наряда имеют структуру, напоминающую пигментированные пуховидные перья.

Очень своеобразен юношеский наряд кайр и гагарок (чистиковые). Примерно к 20-му дню жизни, достигнув массы взрослых, птенцы надевают промежуточный юношеский перьевой наряд (его раньше также называли мезоптилем), перья которого много короче, чем соответствующие перья взрослых птиц, и более рыхлые. В этом наряде птенцы покидают гнездовые карнизы и уходят в море, где по мере роста перелинивают в новый перьевой наряд, по окраске и структуре оперения уже похожий на зимний наряд взрослых; они достигают размеров взрослых и полностью надевают этот новый наряд примерно в возрасте 2 месяцев. Птенцы остальных видов чистиковых птиц завершают линьку в юношеский наряд (по структуре и размерам перьев сходный с зимним нарядом взрослых птиц) в возрасте 1—1,5 месяца; лишь тогда, практически достигнув размеров взрослых, они оставляют гнездовые убежища и улетают в море.

Послегнездовой наряд. Разные виды носят гнездовой наряд различное время — от нескольких недель до года. В ходе послегнездовой линьки юношеское оперение заменяется первым годовым нарядом, в большинстве случаев уже похожим на наряд взрослых птиц по окраске и структуре пера. Лишь у птиц с поздним наступлением половой зрелости (крупные чайки, крупные хищники и др.) окончательная окраска взрослых птиц формируется на 3—5-й год жизни. Некоторые утки (гоголь, каролинка и др.) и даже некоторые мелкие воробьиные (часть самцов мухоловок-пеструшек и др.) надевают окончательный наряд на вторую осень жизни.

У многих птиц (куриные, утки, совы, дятлы, многие воробьиные и кулики и др.) послегнездовая линька начинается через 5 недель после того, как в основном сформировался юношеский наряд, и завершается осенью; у части видов (а у других — у части особей) завершение роста нового пера проходит во время миграции или на зимовках. У хищных птиц послегнездовая линька проходит лишь летом следующего года.

Во время послегнездовой линьки чаще сменяется только мелкое контурное перо (все или более или менее значительная его часть), а маховые и рулевые юношеского наряда сохраняются до следующего лета (утки, многие кулики, черноголовые славки, белые трясогузки, горихвостки, каменки и многие другие). Такая послегнездовая линька называется частичной, а надеваемый после нее наряд — первым комбинированным годовым. В других случаях послегнездовая линька может быть полной, со сменой всего оперения, включая все маховые и рулевые (или их большую часть). Надетый после такой линьки наряд называют первым полным годовым нарядом. Так линяют все наши куриные птицы: от юношеского наряда у них сохраняются лишь 2—3 дистальных (самых наружных) первостепенных маховых. Полная послегнездовая линька с заменой маховых до миграции или уже на зимовке происходит у наших кукушек, козодоев, деревенских ласточек, жаворонков, скворцов, сорокопутов-жуланов, садовых славков, серых мухоловок и др. У большинства видов журавлей смена первостепенных маховых юношеского наряда, видимо, происходит только в возрасте около 2 лет.

Сезонные линьки

У взрослых птиц практически всех видов (за немногими исключениями) в течение года бывает одна полная линька, когда сменяется все оперение, включая маховые и рулевые перья; в это же время сменяется чешуйчатый роговой покров дистальных отделов задних конечностей и роговой покров клюва. Так как в умеренных и высоких широтах эта линька обычно идет в конце лета — начале осени, в конце периода размножения, то ее

иногда называют *осенней* или *послебрачной*, а образующийся при этом наряд — зимним, послебрачным, предбрачным или межбрачным. Во избежание терминологической путаницы эту линьку, вероятно, лучше называть *полной годовой* линькой, а надеваемый после нее наряд годовым.

Полная годовая линька. Некоторые авторы считают, что полная годовая линька не совмещается с размножением и миграцией. Это далеко не так. В ходе эволюции как специфические адаптивные особенности отдельных групп и даже видов птиц вырабатывались разнообразные взаимоотношения между размножением, линькой и миграциями. У одних они более или менее четко разграничены во времени, у других в большей или меньшей степени накладываются друг на друга.

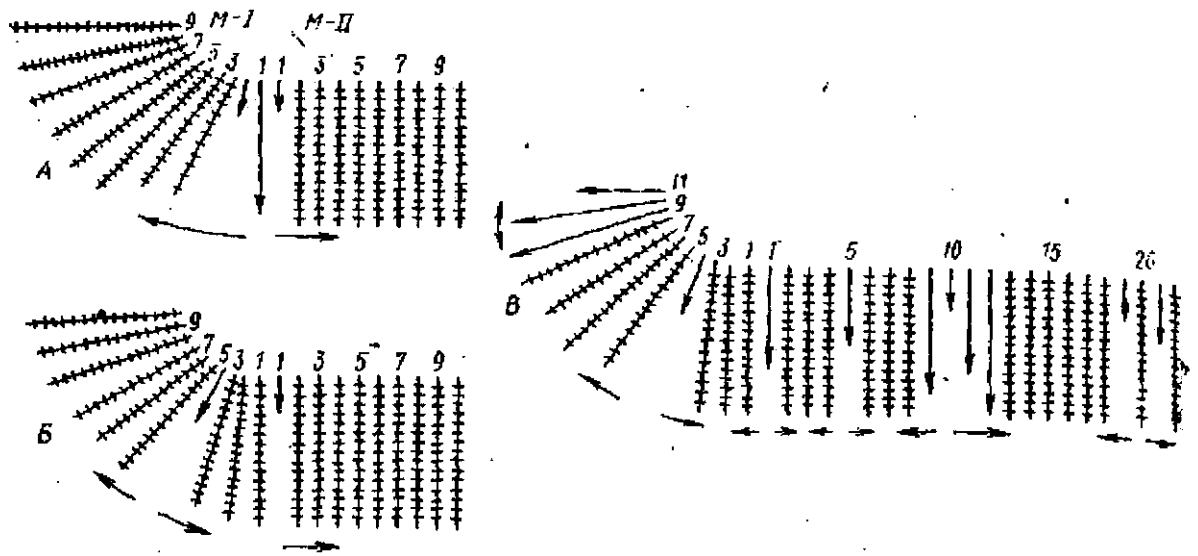
У немногих птиц медленная полная годовая линька начинается одновременно с началом кладки (сапсан, ястребы, вяхирь, белая сова, ворон и др.), а у белой чайки — еще задолго до начала размножения (в марте, а кладка в июне). Большее число видов начинает годовую линьку вскоре после вылупления птенцов и завершает ее до начала осенней миграции (морской песочник, самцы турухтанов, вертишейка, мухоловка-пеструшка, некоторые славки, соловьи, каменки и др.). Часть видов, начиная линьку после вылупления птенцов, успевает до миграции сменить большую часть контурных перьев и меньшую маховых и рулевых. Во время миграции линька приостанавливается и завершается уже на зимовках (северные популяции сапсана, осоед, серебристая чайка, горлица др.). У других видов смена мелкого пера начинается в конце размножения, продолжается или несколько приостанавливается во время миграции и завершается на зимовке; на зимовках происходит смена маховых и рулевых. Такой ход линьки свойствен некоторым куликам (тулес, галстучник, краснозобик и др.), поморникам, речной крачке, кукушкам, козодоям, стрижам, ласточкам, части славок, чечевице и др.

Отмечены **различия в ходе линьки у разных популяций одного вида**. Так, зимующая в Великобритании исландская популяция золотистых ржанок завершает линьку на родине перед миграцией, а у зимующих в Средиземноморье скандинавских золотистых ржанок смена мелкого пера и маховых продолжается во время миграции. Выявляются индивидуальные различия в темпах и сроках линьки, что, вероятно, связано с физиологическим состоянием особи.

У некоторых тропических видов, например у крачки *Sterna fuscata* и некоторых мелких буревестников, полная годовая линька повторяется через 9—10 месяцев, начинаясь после завершения периода размножения.

Общая продолжительность полной годовой линьки у разных видов варьирует в довольно широких пределах. У мелких воробьиных птиц она занимает 80 (воробьи) — 100—120 (щегол и др.) суток, у ворона, соколов, глухарей — до 150, у горлицы — до 160—170, у чеглока — до 200 суток и т. п. Данные по продолжительности линьки, приводимые разными авторами, иногда различаются довольно сильно, что в первую очередь связано с трудностью определения времени начала и конца линьки.

Более крупные перья растут быстрее, чем мелкие. У крупных птиц скорость роста перьев обычно несколько выше, чем у мелких. Так, у домового воробья маховое длиной в 50 мм вырастает за 12 дней (средний прирост за день 4 мм), а у серой вороны при длине в 285 мм за 32 дня (прирост около 9 мм/сут); у журавлей и лебедей прирост первостепенных маховых за сутки составляет 9—13 мм. Скорость роста пера выше в начале его формирования и несколько снижается, когда перо достигает примерно половины окончательной длины.



. Схемы линьки маховых перьев обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris* (А), сокола-сапсана *Falco peregrinus* (Б) и белого аиста *Ciconia ciconia* (В):

М-I — первостепенные маховые, М-II — второстепенные маховые; цифры — порядковые номера маховых; линии с поперечной штриховкой и со стрелками — растущие и выросшие (новые) маховые; стрелки под схемами — последовательность смены маховых на разных участках крыла

Линька всегда идет постепенно: выпадает одно или несколько перьев, на их месте появляются пеньки нового пера. Когда они достигают примерно 1/3—окончательной длины и вершины их опахал разворачиваются, рядом выпадает еще несколько перьев и т. д. Таким образом, рост новых перьев сначала идет под защитой соседних старых перьев, а в конце линьки — под защитой новых, уже полностью выросших перьев. Лишь у пингвинов интенсивная линька идет сразу на больших участках тела и поэтому завершается очень быстро — за 2—3 недели (нужно учитывать, что у пингвинов все перья, включая и оперение крыла, относительно очень короткие). Весь период линьки пингвины проводят на суше (естественно, в это время они не питаются).

Прежде чем перейти к описанию последовательности линьки, нужно обратить внимание на следующее. В наших определителях и части руководств счет первостепенных маховых ведут от самого наружного (дистального), считая его первым, к внутренним (т. е. центростремительно). Это зачастую приводит к недоразумениям из-за разного развития самого дистального махового (оно может быть рудиментарным или совсем отсутствовать). Первым первостепенным маховым считается самое внутреннее, расположенное у кистевого сустава, и далее ведут счет к более наружным (дистальным) маховым (т. е. центробежно). Счет второстепенным маховым ведется от кистевого сустава к проксимальной части крыла (т. е. центростремительно). Таким образом, при принятом способе подсчета первое первостепенное и первое второстепенное маховые расположены рядом, в области кистевого сустава.

Последовательность смены пера на разных участках тела может различаться у представителей разных семейств и даже родов; у близких видов она обычно идет сходно. Приведем несколько примеров последовательности линьки у разных групп птиц.

У взрослых зябликов, по Г. А. Носкову (1975), первым выпадает самое внутреннее (1-е) первостепенное маховое и его кроющее, затем 2-е. Одновременно с выпадением 3-го первостепенного махового начинается смена мелких перьев на спине, плечах и груди. С выпадением 4-го первостепенного махового начинается линька хвоста и всех туловищных птерилий; у насиживавших самок в это время начинает зарастать наседное пятно. Смена второстепенных маховых начинается одновременно с выпадением 6-го первостепенного махового и идет центростремительно — от кистевого сустава к туловищу; в это же время начинается линька головы.

Гнездовой наряд молодых зябликов начинает заменяться на груди и спине, затем линька охватывает плечи и бедра, потом кроющие крыла, брюшко и голову. У птенцов из ранних выводков эта линька идет полнее, чем у птенцов из поздних выводков; у молодых из южных популяций она более полная, чем у молодых из более северных популяций.

У взрослых зябликов из популяций, гнездящихся севернее 40° с. ш., полная годовая линька продолжается около 65 дней, а послегнездовая линька молодых — около 45 дней; часть птиц начинают миграцию, еще не завершив линьку. У взрослых зябликов на Украине и в Крыму годовая линька продолжается 70—80 дней, а послегнездовая линька молодых — около 50 дней; зяблики южных популяций завершают линьку до миграции. Несколько более ускоренный темп линьки более северных популяций по сравнению с более южными отмечен и для многих других птиц.

У восточноазиатского сорокопута (*Lanius cristatus* L.) годовая линька идет несколько иным путем. Она начинается выпадением и ростом небольших партий контурных перьев на боках, груди и зобе, потом линька охватывает плечи, спину и поясницу и в это время начинают сменяться маховые и рулевые — значительно отставая от первостепенных маховых, сменяются их кроющие. Затем линька охватывает шею, брюшко, подхвостье; позже всего сменяется оперение головы.

У уток полная годовая линька начинается сменой мелкого пера на голове, шее и груди. Примерно через 2—3 недели после начала линьки одновременно выпадают все маховые перья и их кроющие и начинается интенсивная линька брюха и, несколько позже, спины. Ко времени разворачивания вершин опахал маховых и их кроющих обычно заканчивается линька головы, шеи и нижней стороны туловища, а к завершению роста маховых заканчивается линька спины. Сроки и последовательность смены рулевых варьируют даже у особей одного вида. У гусей и лебедей маховые и их кроющие выпадают одновременно с началом линьки контурных перьев туловища.

Особенно закономерно идет линька «летательных» перьев — первостепенных и второстепенных маховых и рулевых. Последовательность и темпы смены этих перьев определяются всем комплексом биологических особенностей вида, в том числе особенностями полета, приемами добывания пищи, способами ухода от опасности и т. п. У большинства видов маховые и их кроющие, а также рулевые перья сменяются постепенно; способность к полету сохраняется на протяжении всей линьки.

У большинства птиц (куриные, ржанкообразные, многие ястребиные, совы, стрижеобразные, воробьиные и др.) первостепенные маховые сменяются центробежно: от внутреннего (первого) к наружному. У соколов в отличие от ястребов, сначала выпадает 4-е первостепенное маховое, а затем маховые сменяются примерно в такой последовательности: 5—6—3—7—8—2—9—1—10. У кукушек первостепенные маховые сменяются центростремительно и через одно: 10—8—6—4—2—9—7—5—3—1.

Линька второстепенных маховых у многих птиц идет центростремительно: от наружного (первого, расположенного у кистевого сустава) к внутренним. У части видов смена второстепенных маховых идет полицентрично: одновременно выпадают два (редко даже три) маховых на разных участках предплечья без какой-либо строгой последовательности (цапли, пеликаны, некоторые крупные хищники — парители и др.). Это позволяет ускорить замену оперения крыла.

У некоторых крупных птиц (крупные цапли, аисты, орлы и др.) за период линьки не успевают смениться все маховые, оставшиеся старые перья в первую очередь сменяются в следующую линьку. Таким образом, часть маховых сменяется лишь один раз в два года.

При смене маховых очередное перо обычно выпадает тогда, когда соседнее новое перо достигает $2/3$ окончательной длины дистальной части крыла; смена первостепенных маховых идет медленнее (старые перья выпадают при большей длине подрастающих соседних новых перьев). Это, видимо, связано с наибольшей динамической нагрузкой концевой части крыла.

У большинства птиц (многие воробьиные и др.) при линьке хвоста первой выпадает центральная пара, а затем линька распространяется в обе стороны, к краям хвоста, т. е. центробежно. У части птиц правильность линьки несколько нарушается: наружная пара сменяется раньше предшествующей (соколы, кулики, чайки, голуби и др.) У других птиц линька хвоста идет центростремительно: первыми выпадают крайние рулевые (журавли, некоторые куриные, воробьиные). У части видов рулевые сменяются без определенной последовательности.

У дятлов сначала выпадают рулевые, соседствующие с центральной парой, и далее их смена идет центробежно, к краям хвоста. Центральная пара выпадает лишь тогда, когда сменятся и вырастут все остальные рулевые. Поэтому в течение всей линьки хвост может использоваться как опора: все рулевые вырастают под защитой центральной пары, а она, сменившись, растет, защищенная уже выросшими новыми рулевыми. Интересно, что у близкой к дятлам вертишейки первой выпадает центральная пара рулевых, и линька хвоста идет центробежно.

У относительно немногих групп птиц — гагар, поганок, гусей, лебедей, уток, фламинго, журавлей, большинства пастушков, некоторых якан, крупных чистиковых — все первостепенные и второстепенные маховые и их кроющие выпадают одновременно. На какое-то время эти птицы полностью утрачивают способность к полету; это время продолжительнее у более крупных видов. Утки не способны летать 2—4 недели, гуси — 4—5, а лебеди — 5—6 недель. Способность к полету восстанавливается при еще не полностью отросших маховых. Журавли сменяют маховые раз в два года, у остальных птиц подобная линька идет ежегодно.

У всех этих птиц сбор корма и уход от обычных врагов не связан с полетом. Гагары, поганки, гусеобразные, некоторые пастушковые (лысухи и др.) кормятся и спасаются от опасности, плавая и ныряя. Селезни и холостые утки для линьки концентрируются на сильно заросших кормовых водоемах: в стае легче заметить приближение опасности и заблаговременно скрыться в зарослях. Многие пастушки и яканы собирают корм, бродя по плавающим растениям или в зарослях по берегам водоемов; при опасности они скрываются в густой растительности. Журавли, благодаря своим размерам имеющие мало врагов, кормятся на открытых болотах. Все эти птицы имеют ограниченные летные возможности либо из-за крупных размеров, либо из-за приспособления к плаванию и нырянию. По этому такая интенсивная смена маховых для них, вероятно биологически более целесообразна, чем более длительное ухудшение летных возможностей при постепенной линьке.

Различия в экологии иногда довольно существенно влияют на ход линьки у близких видов. Так, рано отлетающие с мест гнездования кваквы и желтые цапли линяют на зимовках. Каравайки и малые белые цапли начинают линьку вскоре после вылупления птенцов; первостепенные маховые у них линяют моноцентрично и центробежно, второстепенные — полицентрично. Летающие с большим напряжением более крупные птицы — колпицы, серая, рыжая и большая белая цапли — начинают линьку маховых позже, в период завершения выкармливания птенцов; и первостепенные и второстепенные маховые у них линяют полицентрично, что укорачивает период ухудшения способности к полету. У выпи могут одновременно сменяться несколько

смежных маховых (до 5); для этого вида, имеющего защитную окраску и живущего в густых зарослях, видимо, выгоднее ускорить линьку даже путем кратковременной потери способности к полету. Как уже говорилось, у всех настоящих гусеобразных все маховые выпадают одновременно. Однако у мало связанного с водой и почти не плавающего полулапчатого гуся (*Anser anas*) линька крыла идет постепенно, без утраты способности к полету. В отличие от остальных журавлей, более мелкие и живущие в ровных сухих степях журавли-красавки сменяют маховые постепенно, не теряя способности к полету. Возможно, это позволяет им избегать нападения наземных хищников.

У крупных чистиковых птиц (кайры, топорик и др.) маховые выпадают одновременно, и птицы теряют способность к полету. У мелких чистиковых (конюги, белобрюшки и др.) - смена маховых идет постепенно, без потери способности к полету. Причина этих различий заключается, вероятно, в том, что крупные виды летают почти на пределе возможностей (в связи с приспособлением крыльев к «подводному полету»), и постепенная линька привела бы к резкому ухудшению полета на длительное время.

Не связанные ни с насиживанием, ни с защитой гнездового участка селезни уток, самцы глухарей и тетеревов начинают годовую линьку раньше, чем насиживающие самки. Замурованные в дуплах самки птиц носорогов (*Bucerotidae*) бурно линяют во время насиживания; все маховые и рулевые выпадают одновременно. Кормящие их самцы и не участвующие в размножении самки линяют постепенно, не теряя способности к полету.

Как уже говорилось выше, у многих птиц — дневных хищников, сов, ракшеобразных, козодоеобразных, дятлообразных, видимо у большинства куриных, многих воробьиных (жаворонки, вороновые, синицы, дрозды, скворцы и т. п.) и др. — в году, имеется лишь одна полная годовая линька. Естественно, у них нет сезонного изменения окраски. Однако среди них есть виды, которых сезонное изменение окраски происходит без линьки: за зиму снашиваются и обламываются обычно более тускло окрашенные верхушки бородок мелких контурных перьев и становится видимой более яркая окраска основной части пера. Так, без линьки приобретают к весне более яркую (по сравнению с осенью) окраску скворцы, чечетки, коноплянки, зарянки, горихвостки, черные жаворонки и некоторые другие птицы.

Предбрачная линька. Однако чаще сезонное изменение окраски достигается путем дополнительной линьки. Такие виды в результате полной годовой линьки надевают годовой зимний наряд. Далее — в различные сроки у разных видов — проходит предбрачная линька, во время которой птицы надевают брачный наряд. Предбрачная линька обычно бывает частичной — сменяется только мелкое контурное перо (у части видов почти все, чаще — большая или меньшая его часть), а маховые и рулевые остаются от годового наряда. В таких случаях брачный наряд будет комбинированным (т. е. сохраняющим часть перьев предыдущего наряда). Предбрачная линька чаще проходит в конце зимы — начале весны, иногда завершается во время миграции, и птицы появляются на местах гнездования в брачном наряде (бакланы, многие голенастые и ржанкообразные, некоторые воробьиные и др.).

Есть данные, что у немногих мелких воробьиных птиц, даже не имеющих резкой сезонной смены окраски, в году проходят две полные линьки — в конце лета и на зимовке ранней весной (пеночка-трещотка, речной сверчок, барсучок, болотная камышевка, садовая славка и др.). Указывают также, что у серой мухоловки полная линька проходит на зимовке, а после периода размножения идет лишь частичная линька. Все эти указания, видимо, нуждаются в дополнительных подтверждениях.

У некоторых групп птиц сезонное изменение оперения идет более своеобразным и сложным путем. Приведем некоторые примеры.

Своеобразно проходит линька у уток. Когда самки начинают насиживание, селезни группируются в стайки и начинают концентрироваться на линьку по сильно заросшим

водоемам в районах гнездования или откочевывают на большие расстояния (из Европейской части России и Зауралья часть селезней многих видов концентрируется на линьку в дельте р. Волги). Уже в июне они начинают полную годовую линьку, во время которой сменяется все оперение, включая маховые и рулевые перья, и самцы надевают годовой или, как его иногда называют, межбрачный, или летний наряд, по окраске похожий на наряд самок. Полная годовая линька у них продолжается около 2 месяцев и обычно завершается ко второй половине августа. Практически сразу же — через 2—4 недели — селезни начинают частичную предбрачную линьку, охватывающую только мелкое перо (маховые и рулевые не сменяются). Эта линька протекает медленно: обычно в конце сентября — начале октября селезни по окраске уже заметно отличаются от самок, но полностью завершают линьку уже зимой, на зимовке. В результате этой линьки они надевают комбинированный брачный наряд.

Холостые самки начинают полную годовую линьку вместе с селезнями, а самки, потерявшие кладки, — чуть позже. Еще позже начинают эту линьку самки с выводками — обычно, когда утята достигнут примерно 1/3 размеров взрослых. Как и селезни, в течение этой линьки утки полностью сменяют все оперение, включая маховые и рулевые перья, и надевают годовой (межбрачный, или летний) наряд, по окраске очень сходный с предыдущим — брачным — нарядом самок. Предбрачная линька самок обычно проходит на зимовках и охватывает лишь небольшую часть контурного пера; на завершающей стадии этой линьки, в конце зимы, на брюшке отрастает более длинный пух (в период гнездования самка им утепляет гнездо).

У поднявшихся на крыло молодых уток вскоре начинается послегнездовая линька. Она идет медленно, продолжаясь в период миграции и на зимовке (август — январь). В результате этой линьки молодые птицы сменяют юношеское оперение на комбинированный брачный наряд (от юношеского наряда сохраняются маховые). У части уток этот наряд молодых птиц неотличим от брачного наряда взрослых, у других (например, у гоголя и др. несколько отличается, в первую очередь размерами зеркальца и другими деталями).

У турухтанов в году бывает три линьки. После окончания токования стайки самцов начинают кочевки. В это время у них проходит полная годовая линька, в которой сменяется все оперение и надевается годовой (зимний) наряд, неотличимый по окраске от годового наряда самки. Часть птиц завершает эту линьку в конце лета, другие — во время осенней миграции. На зимовках (обычно в ноябре — январе) идет частичная линька (вероятно, ее можно назвать зимней), во время которой сменяются все или большая часть перьев на голове, шее, передней части туловища, часть кроющих крыла, часть рулевых. Этот более яркий наряд, видимо, можно назвать комбинированным предбрачным нарядом. Весной — на зимовке и на пролете (март — май) — идет бурная предбрачная (весенняя) линька, охватывающая большие порции контурного пера почти по всему телу и часть самых внутренних второстепенных маховых.

Надевается яркий комбинированный брачный наряд с хорошо развитыми украшающими перьями воротника.

Гнездившиеся самки начинают полную годовую линьку позже самцов и обычно завершают ее уже на зимовке, надевая годовой (зимний) наряд. Зимой у самок проходит малозаметная частичная линька, охватывающая небольшие участки контурного пера и формирующая комбинированный предбрачный наряд. Весной, одновременно с самцами идет частичная предбрачная линька, охватывающая большую часть мелкого пера верхней и в меньшей степени нижней стороны тела, часть внутренних второстепенных маховых и некоторые кроющие крыла. Этот комбинированный брачный наряд самок более яркий, чем годовой наряд, но значительно уступает по яркости брачному наряду самцов.

Послегнездовая линька молодых турухтанов начинается, видимо, только во время пролета и заканчивается на зимовке юношеской наряд заменяется комбинированным зимним нарядом, схожим с зимним нарядом взрослых птиц. Наличие зимней линьки у

молодых птиц не установлено. Весной у них идет частичная предбрачная линька: птицы надевают комбинированный первый брачный наряд, у самок похожий на брачный наряд взрослых самок, а у молодых самцов — на предбрачный наряд взрослых самцов. Годовалые птицы, видимо, не участвуют в размножении, кочуя в районе зимовок и отчасти в более северных районах. В конце второго лета жизни у них начинается полная годовая линька, и далее смена нарядов идет, как у взрослых птиц.

Еще более сложна смена оперения у белых куропаток. Зимой птицы одеты в белый зимний наряд (только рулевые черные, но их прикрывают белые кроющие хвоста). Весной (в тундре в апреле — начале мая) у самцов проходит частичная предбрачная линька: выпавшие на голове, шее, передней части груди и спины белые перья заменяются каштаново-рыжими с черноватым крапом; на остальных участках тела сохраняется белое зимнее перо. Этот наряд самцов называют брачным. В этот период — вторая половина мая — идет ток и разбивка на пары (самки в это время еще в зимнем пере).

После короткого перерыва уже с конца мая — начала июня линька вновь возобновляется: появляются перья летнего наряда — более рыжеватые, с темными поперечными полосами. Они вырастают на спине и боках туловища, потом на голове и шее и в последнюю очередь — на нижней стороне тела. В середине июля у самца можно обнаружить перья трех генераций — зимней (еще сохраняются на брюхе), весенней (на зобе и горле) и летней. Практически без заметного перерыва в линьке с конца июля начинают расти более темные и интенсивно окрашенные перья осеннего наряда. К середине августа они хорошо заметны на голове, шее, груди и боках, но везде они перемешаны с перьями летнего наряда. С этого времени начинают появляться белые перья зимнего наряда, постепенно заменяющие все перья предыдущих генераций. Последовательность появления белых перьев: брюхо, грудь и зоб, надхвостье, спина, шея, голова. Полностью рост белых перьев завершается в октябре.

У самок линька начинается позже и появляются сразу окрашенные перья летнего наряда. К концу мая—времени начала яйцекладки — они покрывают голову, шею, спину (здесь еще сохраняются немногие белые перья), а затем линька распространяется на остальные участки тела. К концу июня завершается формирование летнего наряда, а с начала июля уже начинают появляться перья осеннего наряда, но у самок их вырастает меньше, чем у самцов. С середины августа начинают появляться белые перья зимнего наряда (на зарастающем наседном пятне они появляются раньше); полностью белый зимний наряд формируется в октябре.

Рулевые перья сменяются раз в году: в июле выпадает наружная пара и далее их смена идет к центру. Полностью рулевые вырастают к середине сентября. Часть (четыре — шесть) самых внутренних второстепенных маховых сменяется дважды: в период формирования летнего наряда (июнь) они последовательно выпадают и заменяются окрашенными перьями; позже (в конце сентября — октябре) они вновь заменяются белыми перьями. Остальные маховые перья сменяются только раз в году — выпавшие белые перья вновь заменяются белыми же перьями; их смена идет с середины июня по сентябрь. Первостепенные маховые последовательно сменяются от внутреннего (первого) к наружным (дистальным), а второстепенные — от дистальных (от кистевого сустава) к проксимальным (внутренним). Перья, покрывающие цевку и пальцы, за зиму и особенно за лето сильно снашиваются и обламываются; в июле их остатки начинают постепенно выпадать. С августа здесь появляются первые пеньки новых перьев, а в сентябре — начале октября перьевой покров пальцев и цевки формируется полностью (сменяется только раз в году). Одновременно идет линька когтей и клюва.

Таким образом, самцы белых куропаток около 5 месяцев носят белый зимний наряд (ноябрь—март; самки несколько дольше), а остальное время находятся практически непрерывно в состоянии линьки. Обычно принимают, что у самцов бывает в году 4 линьки, в результате которых развиваются 4 наряда (брачный, летний, осенний и зимний), а у самок 3 линьки и 3 наряде (летний, осенний и зимний). При этом полная линька одна —

предзимняя (когда надевается зимний наряд); остальные линьки частичные, а формируемые при них наряды комбинированные. О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1959) полагает, что весной и летом имеют место не разные линьки, а одна растянутая линька, в течение которой под влиянием меняющихся внешних условий и сезонной цикличности внутренних процессов организма в разные периоды формируются различающиеся по окраске перья.

Биологическую целесообразность такого сложного формирования оперения у белых и тундряных куропаток, вероятно, можно объяснить следующим образом. Яркая брачная окраска самца делает его заметным и на фоне снега, и на тех участках, где снег уже стаял. Это облегчает формирование пар и защиту занятого гнездового участка. Ко времени завершения яйцекладки белые перья на верхней стороне тела самок сменяются окрашенным пером, что делает насиживающую птицу мало заметной. Самцы участия в насиживании не принимают, но продолжают охрану участка и отводят приближающихся хищников; возможно, поэтому *белые* участки оперения у них сохраняются дольше, чем у самок (помогают отвлекать хищника от гнезда). Ко времени вылупления птенцов белые перья практически полностью сменяются и окраска самцов тоже становится покровительственной: выводок водят оба партнера. Появление более ярких перьев во второй половине лета (осенний наряд) совпадает с изменением расцветки тундры (начинающегося увядания растительности) и увеличивает маскирующую окраску птиц.

У хорошо опушенных птенцов белых куропаток перьевой покров юношеского наряда начинает формироваться уже в первые дни после вылупления и по окраске напоминает летнее оперение взрослых птиц. Но развивающиеся маховые имеют серую окраску (два самых дистальных первостепенных маховых в юношеском наряде, видимо, не развиваются). Достигнув $1/3$ — $1/2$ размеров взрослых, птенцы уже полностью оперены. Далее, по мере роста птенцов, появляются новые перья, по расцветке уже напоминающее перья осеннего наряда взрослых. Рост рулевых и постепенная замена окрашенных маховых юношеского наряда на белые перья будущего зимнего наряда начинается уже в возрасте 10—15 дней и завершается в сентябре — начале октября. К этому времени окрашенные перья юношеского наряда на всем теле полностью заменяются белыми перьями.

У птиц, постоянно живущих в умеренных и высоких широтах, одеваемый во время полной годовой линьки (следующей за периодом размножения) годовой (зимний) наряд обычно обладает повышенными теплоизоляционными качествами за счет увеличения числа перьев (т. е. большей плотностью их расположения), их большей длины и более сильного развития пуховой части; у ряда видов (тетеревиные и др.) в этом наряде добавочный стержень более длинный и пушистый. При частичной весенней (предбрачной) линьке вырастают более короткие перья с менее развитой пуховой частью; в некоторых перьевых сумках новые перья — взамен выпавших — пока не развиваются. У видов, не имеющих весенней линьки, некоторое количество перьев к весне выпадает, не заменяясь новыми перьями; теплоизолирующие качества оперения несколько ухудшаются и из-за обнаживания старых перьев. Поэтому в летнем наряде у птиц обычно меньше перьев, чем зимой (у ряда мелких воробьиных 1200—1500 летом, 2200—2500 зимой и т. п.). Сезонное изменение теплоизолирующих качеств оперения выражается в сезонном изменении его массы: у наших зимующих птиц — снегиря, поползня, и др. — масса зимнего оперения составляет 135—157 % от массы летнего оперения. Теплопроводность зимних шкурок этих же видов составляет лишь 70—75 % от величины теплопроводности их летних шкурок.

Последовательность смены перьевого наряда

Отряд Гагарообразные

Последовательность смены нарядов у краснозобой гагары такова: первый пуховой — второй пуховой — гнездовой (первый зимний) — промежуточный (неполный брачный) — первый брачный — зимний (окончательный) — второй брачный (окончательный).

Первый пуховой наряд, образованный плотным мягким пухом, в возрасте 10—20 дней сменяется вторым пуховым нарядом. В возрасте пяти-шести недель этот пух вытесняется появляющимися пеньками перьев. Первые пеньки на крыльях появляются в возрасте около 2,5—3 недель, когда птенец еще полностью покрыт пухом. Формирование гнездового наряда заканчивается к середине августа—началу сентября. С декабря—февраля на зимовках начинается неполная линька в промежуточный наряд (сменяется контурное перо на теле, часть рулевых и часть кроющих крыла, отдельные элементы оперения взрослых птиц появляются на горле и спине). В мае-июне завершается линька в первый брачный наряд, при которой сменяется большая часть зимнего пера (первостепенные маховые сохраняются от гнездового наряда, как и отдельные несменившиеся контурные перья на теле). Осенняя линька в окончательный зимний наряд протекает так же, как послегнездовая линька взрослых птиц, но первостепенные маховые линяют раньше, еще летом.

Послегнездовая линька, в отличие от других видов гагар, полная, протекает с конца сентября по декабрь, причем первостепенные маховые сменяются одновременно, в связи с чем птицы временно теряют способность к полету. Предбрачная линька взрослых птиц неполная, сменяется контурное перо на теле, рулевые и часть кроющих крыла. Линька начинается в феврале—начале апреля, первые птицы в полном брачном наряде появляются в середине апреля.

Последовательность смены нарядов чернозобой гагары в целом аналогична другим видам гагар: первый пуховой—второй пуховой—гнездовый—промежуточный (неполный брачный) — неполный зимний — первый брачный (окончательный) — зимний (окончательный).

Смена пуховых нарядов и формирование гнездового наряда, как у краснозобой гагары, отдельные пушинки первого пухового наряда расположены на вершинах пушинок второго, которые в свою очередь помещаются на вершинах пеньков контурного оперения и снашиваются по мере роста пера. Формирование гнездового наряда заканчивается к середине августа или к сентябрю. Линька в промежуточный, а затем первый брачный наряд слабо изучена. Она, по-видимому, чрезвычайно растянута и полностью заканчивается только на третьем году жизни. Смена оперения тела протекает постепенно на протяжении периода с декабря—января до лета, причем это оперение сменяется на перо зимнего наряда взрослых птиц, темное с блеском на спине, но без белых пятен на верхних кроющих крыла (промежуточный наряд).

Отряд Поганкообразные

Линька маховых одновременная, с потерей способности к полету. Пуховой наряд сменяется одним птенцовым, взрослый наряд приобретают на второй календарный год.

Красношейная поганка. Полная линька взрослых в зимний наряд происходит в августе—октябре иногда затягивается до ноября и даже декабря; сначала линяют голова и шея, маховые сменяются одновременно. Частичная предбрачная линька происходит с января по апрель, охватывает голову, шею, тело и некоторые перья крыла. Пуховые птенцы к началу августа приобретают птенцовый наряд, первый зимний наряд одевают в сентябре—октябре, некоторые особи заканчивают линьку только к ноябрю—декабрю. В целом по сравнению с другими видами поганок линька у малой поганки изучена недостаточно.

Черношейная поганка. Послебрачная линька в зимнем наряде на озерах Наурзумского заповедника в Северном Казахстане начинается у размножающихся особей уже в июне (пеньки по всему телу) и интенсивно идет в июле; в конце июля выпадают ушные перья, появляются белые пятна на горле, боках головы и на груди. В конце июня—в июле на озерах Наурзумского заповедника собираются стаи взрослых птиц в 10—60 особей, видимо, собирающихся на линьку. Одновременная смена маховых происходит на озерах Северного Казахстана 10—25/VIII, на оз. Ак-суат

отмечена в первой половине августа. В районе оз. Тенгиз в 1976 г. черношейные поганки начали собираться на линьку 15/VII — 400 особей, 13/VI 1977 г. здесь их скопилось до 25 тыс. птиц. На озерах в Барабинской лесостепи в середине июля—середине августа черношейные поганки скапливаются для линьки стаями до 300 птиц, занимая негнездовые водоемы.

Линька из зимнего наряда в брачный происходит на каспийских зимовках в марте, в середине апреля — полный брачный наряд; на зимовках в Западной Европе брачный наряд приобретается в течение февраля—апреля, но многие (возможно, это молодые птицы прошлого года выводков) еще линяют в мае.

Серощекая поганка. Сведения о сроках и характере линьки серощекой поганки ограничены. Картина линьки осложняется поздними сроками весенней предбрачной линьки у молодых птиц (выводка прошлого года), вероятным приобретением половой зрелости на второй год жизни, сдвинутыми сроками линьки у взрослых негнездящихся птиц, но в целом схема линьки серощекой поганки такова.

1. Послегнездовая линька взрослых. Полная, первостепенные маховые сменяются одновременно, на большей части ареала протекает с июля по сентябрь и начало октября. В Казахстане, по-видимому, начинается еще раньше: в мае у 83% птиц сменяется часть контурного оперения, линька наблюдается у всех насиживающих кладки птиц; в июле у большинства птиц отмечается линька низа и боков тела, шеи и головы, над глазами появляются черные пестрины; ни разу здесь не отмечены птицы с выпавшими первостепенными маховыми (добыты лишь три самца с пеньками на месте 13-го и 15-го первостепенных маховых); в начале августа у отдельных взрослых при выводках линяло оперение боков тела. В начале октября взрослые птицы здесь были уже в полном зимнем наряде.

2. Предгнездовая линька взрослых. Частичная, сменяются контурное оперение по всему телу, внутренние второстепенные маховые и кроющие крыла, линька протекает в декабре—мае; многие взрослые птицы в полном зимнем наряде встречаются еще в феврале, другие в середине марта уже имеют полный брачный наряд.

3. Послептенцовая линька. Частичная, сменяется оперение головы, шеи,, частично верха и боков тела, верха груди, протекает с сентября по конец января; некоторые птицы заканчивают линьку в ноябре, у других она в это время только начинается. Линька молодых птиц в первый брачный наряд происходит в марте, а иногда в мае.

Чомга. Как у всех поганок, взрослые линяют два раза в году — из брачного наряда в зимний (лето—осень—начало зимы) и из зимнего в брачный (конец зимовок—весна). Полная послебрачная линька начинается рано, в разгар гнездования — в июне, затягивается до декабря, в зависимости от времени гнездования отдельных особей; обычно к концу сентября или в начале октября птицы полностью перелинивают в зимний наряд. Маховые сменяются одновременно в конце июля, в августе, неспособность к полету длится около месяца. Самцы начинают линять на две-три недели раньше самок.

Сначала линяет мелкое контурное перо, потом маховые, рожки и воротник вылинивают в последнюю очередь. Предбрачная линька начинается на зимовках в декабре или в феврале, заканчиваясь у взрослых особей в конце марта—начале апреля. У молодых птиц она затягивается до мая. Эта частичная линька захватывает оперение головы, шеи, часть верхней стороны тела. Белое оперение нижней стороны тела сменяется один раз в году. У молодых птиц добавляются две линьки — из пухового наряда в птенцовый и из птенцового в первый зимний. Птенцовый наряд одевается к двадцатым числам августа — к середине сентября. Первый зимний наряд приобретается в октябре—ноябре, а иногда только в декабре, при этом сменяется мелкое оперение по всему телу, кроме плечевых и нижней стороны тела. Таким

образом, на протяжении первых полутора лет жизни чомги линяют практически непрерывно.

Отряд Трубноносые

Как птерилии, так и аптерии, покрыты пухом. И перья, и пух у всех трубконосых, наряду с главным стержнем, имеют побочный. Его нет только у альбатросов, отличающихся очень густым оперением. Птенцы трубконосых имеют сменяющие друг друга протопильный и мезопильный пуховые наряды, при этом пуховые перья первого и второго нарядов растут из одного стержня.

Оперение у большинства видов плотное и густое, лишь качурки (сем. *Hydrobatidae*) имеют мягкое перо. Ряд видов по окраске **диморфны** — имеют светлую и темную вариации. Цветовые морфы обычно локализованы географически и известны у видов, обитающих как в высоких широтах, так и в тропической зоне. У видов с темной головой, на шее и голове имеются более светлые удлиненные нитевидные перья, функциональное значение которых, по-видимому, связано с распознаванием и отбором партнеров в ночных условиях в сезон размножения.

Отряд Гусеобразные

Ход линьки разнообразен и смена перьев на разных частях тела у различных гусеобразных протекает неодинаково. Для большинства видов весьма характерна временная утрата способности к полету, связанная с тем, что **все маховые перья выпадают в очень короткие сроки**, заменяющие их новые дорастают до нормы приблизительно через три недели. При этом ход линьки маховых, варьируя у разных групп, в каждой группе гусеобразных протекает всегда в определенном порядке. Для лебедей и гусей характерно быстрое выпадение первостепенных маховых, начиная с внешних первостепенных, а также с самых внутренних второстепенных. Смена маховых, таким образом, идет от краев к углу крыла. У уток, наоборот, маховые сменяются, расходясь от угла крыла. У многих видов имеется сложно протекающая сезонная предбрачная и послебрачная линька. Самцы у ряда видов не принимают никакого участия в насиживании и выводе птенцов (хотя многие гусеобразные являются моногамами) и с момента начала насиживания яиц самками покидают последних, собираются в стайки и отлетают в другие, иногда значительно удаленные от гнездовых, места, где и линяют, а по окончании здесь линьки летят на зимовки. У других же видов самцы не покидают мест гнездовья и остаются при выводке не только в течение всего гнездового периода, но вместе с самкой и молодыми улетают на зимовки, весной же вся семья возвращается на гнездовые места, где самец и самка, наконец, отделяются от молодых.

Лебедь-кликун. Линька: дважды в году; летняя—полная и осенне-зимняя—частичная. Полная летняя линька у кликунов начинается со смены маховых перьев, причем новые маховые окончательно вырастают и становятся крепкими только через месяц. Ежедневный их прирост равен 9 мм. Вскоре после начала смены маховых в процесс линьки вовлекаются птерилии нижней стороны тела и рулевые, затем и все остальные птерилии. Процесс этот протекает медленно. Линька маховых у неполовозрелых двухлетних птиц на северном побережье Каспия начинается в 20-х числах июня, взрослые же размножающиеся линяют несколько позже. Смена их маховых на о-ве Канин проходит в первой декаде июля, и 9 июля маховые у здешних в трубочках и еще совершенно не развиты, на Новой Земле полная линька лебедей наблюдается в конце июля. К концу августа полная летняя линька у взрослых и полувзрослых обыкновенно заканчивается.

Лебедь-шипун. В начале этого столетия на северо-восточном побережье Каспия на период линьки к середине лета холостые и неполовозрелые двухлетние лебеди шипуны собирались в большом количестве, с чем был связан и промысел на них. В настоящее время таких скоплений линных лебедей уже не наблюдается. Взрослые гнездящиеся линяют разновременно. Первой, еще при пуховичках, начинает линять самка. Линька у нее тянется около полутора месяцев. К тому времени, когда линька у самки уже заканчивается,

самец, до сих пор охранявший выводок, надолго забирается в малодоступные крепи и там сменяет свой наряд.

Краснозобая казарка. Перед летней линькой казарки собираются в стаи, и в ряде случаев не принимавшие в размножении гуси вылетают за пределы гнездового ареала

Семейные же птицы соединяются в отдельные стаи и остаются на месте. Линька начинается с 25 июля и протекает быстро. В течение нескольких дней идет смена маховых одновременно почти у всех казарок.

Шилохвость. Вскоре после того как самки сядут на яйца, селезни покидают их, объединяются в стаи и начинают линьку. Как правило, шилохвости не линяют на месте размножения, а собираются для этой цели в определенных местах, совершая нередко весьма значительные перелеты, как, например, из устья Иртыша в дельту Волги.

Линька самок, имевших выводки, начинается много позже, чем у селезней и самок, потерявших кладку. Смена контурного пера начинается еще в период их жизни при выводке, но выпадение маховых обычно совпадает с моментом, когда молодые уже поднимаются на крыло и переходят к самостоятельной жизни.

Чирки-свистунки линяют два раза в год. Летом, после окончания периода размножения, их оперение сменяется полностью и второй раз осенью частично. Последовательность смены оперения на различных частях тела во время летней линьки в общих чертах та же, что и у кряквы, естественные отличия намечаются, по-видимому, лишь в смене рулевых, первые шесть из которых сменяются подряд.

Кряква. Основная область массовых скоплений линных птиц расположена в степной и лесостепной зонах. Она начинается с дельты Волги и идет через степи среднего ее течения, через Зауральские степные озера к Кургальджин-Тенизской озерной системе и Барабинской лесостепи. Другие, несомненно, существующие районы скоплений линных птиц до сих пор не описаны. Это явление известно еще лишь для Рыбинского водохранилища и для бухты Мацаль-Вик на Эстонском побережье Финского залива. С Британских о-вов селезни улетают линять в Голландию и Германию.

Пеганка. Линька, как и у всех уток, двукратная, но летняя почти непосредственно переходит в предбрачную, и смена оперения на ряде участков тела, происходит, очевидно, один раз в год. Самцы, по-видимому, начинают несколько раньше самок, но ненамного, так как при выводках они очень долго. Во второй половине июня пеганки начинают собираться в стаи, а в конце июля и в августе на Сиваше, где на линьку собираются пеганки со всего приморья, уже держатся и их в несколько тысяч штук.

Скопления линных птиц пеганок выражены слабее, у других видов уток, так как самцы у них некоторое время заняты забот о выводке и не совершают дальних миграций на линьку.

Отряд Журавлеобразные

Линька и формирование перьевого покрова у серого журавля изучены недостаточно, в основном на вольтерных птицах, по случайно подобранным перьям и по музейным экземплярам. Последовательность смены нарядов: первый пуховой — второй пуховой — гнездовой — промежуточные (первый осенне-зимний, первый весенний, второй осенне-зимний) — первый брачный (окончательный). Названия промежуточных нарядов следует, однако, рассматривать в известной степени условно, так как линька нередко бывает очень постепенной и продолжительной, и кроме того, по-видимому, сильно варьирует индивидуально.

Первый пуховой наряд сменяется вторым на 10—13-й день жизни, причем пушинки первого наряда сохраняются на вершинах пушинок второго в виде султанчиков. Пеньки первых контурных перьев появляются на плечах в возрасте 12—18 дней, в 40-дневном возрасте крылья уже почти полностью покрыты перьями. Наиболее долго пух второго наряда остается на брюшке, шее и голове. Формирование гнездового наряда завершается в начале августа в возрасте 2.5 мес. В сентябре-октябре происходит постювенальная частичная линька, во время которой меняется часть оперения на голове, шее и теле и

формируется первый осенне-зимний наряд. С декабря по май следующего года протекает также частичная линька. Сменяется оперение на голове, шее, некоторые участки оперения тела и верхние кроющие крыла. В результате этой линьки формируется первый весенний наряд. С середины июня второго года жизни начинается снова частичная линька, охватывающая большую часть оперения (кроме маховых). Линька эта очень замедлена и завершается иногда только зимой второго года жизни, в результате ее формируется второй осенне-зимний (точнее осенне-весенний) наряд.

Полная послегнездовая линька взрослых птиц протекает в местах гнездования, причем смена маховых бывает не каждый год, возможно — один раз в 2—4 года. Смена маховых проходит независимо от успешности гнездования. Обычно маховые перья выпадают тогда, когда у размножающихся птиц вывелись птенцы, т. е. во второй половине мая—начале июня. У птиц, потерявших кладки или не приступивших к размножению, линька маховых начинается несколько раньше. Маховые выпадают почти одновременно в течение 2—4 дней и отрастают около 5 недель. В это время птицы лишены способности к полету. Одновременно с выпадением маховых начинается смена остального оперения, за исключением больших кроющих крыла, которые защищают от повреждений пеньки растущих маховых. Линька длится до ноября, а иногда затягивается и до февраля следующего года. В те годы, когда не сменяются маховые, не происходит и смены кроющих крыла и рулевых.

сем.Пастушковые Оперение рыхлое и мягкое, перья морфологически неспециализированы, слабо выражен дополнительный стержень, от которого отходят расчученные лучи или пуховидные структуры. У некоторых Пастушков и у коростеля специализированные перья с жесткими стержнями прикрывают ноздри, считается, что они защищают их при движении в густой растительности. Первостепенных маховых 11, при утрате способности к полету число их может сократиться до 8. Рулевых 8—14, они мягкие; хвост короткий. Пух растет по птерилиям и аптериям, равномерно распределяясь по всему телу.

Водяной пастушок. Последовательность смены нарядов: пуховой — гнездовой — первый зимний — первый брачный (окончательный) — зимний (окончательный).

Первый пуховой наряд образован густым плотным черным пухом. В возрасте 10—30 дней пух вытесняется появляющимися пеньками перьев. Полностью гнездовой наряд отрастает к 35—45-дневному возрасту. Молодые птицы меняют гнездовой наряд на первый годовой (зимний) поздней осенью до отлета, часть птиц заканчивает линьку на зимовках. Полная линька одна в году, она протекает в июле—августе по окончании размножения. Маховые и рулевые выпадают одновременно. Полностью меняется также контурное оперение. Заканчивается линька в октябре—ноябре. Она очень растянута у разных особей. Частичная предбрачная линька контурного оперения и пуха проходит в феврале—апреле на зимовках. Очевидно, не линяют во время миграций, так как из 200 пастушков, погибших у маяка в Нидерландах, только у нескольких были растущие перья.

Погоныш малый. Последовательность смены нарядов такова: пуховой—гнездовой (первый зимний)—промежуточный—брачный (окончательный)—зимний (окончательный). Пуховой наряд образован плотным мягким черным пухом. В возрасте 10—12 дней этот пух вытесняется появляющимися пеньками перьев, в 17—18-дневном возрасте появляются пеньки маховых перьев. Формирование гнездового наряда заканчивается к 40-дневному возрасту, уже в конце июля—начале августа молодые поднимаются на крыло. Ювенильная линька проходит в декабре—феврале на зимовках.

Полная годовая линька взрослых погонышей происходит после окончания размножения в июле и заканчивается в сентябре. Маховые и рулевые выпадают одновременно, птица становится неспособной к полету. Меняется также большая часть контурного оперения. Детали линьки не изучены. Предбрачная частичная линька протекает на зимовках, видимо, в декабре—январе, заканчивается к весне, и на места гнездований погоныши прилетают в свежем оперении (конец марта—апрель).

Погоныш-крошка. Последовательность смены нарядов у погоныша-крошки такова: пуховой—гнездовой—промежуточный—брачный (окончательный) и зимний.

Пуховой наряд образован плотным мягким длинным черным пухом. В возрасте 10 дней он вытесняется растущими перьями и снашивается на спине и брюшке, затем по середине спины и на надкрыльях; на горле, шее и боках брюшка сохраняются черные пушинки на концах беловато-охристых перьев. Первые пеньки на крыльях появляются в возрасте 20 дней. Формирование гнездового наряда заканчивается в возрасте 40 дней в июле—августе, у отдельных особей в начале сентября. Он носится первую осень жизни. Весной одевается первый брачный наряд, который в июле—августе меняется на зимний наряд. Летняя послебрачная линька полная. Маховые и рулевые выпадают одновременно. Начинается линька после окончания размножения и распада выводков. Заканчивается к сентябрю. Частичная предбрачная линька проходит на местах зимовок.

Погоныш. Полная линька взрослых птиц проходит после окончания гнездового периода и подъема молодых на крыло с середины июля до октября. У отдельных особей сроки линьки сдвигаются на август—начало сентября из-за поздних сроков размножения. В ходе послегнездовой линьки меняется все оперение. Маховые и рулевые выпадают одновременно, птицы лишаются способности к полету. Маховые отрастают через 20 дней. Контурное перо заменяется постепенно, у отдельных особей это наблюдается и во время пролета. Предбрачная линька взрослых птиц идет в декабре—апреле, когда меняется только мелкое контурное перо на голове и нижней части тела. Первые птицы в полном брачном наряде добывались в гнездовой области с середины апреля (Западная Сибирь). Детали линьки, особенно взрослых погонышей, изучены плохо.

Отряд Совообразные

Ежегодно у взрослых сов старое, изношенное оперение заменяется новым. Обычно они линяют в теплое время года, но особенно бурно линька проходит вслед за окончанием гнездования. Она растягивается на 2—3, а иногда и более месяцев. Порядок смены отдельных перьев вполне определенный. Первоначально, как правило, выпадают внутренние рулевые и поочередно маховые и их кроющие. В каждой группе вначале выпадают внутренние, а позже внешние перья. Лишь после смены оперения крыльев и хвоста начинается линька на голове и шее.

Своеобразные жесткие перья образуют у сов так называемый лицевой диск. У многих сов на голове сверху имеются перьевые «ушки».

Совята вылупляются сплошь покрытые густым, как правило белым, пухом. У большинства сов этот пух вскоре замещается рыхлым пухообразным пером (мезоптилем). По существу это перо состоит из образований двух генераций, что в значительной мере повышает его теплоизолирующие свойства. Лишь у сипух второй наряд — пуховой.

Поскольку юношеское оперение большинства сов незначительно отличается от первого наряда взрослых, принято считать, что совы приобретают окончательный облик уже в первую осень своей жизни. Исключение составляет полярная сова, у которой с каждой последующей линькой оперение заметно светлеет.

Непосредственно со строением пера связано уникальное приспособление, характерное для подавляющего большинства сов — бесшумность полета. Оно обеспечивается не только мягкостью контурного оперения, но и своеобразным устройством несущих перьев. Их опахала оказываются рассученными на 3—4 мм. Благодаря этому сводится к минимуму свист рассекаемого крылом воздуха. Особый изгиб опахал скрадывает шорохи, возникающие от трения перьев друг о друга.

Примечательно, что у видов, в охоте которых преследование занимает большее место, чем подкарауливание, у сов, которые охотятся днем по типу дневных хищных птиц, а также у рыбоядных форм — полет обычный, т. е. слышимый, но зато и более скоростной.

Ушастая сова. Смена нарядов обычная для сов. Пуховой наряд заменяется мезоптилем, который в свою очередь — первым годовым нарядом (с сохранением рулевых и маховых от мезоптиля). Второй годовой наряд по окраске неотличим от первого, и в этом

отношении является окончательным. Далее смена оперения происходит ежегодно. Как правило, она начинается в июне и заканчивается в середине ноября. Начиная со второго — третьего годов жизни, первостепенные маховые заменяются от X к I, а второстепенные — центростремительно в течение двух месяцев: июля и августа. Линька контурного пера происходит в более поздние сроки.

Болотная сова. Пуховой наряд сменяется мезоптилем в двухнедельном возрасте. В возрасте около 30 дней маховые достигают величины, обычной для взрослой птицы. Смена мезоптиля контурным пером происходит в течение всего лета и заканчивается в сентябре—октябре. Срок окончания этого процесса связан с географическими различиями в сроках гнездования вида в пределах ареала. Последовательность смены маховых: от X к I. Оперение сильно выцветает перед линькой. Самцы в среднем бледнее самок, хотя индивидуальные отличия заметно перекрывают эту разницу. Половых различий в окраске болотных сов в целом для вида установить невозможно.

Оперение филина мягкое, рыхлое, явно рассчитанное, на бесшумный полет, необходимый этому хищнику для внезапного появления перед жертвой. Даже основные перья крыла — первостепенные маховые — имеют рассученные края опахал. Кроме того, эти перья имеют особый изгиб опахал, что сводит к минимуму свист рассекаемого при полете воздуха и шорохи, возникающие от трения перьев друг о друга. Укороченность вырезок первостепенных маховых (первое развитое маховое, например, имеет на наружном опахале вырезку всего чуть более трети общей длины пера, на внутреннем — менее четверти) также способствует бесшумности полета, одновременно увеличивая общую несущую поверхность и без того широкого и длинного крыла. Именно поэтому полет филина кажется в сравнении с другими крупными птицами всегда легким, как бы несколько расслабленным. Линька взрослых птиц происходит в осеннее время и заканчивается в середине зимы.

У представителей отряда Рябкообразные смена молодыми птицами первостепенных маховых лишь на второй календарный год

Отряд Стрижеобразные

Пуховой наряд птенца появляется на 8-9-й день постэмбрионального развития, а на 14-17-й день сильно ветвящееся пуховидное перо тёмно-серого цвета, длиной 5-6 мм, окружает растущее перо основных птерилий и играет важную теплоизолирующую роль, прикрывая открытые участки кожи птенца. Формирование ювильного наряда заканчивается на 35-38-й день постэмбрионального развития. Однако развитие крайних первостепенных маховых (II-IV) задерживается еще на 3-4 дня. Молодая птица не покидает гнездовье, пока маховые, образующие вершину крыла, не освободятся от чехлов в основании пера полностью (известны случаи гибели молодых стрижей, покинувших гнездо до полного развития маховых, образующих вершину крыла).

Оперение на крыльях у молодого стрижа сменяется только во время второй зимовки, путь до которой он должен преодолеть дважды. Во время «летних» и «погодных» перемещений на многие тысячи километров ювильное перо сильно обнашивается (в некоторых случаях у отловленных годовалых стрижей маховые обломаны и обношены до стержня), чем молодые сильно отличаются от стрижей других возрастов, только что сменивших оперение крыла и хорошо сохраняющих его до следующей линьки. Начало первой линьки ювильного оперения крыла приходится на август-сентябрь следующего календарного года, опережая по срокам послебрачную линьку половозрелых стрижей. Первых линяющих черных стрижей отмечают в бассейне р. Конго 18 августа. Здесь линька маховых у птиц этого вида происходит центростремительно. Сначала линяют центральные маховые. Линька коротких первостепенных маховых осуществляется со скоростью 2-3 пера в месяц, а длинных — 1-1,5 пера в месяц. К ноябрю многие стрижи успевают сменить семь маховых. Сроки смены маховых стабильны, смена оперения синхронна (молодые стрижи, добытые на одной широте в одни и те же сроки, одновременно меняли одно и то же перо). К началу февраля все маховые, кроме крайних, заменяются на новые; к концу

февраля отмечают полную смену маховых. Если к этому времени крайнее первостепенное маховое не сменилось, то наблюдается задержка его линьки до августа- сентября, т.е. до начала следующей зимовки. Смена маховых, образующих вершину крыла, осуществляется медленно одно перо в месяц. Взрослые стрижи запаздывают с линькой примерно на месяц. У половозрелых стрижей (3—4-й год жизни) линька полная при смене ювенильного наряда на предбрачный. Крайние маховые часто остаются старыми, не меняются и верхние кроющие второстепенных маховых, отличающиеся от свежего пера буроватым оттенком.

Смена первого брачного наряда у стрижей начинается с невылинявшего в прошлую зимовку I махового, на третьей зимовке. После линьки новое первостепенное маховое приобретает закругленный конец с предвершинной выемкой, вместо острого. В целом оперение стрижей третьего года и старше характеризуется преимущественным черным тоном, однако, часть верхних кроющих второстепенных маховых буроватые с обношенными концами; буроватым тоном отличаются и центральные маховые, которые сменяются в первую очередь. Благодаря этим маловыразительным признакам только при тщательном осмотре стрижей можно отличить особей первого, второго и третьего года жизни от старых птиц, оперение которых выделяется ярким черным тоном, особенно голова, спина, крылья и хвост сверху.

Отряд Ракшеобразные

Сизоворонка имеет две линьки в году — частичную (смена мелкого пера) в гнездовом ареале и полную (смена рулевых и маховых) на местах зимовок. Однако установлено, что смена рулевых и маховых частично происходит еще до момента отлета птиц на зимовку. И это не исключение, а закономерное явление: в июне и в июле у 18% птиц сменялись левые центральные рулевые, а в июле, кроме того, у 45% особей шла линька второстепенных маховых. Следовательно, вопреки существующему мнению, во всяком случае, у части птиц происходит линька определенного количества рулевых и маховых перьев еще в местах гнездовых. Линька у сизоворонки протекает параллельно с репродуктивным циклом, также требующим соответствующих энергетических затрат. Так как для жизнедеятельности птицы требуются много корма (дневной рацион одной особи составляет не менее 40 г жуков) и пищу добывают почти весь день, они, видимо, покрывают эти затраты и во время линьки не убавляют в весе, а, наоборот, прибавляют его.

Зимородок. Последовательность смены нарядов следующая: гнездовой — первый брачный — брачный (окончательный).

На 3-й день жизни птенцов появляются пигментированные пятна кистевой и локтевой птерилий, на 4-5-е сутки обозначаются все птерилии, на 6-7-е сутки появляются пеньки маховых, на 10-е сутки пеньки рулевых перьев, на 14-е сутки появляются пеньки на всех птерилиях. На 16-27-е сутки начинают раскрываться трубки спинной птерилии, к 20-дневному возрасту лопаются трубки на всех птерилиях и появляются трубки пуха. В возрасте 24-25 суток гнездовой наряд полностью сформирован.

Постювенильная линька, охватывающая всё или большую часть контурного оперения головы и туловища, часть рулевых, начинается через 1,5-2 месяца после вылета из гнёзд (у наиболее ранних выводков — в конце июля) и заканчивается в октябре-декабре. Иногда она прерывается на время зимовки и завершается в апреле-мае. После неполной линьки контурных перьев гнездового наряда остаются невылинявшими часть перьев груди, низа передней части шеи, перья подхвостья и иногда часть перьев на темени. Из рулевых линяет только пара или 2-4 пары центральных перьев. После зимней остановки линьки могут вновь смениться некоторые центральные рулевые (двойная смена), а также часть плечевых перьев и у некоторых особей IV маховое.

Послебрачная линька начинается обычно во время гнездования, в конце июня-августе. Чаще всего она начинается со смены мелкого контурного пера, реже контурное и маховое перо начинают сменяться одновременно или же контурные перья выпадают после

смены нескольких маховых. Линька контурного оперения головы и туловища начинается выпадением перьев на темени, затем распространяется последовательно на бока и низ головы, шею, зоб, грудь, над- и подхвостье, а также брюхо. Линька мелких контурных перьев идет постепенно, т.е. на одной птерилии можно найти одновременно старые и новые перья, а также перья на стадии трубки и кисточки. На лбу все перья выпадают и вырастают одновременно.

Смена первостепенных маховых начинается одновременно в двух центрах и идет от Х к V и от IV к I. Обычно очередное перо выпадает, когда предыдущее вырастет не менее, чем на 2/3 полной длины. Иногда к концу периода линьки, в октябре - середине декабря I, V- VII остаются невылинявшими и сменяются перед очередной годовой линькой или в её начале. Второстепенные маховые линяют также из двух центров: от 1-го к 3-му и от 10-го к 4-му и к 12-му. 10-е второстепенное маховое выпадает одновременно с IV и X первостепенными, 1-е второстепенное — со II и VII первостепенными и 7-м второстепенным или после смены 12-го второстепенного махового. Сменяющиеся последними 3-5-е второстепенные выпадают после завершения линьки первостепенных маховых. Невылинявшие ко времени зимней задержки линьки 3-5-е, реже 1-8-е и 12-е второстепенные маховые, так же как и некоторые первостепенные маховые, сменяются в мае-июне следующего года. Перья крылышка заменяются после смены IV-III перьев. Рулевые перья сменяются без определенной последовательности, более того, одновременно могут выпадать несколько перьев. Начало линьки рулевых отмечается вскоре после начала линьки маховых, конец — во время смены I второстепенного махового. Большие верхние кроющие второстепенных маховых сменяются одновременно со сменой соответствующего второстепенного махового пера, но обычно они начинают линять после выпадения 9-го второстепенного и заканчивают до выпадения 6-7 второстепенных маховых, при этом порядок смены кроющих соответствует порядку смены самих второстепенных маховых. Средняя скорость роста отдельных первостепенных маховых перьев — 2,5 мм, второстепенных — 2 мм и рулевых — 1,5 мм в сутки. Каждое перо достигает полной -длины за 20-25 суток. Общая продолжительность линьки 3 месяца. Из описанного правила возможны исключения. Так, в Окском зап. у пойманных перед отлетом взрослых птиц III, I V, IX и X первостепенные, а также (7) 9-11 (12) второстепенные были новыми, полностью отросшими, остальные маховые перья старыми.

Золотистая щурка. Линька золотистой щурки изучена недостаточно. У взрослых, видимо, две линьки в году: частичная и полная. Первая продолжается с конца июня по сентябрь. Птицы улетают на зимовку, сменив только мелкое перо. Вторая происходит зимой, с января по март. В это время сменяются маховые и рулевые перья. Видимо, молодые начинают линять только на зимовках, но на местах гнездования появляются уже в полном взрослом оперении.

У золотистой щурки различаются, по крайней мере, три наряда: наряд молодых, в возрасте до полугода, взрослых, гнездящихся впервые, т.е. в возрасте от 10 месяцев до 1,5 лет; взрослых на второй, третий и последующие годы. Линька происходит ежегодно, с конца лета по март. Пик линьки щурок приходится на середину зимы и полностью линька заканчивается к началу весенней миграции в районы гнездовий.

Линька птиц в возрасте более 2 лет идет интенсивнее, чем у годовалых.

Отряд Козодоеобразные

Обыкновенный козодой. У взрослых птиц маховые и рулевые перья сменяются на зимовках, а мелкое перо — в основном на местах гнездования, перед отлетом, причем линька последнего протекает очень бурно, охватывая почти одновременно все контурные перья. При этом наблюдается значительная индивидуальная изменчивость, одни птицы успевают до отлета сменить всё мелкое перо верха головы, корпуса и самые внутренние (третьестепенные) маховые; другие — только частично, а третьи улетают в полностью старом, изношенном оперении.

Постювенильная линька у молодых начинается в конце июля-августе. Сначала сменяются перья темени, плечевые, часть перьев зоба и боков. Малые и средние кроющие крыла обновляются по пути на зимовку в сентябре-октябре. Первостепенные маховые линяют в ноябре-декабре, позднее, чем у взрослых. Некоторые особи сохраняют по несколько старых второстепенных маховых или внешних кроющих крыла возможно еще на один год.

Отряд Воробьинообразные, сем.Врановые

Линька у взрослых птиц раз в году — полная годовая; у большинства видов нашей фауны она происходит между июнем и сентябрем; у немногих видов смена пера затягивается и идет еще в октябре (ворон). У молодых частичная линька происходит в первую осень жизни (смена мелкого пера, маховые и рулевые остаются до следующей первой полной годовой линьки), вскоре после вылета из гнезда. У некоторых видов, как например у голубой сороки, меняется при первой линьке, кроме мелкого пера, также часть маховых и рулевых.

сем.Мухоловковые. Линяют два раза в год. Молодые на юге (Харьковская область) сбрасывают птенцовое перо еще до отлета (24 августа и до первой декады сентября), однако, могут линять и во время отлета. У северных птиц линька протекает либо во время перелета, либо на местах зимовок, так как вылет молодых из гнезда происходит за неделю до отлета (Лапландия). Весной взрослые птицы прилетают вполне вылинявшими, а в июле— сентябре у них бывает частичная линька.

Мухоловка-пеструшка. Линька молодых из гнездового пера начинается очень рано. В западном Закарпатье 14 июля молодая птица уже начала линять. В то же время (13 июля), встречались молодые, у которых еще не выросли маховые перья на крыльях. i

У молодых птиц частичная линька в конце лета, вторая линька, также частичная, в конце зимы — начале лета. Молодые самцы весной прилетают к местам гнездования в серовато-буром перье, неотличимые от самок. Во время гнездования постепенно чернеет спинная и светлеет брюшная сторона тела. Облик старого самца птицы получают примерно ко времени появления птенцов, но и тогда еще не имеют такой контрастности цветов, как старые птицы, и отличимы от последних даже на расстоянии. У взрослых птиц полная линька после вылета птенцов из гнезда—в июле, августе, затем частичная линька на зимовках. По-видимому, полный черный наряд самцы одевают только после четвертой (второй весенней) линьки.

Мухоловка-белошейка. Две линьки в году. Весенняя линька проходит рано—птицы возвращаются весной уже перелинявшими. Эта линька неполная—не сменяются первостепенные маховые, кроющие кисти и внешние второстепенные маховые. Последняя гнездовая линька полная, протекает в конце июня—июле.

Малая мухоловка. Полная линька у взрослых между августом—сентябрем. Частичная—на зимовках—в феврале—апреле. У молодых частичная линька мелкого пера в первую осень жизни, в августе.

род Горихвостки. Схема смены нарядов: гнездовый, первый зимний (в результате частичной линьки молодых птиц—сменяются оперение туловища, малые и средние кроющие крыла и большей частью также два, иногда только одно из больших кроющих перьев), летний наряд (без линьки в результате обнашивания светлых концов перьев) и затем последовательно зимний, после полной линьки птиц, и летний, возникающий в результате обнашивания перьев.

Молодые птицы линяют (частичная линька) в зависимости от времени вывода в июле—августе. Взрослые птицы, выводившие один раз, приступают к линьке раньше выводивших два раза,—первые в конце августа уже в полном зимнем наряде, тогда как последние заканчивают линьку в сентябре.

род Чеканы

Луговой чекан. Линька из гнездового наряда в первый зимний частичная (в июне—сентябре)— сменяются перья туловища, малые и средние кроющие крыла и два-три самых внутренних из больших кроющих крыла, остальные кроющие крыла, равно как маховые и рулевые, в первую осень жизни птицы не сменяются. Следующая линька, также частичная, в феврале—марте, сменяются те же части оперения, как и осенью. Таким образом, птицы приступают к размножению, имея маховые и рули, сохранившиеся от гнездового наряда. Полная линька в следующую осень жизни в июле—сентябре, весной опять частичная линька и т. д. Таким образом, смена нарядов следующая: гнездовый, первый зимний, летний, зимний наряд и т. д. Полное сходство со взрослыми птицами приобретается, видимо, во втором зимнем наряде.

Черноголовый чекан. По той же схеме, как и у лугового чекана. Молодые сменяют оперение (частичная линька) в июле и августе, но бывают и запоздавшие птицы, линяющие в октябре. У взрослых птиц полная линька бывает с конца июля по начало сентября.

род Зарянки

Молодые птицы имеют частичную линьку в июле—октябре (начало—в зависимости от времени вывода птенцов); сменяется мелкое оперение туловища, мелкие и средние кроющие крыла; большие кроющие крыла, маховые и рулевые перья сменяются в следующую осень во время полной линьки. Взрослые имеют полную линьку в июле—сентябре.

род Соловьи

Взрослые птицы линяют со второй половины июля, причем все маховые и рулевые сменяются почти одновременно, заканчивается линька во второй половине августа.

род Дрозды

Линька раз в году, обычно перед отлетом, полная. Гнездовый наряд пестрый, в светлых пестринах на верхней стороне тела и с темными пятнами на нижней стороне. Осенью у молодых птиц бывает частичная линька (обычно сохраняются маховые перья, иногда не все, рулевые и часть кроющих крыла), у некоторых видов бывает еще частичная линька в конце зимы. Половозрелость наступает в возрасте около одного года. Некоторые виды к этому времени имеют полный взрослый наряд, некоторые приступают к размножению в наряде, сходном с нарядом самки; наряд взрослого самца приобретается такими птицами в результате линьки после первого размножения.

Деряба. Молодые птицы линяют (частичная линька), в зависимости от времени вывода, с начала июня по август; сменяются оперение туловища, малые и средние верхние кроющие крыла, а также внутренние из больших кроющих крыла. Полная линька старых птиц нередко начинается уже в конце июня; заканчивается линька в августе - октябре.

Черный дрозд: У взрослых птиц в начале осени полная линька (как исключение, она может быть и неполной, изредка отмечается, кроме того, в конце зимы смена некоторых мелких перьев туловища. Молодые птицы имеют осенью неполную линьку, маховые, некоторая часть больших кроющих крыла и рулевые перья остаются от гнездового наряда до следующей осенней полной линьки. Линька рулевых перьев, которая начинается сменой средней пары, у взрослых птиц отмечается уже в конце июня, в середине июля происходит смена маховых, начиная с внутренних второстепенных; к средним числам октября все взрослые птицы имеют свежее оперение (по данным для Западной Европы, линька взрослых птиц в отдельных случаях заканчивается только в ноябре и даже декабре). Линька молодых из гнездового наряда зависит от времени вывода птенцов, она происходит главным образом в августе—октябре (иногда и в ноябре—декабре).

сем. Иволговые

Полная линька — раз в году. У молодых птиц вскоре после вылета из гнезд начинается смена мелких перьев на брюшной и спинной сторонах тела. Первыми сменяются перья подбородка, горла и головы. Затем процесс смены охватывает брюшко и спину. Маховые и рулевые перья к моменту отлета лишь дорастают до нормальных

размеров. В этом оперении (первый осенний наряд) молодые птицы улетают на зимовки. Возвращаются же они весной уже в полном первом взрослом наряде. У гнездившихся самок линька начинается в конце июня, в июле. Смена остальных рулевых и маховых перьев происходит, вероятно, уже на зимовке. У взрослых самцов, по-видимому, вся линька проходит на зимовках, так как на шкурках птиц, добытых в наших пределах, вплоть до октября линька совершенно не заметна, прилетают же они весной в совершенно свежем перье.

сем. Крапивники

У взрослых одна линька в году осенью в августе—сентябре. В конце сентября уже большинство птиц в свежем перье. Молодые в первый год своей жизни сменяют птенцовый наряд на первый осенний в августе—сентябре. При этом у них сменяется все мелкое перо, малые и средние кроющие крыла, 3 или 4 больших кроющих крыла, внутренние из второстепенных маховых и, вероятно, рулевые, остальное остается до полной линьки в следующую осень.

сем. Ласточковые

Линька раз в году, полная, после окончания периода размножения.

сем. Овсянковые

У некоторых видов (например, черноголовой и желчной овсянки) имеется предбрачная частичная линька, взрослых особей.

Просянка. Одна полная линька в году в конце лета — в первой половине осени. Добытые в начале августа экземпляры со следами начала линьки мелкого пера; добытые в самом конце октября и позднее, в ноябре — уже в свежем перье, полностью закончившие линьку. Таким образом, осенняя линька происходит с августа по октябрь. По-видимому, такой длительный срок линьки — около 3 месяцев — зависит от наличия различных сроков начала гнездового сезона и от наличия 2 кладок в году; птицы приступают к линьке по мере освобождения от родительских обязанностей

Молодые птицы имеют также в году одну линьку — полную в конце первого лета и осени их жизни. Начинается линька не одновременно у всех молодых птиц, а по мере роста птенцов. Молодые птицы первого выводка, по-видимому начинают линьку в июле и заканчивают ее к середине августа. Смена второстепенных маховых идет от крайних внешних перьев к внутренним. К моменту окончания линьки первостепенных маховых у второстепенных линька еще продолжается, не сменены два-три самых внутренних пера. Рулевые сменяются от внутренних к крайним.

Обыкновенная овсянка. У взрослых птиц одна линька в году — в конце лета — в начале осени. Начинается линька неодновременно у всех особей даже в одной и той же местности, в связи с особенностями размножения отдельных пар. Первые линяющие птицы отмечены в первой трети июля, массовая линька идет в августе и к сентябрю большинство птиц одевает свежий наряд, только одиночные особи продолжают еще линьку в сентябре.

Линька начинается сменой мелкого пера, затем идет смена маховых и рулевых перьев. Маховые сменяются от крайних (внешних) второстепенных маховых к внутренним и от внутренних первостепенных маховых к крайним (первым) первостепенным маховым. Последним сменяется первое первостепенное маховое. Рулевые линяют от внутренних к наружным (крайним) перьям.

Птенцовый наряд частично сменяется в конце лета — в начале осени на первый годовой наряд. Начинается линька в зависимости от вывода; молодые птицы первого вывода приступают к линьке в июне — июле, второго вывода — в конце августа — в начале сентября и, обычно, в октябре все молодые птицы в первом годовом наряде. Во время этой линьки у них сменяется мелкое перо, кроющие крыла, исключая кроющих первостепенных маховых перьев, затем сменяются четыре внутренних второстепенных маховых и иногда средняя пара рулевых. Первостепенные маховые, наружные второстепенные, рулевые и кроющие первостепенных маховых старые и сменяются лишь

на следующее лето, т. е. в конце первого года жизни или в начале второго года жизни при первой полной линьке. Первая полная линька идет в июле — августе, при этом у них начинается линька не с мелкого пера, как у взрослых птиц, а с маховых и рулевых перьев, и только затем сменяется мелкое перо.

Садовая овсянка. У взрослых птиц в году одна полная линька, которая проходит в конце лета — в начале осени. По Уайзерби (1938) имеется еще добавочная — вторая линька, во время которой сменяется частично мелкое перо, в январе — феврале. Линька маховых и рулевых идет от внутренних перьев к крайним наружным.

Молодые птицы в первую осень своей жизни сменяют в сентябре—октябре мелкое перо; кроющие крыла и второстепенные маховые, рулевые и первостепенные маховые остаются старые. В этом наряде они остаются всю зиму и все лето.

род Подорожники

У взрослых птиц полная линька — в конце лета; кроме того, по Уайзерби (1938), бывает частичная линька, которая протекает, будто бы, в апреле; вопрос о частичной весенней линьке взрослых птиц требует, однако, подтверждения. Линька в зимнее перо начинается в конце июля и протекает очень энергично. Рулевые сменяются все вместе и одновременно выпадает несколько первостепенных маховых, в это время птица напоминает только что вышедшего из гнезда слетка. Линька молодых птиц не вполне изучена; по-видимому, она происходит в августе—сентябре, причем рулевые и маховые перья осенью не сменяются (Уайзерби, 1938).

род Пуночки

У взрослых птиц одна полная линька в году — осенью (в августе и в начале сентября). По Уайзерби, кроме того, имеется добавочная частичная весенняя линька, во время которой в марте сменяются мелкие перья подбородка, горла, щек, кроющие уха.

Молодые птицы линяют из гнездового наряда в первый годовой наряд осенью в августе—сентябре. В эту линьку у них сменяется мелкое оперение тела, малые и средние кроющие крыла, но рулевые, маховые и большие кроющие крыла остаются от птенцового наряда в течение всего года. Лишь на следующую осень во время полной линьки сменяют их одновременно со всем другим пером. Точные даты начала и конца линьки для различных частей Палеарктики не изучены.

сем. Синицевые

Линяют один раз в году, за исключением ремеза (Remiz), у которого есть еще дополнительная линька ранней весной. Молодые птицы (за исключением ремезов, у которых линька полная) в первую осень своей жизни линяют только частично.

У взрослых синиц — одна годовая линька, полная, с конца периода размножения. Птенцы сменяют мелкое оперение гнездового наряда в первую осень жизни, в результате чего буровато-коричневая окраска головы, горла и верхней части груди сменяется у них блестящей черной. Протекает линька молодых птиц в августе — сентябре. Старые птицы линяют в течение июля и августа, причем в июле линька протекает наиболее интенсивно. К концу сентября линька и старых и молодых особей в подавляющем большинстве заканчивается.

сем. Славковые

У некоторых славковых (например у представителей рода *Phylloscopus*) имеется у птенцов своеобразный пуховой наряд. Линька дважды в году: частичная или полная предбрачная на местах зимовок и полная послебрачная осенняя в большинстве случаев на местах гнездовых или близ последних. У молодых имеется частичная осенняя линька на гнездовых местах или близ них; более яркий осенний наряд их носится птицами до весенней предбрачной линьки, после которой они уже не отличаются от взрослых. Соответственно этому и половая зрелость наступает на десятом—одиннадцатом месяце жизни.

Пеночка-весничка. Линька у взрослых полная послебрачная в июле и августе у мест гнездовья и зимняя предбрачная в декабре—марте на местах зимовок. Линька взрослых, не

принимающих участия во второй кладке, начинается в момент докармливания молодых, т. е. в первой декаде—середине июля и заканчивается в конце июля—первой декаде августа. Такие взрослые обычно рано отлетают. Птицы, имеющие вторую кладку, линяют в августе и, возможно, начале сентября. Послегнездовая линька молодых начинается на их кочевках и у первого выводка происходит в июле, августе, у второго в августе—сентябре. Линька эта частичная.

Пеночка-теньковка. Линька дважды в году—частичная предбрачная с декабря по февраль на зимовках и полная послебрачная с июля по сентябрь на родине. У молодых частичная послегнездовая линька с конца июня по сентябрь.

Пеночка-трещотка. Две полных линьки в году—предбрачная на зимовках в январе—марте и послебрачная осенняя на местах гнездовья в июле—сентябре. Первыми начинают линять взрослые холостые птицы, после окончания линьки в качестве передовых отлетающие на зимовки.

Зеленая пеночка. Линька дважды в году: предбрачная полная с февраля по апрель, на зимовках, и послебрачная с середины июля на местах гнездовья или близ них. Характер и длительность послебрачной линьки требуют выяснения, так, с одной стороны, указывается, что эта линька полная и происходит в августе—сентябре, с другой—будто она носит частичный характер, захватывает только оперение тела и бывает в августе. У молодых наблюдается частичная линька с середины июля, но для точного выяснения ее хода необходимы дальнейшие наблюдения. Линька взрослых в Минусинском крае начинается с 23 июля т. е. приходится на время докармливания молодых. У птенцов пух развивается на 4-й день

сем. Сорокопутовые

Линька у разных видов происходит неодинаково. У некоторых только одна полная годовая линька, начинающаяся в конце периода размножения; у других еще частичная осенняя (зимняя) смена мелкого оперения. Молодые сменяют мелкое перо гнездового наряда в первую осень жизни; для некоторых видов установлена еще полная линька весной, в возрасте около 9 месяцев.

сем. Трясогузковые

Наряды: пуховой, гнездовый, первый зимний, первый летний, зимний и так далее. Следовательно, две линьки в году. Осенняя линька взрослых птиц, протекающая с конца июля по сентябрь и затягивающаяся у отдельных особей до ноября, — полная. В январе—марте бывает частичная линька, происходит смена мелкого оперения туловища, малых кроющих крыла, некоторой части больших и средних кроющих крыла, нескольких внутренних второстепенных маховых и средней пары рулевых. Линька молодых из гнездового пера бывает в августе — октябре, линяет мелкое перо и часть второстепенных маховых. Весной происходит новая линька, по-видимому, не затрагивающая первостепенных махов, остаются иногда и некоторые (внешние) рулевые.

Желтоголовая трясогузка. Полная линька взрослых птиц протекает в довольно сжатые сроки между серединой июля и двадцатыми числами августа, заканчиваясь незадолго перед отлетом. По прилете в мае одни птицы имеют свежее перо, другие заметно обношенное, иногда передние маховые и часть кроющих старые; высокогорные птицы дольше сохраняют свежесть пера, чем более низинные. Молодые перелинивают из гнездового наряда в первый взрослый (осенний) в августе; таким образом, гнездовый наряд носится очень короткое время

Желтая трясогузка. Наряды: гнездовый, первый зимний, летний, зимний и т. д. Таким образом, взрослые птицы линяют два раза. В конце зимы — начале весны (январь — апрель) у них сменяются мелкое перо, малые и средние кроющие крыла, часть больших кроющих, некоторые второстепенные махи и внутренняя пара рулевых. Осенняя линька полная. Она начинается сменой маховых и рулевых перьев в начале июля, второстепенные маховые сменяются начиная с внутренних несколько позже — в середине июля, тогда же отрастают рулевые (тоже начиная с средних), в конце июля линька, как правило,

заканчивается. В июле— сентябре происходит линька молодых птиц из гнездового наряда в первый зимний; сменяются мелкое оперение на туловище и большая часть кроющих крыла. Следующая линька молодых в конце зимы.

Полевой конек. Полная линька старых птиц начинается уже в июле и захватывает август. У самцов к концу июля успевает смениться до половины мелкого пера; самок, оканчивающих линьку, добывали уже 22 июля. Частичная линька молодых птиц из гнездового наряда в зимний начинается в зависимости от времени их вылупления—с конца июля или с начала августа. В Казахстане основная масса молодых полевых коньков начинает линять со середины июля, как только совершенно отрастут и укрепятся маховые и рулевые перья. Начинается линька с плечевых перьев, темени и зоба и примерно в течение месяца заканчивается, более поздние птенцы имеют известную примесь перьев птенцового наряда еще и во время отлета. Маховые и рулевые перья во время этой линьки у молодых не сменяются. Вторая (частичная) линька происходит между мартом и апрелем.

Лесной конек. У старых птиц полная с конца июля и в августе, т. е. когда вторые выводки еще не разбились. Молодые первого вывода (частичная линька) линяют в конце июля, а второго вывода — в конце августа. Весенняя частичная линька, при которой маховые и рули остаются у молодых еще от гнездового наряда (средние рули, однако, как правило, сменяются, иногда меняются и все рули),— в январе—марте. В дальнейшем полная линька осенью и частичная весной.

Луговой конек. Полная линька взрослых птиц в августе — октябре. Молодые линяют из гнездового наряда в зимний в июле — октябре. Весной смена мелкого пера начинается в конце первой декады или в середине марта, интенсивная линька происходит во второй половине марта, кроме мелкого пера, в это время сменяются и самые внутренние второстепенные, заканчивается весенняя линька к концу апреля. В дальнейшем полная линька осенью и частичная весной

сем. Ткачиковые

Линька только у представителей рода собственно ткачиков происходит дважды: полная — осенью и частичная — весной. У остальных — одна годовая линька осенью, после размножения. Молодые птицы сменяют в первую осень полностью свое оперение на первый осенний наряд.

Домовый воробей. У взрослых птиц в году одна полная линька; она бывает в конце лета — в начале осени. Весенний брачный наряд образуется при обнашивании к весне окаямлений перьев зимнего наряда. Обнашивание перьев становится заметным уже в начале марта и в апреле оперение приобретает более яркую окраску. Время начала линьки довольно сильно колеблется, по-видимому, в зависимости от окончания гнездового периода различных особей и от наличия второй и даже третьей кладки, а также — в некоторой степени — и от географического распространения воробьев.

Линька оперения начинается сменой мелкого пера, затем — маховых и рулевых перьев; обычно смена мелкого пера, маховых и рулевых заканчивается одновременно или даже мелкое оперение заканчивает линьку последним. Маховые и рулевые сменяются от внутренних перьев к наружным. Окраска клюва сменяется по сезонам года- у самцов он зимой темнобурый, но, начиная с конца февраля, уже начинает темнеть, к концу марта приобретает черную блестящую окраску, которая держится в течение всего лета. Клюв зимой у молодых самцов вывода этого лета бурый — значительно светлей, чем у зимних взрослых самцов, но темнее, чем у самок. В конце марта первого года клюв молодых самцов/ приобретает черную окраску и их уже от взрослых птиц отличить по клюву невозможно. Молодые птицы сменяют гнездовый наряд на первый годовой в течение второй половины лета и осенью, в зависимости от времени вывода. У молодых птиц -1го вывода смена нарядов идет в июне — июле, у 2-го вывода — в августе. В окр. Москвы к 31 июля молодые первого вывода одевают первый зимний наряд.

Полевой воробей

Как и у домового воробья, одна линька в году: в конце лета — начале осени. Начинается линька сменой мелкого пера с середины июля — начала августа, вскоре же начинается смена и маховых и рулевых перьев. Но начало и конец линьки у отдельных экземпляров даже в одном районе довольно сильно колеблются. В одном районе можно встретить линных птиц, начиная с середины июля по октябрь. Заметных различий в сроках начала линьки в отдаленных друг от друга местностях не наблюдается.

Линька молодых птиц первого вывода из гнездового наряда в первый годовой происходит в июне — июле, второго — в августе, сентябре и даже в октябре (запоздавшие выводки).

Весенний наряд образуется вследствие обнашивания светлых окаймлений перьев зимнего наряда. Линька маховых и рулевых идет от внутренних перьев к наружным.

сем. Вьюрковые

Линька у взрослых — раз в году, полная, начинается после окончания или в конце периода размножения и продолжается примерно 2 месяца. Молодые сменяют мелкое оперение в первую осень жизни и тогда по окраске, как правило, не отличаются от взрослых.

Дубонос. Один раз в год, полная, в среднем с половины июня до начала или середины сентября. В середине или в конце июня сменяются третьестепенные маховые, затем в начале и середине июля — второстепенные. В конце июля от задних к передним начинают выпадать первостепенные маховые. В начале и середине августа у одних меняются 6-е—5-е перо, у других 2-е—1-е, у некоторых начинается линька рулевых (выпадает средняя пара). В конце месяца у большинства птиц все маховые новые, только первое и второе еще не полной величины; среди хвостовых перьев чаще — средние новые и большие, далее к краю новые недоросшие, крайние отсутствуют. В начале сентября у части птиц линька находится еще в этой стадии, у других совсем закончена. В середине месяца у всех взрослых птиц линька уже закончена.

Линька частичная у птенцов во взрослый наряд начинается в последних числах июля и в первых числах августа, когда спина теряет птенцовую пестроту, становится каштаново-бурой; в середине августа сменяется оперение груди и передней части брюха. В конце августа — и на остальной части брюха, на шее пробивается черный «галстук». В начале и середине сентября перелинивают перья головы и частично шеи. Еще в конце сентября у некоторых экземпляров черный «галстук» может быть не полностью развит. У некоторых молодых, видимо позднего вывода, можно наблюдать полный птенцовый наряд в середине августа.

Наседное пятно одно, большое; развивается только у самок в центре брюха. Перья наседного пятна начинают выпадать, по-видимому, в начале мая; с середины мая, весь июнь и большую часть июля наседное пятно имеет максимальные размеры. В конце месяца, в начале августа пятно начинает быстро зарастать, исчезая к середине — концу августа.

Зеленушка. Смена оперения происходит в той же последовательности, как и у всех вьюрковых. Начинается линька в первых числах июля. Молодые сменяют мелкое перо к началу сентября. К этому времени заканчивают линьку и взрослые птицы. Более яркая окраска у самцов весной происходит из-за обнашивания и стирания вершин мелких перьев, имеющих дымчатый оттенок.

Щегол. Щеглы линяют с обычной для всех вьюрковых последовательностью смены оперения, начиная с последних чисел июля. У молодых птиц процесс первой осенней линьки и получения оперения взрослых птиц иногда задерживается, и не вполне перелинявшие молодые щеглы, легко отличимые от взрослых наличием пестрин на груди и брюхе и отсутствием красного цвета вокруг клюва, встречаются до середины октября. У большинства же линька оканчивается к середине сентября.

Коноплянка. Один раз в год полная, в одинаковой последовательности смены оперения с остальными вьюрками. Яркое весеннее оперение самцы приобретают в

результате стирания и обнашивания вершин перьев на груди и на темени. Молодые заканчивают линьку в первый осенний наряд в середине сентября, у взрослых птиц окончание линьки в начале сентября.

Клест. Ввиду разновременного срока размножения сроки линьки молодых также неодновременны, все же у них частичная линька приходится, преимущественно, на май—октябрь, полная линька старых птиц — с июля по ноябрь.

Зяблик. В той же последовательности, как и у остальных вьюрковых. Яркая весенняя окраска самцов является результатом обнашивания вершин перьев к весне. Взрослые птицы начинают линьку почти одновременно с молодыми первого выводка — в начале июля и заканчивают ее к сентябрю. Изменение окраски клюва у самцов начинается с середины января и заканчивается к концу февраля (наблюдения в неволе).

сем. Пищуховые

Обыкновенная пищуха Молодые птицы линяют полностью в первый же год своей жизни; их линька начинается в июле и продолжается до начала сентября.

сем. Свиристелевые

Одна полная линька в году. У взрослых особей она происходит в октябре и ноябре. Молодые (частичная линька) начинают сменять птенцовый наряд на первый зимний, видимо, в конце августа. Сентябрьские экземпляры уже приобретают темное пятно на горле. Вылинивает в первую осень только мелкое оперение, а маховые и рулевые сохраняются до следующей осени.

сем. Оляпковые

Линька раз в году—в конце лета—в начале осени; молодые в первый год своей жизни осенью сменяют мелкое оперение гнездового наряда.

У взрослых птиц одна полная линька в год – в конце лета—начале осени. Особи, начавшие сменять мелкое перо, встречаются уже в конце июня, в августе идет массовая линька, и одиночные особи, заканчивающие линьку, встречаются еще в сентябре. Молодые сменяют птенцовый наряд на первый осенний также в июле—сентябре, причем у них линяет только мелкое перо, малые и средние кроющие крыла и от двух до четырех внутренних перьев больших кроющих крыла. Остальное оперение сменяется в следующем году при первой полной осенней линьке во взрослый наряд.

Сем. Корольковые

Одна линька в году—осенью. Молодые птицы в первую осень жизни частично сменяют свой наряд—мелкое оперение. У взрослых птиц полная линька раз в году осенью в августе—сентябре. Молодые птицы в первую осень жизни линяют частично, сменяя мелкое оперение и средние и малые верхние кроющие крыла.

Сем. Жаворонковые

Линька раз в году, после гнездового периода. Молодые сменяют гнездовое перо на первое осеннее, сходное с оперением взрослых, в конце лета — начале осени.

Птенцы полевого жаворонка имеют неполный пуховой покров-эмбриональный наряд, сменяющийся в результате эмбриональной линьки гнездовым нарядом из перьев, который в свою очередь, после выхода из гнезда, полностью заменяется первым взрослым — годовым нарядом к осени первого года. С этих пор у взрослых жаворонков полная линька происходит раз в год в конце июля — августа.

Продуктивная энергия линьки

Проблемы измерения. Во время линьки старые перья выпадают и вырастают новые. Содержание энергии в синтезированном пере (23 кДж/г) очень невелико по сравнению с суточным метаболизмом птицы, и поэтому если бы эффективность синтеза оперения была около 70 %, как при синтезе других тканей, затраты энергии на линьку то были бы пренебрежимо малы. В.Р.Дольник (1967) обнаружил на 13 видах воробьиных, что затраты энергии на линьку необычайно велики—они составляют несколько сот кДж/г. Он предположил, что смена оперения - только

небольшая часть процессов, связанных с усиленным катаболизмом протеинов. Ясно, что дополнительный расход продуктивной энергии на линьку должен как-то учитываться при расчетах бюджетов энергии птиц. Некоторые авторы выявили увеличение мощности базального метаболизма во время линьки на 9-48 %, но другие авторы этого не обнаружили. Позднее стало ясно, в чем дело: высокий метаболизм сопровождает только начальную часть линьки. Вторая половина линьки может протекать без повышения метаболизма, и именно тогда на теле птицы видно много оканчивающих рост перьев; это состояние ошибочно и принимали за «разгар» линьки.

Предположение о том, что расход энергии во время линьки вызван ухудшением теплоизолирующих свойств оперения, оказалось недостаточным. Прямые измерения показали, что и в термонеutralной зоне линяющие птицы имеют повышенный метаболизм. Измерения метаболизированной энергии во время линьки и сравнение ее величины в это время с величиной до и после линьки также показали возрастание метаболизма, причем на большую величину, чем возрастание базального метаболизма на 20- 30 %. Было сделано предположение, что процесс, требующий повышенного потребления энергии пищи во время линьки - это добывание двух незаменимых аминокислот — цистина и цистеина, содержание которых в пере в 2,5 раза выше, чем протеина животной пищи, и в 5 раз выше, чем в протеинах растительной пищи. Приведено также много косвенных аргументов в пользу того, что линька сопровождается мощным увеличением катаболизма протеинов.

Эта гипотеза открывает путь расчета затрат энергии на линьку, когда известны масса сменяемого оперения и содержание цистина и цистеина в пище.

Параллельное сопоставление значений продуктивной энергии линьки, предсказываемых данным методом, дало хорошее совпадение с измерениями продуктивной энергии линьки по метаболизированной энергии у нескольких зерноядных воробьиных птиц.

Энергетическая цена синтеза оперения. Согласно цистин-цистеиновой гипотезе, эта цена составляет около 449 кДж/г синтезируемого оперения у птиц, линяющих на растительной диете, и около 239 кДж/г у птиц, линяющих на жировой диете.

Современные экспериментальные оценки затрат продуктивной энергии на синтез 1 г пера у зерноядных воробьиных птиц приведены в таблице.

Продуктивная энергия синтеза оперения кДж/г у некоторых птиц по разным методам оценки

Вид, возраст	По метаболизированной энергии	По базальному метаболизму	По содержанию цистина и цистеина
<i>Fringilla coelebs</i> , ad	419	230	449
Тот же, juv	454	-	428
<i>Passer domeiticus</i> , ad, juv	480	-	447
Тот же, ad	456	-	448
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	-	505	-
Среднее значение	452	368	443

В среднем оценки, полученные всеми 3 методами (по базальному метаболизму, метаболизированной энергии и цистин- цистеиновому методу), хорошо сходятся между собой, особенно если учесть, что первый метод может недооценивать величину затрат энергии, так как не охватывает полный суточный цикл.

Высокий уровень метаболизма линяющих птиц объясняется необходимостью дополнительного поступления белков пищи. высокий их катаболизм открывает возможность извлечения для синтеза кератинов незаменимых аминокислот цистина и цистеина. При переработке избыточного количества пищи выделяется и избыточная энергия, которая должна быть рассеяна путем усиления теплоотдачи. Иными словами, в период линьки, несмотря на некоторое переживание оперения, не только не возникают проблемы сохранения тепла, но появляется необходимость его рассеивания; повышение температуры тела птиц, характерное для этого периода, видимо, представляет собой адаптацию к увеличению теплоотдачи.

В связи с усилением белкового обмена возникает еще одна существенная особенность линного состояния птиц. Катаболизм белков остается высоким и в ночное время, когда птицы питаются. Поэтому происходит утилизация протеинов. Подсчитано, что общее количество белков тела, катаболизированное за время линьки, больше, чем их общая масса в теле. Иными словами, в течение линьки происходит обновление большинства белков тела. Линька, таким образом, представляется периодом, когда не только обновляется оперение, но и проходит общая репродукция организма. Поэтому во время миграции и зимой, когда затрудняется получение богатой белком пищи, процесс обновления белков тела может происходить с малой интенсивностью, что экологически выгодно.

Все эти «дополнительные» процессы оказываются не менее важными, чем собственно линька. Так, у чечевицы собственно **линька** происходит зимой, после завершения миграции, и сопровождается очень небольшими затратами энергии. Однако, в конце периода размножения эти птицы проявляют признаки «линного состояния», в частности их энергообмен повышается до уровня линяющих птиц. Чечевица — исключительно растительноядный вид, содержание цистина и цистеина в ее корме крайне низкое, что определяет длительность сроков линьки. С другой стороны, ранний отлет этого дальнего мигранта ограничивает возможную длительность линьки, что, видимо, и определило «перенос» линьки на зимнее время. Не исключено, во время летнего «линного состояния» происходит аккумуляция серосодержащих аминокислот, которые позднее используются во время собственной линьки.

Высокие энергозатраты на линьку экологически компенсируются и другим путем. У зябликов, например, экономия энергии на терморегуляцию зимой, обеспеченная высокой теплоизоляцией нового оперения (1255— 3674 кДж), вполне сопоставима с затратами энергии на линьку.

Интересно, что у совы *Asio otus* при питании мышами продуктивная энергия линьки равна 86 кДж/г оперения при оценке по базальному метаболизму и 89,6 кДж/г - при оценке по метаболизированной энергии. Это явно ниже, чем у зерноядных, но и ниже значения, предсказываемого цистин-цистеиновым методом. Активность сов снижается на 55 % в середине линьки, следовательно, учитывая экономию энергии активности, цена линьки повышается до 172 кДж/г. Содержание цистина и цистеина в протеине мышей неизвестно. Если оно выше уровня, принятого для животных протеинов, или если совы способны извлекать эти аминокислоты из волосяных сумок мышьиной шерсти, то цена их линьки должна быть ниже 239 кДж/г.

С другой стороны, высокий уровень энергозатрат, свойственный периоду линьки, особенно ее первой половине, когда идет усиленный катаболизм белков, выступает как фактор, определяющий энергетическую невыгодность, а подчас и невозможность совмещения линьки с другими жизненными процессами, связанными с повышением затрат

энергии (размножение, миграции). Отсюда возникает проблема регуляции линьки, обеспечивающей такие сроки ее начала и окончания (а соответственно и скорости), при которых протекание размножения линьки и миграций соответствовало бы конкретным экологическим условиям.

Наиболее общий принцип регуляции линьки, как и других периодических явлений в жизни птиц,—использование как внешнего фактора, синхронизирующего связанные с линькой физиологические изменения в организме с астрономическим календарем и конкретными условиями в каждом районе. Однако многообразие экологических условий и наличие разных типов линек существенно усложняет характер фотопериодической регуляции линьки и взаимодействие фотопериода с другими формами контроля линьки (гормональный фон в организме, прямое влияние ряда внешних условий и др.). У большинства видов птиц имеется единственная послебрачная линька, в результате которой к началу зимнего периода формируется оперение с наиболее высокими теплоизолирующими свойствами. У некоторых видов имеется дополнительная предбрачная линька, чаще всего — неполная, во время которой осуществляется восстановление теплоизолирующих свойств покровов к началу сезона размножения (например, у многих северных видов, зимующих в тропиках), а у ряда форм — формирование брачного оперения или сезонной смены покровительственной окраски. Предбрачная линька у большинства видов начинается перед миграцией, регулируется тем же комплексом физиологических процессов, которые определяют активацию гонад и развитие весеннего миграционного состояния; у многих видов это происходит при ведущем влиянии фотопериодической стимуляции. В экспериментах частичную смену оперения, подобную предбрачной, удавалось вызвать искусственно, подвергая птиц поздней осенью или зимой действию удлиненного светового дня.

Послебрачная линька происходит, как правило, в наиболее благоприятное время года, когда птицы обеспечены обильной пищей, в том числе и животной (на питание животной пищей в это время переходят и многие зерноядные птицы). Разнообразие экологических условий в разных географических районах, а также частичная десинхронизация размножения, свойственная популяциям многих видов, сильно усложняют характер фотопериодической регуляции послебрачной линьки. Виды птиц с единственной послебрачной линькой в экспериментальных условиях отвечают на укорочение светового дня в период половой активности регрессией гонад и началом линьки. Долгое выдерживание на длинном световом дне приводит к таким же результатам. Увеличение светового дня во время линьки нередко вызывает ее продление, а укорочение—ускорение линьки и укорочение ее сроков.

Содержание птиц в условиях постоянного фотопериода более четко выявляет **эндогенную составляющую циклов линьки**. Так, длительное содержание птиц в условиях короткого (9 ч и меньше) дня вызывало у ряда видов умеренной зоны нарушения естественных сроков линьки и ее регулярности. Такие виды, как зарянка, овсянка-юно, беловенечная зонотрихия, более года не линяли вообще; в зависимости от месяца, с которого птиц переводили на короткий день, иногда проявлялись нерегулярные линьки. В таких же условиях серые славки, зимующие южнее экватора, а потому не сталкивающиеся с коротким днем в природе, в течение более чем годового опыта не меняли периодичности линьки. На фотопериоде 12С12Т три мигрирующих вида пеночек в течение более двух лет сохраняли естественные сроки линьки; так же реагировали на эти условия дрозды-белобровики, живущие в Западной Европе оседло. Вообще на фотопериоде, близком к весеннему или летнему многие виды птиц, по крайней мере, в течение года сохраняли естественный ритм линек, после чего начинались нарушения. В целом экспериментальные данные трудно трактовать однозначно: они показывают сложную картину **фотопериодической регуляции линьки**, при которой различные виды проявляют подчас разную реакцию. Несомненно, имеет место различная реакция организма на действие того или иного типа фотопериода, определяемая, с одной стороны, сезонными изменениями

чувствительности организма к этому фактору, а с другой — изменениями функциональной активности эндокринных желез, гормоны которых прямо или косвенно участвуют в регуляции линьки.

Наиболее общее представление о роли фотопериода в регуляции послебрачной линьки получено в обширных экспериментах с зябликами, проведенных на Орнитологической станции Зоологического института РАН на Куршской косе. В этих экспериментах различные группы птиц подвергались воздействию разных фотопериодов, причем даты включения экспериментальных фотопериодов варьировали по отношению к срокам начала естественной фотостимуляции и окончания периода унифакториальной фазы фотопериодического контроля весеннего состояния²⁹. Различия в сроках наступления и сложный и закономерный характер изменений метаболизма, отражающих глубину перестройки обменных процессов, сопровождающих смену оперения и в значительной мере предшествующих им.

Сравнение уровня метаболизированной энергии при разных температурах среды до линьки, на различных ее этапах и по окончании показало, что **с началом линьки общий уровень метаболизма резко возрастает**, по мере протекания линьки этот показатель постепенно снижается. При этом повышение метаболизма захватывает и термонеутральную зону, в которой энергозатраты не связаны с терморегуляторными процессами. Более того, крутизна наклона кривых, характеризующая теплопроводность покровов, остается одинаковой на всех стадиях линьки. После линьки уровень метаболизированной энергии при низких температурах несколько (на 6,28 кДж/сут) ниже, чем до линьки. Это объясняется лучшими теплоизолирующими качествами нового оперения, обеспечивающими экономию энергии, равную примерно 10 % суточной метаболизированной энергии. Замечательно, что расход продуктивной **энергии начинается** примерно за неделю до начала синтеза оперения и заканчивается в то время, когда индекс регенерации оперения еще очень высок и часть перьев еще находится в трубочках. Из данных опытов видно, что продуктивная энергия линьки (площадь фигуры Б) составляет при естественных температурных условиях у взрослых зябляков 1008 кДж на птицу. У птиц, содержащихся в термостате при температуре 26 °С (термонеутральная зона), эта величина составила 586 кДж на птицу, что соответствует показателю чистой продуктивной энергии линьки.

Затраты на терморегуляцию при продолжительности расхода энергии в 70 дней составляют у контрольных птиц 5,97 кДж/сут, а у птиц, содержащихся при 7 °С, — 7,94 кДж/сут. Эти данные вполне сравнимы с разностью метаболизированной энергии до линьки и после нее (6,28 кДж/сут), что также говорит о несущественном понижении теплоизолирующих свойств оперения у линяющих птиц.

Все эти данные свидетельствуют, что терморегуляторные затраты энергии во время линьки существенно не возрастают по сравнению с дугами сезонами. Можно полагать, что повышение общих затрат продуктивной энергии связано с самим процессом линьки.

С энергетической точки зрения собственно синтез пера не оправдывает экспериментально регистрируемых величин возрастания энергозатрат. Так, у взрослых зябляков при полной послебрачной линьке образуется 1400 мг пера, а у молодых при частичной постювенийной линьке — 850 мг. Простой расчет показывает, что при калорийности кератинов 23 кДж/г затраты энергии на синтез оперения составляют у взрослых зябляков 32 кДж, а у молодых 20 кДж на птицу. Это намного меньше чистой энергии линьки. Следовательно, основная энергия затрачивается на другие метаболические процессы.

²⁹ Унифакторная фаза — период, в течение которого развитие гонад и весеннего миграционного состояния контролируется только фотопериодом. У зябляков на Куршской косе сроки окончания этого периода совпадают с прибытием на места размножения (начало мая).

Уже отмечалось, что период линьки характеризуется резким усилением белкового обмена. Это определяется тем, что для кератинов необходимо относительно большое количество серосодержащих аминокислот **цистина и цистеина**: их количество в составе пера составляет около 7—8% от веса белков. Содержание же этих незаменимых аминокислот в пище значительно ниже: в семенах растений примерно 1,5 г, а в животных кормах около 3 г на 100 г белка. Необходимость извлечения потребного количества цистина и цистеина представляет собой главную причину усиления белкового обмена, увеличения потребления пищи и возрастания ¹энергозатрат во время линьки. Подсчитано, что для получения серосодержащих аминокислот в количестве, обеспечивающем полную смену оперения при послебрачной линьке у взрослых зябликов, птицам необходимо утилизировать сверх обычного около 58 г пищи; дополнительный расход энергии на аккумуляцию цистина и цистеина составит при этом 585,3 кДж. Метаболическим регулятором увеличения потребления пищи во время линьки, видимо, служит изменение содержания сахара в крови. Начало линьки не стимулируется конкретной величиной фотопериода в предшествующий линьке сезон, а отсчитывается как определенное число дней от времени весеннего действия фотопериода. Иными словами, в основе регуляции сроков линьки лежит эндогенная программа, которая приводится в соответствие с конкретными условиями в момент окончания унифакториальной фазы фотопериодического контроля весеннего состояния. При этом сроки начала и окончания линьки фиксированы в этой программе самостоятельно; у зяблика послебрачная линька начинается через 47 дней и заканчивается через 137 дней после окончания фазы унифакториального контроля. Раздельный отсчет сроков начала и окончания линьки имеет важное значение как фактор, определяющий одновременное окончание линьки у всех особей в популяции независимо от различий в начале ее, вызванных синхронизацией размножения. Таким образом, создается одновременная готовность популяции к миграции — явлению, при котором десинхронизация невозможна. Такой тип фотопериодической регуляции определяет экологически выгодные общие сроки начала и окончания линьки. Отмеченная в экспериментах возможность регуляции линьки непосредственным воздействием фотопериода в природе, видимо, выступает как механизм «подстройки» сроков и скорости линьки у особей, размножение которых по разным причинам окончилось раньше или позднее средних сроков. В рассмотренных выше экспериментах с зябликами было выяснено, что в начале линьки скорость ее увеличивается действием коротких фотопериодов и не поддается влиянию удлинения светового дня. Вторая половина линьки, напротив, не подвержена регуляции короткими фотопериодами, зато замедляется действием длинных. Это означает, что в природе птицы, закончившие размножение и начавшие линьку раньше (при, более длинных фотопериодах), будут линять медленнее, а начавшие линьку позднее — пройдут в более сжатые сроки (действие укороченного фотопериода). Возможно, такой тип контроля представляет собой дополнительный механизм синхронизации индивидуальных годовых циклов на рубеже окончания линьки и начала развития миграционного состояния. Это тем более вероятно, что вторая половина линьки, отличающаяся относительно малым расходом энергии, открывает возможность, совмещения ее с началом развития миграционного состояния. Непосредственный эффект влияния фотопериода реализуется в этом случае через систему эндокринного контроля линьки.

У большинства птиц нормальная послебрачная линька начинается на фазе регрессии гонад и уменьшения уровня половых гормонов в крови. У птиц, не нашедших пары или потерявших кладку, линька может начаться раньше, чем у нормально размножающихся особей; напротив, особи, размножение которых: затянулось, линяют позднее, чем основная часть популяции. У некоторых видов продолжительная линька прерывается на время размножения. Такое явление описано для ряда птиц аридных районов, когда выпадение осадков стимулирует начало нерегулярного размножения (галапагосские вьюрки, некоторые виды сухих пустынь Австралии и др.). У некоторых

тропических морских птиц с продолжительным сроком смены оперения начало гнездования также может прерывать линьку. Во всех описанных ситуациях обнаруживается обратная зависимость между количеством половых гормонов в крови и интенсивностью процессов линьки.

На основе этих данных логично предположить, что взаимоисключение послебрачной линьки и размножения основывается на ингибирующем действии половых гормонов на линьку.

Опыты с кастрацией птиц до известной степени подтверждают это предположение, хотя результаты их несколько противоречивы, и у многих диких птиц (домовый воробей, зяблик, золотовенечная зонотрихия) кастрация не влияла на сроки протекания линьки. У домашних голубей кастрированные особи начинали линять несколько раньше, чем сексуально активные; у домашних кур и уток после кастрации может возникать более или менее продолжительное состояние линьки; введение экзогенных половых гормонов подавляет ее. При длинных циклах линьки кастраты пики ее совпадали с таковыми у размножающих кур, что свидетельствует о сохранении эндогенного ритма линьки и вне воздействия половых гормонов.

Экспериментальное введение экзогенных андрогенов замедляло или останавливало линьку у домашних голубей, кур, канареек, домовых воробьев и некоторых других птиц. Эти опыты убедительно показывают ингибирующее действие половых стероидов на линьку у видов, у которых ее естественные сроки не совмещаются с размножением.

Гипофизэктомия оказывает на линьку влияние, сходное с кастрацией, обнаруживая одновременно эффект гипотиреоидности (уменьшение величины и нарушения формы бородок пера); тот же эффект наблюдается при фармакологическом блокировании секреторной активности гипофиза. Эти эксперименты показывают, что влияние гонадотропного гормона на линьку осуществляется не прямым путем, а через изменение уровня половых стероидов.

В целом экспериментальные данные говорят об отсутствии прямого влияния половых гормонов и гонадотропинов на сроки линьки; имеет место лишь подавление уже начавшейся линьки высоким уровнем этих гормонов. Видимо, несовпадение сроков линьки и размножения, отмеченное выше, определяется иными регуляторными механизмами. У ряда видов (вороны, дневные хищники и др.) сроки размножения и линьки в какой-то степени нормированы и разнесены во времени.

Имеются относительно небольшие и несколько противоречивые данные о роли других гормонов в регуляции линьки. В частности, показано, что введение пролактина в чистом виде комбинации с АКТГ может замедлять или даже полностью ингибировать линьку (куры, голуби, зяблики и некоторые др.). Аналогичное действие оказывает экзогенный дезоксикортикостерон. Учитывая, что гипофизарно-адреналовая система активируется как при размножении, так и в период миграционного состояния, можно предполагать участие этого комплекса в интеграции годовых циклов, в частности и линьки.

Наиболее непосредственное отношение к регуляции процессов, связанных с линькой, имеет функция щитовидной железы. Ранее считали установленным, что естественная послебрачная линька вызывается прямым действием гормона этой же железы тироксина. Б. М. Завадовский еще в 1927 г. показал, что с вливание курам экстракта щитовидной железы вызывает линьку; позднее это было подтверждено в опытах с другими видами. Введение чистого тироксина вызывает тот же эффект. Удаление щитовидной железы обычно тормозит линьку. Однако в ряде случаев прямого влияния щитовидной линьки не прослеживается. У некоторых видов отмечено повышение активности щитовидной железы перед линькой, у других — во время ее; у ряда видов вообще не отмечено совпадения этих циклов. В опытах со скворцами удаление щитовидной железы за 3 месяца до нормальной линьки вело к тому, что птицы не линяли совсем; птицы, тиреоэктомизированные за 2 месяца до этого срока, начали

линьку с опозданием на несколько недель; тиреоэктомию, проведенную за 1 месяц до линьки, практически не сказывалась на сроках ее начала, но оперированные птицы линяли быстрее. Удаление щитовидной железы у линяющих птиц обычно не вызывает немедленного прекращения линьки, чаще — лишь ее замедление; аналогично действует фармакологическая блокада щитовидной железы. Установлено, что эффект воздействия экзогенного тироксина тоже зависит от времени его применения относительно сроков нормальной линьки: применение тироксина вскоре после естественной линьки может вообще не оказать линного действия; наивысший эффект наблюдается при введении тироксина через несколько месяцев после естественной сезонной линьки.

В результате многосторонних экспериментальных исследований в настоящее время считают, что тироксин необходим для регуляции подготовительных метаболических процессов, предшествующих началу смены оперения. Во время собственно линьки роль тироксина менее значительна; линька может проходить и при низком уровне секреции этого гормона на основе эндогенной программы. Роль последней отчетливо выявляется в экспериментах: зяблики, естественная линька которых была ускорена введением тироксина, завершили линьку на 40—50 дней раньше срока; у них началась вторая полная линька, которая протекала очень бурно и закончилась в естественный для этого вида срок. Таким образом, прежние представления о роли гормона щитовидной железы в регуляции линьки в настоящее время детализированы и связываются с первостепенным значением тироксина в контроле протекания метаболических процессов, составляющих сущность этого сезонного состояния. В этом смысле щитовидная железа сохраняет свою генеральную функцию регуляции энергетического обмена и в период линьки. Участие тироксина в регуляции конкретных сроков линьки определяется влиянием ряда факторов на активность щитовидной железы.

Щитовидная железа находится в функциональном взаимодействии с комплексом гормонов полового цикла. Активность гонад повышается нормальным уровнем функционирования щитовидной железы: птиц с удаленной щитовидной железой регистрировалась инволюция гонад; введение экзогенного тироксина сексуально неактивным птицам вызывало развитие гонад и вторичных половых признаков. С другой стороны, половые гормоны могут ингибировать активность щитовидной железы у кастрированных птиц отмечалось усиление продукции тиреотропного гормона аденогипофиза (явление, специфическое у птиц). Эти данные удовлетворительно объясняют механизм приурочивания послебрачной линьки к концу размножения. Предбрачная линька, как уже говорилось, прямо регулируется фотопериодом и идет на фоне высокой активности как щитовидной железы, так и гонад.

В некоторой степени активность щитовидной железы регулируется длительностью фотопериода. Помимо контролируемых световым режимом общих сезонных циклов активности, функция железы может в известных пределах меняться под влиянием конкретных изменений фотопериода в эксперименте. При этом в различные фазы годового цикла уровень секреции тироксина может по-разному зависеть от длины светового дня. Во второй половине года секреция тироксина, видимо, усиливается короткими фотопериодами, а в первой половине года — длинными. Вызванное изменением длины светового дня усиление секреции тироксина может быть достаточным для стимуляции частичной линьки или усиления уже начавшейся послебрачной линьки. Вероятно, в этом состоит один из конкретных механизмов синхронизации окончания послебрачной линьки, о чем говорилось выше.

Щитовидная железа чувствительна к действию температуры среды. Снижение, температуры во все сезоны года вызывает усиление секреции тироксина. В экспериментальных условиях зяблики, содержащиеся при низкой (7 °С) температуре, начали линять на 7 дней раньше срока; скорость линьки в первой ее половине была низкой, что компенсировалось более бурным прохождением второй половины линьки. У

птиц, содержавшихся при высокой (26 °C) температуре, линька началась с пятидневным опозданием ускоренной сменой пера; во второй половине линного периода скорость линьки снизилась. В результате таких различий в ходе линьки сроки окончания смены оперения в обеих экспериментальных группах совпали с контрольной. Эти опыты показывают, что в природных условиях одним из механизмов «подстройки» сроков линьки синхронизации ее окончания может быть реакция щитовидной железы на температуру.

Показано влияние на сроки и характер линьки других факторов среды, в частности стрессовых ситуаций («линька испуга» и др). Существенное влияние на линьку могут оказать количество и качество корма. В экспериментальных условиях уменьшение рациона вызывало прекращение яйцекладки и бурную линьку у кур. Ограничение корма у певчих птиц, содержащих в клетках, напротив, часто вызывало хроническую задержку линьки. Обеднение пищи белками тормозило линьку у воробьев и ряда других видов диких птиц. И в этих случаях механизм влияния внешних факторов на линьку может опосредоваться через изменение функции щитовидной железы.

Контроль линьки под влиянием конкретного состояния среды имеет особое значение

Физиология и регуляция линьки

Смена оперения — наиболее заметное явление при линьке-, однако, линька как сезонное состояние не ограничивается выпадением перьев и развитием на их месте новых. Не говоря уже том, что при линьке происходит смена и других роговых покровных образований (ороговевший слой эпителия, чешуи и когти задних конечностей, роговые пластины на клюве), организм птиц претерпевает и другие изменения, затрагивающие многие стороны физиологии, специфические для этого периода. Можно поэтому говорить о линьке, как об определенном сезонном состоянии, характеризующемся специфическими особенностями морфогенеза, метаболизма, гормональной активности, обладающие определенным адаптивным значением в общем годовом цикле жизнедеятельности птиц.

С точки зрения физиологии линька также характеризуется строго определенными особенностями. Так, в период линьки происходят существенные изменения состава тканей и органов. Содержание жира в теле в это время резко снижается до минимального в годовом цикле уровня. Напротив, сырая нежирная масса тела (масса тела за вычетом жира) в этот период более высока, чем до линьки и после нее, что в первую очередь определяется увеличением количества воды, достигающего наиболее высокого уровня в годовом цикле. При этом на протяжении линьки количество воды в теле изменяется параллельно интенсивности смены оперения. Перед линькой увеличивается количество белков — они составляют около двух третей сухой нежирной массы тела. В начальном периоде линьки количество белков в теле снижается, во второй ее половине происходит восстановление их содержания до исходного уровня.

Соответственно этим изменениям меняется и относительная роль различных веществ в общем энергетическом балансе организма. Роль гликогена в энергетике, как и в другие сезоны, остается относительно небольшой: расщепление гликогена покрывает примерно 3—6 % ночных энергетических затрат. Роль жира, обеспечивающего в другие сезоны до 90—95 % ночных затрат - энергии, снижается; во время линьки окисление жиров скрывает лишь от 30 до 70 % общих энергозатрат. Значение белкового метаболизма, напротив, заметно возрастает: расщепление протеинов обеспечивает 35—70 % ночного расхода энергии.

Общий уровень энергозатрат в период линьки заметно повышается. Потребление кислорода линяющими птицами может увеличиваться на 30—50% по сравнению с другими периодами. Энергетическая стоимость линьки, определенная у 15 видов воробьинообразных

птиц, составляет 540—2595 кДж. Как общие энергозатраты на линьку, так и степень повышения обмена веществ могут существенно отличаться у разных видов.

Продолжительность линьки и распределение суммарных энергозатрат во времени отличаются у птиц с разной биологией. Так, оседлые виды линяют, как правило, «экстенсивно» — линька более продолжительна, но ежесуточные затраты энергии относительно невелики; перелетные птицы характеризуются «интенсивной» линькой, проходящей в укороченные сроки, но с большими ежесуточными энергозатратами. Это относится и к близким видам: например, у оседлой обыкновенной овсянки уровень метаболизма во время линьки повышается на 14 %, а у перелетной садовой овсянки *E. hortulana* — на 26 %. Отмечено, что температура тела линяющих птиц повышаете 0,8—1,0 °С по сравнению с нормой, что также говорит об устойчивом повышении метаболизма.

Общее повышение уровня энергетического обмена в организме птиц во время линьки, а особенно — повышение температуры тела в этот период нередко рассматривают как приспособление, направленное на компенсацию усиливающихся потерь тепла, связанных с общим изреживанием теплоизолирующих покровов и развитием сети поверхностных кровеносных сосудов на линяющих участках кожи. Однако по более точным данным причины повышенного—метаболизма в этот период более сложны. Тщательное исследование энергетики и различных метаболизма линяющих зябликов, проведенное на орнитологической станции ЗИН РАН в пос. Рыбачий выявили для видов, распространенных в экваториальной зоне, где исключается регулирующее действие сезонных фотопериодических циклов. В этих условиях линька часто регулируется четкой эндогенной программой и наступает ежегодно в определенные сроки независимо от хода размножения, если последнее регулируется непериодическими условиями среды. Так, в аридных областях внутренней Австралии сезонная линька у многих видов птиц строго периодична и длится более продолжительное время, чем на побережье (адаптация к меньшему напряжению энергозатрат). Линька в таких условиях может совпадать с активным состоянием гонад, если нерегулярно выпадающие дожди прерывают длительную засуху во время уже начавшейся линьки. У некоторых видов такая ситуация ведет к перерыву линьки, но многие продолжают ее. То же отмечено у некоторых обитателей аридных районов Африки. В Сингапуре, при весьма постоянных условиях климата на протяжении года, сезонность линьки у желтобрюхого бюльбюля (массовый вид этих мест) выражена весьма отчетливо. При этом линька частично совмещается с размножением (также сезонным), но пик ее приходится на период, когда размножение окончено. Сроки наиболее интенсивной линьки совпадают с периодом наибольшего обилия животных кормов.

В целом схема регуляции линьки у птиц очень сложна. В основе ее лежит четкая эндогенная программа, которая у подавляющего большинства видов синхронизируется с календарным действием фотопериода. Синхронизация происходит один раз в год, в период «окончания фазы унифакториального контроля весеннего состояния; в дальнейшем сроки начала и окончания послебрачной линьки отсчитываются автоматически свободным ходом биологических часов. Эта программа дополнительно корректируется после окончания периода размножения действием длины светового дня, а может быть, и температуры. Сложная система взаимодействия разных эндокринных желез, действующая на фоне сезонно меняющейся чувствительности организма - разным группам гормонов и самой эндокринной системы к влиянию внешних факторов, создает предпосылки к возникновению большого разнообразия сроков линьки, ее соотношения с другими сезонными явлениями и конкретных механизмов контроля ее протекания. Такое многообразие соответствует широкой адаптивной радиации в пределах класса и придает четкий приспособительный смысл характеру линьки каждого отдельного вида.

Гормональный контроль линьки.

Формирование оперения — сложный процесс реализации наследственных свойств перообразующей ткани под комплексным гормональным контролем. При этом характер гормонального воздействия меняется в разные фазы перообразовательного процесса, в разном возрасте и у птиц разных видов.

На каждой птерилии образуются характерные для нее перья, что отражает наследственные свойства разных перьевых фолликулов (маховые вырастают лишь на определенных участках крыла и т.п.). Дифференцировка перьевого зачатка, образование окраски развивающегося пера и его нормальный рост возможны лишь при достаточном количестве гормона щитовидной железы (он в числе других факторов обеспечивает необходимый для перообразования уровень обмена веществ).

Как показали разнообразные опыты по кастрации, перерезке протоков половых желез и введению половых гормонов, у многих мелких воробьиных птиц (зяблики, клесты, снегири, воробьи и др.) и возможно, дятлов половые гормоны не оказывают влияния на формирование окраски оперения (но у части видов сказываются на окраске клюва).

Сезонные изменения окраски оперения озерных чаек, вероятно, определяются влиянием половых гормонов. Ярко окрашенные, измененной формы перья брачного наряда самцов турухтанов развиваются под воздействием гормона семенников. Однако у уток и многих куриных (куры, фазаны, серая куропатка и др.) окраска самцов нейтральна: она развивается у кастрированных самцов и у кастрированных самок. Окраска самок формируется под воздействием женского полового гормона. При высокой концентрации в крови мужского полового гормона часть его, видимо, трансформируется в женский половой гормон, обуславливая формирование у селезней уток самочьего наряда во время полной годовой линьки. Влияние половых гормонов реализуется лишь при определенном уровне метаболизма, обеспечиваемого гормоном щитовидной железы. На развитие зимнего наряда белых куропаток половые гормоны влияния не оказывают. Таким образом, роль половых гормонов в формировании оперения и его окраски в разных группах птиц весьма различна.

Как уже говорилось, изменения внешней среды воспринимаются нервной системой и трансформируются секреторной деятельностью гипофиза, гормоны которого влияют на деятельность других желез внутренней секреции. Этот нейрогуморальный механизм действует у всех птиц (как и у млекопитающих), обуславливая периодичность всех этапов жизненного цикла. Но вариации взаимоотношений отдельных компонентов в пределах этого общего нейрогуморального метаболизма обуславливают разнообразие и специфические для отдельных видов или групп видов сроки и характер линьки, ее соотношение с размножением и миграциями. Дальнейшие исследования этого разнообразия в классе птиц представляют несомненный интерес.

В заключение приведем несколько примеров последовательности приобретаемых нарядов.

Полевой жаворонок. Эмбриональный наряд — гнездовая линька — гнездовой (юношеский) наряд — полная послегнездовая линька — годовой наряд — *полная годовая* линька — годовой наряд и т. п.

Серая ворона Эмбриональный наряд — гнездовая линька — гнездовой наряд — частичная послегнездовая линька — комбинированный годовой наряд — полная гнездовая линька — годовой наряд и т. д.

Белая трясогузка Эмбриональный наряд — гнездовая линька — гнездовой наряд — частичная послегнездовая линька — комбинированный годовой наряд — частичная предбрачная линька — комбинированный брачный наряд — полная годовая линька — годовой наряд — частичная предбрачная линька — комбинированный брачный наряд — полная годовая линька — годовой наряд и т. д.

Большой пестрый дятел Эмбрионального наряда нет; гнездовой наряд — полная послегнездовая линька — годовой наряд — полная годовая линька — годовой наряд и т. д.

Беркут Эмбриональный наряд — гнездовая линька — гнездовой наряд — полная годовая линька (не успевает смениться часть маховых; второе лето жизни - годовалая птица)—первый переходный наряд — полная годовая линька (третье лето жизни—двухлетняя птица)—второй переходный наряд —полная годовая линька (трехлетняя птица) - годовой наряд (окончательный; у части особей, видимо приобретается в четырех- и даже пятилетнем возрасте)—годовая линька — годовой наряд и т. д.

Чибис Эмбриональный наряд —юношеская линька — юношеский наряд — частичная послегнездовая линька — комбинированный годовой наряд— частичная предбрачная линька — комбинированный брачный наряд — полная годовая линька— годовой наряд — частичная предбрачная линька — комбинированный брачный наряд — полная годовая линька —годовой наряд и т. д.

Серебристая чайка Эмбриональный наряд—юношеская линька — юношеский наряд —частичная послегнездовая линька — комбинированный первый зимний наряд — частичная предбрачная линька — комбинированный первый брачный наряд — полная годовая линька — второй зимний (годовой) наряд — частичная предбрачная линька — комбинированный второй брачный наряд — полная годовая линька —третий зимний наряд—частичная предбрачная линька — комбинированный третий брачный наряд — полная годовая линька — четвертый зимний наряд —частичная предбрачная линька — четвертый комбинированный брачный наряд (окончательный, но у части птиц он формируется лишь на следующий год)—полная годовая линька — зимний наряд— частичная предбрачная линька — комбинированный брачный наряд.

Даты начала и конца линьки.

Наиболее объективно определяются методами построения линейной зависимости смены маховых перьев от времени. Метод Блюменталь и Дольника, объединяющий сведения о смене первостепенных, второстепенных и третьестепенных маховых, дает несколько большую продолжительность линьки (за счет более позднего окончания) по сравнению с методом английских авторов, учитывающим смену только первостепенных маховых. Смена мелкого оперения может продолжаться дольше, чем смена маховых, но так как время ее окончания точно не прогнозируется, сведения о продолжительности смены всего оперения менее удобны для сравнений. Продолжительность линьки в популяции больше продолжительности индивидуальной линьки (особенно, если не происходит синхронизация между особями в течение линьки). Поэтому, если одни данные относятся к продолжительности индивидуальной линьки, а другие — к продолжительности линьки в популяции, то они не полностью сравнимы. Содержащиеся в клетках и размножающиеся птицы начинают линять раньше, чем птицы, размножающиеся в природе. Линька у первых продолжительнее, чем у вторых, а эти данные тоже не полностью сравнимы.

У птиц одних и тех же размеров продолжительность линьки может различаться в 3 раза. Самая быстрая линька обнаружена у изолированной популяции пуночек в Гренландии (28 сут). Бурная линька сопровождается увеличением весовой нагрузки на крылья вплоть до потери способности к полету. Это неудобство в сочетании с повышенными потребностями в пище делает бурную линьку нецелесообразной для большинства видов и популяций птиц, особенно если есть возможность линять медленнее. Однако у птиц, которые могут питаться без использования крыльев и которые при этом хорошо защищены от врагов, встречается бурная линька маховых и в условиях умеренных широт.

Так, с **потерей** способности к полету **линяють** многие **пластинчатоклювые, гагары, поганки**. У остальных видов продолжительность **линьки** обычно больше у **южных популяций по сравнению с северными**. Многие очень **крупные** птицы, особенно хищники, добывающие пищу в полете, имеют очень растянутую смену маховых. Так же линяют колибри, стрижи и ласточки.

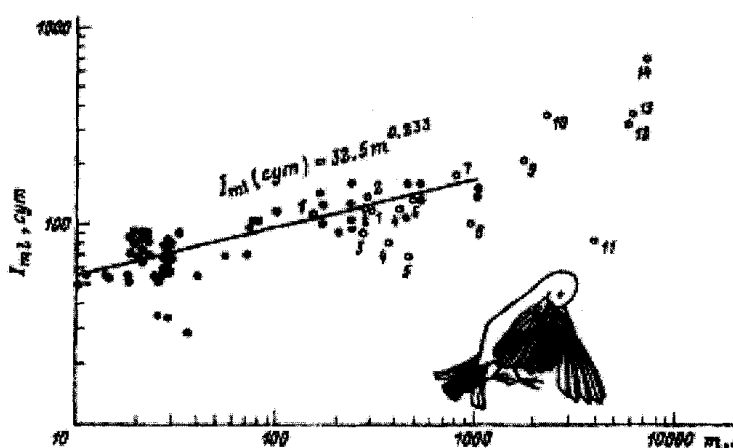
Совмещение линьки с размножением и миграцией не выгодно, и обычно птицы его избегают, хотя то и другое известно. Но при очень медленной линьке (как у

хищных птиц), не приводящей к ухудшению полета и сильному увеличению затрат энергии, такое совмещение применяется очень часто.

Крупные хищные птицы растягивают смену оперения на один год и более, вплоть до 2-3 лет, в течение которых они имеют несколько волн смены маховых. Из-за разных стратегий линьки различия в продолжительности линьки птиц разных отрядов могут оказаться очень большими: канадская казарка (*Branta canadensis*) **сменяет маховые за 84 сут**, в то время как **многие хищные птицы** тех же размеров (**4кг**) **сменяют их в течение 1-2 лет**.

За 20 лет применения этих методов собраны сведения о продолжительности линьки птиц (в основном воробьиных), позволяющие произвести предварительный анализ зависимости продолжительности линьки от размеров птиц (табл.).

Вид	Масса тела, г	Место	Продолжитель- ность линьки маховых, сут	Источник
Parus montanus	10	Псковская	50	Бардин, 1975
Parus cristatus	11	- « » -	55	Snow, 1965
Locustella certheola	14	Малайзия	55	Дольник, 1967
Sylvia communis	14,5	Англия	55	Тот же
Emberiza choeniclus	17,8	Куршская	85	Evans et al., 1967
Acanthis flammea	18	-«»-	70	Тот же



Как видно из рис. 10,

у воробьиных птиц, несмотря на большие различия в

продолжительности линьки, продолжительность ее возрастает с увеличением массы тела.

Сведения о неворобьиных птицах, несмотря на их очень большой разброс, подчиняются той же закономерности (рис. 10).

Зависимость массы оперения (m_p) от массы тела. Эта зависимость у птиц описана Кенди:

$$m_p (\text{г}) = 0,0068 m_{ad}^{0,959}$$

Зависимость средней массы сменяемого за сутки оперения (Δm_p) от массы тела:

$$\Delta m_p (\text{г/сут}) = 0,0021 m_{ad}^{0,726}$$

Умножив это уравнение на удельную энергетическую цену синтеза 1 г оперения (424 кДж/г), получим зависимость средней величины мощности продуктивной энергии синтеза оперения при линьке у птиц от массы их тела:

$$DPE_{ml} (\text{кДж/сут}) = 0,89 m_{ad}^{0,726}$$

Самое рискованное в этих расчетах - оценка зависимости продолжительности линьки от массы тела. Но мы можем поучить величину степенного показателя этой зависимости и другим, независимым путем. Суточная скорость прироста маховых перьев изучена у многих видов. Рассчитываем уравнение зависимости от массы тела суточного прироста пера (Δl_p):

$$\Delta l_p (\text{мм/сут}) = 1,85 m_{ad}^{0,17}$$

Очевидно, что эта зависимость, возведенная в куб, будет по своему степенному показателю показывать **суточный прирост объема пера**. Справедливо следующее:

$$(\Delta l_p)^3 \times N_p = m_p / (I_{ml} \times d_p)$$

где N_p — число перьев на теле птицы, m_p — масса оперения птицы, I_{ml} — продолжительность линьки, а d_p — плотность образующего перья вещества (г/мм). Зависимость числа перьев (N_p) на теле птиц от массы тела известна (Kendeigh, 1970):

$$N_p = 937 m_{ad}^{0,178}$$

Конечно, это равенство содержит несколько допущений: во-первых, принято, что вещество пера прирастает в равной степени в длину и в толщину; во-вторых, все перья имеют одинаковую величину суточного прироста и, в-третьих, что все перья

растут одновременно.

Оценка расхода энергии на линьку у свободноживущих птиц. Такая оценка при расчетах бюджетов времени очень трудна. Сроки линьки устанавливаются осмотрами птиц. Объем линьки (полная или частичная) также должен быть известен. Суммарная масса сменяемого оперения определяется взвешиванием его. В крайнем случае можно воспользоваться уравнением изложенным выше, но варьирование видов по этому признаку значительно. По массе сменяемых перьев рассчитывается энергия либо умножением на 424 кДж/г, либо (для хищника) цистин - цистеиновым методом.

Другой путь — учет прироста оперения. Наконец, чем интенсивнее линька, тем выше содержание воды в организме, и поэтому пик линьки можно устанавливать по изменению массы тела птиц, не имеющих видимых подкожных жировых резервов. В крайнем случае, ход синтеза может быть представлен асимметричным распределением массы перьев, которое имеет пик, приходящийся на середину смены первостепенных маховых.

Полученная тем или иным путем масса ежедневно синтезируемого оперения умножается на энергетическую цену синтеза. Кроме того, в некоторых случаях достаточно распределить массу сменяемого оперения равномерно, в пределах первых 3/4 продолжительности видимой линьки. В заключение упомянем, что иногда на пике линьки расход продуктивной энергии на нее достигает 0.7 базального метаболизма, т. е. очень большой для птиц величины, в то время как средний уровень этого расхода вдвое ниже.

Приведенные выше уравнения не могут использоваться для прогноза в отношении конкретных видов и случаев, их цель — только показать, как выглядит зависимость обсуждаемых признаков у птиц в целом.

Линдстрем с соавт. (Lindstrom et al, 1993) измеряли энергетическую цену линьки у насекомоядной варакушки *Luscinia svecica* и зерноядной чечетки *Acanthis flammea* и получили, что при полной смене оперения дополнительный расход энергии составил 836 кДж/г перьев у первой и 683 — у второй. Эффективность синтеза кератина была очень низкой — 2.6 и 3.1 %. Прибавив еще данные по 5 видам из литературных источников, Линдстрем с соавт. рассчитали уравнение зависимости энергетической цены синтеза 1 г оперения (PE_{ml} / m_p) от массы тела птиц:

$$PE_{ml} / m_p \text{ (кДж/г)} = 1349m^{-0.382}$$

$$PE_{ml} / m_p \text{ (кДж/г)} = 270 \text{ BM}$$

Тема 12

ПИТАНИЕ И ЭНЕРГЕТИКА

Птицы, как и все животные, гетеротрофны, поэтому они постоянно нуждаются в притоке органических веществ извне в виде пищи. В общей схеме круговорота веществ и энергии в биогеоценозах птицы занимают положение консументов I, II, и даже III порядка. Это значит, что они потребляют либо первичную продукцию биогеоценоза в виде растений, либо питаются животными (растительноядными или плотоядными). В любом случае они получают с пищей определенное количество энергии, исходно аккумулированной растениями-продуцентами в процессе фотосинтеза, и используют эту энергию в процессе жизнедеятельности.

Таким образом, питание представляет собой одну из важнейших составляющих общего обмена веществ и энергии организма с окружающей средой. В наиболее общем виде биологическое значение питания можно рассматривать с двух позиций. Пища необходима организму птиц, как и других животных, во-первых, для построения (и возобновления) клеток и тканей, поддержания постоянства их химического состава и обеспечения метаболических процессов; во-вторых, — для получения энергии, постоянно затрачиваемой организмом на различные формы деятельности. При этом сами по себе процессы добывания пищи и ее переваривания требуют затрат энергии, но в результате их организм получает и накапливает вещества, последующее окисление которых служит непосредственным источником энергии. Наиболее важные энергетические ресурсы организма представлены жирами и углеводами (последние запасаются в форме гликогена). Белки играют главным образом пластическую (построение тела) и функциональную (ферментативная, транспортная и др.) роль; использование их в энергетических процессах происходит обычно лишь при исчерпании других энергетических резервов.

Процесс питания птиц складывается из следующих составляющих - отыскания и добывания пищи (кормление) и ее переваривания. Первый процесс — экологический, он связан со сложными комплексами морфологических приспособлений и особенностей поведения, очень разнящихся у различных видов птиц и зависящих от обилия, распределения и биологических свойств пищи. Пищеварение — чисто физиологический процесс, протекающий в организме разных видов в принципе сходно; относительно небольшие отличия, наблюдающиеся в физиологии пищеварения разных видов, зависят в первую очередь от специализации и химического состава типичных для вида кормовых объектов.

И в морфологии пищеварительной системы, и в биологических особенностях питания птиц много адаптивных черт, связанных с полетом. Первейшая особенность — быстрота пищеварительного процесса, сокращающая время пребывания в организме пищевых масс. В этом отношении птицы далеко обогнали не только своих пойкилотермных предков — пресмыкающихся, но и млекопитающих.

Так, домовый сычик полностью переваривает мышь за 4 часа, серый сорокопут — за 3. Водянистые ягоды проходят через пищеварительный тракт у славков и свиристелей за 8—10 мин. Насекомоядные птицы наполняют желудок 5—6 раз в день. Зерноядные в обычных условиях наполняют желудок 2 раза в день, но во время миграционной гиперфагии интенсивность питания резко возрастает. Чижи и зяблики, поедая даже мелкие семена размером с маковое зернышко, набивают желудок за 15—20 мин, а через 1 ч их кишечник уже пуст. Самка ястреба-тетеревятника массой около 1500 г может съесть за сутки крякву массой 800—1000 г, но может довольствоваться и 150 г мяса. Розовый скворец способен съесть за день до 200 г саранчи. В «мышьиные» годы сарыч, или канюк, может съесть до 14 мышей и полевок за день, в обычные годы он довольствуется пятью зверьками; то же наблюдается и у других хищников-мышеедов. В годы массового размножения степной пеструшки пустельга поедает у пойманных грызунов только головы, оставляя обезглавленное туловище. Число

уничтоженных пеструшек, естественно, резко увеличивается. Особенно высока потребность в корме у колибри: до 200% массы своего тела в сутки !

Еще больше едят птенцы. Прирост веса у птенцов мелких воробьиных составляет 20% и более первоначальной их массы в сутки. За первые 7—8 дней жизни масса птенцов воробьиных увеличивается в 5—6 раз. При обилии пищи количество яиц в кладках у многих птиц увеличивается, также возрастает сохранность птенцов, порой бывают вторые, дополнительные кладки. В голодные годы многие дневные хищники и совы не размножаются.

Спектр питания класса птиц довольно широк и включает разнообразные растительные и животные корма. По разнообразию используемых кормов птиц обычно разделяют на группы.

Полифаги (всеядные) питаются самыми разнообразными растительными и животными кормами. К этой группе отнести примерно треть семейств, причем в пределах каждого семейства всеядность сильнее выражена у более крупных видов. Примером наиболее типичных птиц-полифагов могут крупные вороновые птицы (ворон, вороны и др.), крупные хищники, журавли и др.

Противоположная группа — стенофаги — виды, потребляющие однородные корма и использующие однообразные приемы при ловле добычи. Стенофагия встречается среди птиц относительно редко. К стенофагам следует отнести стрижей и многих козодоев, питающихся только летающими насекомыми, деревенских ласточек, которые тоже ловят насекомых в воздухе, но могут и склевывать их на лету с растений. К этой же группе относятся типичные падальщики — грифы и марабу, а также виды-ихтиофаги, питающиеся только крупной рыбой, — пеликаны, скопа и др. Африканский пальмовый гриф *Gypohierax angolensis* питается преимущественно плодами нескольких видов пальм; американский коршун-слизнед *Rostrhamus sociabilis* практически поедает только моллюсков. С определенными видами или небольшими группами видов растений связаны многие колибри, попугаи-лори, гавайские цветочницы, медососы, цветоеды, американские цветочницы, т. е. птицы, питающиеся преимущественно нектаром цветов. Среди птиц-стенофагов обычно называют грифового орлана *Gypohierax angolensis*, который питается плодами одного из видов пальм *Elaeis guineensis* и распространен в Африке лишь там, где растет именно эта пальма. Из клестов - сосновик тесно связан с сосной обыкновенной, еловик средней полосы — с елью европейской, тянь-шаньский — с тянь-шаньской елью, крымский — с кипарисом, североафриканский — с сосной алеппской и т. д. Но из них многие помимо нектара склевывают насекомых, оказавшихся в венчике цветка, другие могут щипать мякоть зрелых плодов, например, бананов, так что строгих стенофагов оказывается не так-то уж много. Часто один вид корма является определяющим, от него зависит возможность существования птиц в данной местности или в данном сезоне. Так, для глухарей, и особенно глухарок, весной необходимы «сережки» осины и «барашки» ив; для успешной зимовки белой куропатки — побеги ив, а для зимовки зеленого дятла — муравейники рыжего лесного муравья. Какую бы пищу ни употребляли хищные, птицы, для их птенцов необходим корм, содержащий кости, шерсть и перья, без этого птенцы вырастут рахитами. В желудках поганок летом всегда можно найти много утиных перьев. Они подбирают перья, выпавшие при линьке.

Большинство птиц относится к промежуточной группе; используют при питании довольно широкий набор кормов, — таковы многие воробьинообразные, питающиеся как различными насекомыми, так и семенами. Некоторые колибри и нектарницевые питаются не только нектаром, но и тычинками цветков и насекомыми. Рыбами и разнообразными крупными водными беспозвоночными питаются бакланы, поганки и многие другие птицы; зелеными частями растений, плодами, семенами и различными беспозвоночными — курообразные, туканы, птицы-носороги и др.

Степень разнообразия кормов у разных видов выражена неодинаково. Например, у гагар и бакланов водные беспозвоночные составляют обычно лишь небольшую добавку к основному рациону, тогда как у многих поганок они могут даже преобладать группой кормов.

По составу корма в классе птиц также различают ряд морфологических групп. Виды, питающиеся преимущественно растительной пищей; называют фитофагами. Почти исключительно листьями питается гоакин; гуси, лебеди, некоторые утки питаются главным образом разнообразной прибрежной растительностью. Зеленые части растений, ягоды, семена, почки, - основа питания курообразных птиц. Преимущественно семенами питаются зобатые бегунки *Thinocoridae*, рябки, а также многие воробьинообразные — ткачиковые, (особенно клесты, дубоносы, зеленушки), жаворонки, вьюрки. Семенами, ягодами и плодами питаются многие попугаи, турако *Musophagidae*, гуахаро (из козодоеобразных) птицы-мыши *Coliidae*, многие трогоновые *Trogonidae*, бородатковые *Capitonidae*, тукановые *Ramphastidae*, котинго - *Cotingidae*, райские птицы *Paradisaeidae* и др. Однако все фитофаги при возможности в той или иной мере используют и разнообразные животные корма; их потребление особенно возрастает в период размножения, так как большинство таких птиц выкармливает птенцов преимущественно животными кормами. Виды, питающиеся преимущественно животной пищей, называют зоофагами, хотя многие из них хотя бы в небольшой степени поедают и растительные корма. Почти треть ныне живущих семейств птиц исключительно или преимущественно насекомоядны (энтомофаги); в той или иной степени используют насекомых почти все птицы. Многие водные и околотовдные виды питаются преимущественно рыбой (ихтиофаги), попутно поедая водных беспозвоночных. К типичным ихтиофагам можно отнести гагар, веслоногих, крупных чистиковых, крупных цапель и некоторых аистов, крохалей, некоторых зимородков, скопу, некоторых орланов и др.

Многие хищные птицы и совы относятся к миофагам, т. е. питаются преимущественно мелкими грызунами. Немногих хищных птиц можно назвать орнитофагами: ястребы, соколы сапсан и чеглок, болотный лунь и некоторые другие питаются главным образом птицами.

Небольшое число видов птиц относится к малакофагам — они питаются преимущественно моллюсками. Сюда относятся кулик-сорока, уже упоминавшийся коршун-слизнеед, пастушковый журавль *Aramus guarauna* и др. К герпетофагам относятся орел-змееяд, птица - секретарь, кариамы *Cariamuidea*, некоторые крупные зимородки и др. Некоторые чайки и качурки относятся к копрофагам: они поедают помет китообразных и ластоногих. Гарпии ловят обезьян и ленивцев, сокол *Falco atbigularis* и коршуны охотятся преимущественно за летучими мышами - малайский орел-яйцеед *Ictnaetus mala* таскает яйца из гнезд (овофаг).

Подобное деление в значительной степени условно и схематично, например орнитофаги при случае ловят млекопитающих, ящериц и крупных насекомых. При малой численности мышевидных грызунов даже такие типичные миофаги как канюки и некоторые совы, переходят на питание птицами, насекомыми и другими животными.

В связи с сезонностью появления разных типов кормов для многих видов птиц характерно сезонное изменение питания - степень его изменчивости определяется характером пищевой специализации. Приведем лишь два примера. На Кольском полуострове в районах, примыкающих к Лапландскому заповеднику, в декабре — апреле глухари питаются преимущественно хвоей и молодыми шишечками сосны, в значительно меньшем количестве поедая хвою ели, хвою и ягоды можжевельника. В мае к этой основной пище добавляются побеги сережки березы, побеги ивы, рябины, осины. После таяния снега в рационе глухарей увеличивается роль листьев растений и прошлогодних ягод, а затем начинают преобладать летняя зелень и цветки. Насекомые, слизи и животные в заметных количествах используются лишь в августе — сентябре

основу питания составляют поспевающие ягоды и семена, летняя зелень, грибы. В октябре глухарь поедает оставшиеся ягоды, ест листья и побеги вечнозеленых растений, но выпадение снега заставляет его переходить на зимние корма. Сходны сезонные изменения питания и у тетеревиных этого района. Основные отличия заключаются лишь в составе зимних кормов: так, рябчик кормится на деревьях концами побегов, почками и сережкам березы, ольхи, ив и всю зиму в небольшом количестве добывает из-под снега зеленый корм (чаще веточки черники), а белая куропатка, бегая по снегу, объедает доступные концевые свисающие побеги черники. У серебристых чаек, гнездящихся с 1934 г. В Присивашье, уже с лета наряду с рыбой косвенную роль в питании играли наземные позвоночные (рис. 27). а мае — июле большинство чаек летали на кормежку в Присивашские степи, и основу их питания составляли наземные позвоночные (особенно общественная полевка, малый суслик и прыткая ящерица), а рыбы были лишь малой долей поедаемого корма. В августе завершается расселение молодняка грызунов, а в конце августа — начале сентября суслики и ящерицы уже залегают в спячку. Поэтому, начиная с августа, роль рыбы в питании чаек резко возрастает; в октябре — ноябре рыба составляла подавляющую часть поедаемых кормов.

У многих птиц с большими ареалами отчетливо выражена и географическая изменчивость питания, определяемая наличием и доступностью кормов. Отличия в питании могут быть достаточно заметными как между популяциями, населяющими сильно разобщенные районы, так и даже между популяциями, занимающими соседние территории. Например, довольно существенно отличался характер питания серебристых чаек на о-вах Кандалакшского залива, находящихся всего в 4 км друг от друга. Причина заключается в том, что о. Добрушка беден наземными кормами, а условия добывания кормов в море примерно одинаковы у обоих островов.

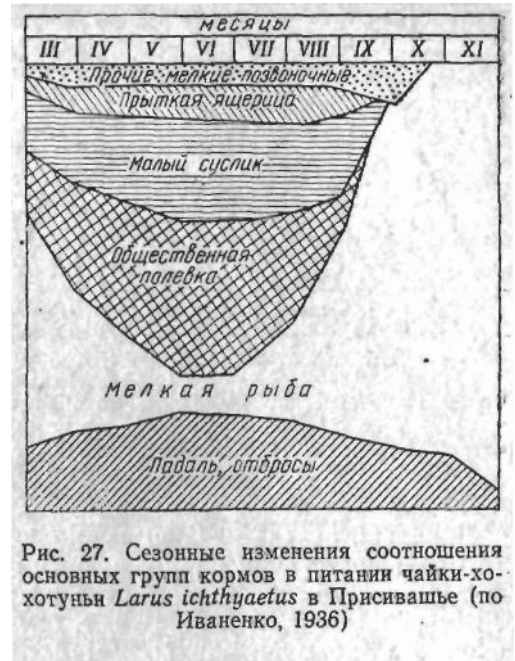


Рис. 27. Сезонные изменения соотношения основных групп кормов в питании чайки-хотуньи *Larus ichthyaetus* в Присивашье (по Иваненко, 1936)

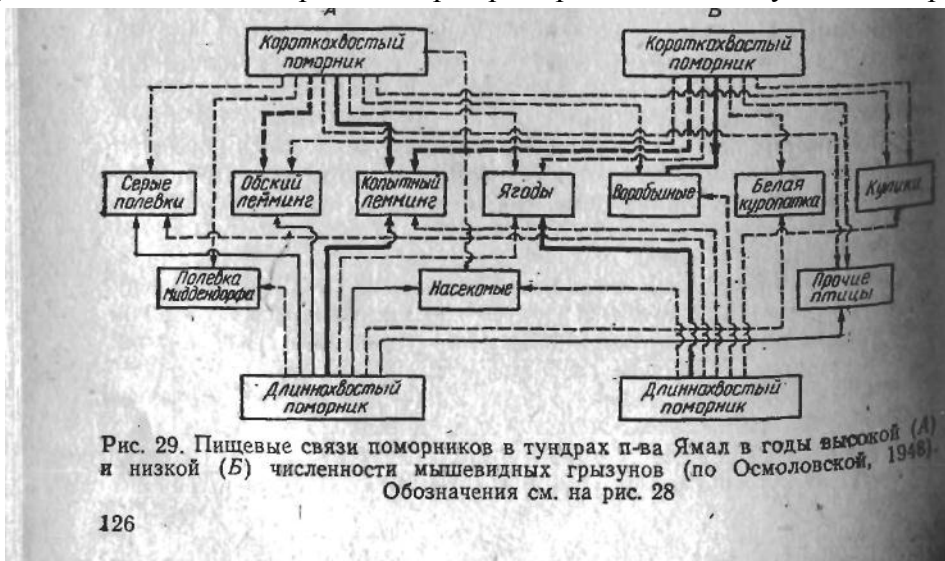


Рис. 29. Пищевые связи поморников в тундрах п-ва Ямал в годы высокой (А) и низкой (Б) численности мышевидных грызунов (по Осмоловской, 1948). Обозначения см. на рис. 28

126

Довольно резкие различия в количестве и степени доступности различных групп кормов в разные годы обуславливают изменение спектра питания многих птиц по годам. Так, в долине р. Щучьей (п-ов Ямал) — в 1939 г. было много белых куропаток, которыми преимущественно питался сокол-сапсан; в 1941 белые куропатки здесь практически отсутствовали; и сапсаны переключились на питание куликами. В

водораздельной тундре, где фауна птиц беднее, в год обилия копытного лемминга сапсан — преимущественный орнитофаг — ловил довольно много грызунов. Там же, на п-ве Ямал, в год обилия мышевидных грызунов короткохвостый и длиннохвостый поморники ловят преимущественно копытного лемминга; при низкой численности грызунов типичные миофаги (белая сова, мохноногий канюк) обычно покидают ставшие бескормными районы, а поморники переходят на замещающие корма: короткохвостый начинает питаться преимущественно птицами, длиннохвостый — ягодами.

Примеров подобной сезонной, географической и годовой изменчивости питания известно очень много. Она хорошо выражена даже у птиц-стенофагов. Так, у стрижей и ласточек по годам и районам меняется соотношение отлавливаемых насекомых; клесты в зависимости от урожая питаются семенами сосны, то ели и т. п.

В некоторых случаях достаточно отчетливо выявляется индивидуальная предпочитаемость корма. У соколов-сапсанов некоторые особи чаще ловят уток, другие — чаек, третьи — голубей. Среди серебристых чаек, гнездящихся около птичьих базаров, отдельные особи кормятся практически только яйцами и птенцами гнездящихся на скалах птиц, тогда как другие добывают разнообразный корм на берегах и в море. Некоторые особи больших пестрых дятлов в течение всего года кормятся на помойках, другие часто таскают птенцов мелких птиц и т. д. Подобное индивидуальное предпочтение отдельных групп кормов, видимо, обусловлено индивидуальным опытом, позволяющим более успешно добывать тот или иной корм, хотя при отсутствии предпочитаемого корма, естественно, используются другие виды пищи.

Для птиц характерна и противоположная особенность — при появлении массового, легко доступного корма им начинают питаться виды, обычно его не использующие. Так, при появлении в степи первых стай саранчи их скоро обнаруживают и начинают летать сюда на кормежку утки, кулики, чайки и крачки, коршуны, вороны и многие другие птицы. При подсыхании луж и мелких озер остающихся на грязи моллюсков, головастиков и мальков рыб подбирают не только вороны и сороки, но и голуби, дрозды, сорокопуты и др. Резко возрастает число птиц в местах массового размножения насекомых или мышевидных грызунов, в садах при созревании вишен, на плантациях при созревании ягод и т. д. Эта способность быстро находить скопления корма и использовать их определяет участие птиц в ограничении и ликвидации очагов вредителей; в некоторых случаях это может увеличивать ущерб, приносимый птицами в садах и на посевах.

Практически у всех птиц в той или иной степени выражена возрастная смена кормов. У зреловылупляющихся (матуронатных) видов, которые кормятся сами (гусеобразные, курообразные, веслоногие, кулики и др.), эта возрастная смена кормов обусловлена тем, что птенцам в силу их малых размеров в слабо отработанных приемах добывания пищи часть кормов, используемая взрослыми, просто недоступна. По мере роста птенцов различия в питании постепенно исчезают.

Незреловылупляющиеся (имматуронатные) птенцы поедают то, что им приносят родители. У многих видов хорошо выражена возрастная изменчивость питания, обусловленная избирательным приносом корма взрослыми птицами, что, несомненно, значительно ускоряет рост и увеличивает выживаемость птенцов. Так, большие синицы недавно вылупившимся птенцам стараются носить пауков, причем иногда выдавливают в раскрытый клювик птенца лишь их «содержимое», а «оболочку» проглатывают сами. Через два-три дня родители начинают носить птенцам мелких личинок, гусениц, бабочек с оборванными крыльями, тлей и других мягких насекомых, а жуками часто кормят уже подросших, оперяющихся птенцов. Сами взрослые птицы поедают в это время любых доступных им насекомых. Сходным

образом поступают и другие воробынообразные. Лишь зеленушки и клесты выкармливают птенцов преимущественно семенами.

Крайне своеобразна возрастная смена питания у голубей. Ко времени вылупления птенцов эпителий зоба у взрослых птиц утолщается, и клетки его усиленно делятся; в дальнейшем клетки эпителия испытывают жировое перерождение и отторгаются в просвет зоба. Так образуется «голубиное молочко». В первые дни птенцы выкармливаются только этим «молочком»; постепенно к нему присоединяются различные семена. «Голубиное молочко» содержит 12—14 % белков, 7—9 жира, 1,0–1,5 % зольного остатка и следы углеводов. Птенцы фламинго длительное (более месяца) время выкармливаются жидкой отрыжкой — сывороткой крови и секретом железистых клеток пищевода; она содержит около 9 % белка, но лишь 1 % углеводов. По мере роста птенцов к отрыжке добавляется полупереваренная пища из желудка. Отрыжкой из полупереваренной пищи и секрета клеток пищевода выкармливают птенцов многие трубконосые и попугаи.

Некоторым видам птиц свойственно запасание корма. Наиболее примитивна форма запасания пищи у филина и некоторых других крупных сов: завладев крупной добычей, хищник утаскивает ее в укрытие и сидит на ней, пока не съест. Гораздо более сложно выражено запасание у воробыного сычика и мохноногих сычей. Осенью, до выпадения снега, они складывают излишки пойманных мышевидных грызунов в дупла. Эти запасы иногда включают несколько десятков зверьков в одном дупле. После выпадения снега отлов добычи резко затрудняется, и птицы используют эти запасы, предварительно отогревая замороженного зверька в позе насиживания.

Кедровки расклевывают поспевающие шишки кедровой сосны и собирают орешки в подъязычный мешок (в нем иногда находят до 90 и более орешков); отлетев, птицы прячут свою добычу в дуплах, россыпях камней, среди мха на горячих и т.д. Эти запасы используются в зимнее время, причем птицы находят их и под снегом. При урожае желудей сойки собирают в пищевод 5—7 желудей и, отлетев на несколько сотен метров, прячут их среди мха, в прогнивших пнях, под валежником и т. п., дятел — в хвойных или смешанных лесах. Зимой птицы разыскивают свои запасы под снегом толщиной 20—25 см; при более глубоком снеге запасы оказываются для сойки недоступными, их легко разыскивают белки, а сойки доедают желуды, оставшиеся в беличьей прикопке. Отмечено запасание сойками мелкой картошки, которую птицы подбирают на примыкающих полях. Делают запасы и кукушки.

Поползни прячут корм (орешки кедра и бука, различные семена) в трещинах коры. Делают запасы и некоторые американские дятлы. Один из них — калифорнийский желудевый дятел *Melanerpes formicivorus* — продалбливает в стволах деревьев (а иногда и в столбах) маленькие ниши, в которые забивает собираемые желуды; в одной желтой сосне было обнаружено до 50 тыс. спрятанных таким образом желудей. Наши сорокопуть при обилии пищи (жуки, мелкие ящерицы и пр.) накалывают часть добычи на сухие сучки и используют эти запасы, когда при ухудшении погоды ловить добычу становится труднее.

Во всех описанных случаях запасы использует та же особь, которая их сделала. Существует и запасание кормов «для популяции». Кочующие стайки мелких синиц — московка, хохлатая, сероголовая гаичка и др. — при обилии корма (высыпавшиеся семена сорняков, ели и пихты, куколки, и кладки яиц массовых видов насекомых и т. п.), насытившись, продолжают собирать корм и прячут его в трещинах коры, под лишайниками на стволах и ветвях. В малокормный период кочующие стайки отыскивают такие запасы, сделанные другими особями.

В общем, запасание кормов у птиц развито слабее, чем у млекопитающих: запасание свойственно небольшому числу видов, а сделанные запасы почти всегда служат лишь добавкой к повседневному пищевому рациону. Все же эта особенность позволяет лучше использовать сезонные корма.

Способы добывания пищи у птиц не слишком разнообразны. Подавляющее большинство видов добычу берет клювом. Массивные тяжелые челюсти с зубами у первоптиц заменены у современных птиц легким клювом, что тоже рассматривается как приспособление к полету. Клюв играет важную роль при добывании и первичном размельчении пищи. Строение клювов чрезвычайно разнообразно. Во многих случаях по клюву птицы можно определить характер ее питания.

В соответствии с пищевой специализацией форма и относительные размеры клюва варьируют в широких пределах. Прямые или изогнутые, очень длинные и тонкие клювы киви, куликов, колибри и некоторых воробынообразных позволяют извлекать корм из влажной почвы или узких и глубоких укрытий. Резко конические, мощные у основания клювы многих зерноядных птиц облегчают схватывание и разгрызание семян. Мощные, с варьирующим по длине острым «крючком» на надклювье клювы хищных птиц, сов, попугаев, отчасти — сорокопутов помогают удерживать и разрывать пищу; клювы с многочисленными пластинками по краям, позволяющие фильтровать мелкую добычу, свойственны гусеобразным и фламинго. Маленькие клювы с очень большим разрезом рта и щетинками в его углах у стрижей, козодоев и ласточек образуют своеобразный «сачок», облегчающий ловлю мелких летающих насекомых, и т. д.

Не менее разнообразна и форма языка, который у многих птиц не только помогает в заглатывании пищевого комка, участвует в схватывании и удержании добычи. Языки птиц также отражают особенности их питания. У колибри, например, язык от кончика до половины раз делен и состоит из двух полутрубок, которые, свертываясь дают годную для сосания двойную трубку. У гусеобразных края языка покрыты выростами, участвующими вместе с выростами рамфотеки в процеживании воды. Таков же язык у фламинго.

Планктоноядные птицы (утиные, фламинго) используют непрерывные всасывающие движения - быстрые колебания языка и челюстей, которыми обусловлен пульсирующий поток воды сквозь образующие сито ряды пластинок на обеих челюстях³⁰. Перевернутое положение головы во время кормежки у фламинго привело к функциональной инверсии челюстей, роль языка в работе насоса выражена более ярко. Изменяя структуру фильтра, в основном, за счет поворотов надклювья, утки и фламинго способны настраивать его на задержку частиц определенного размера. Красный фламинго (*Phoenicopterus ruber*) отфильтровывает частицы от 0, 8 до 5 мм (наиболее эффективно - 2 мм), но способен и исключать зерна определенного размера; все это хорошо совпадает с наблюдаемой анатомически величиной ячеек его фильтра. Считается, что древний способ кормежки птиц - это склевывание объектов сравнительно коротким клювом. Позже возник вытянутый и более тонкий клюв, к-рый, в частности, позволяет транспортировать мелкий корм вместе с водой вверх по клюву за счет поверхностного натяжения воды (как у плавунчиков). Предполагается, что на основе этой способности приобретение одного из двух механизмов активного прокачивания воды открыло новые эволюционные пути - "сквозного насоса" у утиных (*Anatidae*) и "передне-заднего насоса" у фламинго (*Phoenicopteridae*). Дофункциональное фильтраторное кормовое поведение, обнаруженное у птенцов фламинго в возрасте нескольких недель, еще имеющих прямой клюв без пригодных к использованию пластинок, наводит на мысль, что фильтраторное питание фламинго возникло в эволюции из склевывания корма.

Сильно выдвигающийся, обычно снабженный острыми шипами на конце язык дятлов вкупе с подъязычными костями позволяет нащупать личинку в продолбленном ходе и вытащить ее. Мясистый подвижный язык многих попугаев и семеноядных

³⁰ Berkhoudt H., Zweers G. A. Anatomical correlates of inverted filter-feeding in flamingos : [Pap.] 157th Meet. Neth. Anat. Soc., Lunteren, Jan. 6-7, 1995 // Eur. J. Morphol. - 1995. - 33, № 4. - PP. 325.

воробыинообразных наряду с валиками на ней позволяет удобно поместить семечко или орех на краю клюва для раскалывания скорлупы. Подвижным языком с уплощенной ороговевшей вершиной клесты обрезают летучки семян хвойных. У питающихся нектаром и тычинками цветков мелкие попугаев, колибри, нектарниц и других птиц подвижный язык может сворачиваться в трубку при сосании, а на конце и по краям имеет более или менее развитую бахрому, облегчающую сбор пыльцы. У птиц, ловящих рыбу и разнообразных водных беспозвоночных, на языке расположены многочисленные острые, направленные к глотке шипики, облегчающие удерживание и заглатывание добычи (гагары, поганки, пингвины, трубконосые, чистиковые, крохали и др.). Мясистый и подвижный, окаймленный пластинками язык фламинго и гусеобразных участвует в фильтрации пищи.

Дневные хищники и совы добычу, особенно крупную, хватают лапами. В зависимости от пищевой специализации варьируют форма и длина когтей, подвижность пальцев, характер рогового покрова на подошвах пальцев (например, развитие острых роговых шипов у скопы, иглоногий совы и др.). Иногда схватывают добычу лапами кариамы (из журавлеобразных) и попугаи. Некоторые птицы при расклевывании добычи поддерживают ее лапами (синицы, некоторые вороновые, ракшеобразные, попугаи и др.). Поползни — орехи, а дятлы — шишки засовывают в трещины и, укрепив их таким образом, расклевывают. Сорокопуты накалывают крупную добычу на сухие острые сучки, а затем расклевывают и разрывают.

Иногда вороны и крупные чайки, схватив твердую добычу (беззубки, крабы и др.), взлетают и затем бросают добычу на землю; этот прием повторяется многократно, пока раковина или панцирь не расколется. Возможно, так поступают и некоторые хищные птицы с черепахами (стервятник) или с крупными костями (бородач).

Описано для птиц и использование «инструментов». Дятловый вьюрок *Samarhynchus pultidus* (из галапагосских вьюрков *Geospizinae*), держа в клюве за один конец кактусовую иглу или сухую веточку, ковыряет ею в трещинах коры, выгоняя насекомое наружу и затем хватая его клювом. Перелетая с дерева на дерево, вьюрок иногда таскает колючку за собой. Стервятники *Neophron percnopterus*, найдя брошенное страусовое яйцо, скорлупу которого они не могут разбить, разыскивают поблизости камень — иногда массой до 0,5 кг (птица весит 2—2,5 кг)¹ — и, многократно бросая его клювом на яйцо, раскалывают скорлупу. Пока не выяснено, присуща ли эта способность всем птицам африканской популяции стервятников, но наблюдения зоологов свидетельствуют, что такое поведение свойственно многим особям.

У врановых, подобно высшим млекопитающим, хорошо развита рассудочная деятельность. Это позволяет им использовать очень разнообразные методы добывания пищи. Так, описано использование врановыми палок, проволоки для извлечения труднодоступного корма. Известно, что вороны приносят на проезжую часть дорог орехи, моллюсков, чтобы под колесами машин они были раздавлены. Наблюдали ворону, взлетающую, держа в клюве банку с остатками пищи. Птица бросала банку на асфальт снова и снова, пока та не разбилась.

Физиология питания

Пищеварительная система птиц характеризуется многими своеобразными чертами. Выше уже говорилось, что птицы лишены зубов. Органом захвата пищи у них служит клюв, способный к разнообразным, тонко дифференцированным движениям; его форма и величина варьируют у разных видов, отражая характер пищевой специализации. У некоторых птиц под языком располагается растяжимый мешок, служащий местом временного хранения пищи (мелкие чистиковые, кедровка и др.).

В ротовой полости располагаются трубчатые слюнные железы, секрет которых способствует смачиванию пищевого комка и облегчает его проглатывание. У некоторых птиц липкая слюна обеспечивает приклеивание мелкой добычи к языку (дятлы, некоторые воробыинообразные и др.). У большинства птиц слюна не

принимает участия в химической переработке пищи. Слюнные железы слабо выражены или отсутствуют совсем у видов, питающихся достаточно влажным и потому не требующим дополнительного смачивания кормом (водные беспозвоночные, рыба и т. п.), и хорошо выражены у птиц, питающихся сухим кормом, например, у зерноядных. Лишь у немногих видов в слюне отмечено наличие амилазы — фермента, расщепляющего крахмал.

У некоторых птиц значительно развиты подчелюстные железы, не это связано не с пищеварением, а с образованием клейкой слюны, которая, покрывая язык, облегчает добычу насекомых (дятлы) либо используется при постройке гнезд (стрижи). Некоторые саланганы гнезда устраивают целиком из застывшей слюны (так называемые «ласточины гнезда»).

Процесс глотания у птиц с физиологической точки зрения изучен недостаточно. Пища перемещается к задней части глотки путем поднимания головы или путем резких «клюющих» движений головы вперед; иногда совершаются оба типа движений. У видов с хорошо развитым языком он, видимо, также помогает в перемещении пищевого комка. Одновременно с этими мотающими движениями происходит рефлекторное сужение и поднятие гортани и трахеи, благодаря чему гортанная щель прикрывается основанием языка. Вслед за этим пища попадает в пищевод.

Пищевод — длинная трубка, растяжимость которой дает возможность заглатывать крупные пищевые объекты. У некоторых птиц пищевод, растягиваясь, может служить временным резервуаром, в котором задерживается пища; у других видов имеется морфологически выраженное расширение пищевода — зоб.

В зобе идет размягчение пищи под действием слюны и слизи, выделяемой стенками пищевода. Секреторная активность не имеет прямого отношения к процессу пищеварения и ограничивается продукцией уже упомянутого «зобного молочка». Эта его функция проявляется лишь в период выкармливания птенцов и регулируется гормоном гипофиза пролактином. Иногда в зобе начинается частичное переваривание пищи с участием амилазы слюны и ферментов, забрасываемых из железистого желудка.

В пищеводе птицы пища покрывается более обильными слизистыми выделениями желез. У птиц, имеющих зоб, пища задерживается в нем и несколько размягчается под действием слюны, желез стенок зоба и высокой температуры тела. Таким образом, зоб не только вмещает пищу и место ее обогрева зимой, он выполняет и пищеварительную функцию, особенно у куриных птиц. У попугаев в зобу желез нет, но в зоб отрывается пептический фермент из железистого желудка. У голубей при выкармливании птенцов эпителий слизистой оболочки зоба претерпевает жировое перерождение и его поверхностные клетки отделяются в виде так называемого зобного молочка (оно напоминает молозиво млекопитающих). Наконец, у самцов дрофы зоб превратился в воздушный мешок-резонатор, свободный от желез и используемый при токовании; у самой дрофы зоба соответственно нет. В зобу формируются погадки из непереваренных остатков пищи (совы, чайки, врановые и пр.). Зоб и пищевод птиц в целом очень легко растягиваются, особенно у тех видов птиц, которые глотают крупную добычу, не размельчая ее клювом. Отличаются в этом отношении пеликаны, бакланы, цапли, чайки.

Пищевод без резкой границы переходит в более толстостенный, легко растяжимый железистый желудок. Его главная функция — секреция желудочного сока; в этом отношении и железистый желудок (или «преджелудок») птиц вполне аналогичен желудку других позвоночных животных.

Слизистая оболочка железистого желудка характеризуется обилием желез, которые делятся на две группы: относительно простые трубчатые и более многочисленные сложные железы, отличающиеся большим разнообразием внешней формы, протоки открываются на вершинах сосочков в просвет железистого желудка.

Размеры железистого желудка в известной степени коррелируют с объемом поедаемого корма. Так, полость желудка особенно велика у плодоядных и рыбадных птиц, а также у некоторых зерноядных видов, питающихся крупными семенами; у таких птиц железистый желудок служит для временного накопления пищи. В полости железистого желудка начинается переваривание белков, которое затем продолжается в мускульном желудке.

Величина отделов желудка обратно пропорциональна друг другу. Лучше всего развит железистый отдел желудка у птиц, глотающих добычу целиком, а также у птиц, в желудок которых за один раз поступает большое количество пищи (хищные). У некоторых птиц имеется третий отдел желудка — пилорический мешок, который, видимо, препятствует слишком быстрому прохождению пищи. Он особенно характерен для рыбадных (пингвины, поганки, бакланы, цапли), но есть и у аистов, фламинго, казуаров, нанду, пастушковых.

Секрет железистого отдела желудка у многих птиц растворяет кости, рыбу чешую. Марабу, грифы и сипы, бородачи способны переваривать крупные кости млекопитающих. Черепа грызунов полностью сохраняются и удаляются вместе с шерстью при сбрасывании погадок. Все виды птиц не переваривают зубы, хитин насекомых, кератин птичьих перьев.

Мускульные отделы желудка мясоядных, рыбадных и плодоядных птиц тонкостенные, легко растяжимые, богаты железами. Они служат резервуаром для пищи и местом ее дальнейшей химической обработки пепсиновыми ферментами, стекающими из железистого отдела желудка. У трубконосых и некоторых других птиц мускульный желудок вообще недоразвит. У зерноядных и насекомоядных мускульный отдел желудка велик, его мускулы давят и перетирают пищу; выстилка его твердая, часто с выступами. В мускульном отделе желудка павлина за 24 ч сплюсшиваются железные трубочки, это давление можно оценить в 32 кг. Действие желудка усиливается содержащимися в нем гастролитами: камешками, крупными песчинками, семенами с твердой оболочкой. Запасы гастролитов птицы регулярно возобновляют, особенно куриные птицы осенью. Наиболее мощные мускульные отделы желудка наблюдаются у куриных, гусеобразных, многих голубей, зерноядных воробьиных, страуса.

При всем разнообразии типов питания предварительная механическая обработка пищи (ее расчленение, измельчение) оказывается весьма ограниченной. Из-за отсутствия зубов эта операция осуществляется уже в процессе пищеварения в собственном только птицам отделе пищеварительной системы - мускульном желудке. Мускульный желудок отличается отсутствием пищеварительных желез и толстой мышечной стенкой, состоящей из гладких мускульных волокон, располагающихся в два слоя: внутренние кольцевые мышцы и наружные, более развитые, продольные. Характерно наличие внутренней выстилки из твердого рогового вещества, представляющего собой особую форму склеропротеинов (кератиноподобное вещество). Эта внутренняя выстилка образуется в результате затвердевания секрета трубчатых желез, лежащих в стенках мускульного желудка. Кроме того, в образовании выстилки, принимают участие отмирающие и шелушащиеся клетки эпителия. В ряде случаев роговой слой имеет неровную бугорчатую или складчатую поверхность, а у некоторых птиц даже содержит кутикулярные «зубы». Это особенно свойственно птицам, потребляющим грубые растительные корма, а также видам, питающимся моллюсками или насекомыми с жестким хитиновым покровом. Ритмичные сокращения мускульного желудка определяют собой перетирание и размягчение пищи, обильно смоченной желудочным соком.

Перетиранию пищи в мускульном желудке способствуют песчинки и камушки (гастролиты), заглатываемые птицами. Часть их постепенно истирается, часть

выводится из желудка, поэтому птицы регулярно заглатывают новые камушки, для чего иногда посещают специальные места с выходами каменистых или песчаных грунтов.

Толщина мускульной стенки желудка и выраженность внутреннего рогового слоя зависят от типа питания: эти особенности строения ярче выражены у зерноядных и всеядных птиц, чем у видов, питающихся более мягкими кормами. У последних мускулатура стенок относительно тонкая, а у некоторых видов мускульный желудок теряет свою «классическую» линзообразную форму и часто приобретает вид тонкостенного продолговатого мешка; у некоторых видов он сильно уменьшается в размерах. То же относится и к гастролитам — они более крупны и встречаются в большем количестве у птиц, питающихся более грубыми кормами. Показано, что у кур присутствие в мускульном желудке гастролитов повышает усвоение зерен ячменя почти в полтора раза. Оперативное удаление мускульного желудка у них вызывало существенное снижение переваримости грубых кормов и почти не влияло на переваримость мягкой пищи, что свидетельствует о важности механической функции мускульного желудка в процессе пищеварения.

В полости мускульного желудка идут также химические процессы, связанные с начальными этапами расщепления белков в кислой среде. Фермент пепсин, гидролизующий белки, и соляная кислота, создающая оптимальную для действия этого фермента кислую реакцию среды, вырабатываются в предыдущем отделе пищеварительной системы — железистом желудке.

Измельченная в мускульном желудке пища поступает в тонкий кишечник. В отличие от млекопитающих тонкий кишечник птиц дифференцирован морфологически и гистологически.

Выделение его переднего отдела в виде двенадцатиперстной кишки основано на чисто топографическом признаке — первая петля тонкого кишечника. То обстоятельство, что именно в этот отдел открываются протоки поджелудочной железы и печеночные протоки, определяет функциональную специфику двенадцатиперстной кишки как места, где идет наиболее активное пищеварение с участием панкреатических секретов и под их воздействием, а также под действием ферментов, выделяемых железами слизистой оболочки тонкого кишечника щелочной среде (а не в кислой, как в желудке) идет окончательное переваривание пищи и ее всасывание.

Длина кишечника у птиц значительно варьирует даже у довольно близких видов; он обычно относительно длиннее у растительноядных видов и у видов более крупных. Резкое возрастание всасывательной поверхности кишечника достигается не только его удлинением, но и развитием складок и мелких ворсинок, многократно увеличивающих общую поверхность.

На границе тонкого и толстого кишечника располагаются слепые выросты. Слепые кишки (чаще парные) у птиц обычно малы, хотя у некоторых видов (преимущественно растительноядных) слепые выросты имеют большие размеры и в них идет активное переваривание пищи, особенно растительной, не столько за счет собственных ферментов, сколько за счет деятельности кишечной микрофлоры. Слепые кишки хорошо развиты у всех страусоподобных птиц, у курообразных, гусеобразных (кроме преимущественно рыбоядных крохалей), многих пастушков, журавлей, козодоев, вороновых и др.

За слепыми кишками идет толстый кишечник, который у птиц сильно редуцирован и представлен лишь короткой прямой кишкой. Здесь идет обезвоживание каловых масс. Прямая кишка открывается в клоаку.

Для птиц характерна крупная двухлопастная печень. У большинства видов вырабатываемая в печени желчь сначала скапливается в желчном пузыре, а затем изливается по желчным протокам в двенадцатиперстную кишку. У некоторых птиц

жёлчного пузыря нет (большинство голубей, попугаи, кукушки) желчь по мере ее образования непрерывно поступает в кишечник.

С химической точки зрения при любом типе питания в организм поступают строго определенные группы веществ: вода, минеральные соли и органические вещества, наиболее важные из которых — белки, жиры и углеводы. Вода и минеральные соли легко всасываются в пищеварительном тракте и поступают в кровь без какой-либо предварительной химической переработки.

Белки, жиры и многие углеводы — вещества, обладающие крупной и сложной молекулой; они не могут проникнуть непосредственно в кровеносные капилляры. Эти вещества предварительно расщепляются на отдельные составные части, которые попадают в кровяное русло. В этом, собственно, и заключается химическая сущность процесса пищеварения. Переваривание химических веществ — достаточно сложный процесс, который проходит в пищеварительном тракте с участием большого числа специфических пищеварительных ферментов. Набор ферментов, их химический состав и специфичность действия, так же как и общие морфофункциональные подразделения пищеварительной системы, сформировались в эволюции позвоночных очень рано. Поэтому физиология пищеварения удивительно близка в различных классах, особенно сходно протекают эти процессы у птиц и млекопитающих.

Переваривание белков заключается в последовательном расщеплении длинной белковой молекулы до отдельных аминокислот, которые затем всасываются и из которых организм строит собственные видоспецифичные белки. Ферменты, участвующие в переваривании белков, называются пептидазами и обладают свойством разрывать пептидные связи, соединяющие молекулы отдельных аминокислот.

Известны две группы ферментов, участвующих в расщеплении белков, различающиеся по месту расположения пептидной связи, на которую они воздействуют: эндопептидазы (действуют на связи, расположенные внутри пептидной цепочки) и экзопептидазы (гидролизуют концевые пептидные связи длинной пептидной цепочки). Эндопептидазы в свою очередь различаются по характеру гидролизуемой пептидной связи. Наиболее распространенные из них — пепсин и трипсин. Пепсин специфически действует на пептидные связи между аминокислотами, одна из которых содержит фенольную группу (например, тирозин), а другая — две карбоксильные группы (например, глутаминовая кислота):

Пепсин выделяется в железистом желудке. Этот фермент активно действует лишь в кислой среде. Оптимум его активности отмечается при pH около 1,0. Чистый желудочный сок в среднем имеет pH 0,2—1,2. Исследование желудочного сока живых птиц показало несколько меньшую кислотность. Кроме того, показано, что pH желудочного содержимого зависит от состава пищи и времени после ее поступления в желудок. Видимо, птицам свойственна довольно широкая лабильность активности пепсина, поскольку кислотность желудочного сока у одних птиц может быть очень высокой, а у других существенно ниже: у филиппинского ткачика, например, — около 4,5, у удода — в среднем 5,6.

Секреторная активность желудка контролируется нервным и гуморальным путями. Нервная регуляция связана с волокнами блуждающего нерва. Импульсы, идущие по этим волокнам регулируют секрецию пепсина и соляной кислоты и увеличение объема желудка. Гуморальная регуляция демонстрируется опытами, в которых введение экстракта двенадцатиперстной кишки стимулировало желудочную секрецию подопытных птиц. Сходный эффект вызывало введение гастрина млекопитающих. Состав пищи также влияет на уровень секреции: она увеличивается с увеличением количества белков в пище.

Трипсин выделяется в составе секрета поджелудочной железы и действует на пищу, уже вышедшую в тонкий кишечник, у млекопитающих этот фермент имеет максимум активности в слабощелочной среде (pH около 8,0). По птицам данных не-

много; они показывают, что действие ферментов поджелудочной железы и тонкого кишечника происходит в среднем при оптимуме рН около 6,0—8.

Части белковых молекул, оставшиеся после воздействия пепсина и трипсина, подвергаются действию экзопептидаз. Эти ферменты, в свою очередь, обладают специфичностью действия: карбоксипептидаза, секретируемая в поджелудочной железе, избирательно гидролизует С-концевые пептидные связи, а аминопептиаза (секретируется в тонком кишечнике) — N-концевые. И, наконец, дипептидаза, также секретируемая в тонком кишечнике, разрушает связь во фрагментах, состоящих всего из двух аминокислот. Всасывание аминокислот происходит в тонком кишечнике.

Нейтральные жиры состоят из высших жирных кислот, связанных с трехатомным спиртом глицерином. Жиры практически нерастворимы в воде, что сильно затрудняет их ферментативный гидролиз. Этот процесс облегчается эмульгированием жиров. В качестве эмульгатора выступает желчь.

Натриевые соли желчных кислот представляют собой поверхностно - активные вещества. Обволакивая капельки жира, они снижают поверхностное натяжение на границе жира и воды и таким образом способствуют дроблению жировых капель до состояния тонкодисперсной эмульсии.

Гидролиз жиров, приведенных в состояние тонкой эмульсии, начинается в двенадцатиперстной кишке под воздействием фермента липазы, секретируемой поджелудочной железой и активируемой под влиянием желчных кислот. В результате освобождаются глицерин и жирные кислоты.

Жирные кислоты, почти нерастворимые в воде, поддерживаются в растворенном состоянии также с помощью солей желчных кислот. В таком виде, они могут проникать сквозь слизистую оболочку кишечника. В некоторой мере жиры всасываются не в расщепленном, а лишь в эмульгированном виде: мельчайшие капельки жира, образующиеся под воздействием желчной кислоты, могут непосредственно захватываться эпителиальными клетками кишечника. Глицерин, образующийся при ферментативном гидролизе жиров, всасывается легко в силу его высокой растворимости.

С точки зрения физиологии переваривания жиров чрезвычайно интересна группа южноафриканских медоуказчиков: эти птицы — единственные представители позвоночных, способные переваривать пчелиный воск; они поедают соты, остающиеся после хищников, которых они «приводят» к пчелиному гнезду. Воск не гидролизует липазой; переваривание его у медоуказчиков идет с помощью симбиотических бактерий, поселяющихся в тонком кишечнике этих птиц и продуцирующих специфический фермент, действующий на воск. Роль этих бактерий явлена специальными экспериментами, при которых чистая культура бактерий, выделенных из кишечника медоуказчиков вводилась цыплятам. Если цыплятам скармливали пчелиный воск вместе с культурой таких бактерий, они оказывались в состоянии его переваривать и метаболизировать.

Углеводы представлены в пище в различных формах, и переваривание их идет по-разному. Простые сахара (глюкоза, фруктоза) не требуют ферментативного воздействия: они всасываются и утилизируются обычным метаболическим путем. Дисахариды, к которым относятся сахароза (дисахарид растительного происхождения) и лактоза (содержится в молоке), для всасывания и последующего метаболического использования требуют предварительного расщепления до моносахаридов.

Фермент сахарозы секретируется в тонком кишечнике. Характерно, что у птиц, как и у других позвоночных, этот фермент отсутствует в клеточных механизмах, поэтому если сахарозу инъецировать непосредственно в ткани, она полностью выводится в составе мочи без изменения структуры.

Многие птицы используют в пищу части растений, богатые резервным растительным углеводом — крахмалом. Крахмал — полимер, состоящий из большого

числа молекул глюкозы; в пищеварительном тракте он расщепляется до моносахаридов. Несмотря на очень слабую растворимость, крахмал легко гидролизует ферментом амилазой. Этот фермент у большинства млекопитающих обильно секретруется слюнными железами.

У птиц амилаза продуцируется главным образом поджелудочной железой, хотя у некоторых зерноядных птиц регистрируется слабая амилазная активность и в ротовой полости.

Гликоген аналогичным образом гидролизует с помощью фермента гликогеназы, обнаруженной в составе пищеварительных соков железистого желудка и двенадцатиперстной кишки птиц. В основном это вещество синтезируется в печени при избыточном поступлении глюкозы и там же гидролизует при снижении уровня сахара в крови.

Намного сложнее обстоит дело с перевариванием клетчатки — сложного полимерного углевода, составляющего основу оболочки растительных клеток. Как и другие позвоночные, птицы не продуцируют ферменты, расщепляющие клетчатку. У млекопитающих этот процесс осуществляется с помощью симбиотических бактерий в толстом кишечнике и слепой кишке. У большинства птиц парные слепые выросты рудиментарны или не достигают развития, достаточного для эффективного участия в пищеварении (попугаи, колибри, стрижи, дятлы, соколы и многие другие насекомоядные и плотоядные птицы). У зерноядных птиц слепые выросты развиты несколько лучше; наиболее хорошо они выражены у всеядных а также питающихся вегетативными частями растений видов (вороновые, курообразные, гусеобразные, журавли и др.), а также у моллюскоядных куликов. У таких птиц достаточно выражена функция слепых выростов, связанная с бактериальным перевариванием клетчатки. В частности, способность переваривать целлюлозу с участием бактериальной флоры показана в опытах с домашними курами.

Аналогичные данные получены в отношении уток и гусей, но результаты экспериментов разных авторов противоречивы.

В опытах с оперативным удалением слепых отростков выяснилось, что в них идет расщепление целлюлозы и что микробный метаболизм в этом отделе кишечника характеризуется высокой ферментативной активностью. Активность расщепляющих клетчатку ферментов обнаружена в культуре бактерий, взятых из слепых отростков глухаря, тетерева, рябчика и белой куропатки.

Можно полагать, что усвоение клетчатки с помощью биотических бактерий у птиц имеет место, но хорошо выражено лишь у видов, основу питания которых составляют состоящие из клетчатки вегетативные части растений.

У некоторых видов птиц (*Passer domesticus*, *Turdus merula*) в желудке обнаружены ферменты хитиназы и хитобиазы, гидролизующие хитин — сложный азотсодержащий углевод — до ацетилглюкозамина.

Всасывание конечных продуктов пищеварения происходит в тонком кишечнике. Уровень всасывания у птиц примерно такой же, как у млекопитающих. Всасывание идет с участием механизмов активного транспорта, которые у птиц сходны таковыми у млекопитающих, но изучены еще недостаточно.

Количество потребляемой пищи определяется уровнем энергетических затрат организма: при их возрастании потребление корма увеличивается. Так, в эксперименте с домовыми воробьями и белогорлыми зонотрихиями (*Zonotrichia albicollis*) было установлено, что птицы, у которых искусственно вызывали повышенные затраты энергии (снижением температуры стимулированием моторной активности в ночное время), вскоре приспосабливались к новому уровню энергозатрат: у них повышалось дневное потребление корма таким образом, что вечером их масса становилась больше, чем до опыта, а утром она сохранялась на прежнем уровне.

Существенное значение имеет химический состав пищи: более полноценная по калорийности и соотношению отдельных составных частей пища быстрее вызывает состояние насыщения и соответственно снижение кормовой активности. В среднем мелкие птицы поедают корма относительно больше, чем более крупные: у птиц массой 10—90 г суточная норма корма составляет примерно 10—30% их массы, а у птиц массой 100 г—1 кг — 5—20%. У птенцов потребность в пище больше, чем у взрослых птиц.

Мелкие воробьинообразные птицы способны голодать 2—3 суток, голуби — до 7—9 суток, куры, коршуны - до 20—25 дней. Многие утки в период насиживания почти не питаются. У крупных пингвинов (императорский, королевский) насиживающие самцы остаются без пищи более двух месяцев, за это время они теряют 25—30 % исходной массы. Продукция энергии у них в это время идет главным образом счет жировых запасов.

Регуляция интенсивности кормления в каждый данный момент определяется периферическими влияниями, среди которых особенное значение имеют содержание сахара и степень наполнения желудка (и, возможно, зоба). Эти сигналы трансформируются через центральные нервные механизмы на уровне гипоталамуса. В гипоталамусе, по современным представлениям, располагаются отдельные центры сытости; скоординированные сигналы от этих двух структур определяют общий характер ритмики кормления.

Показано, что разрушение соответствующих частей гипоталамуса ведет к повышению или понижению уровня потребления корма. Помимо прямых периферических влияний кормовая активность регулируется также внутренней ритмикой функции пищевых центров гипоталамуса, находящейся под контролем некоторых внешних факторов и в первую очередь фотопериода. Так возникают суточные и сезонные циклы питания, свойственные различным видам птиц. Характерной особенностью сезонных пищевых ритмов перелетных птиц является развивающаяся в миграционный период гиперфагия. Птицы в это время потребляют больше корма, чем это необходимо для покрытия текущих энергетических расходов. Избыток откладывается в виде жира, который представляет собой энергетическое депо организма, используемое во время длительных беспосадочных перелетов. Нечто подобное имеет место и в суточной ритмике потребления пищи: в течение дня запасается некоторое количество жира, который расходуется в ночное время. Особенно это заметно у птиц, зимующих в районах с холодным климатом. Таким образом, сочетание «текущих» периферических сигналов с ритмическими изменениями активности гипоталамических пищевых центров обеспечивает адаптивные изменения уровня питания.

Скорость пищеварения у птиц очень высока. Так, дрозды переваривают ягоды за 30 мин; зафиксировано, что сорокопуд и домовый сыч затратили на переваривание мыши 4 ч. Переваривание гусениц у мелких воробьинообразных птиц продолжается всего 15—30 мин, а насекомых в более прочных хитиновых покровах (жуки, кузнечики и др.) — 1—3 ч. У уток за 15—30 мин почти полностью перевариваются амфиподы, моллюски и личинки двукрылых. Зерна перевариваются у воробья за 3—5 ч, а у курицы — за 12—16 ч (считая от момента поглощения пищи до выведения непереваренных остатков). От скорости прохождения пищи по пищеварительному тракту зависит не только время, необходимое для всасывания, и общее количество корма, которое может быть потреблено в течение суток, но и секреторная и микробная активность пищеварительной системы. Многочисленные исследования, базирующиеся на прослеживании введенных с кормом нерастворимых маркеров, показали, что пищеварение у птиц протекает очень быстро, что коросты этого процесса находится в зависимости от многих факторов внешней среды и от особенностей организма

(возраст, физиологическое состояние и пр.). Наиболее заметное влияние на этот процесс оказывает уровень потребления воды и состав пищи.

Продвижение пищевого комка по пищеварительному тракту определяется ритмично повторяющимися циклами перистальтики мускульных сокращений, вовлекающих пищевод, железистый и мускульный отделы желудка, тонкий и толстый отделы кишечника. В опытах с курами было показано, что перистальтика пищевода в области, расположенной выше зоба, характеризуется большой частотой сокращений, тогда как ниже зоба участки пищевода сокращаются медленнее — примерно с минутным интервалом. Физиологический механизм этих отличий заключается в том, что нижняя часть пищевода обладает не только холинэргической иннервацией, но и снабжена адренэргическими ингибирующими волокнами. Биологический смысл определен необходимостью быстрой доставки пищи в зоб, тогда как поступление ее из зоба в желудок зависит от степени загруженности последнего и представляет собой более медленный процесс. Показано, что когда мускульный желудок пуст, проглоченная пища направляется прямо в него, не задерживаясь в зобе, если же в момент кормления в мускульном желудке и имеется пища, то проглоченный корм направляется в зоб, служащий органом временного его хранения. У колибри, как показано специальными рентгеносьемками, пища в любом случае, сначала поступает в зоб, а уже оттуда в желудок.

Зоб, если он пуст, регулярно сокращается с интервалом примерно в 1—1,5 мин; после поступления в зоб пищи эти сокращения подавляются. В дальнейшем выведение пищи из полного зоба происходит лишь тогда, когда содержимое мускульного желудка переходит в двенадцатиперстную кишку.

Все эти данные показывают, что проведение пищи регулируется в первую очередь функцией мускульного желудка. Ритмические сокращения стенок мускульного желудка определяются стимулами, исходящими от ганглиев автономной нервной системы, а также регулируются влиянием вегетативной нервной системы (блуждающий и симпатический нервы). Вне активного пищеварения ритмика моторики мускульного желудка (опыты на курах) составляет 2—4 сокращения в минуту. Механическое раздражение стенок желудка проникающим сюда кормом ведет к увеличению как частоты, так и амплитуды сокращений. Развивающееся при этом давление достаточно велико: эксперименты с введением в мускульный желудок баллона-зонда, соединенного с манометром, показали, что у кур давление, развиваемое сокращением мускульного желудка, достигает 100 мм рт. ст., у уток — 180, у гусей — до 265—286 мм рт. ст. Уже в простейших экспериментах было показано, что различные твердые, в том числе металлические, предметы оказывались раздавленными и перетертыми в мускульном желудке разных видов птиц.

Помимо механического влияния пищи, сократительная деятельность мускульного желудка регулируется сигналами, идущими от смежных отделов пищеварительной системы. В опытах с голубями было показано, что увеличение кислотности содержимого двенадцатиперстной кишки или введение жира тормозит моторную активность мускульного желудка. Не исключено, что со стороны двенадцатиперстной кишки имеется нервный (с pH-рецепторов) и гуморальный контроль деятельности желудка, а соответственно — и общего потока пищи по пищеварительному тракту. У кур выявлено влияние растяжения зоба на активную секрецию кислоты в железистом желудке — еще один пример взаимной связи и общей интеграции отдельных частей пищеварительной системы. По-видимому, в целом следует считать, что перистальтические сокращения в различных отделах пищеварительной системы инициируются в первую очередь импульсами, идущими из ганглиев автономной нервной системы, расположенных в стенках мускульного желудка; в свою очередь, активность этих нервных клеток может быть модифицирована нервными или гуморальными сигналами, исходящими из зоба,

двенадцатиперстной кишки, а возможно, и из других отделов пищеварительной системы. Вся эта взаимосвязанная система регулирования скорости перистальтических сокращений приводит к тому, что как механическая, так и секреторная и всасывающая функции пищеварительной системы оказываются постоянно скоррелированными с количеством и химическим составом получаемой пищи.

Специфической особенностью физиологии пищеварения многих групп птиц является регулярное возникновение антиперистальтических сокращений верхних отделов пищеварительного тракта. Это явление, связано с выведением погадок — плотных комков, состоящих из непереваренных остатков пищи (шерсть, часть костей, хитин и т. п.) и отрыгиваемых через рот. Погадки формируются в мускульном желудке путем сокращений его стенок, уплотняющих непереваренные остатки в комок. Затем погадка выталкивается в нижний отдел пищевода. Возникающие вслед за этим антиперистальтические сокращения стенок пищевода проталкивают погадку в рот. Выведение погадок отличается от рвоты млекопитающих тем, что в этом процессе не участвует брюшная мускулатура. Кроме того, при выведении погадок антиперистальтические сокращения пищевода не имеют спазматического характера, а относительно медленны: у филина, например, продвижение погадки по пищеводу длится 8-10 сек, а сам процесс формирования погадки в желудке — до 12 мин.

Запасание энергетических резервов у птиц происходит в виде гликогена и жира; относительная роль этих веществ в энергетике организма существенно меняется на протяжении годового цикла жизнедеятельности.

В энергетическом обмене организма птиц различные органические вещества довольно широко взаимозаменяемы, но имеются и определенные ограничения. Так, нервная ткань и в первую очередь головной мозг в качестве единственного источника энергии используют глюкозу. Большинство других органов помимо углеводов широко используют в качестве источника энергии жирные кислоты. Особое значение жиры имеют для мускульной ткани, поэтому перед миграциями у птиц общий углеводный аспект метаболизма сменяется на жировой. В миграционный период жиры составляют основу энергетических резервов организма, запасы их достигают 40 % тела, тогда как резервы гликогена — всего 0,5—2,5%. В мускулатуре перелетных птиц жира содержится в 10 раз больше, чем гликогена; мышцы в большом количестве содержат липазу.

Помимо предмиграционных отложений жира, свойственных только перелетным птицам, существует сезонный цикл жировых резервов, использующихся при перебоях в питании. Наиболее ярко этот цикл представлен у оседлых птиц в зимний период — величина запасов жира и характер их использования у разных видов хорошо коррелируют с экологией данных видов, а также с климатическими особенностями районов зимовки. Наконец, имеет место и суточная ритмика, выражающаяся в накоплении жира в течение дня и расходовании его ночью.

Сезонные циклы накопления и расходования жировых запасов регулируются на основе эндогенных годовых ритмов которые синхронизируются с изменениями внешних условий реакцией на меняющийся фотопериод. В этой системе регуляции большое значение имеет пролактин; в зависимости от циклических изменений чувствительности жирового обмена к этому гормону ритмические изменения секреции пролактина могут способствовать в одних случаях накоплению, в других — расходованию жировых резервов. Может иметь место и более лабильная регуляция количества жировых запасов. В этом случае действующим началом служит масса, которую птицы способны активно регулировать. В опыте, когда масса тела искусственно увеличивалась с помощью дополнительных нагрузок, было выяснено, что у перелетных (зяблик) при этом регулируется полетная масса тела (при дополнительных нагрузках уменьшается жиротложение), а у оседлых (домовый воробей) — чистая масса тела, без учета дополнительных нагрузок.

Характерна динамика жировых запасов в онтогенезе. Яйца у выводковых птиц содержат больше жира, чем у птенцовых. После вылупления жировые резервы у птенцов обеих групп возрастают, достигая максимальных величин перед вылетом (у выводковых перед началом самостоятельной жизни, что компенсирует некоторую недостаточность питания на первых порах самостоятельного добывания корма).

Энергетика птиц

Анализ данных о затратах энергии птицами³¹ в естественной обстановке показал, что воробьиные в среднем тратят на самоподдержание не больше энергии, чем неворобьиные. Воробьиные имеют возможность меньше подчинять свою морфологию задаче экономного полета в пользу иных морфологических приспособлений, обеспечивающих минимальные затраты энергии на добывание пищи; стратегия воробьиных направлена на минимизацию затрат на репродукцию. Воробьиные обладают коротким эмбриональным и постэмбриональным ростом, что позволяет как родителям, так и птенцам расходовать суммарно меньше энергии на самоподдержание. Птенцы воробьиных на пике роста надежно обеспечены пищевой энергией, т. к., добывая им корм, родители в затратах своей энергии обычно не приближаются к верхнему пределу своих потенциальных возможностей, в то время как неворобьиные приближаются и даже достигают предела.

Интересные исследования по биоэнергетике птиц были выполнены В.М.Гавриловым и В.Р.Дольником. В работе 1998 г «Сравнительная энергетика воробьиных и неворобьиных птиц: Экологические эффекты»³² В.М.Гаврилов приводит унифицированную систему биоэнергетических параметров, описывающих терморегуляцию и энергетический метаболизм у многих видов воробьиных и неворобьиных птиц. Эти параметры были проанализированы как функция температуры воздуха и были разработаны биоэнергетические модели для разных видов. Максимальный метаболизм существования был в 1,3 раза выше у воробьиных, чем у неворобьиных, так же, как и уровень базального метаболизма. Оптимальная температура среды для максимизации продуктивных процессов (размножение, линька) меньше у воробьиных, чем у неворобьиных, что позволяет воробьиным иметь более высокий уровень продукции при умеренных - холодных температурах воздуха. Это может объяснить изменение биоэнергетических параметров по широте, например, увеличение размеров кладки и более быструю линьку у северных воробьиных. Воробьиные способны занимать местообитания с большей флуктуацией температуры, чем могут неворобьиные, т. к. воробьиные эффективнее поддерживают тепловой баланс как при высоких, так и при низких температурах. Высокий метаболизм и маленькие размеры у большинства воробьиных сочетаются с эволюцией всеядности и экологической пластичностью. Это наравне с особенностями аэродинамики может объяснить преобладание воробьиных в лесных местообитаниях. Меньшее отношение максимальный метаболизм существования/базальный метаболизм у крупных воробьиных (*Corvus*) должно отрицательно сказываться на продуктивной энергии, вызывая сокращение репродуктивных усилий, и снижение способности к дальним миграциям.

Птицы с высоким уровнем базального метаболизма (воробьиные), вероятно, обладают повышенной способностью к размножению в холодных условиях или выполнению энергетически дорогих форм поведения, и эти способности могут быть значимыми для выживания и размножения в некоторых местообитаниях. Ценой повышения базального метаболизма является увеличение потребности в пище, однако,

³¹ Дольник В.Р. Воробьиные птицы как энергетический феномен // Ж. общ. биол. № 5, 1996, т.57, 533-557.

³² Gavrilov Valery M. Comparative energetics of passerine and non-passerine birds: Ecological effects. Ostrich N 1-2, 1998, т.69, 24.

возросшие способности могут способствовать повышению уровня кормежки в соответствии с потребностями. Увеличение базального метаболизма в эволюции или у отдельных животных сопровождается увеличением максимального уровня энергетических процессов. Это имеет два объяснения. Во-первых, базальный метаболизм у птиц может быть показателем мощности, определяющим максимальный уровень выполняемой за сутки работы. Во-вторых, базальный метаболизм может быть связан с социальным и репродуктивным статусом у птиц и отражает цену адаптаций³³.

Сохранение энергии у собирающихся в кучу пингвинов³⁴.

Работу с императорскими пингвинами (*Aptenodytes forsteri*) проводили на мысе Геологии (66°07' ю. ш., 140°00' в. д.), Земля Адели. Часть пингвинов была отловлена и содержалась в неволе. 10 пингвинов были разделены на 2 группы по 5 птиц, которые насиживали яйца в вольерах. Всем этим пингвинам была введена меченая (дейтериевая) вода для прослеживания обмена. Меченую воду также ввели 26 свободноживущим пингвинам, которые насиживали яйца в колонии. В конце периода насиживания вес этих пингвинов был на 7% выше, чем у содержащихся в неволе, хотя в начале насиживания вес у всех птиц был примерно одинаков. Уровень обмена у свободноживущих пингвинов был на 16% ниже, т. к. они при насиживании обычно собираются в плотные скопления, что позволяет им сохранять значительное кол-во энергии. Императорский пингвин - единственный вид пингвинов, не имеющий территориального поведения. Это и позволяет ему скучиваться на колонии. Предполагают, что именно эта поведенческая особенность позволяет императорскому пингвину быть единственным видом, гнездящимся в условиях антарктической зимы.

Цена ныряния как компонент суточного бюджета энергии у водных птиц и млекопитающих: затраты на ныряние и восстановление у хохлатой чернети³⁵.

Энергетику ныряния и восстановительной фазы изучали на 3-х хохлатых чернетях (*Aythya fuligula*), которые были приучены поодиночке нырять за кормом на глубину до 5,5 м в большой емкости, закрытой сверху притопленной сетью, за исключением дыхательной камеры 60*60*35 см, включенной в систему проточного газоанализа. Все ныряния осуществлялись из камеры, сюда же чернети выныривали, здесь у них проходили кратковременный отдых между отдельными ныряниями, а также восстановительная фаза после серии ныряний. Каждый сеанс продолжался 4 ч. Были проведены традиционные измерения энергетических затрат чернети на один цикл - ныряния и следующий за ним отдых на поверхности перед следующим нырянием. Однако благодаря увеличенной продолжительности измерений было обнаружено, что в течение восстановительной фазы после серии ныряний у чернети сохраняется увеличенное потребление кислорода, связанное как с погашением остатков кислородного долга, так особенно с восполнением потерь тепла при нырянии, что подтверждается значительной зависимостью этих дополнительных энергетических затрат от температуры воды: 23 Дж/с на птицу при 22° и 43 Дж/с при 8°. Обычно из-за ограниченности времени измерений этот компонент энергетической цены ныряния при ее расчетах выпадает из поля зрения.

³³ Gavrilov Valery M., Nagy Kenneth A. The interrelations of fundamental energetic parameters and species ecologies. *Ostrich* N 1-2, 1998, т.69, 24.

³⁴ Ancel Andre, Visser Henk, Handrich Yves, Masman Dirjan, Le Maho Yvon Energy saving in huddling penguins // *Nature* № 6614, 1997, т.385, 304-305.

³⁵ de Leeuw Joep J. Diving costs as a component of daily energy budgets of aquatic birds and mammals: Generalizing the inclusion of dive-recovery costs demonstrated in tufted ducks // *Can. J. Zool.* № 12, 1996, т.74, 2131-2142.

Соотношение "платы-выигрыша" между продукцией яиц и выращиванием [птенцов] у птиц³⁶.

Работу проводили на речной крачке в 1994 г. Рассматривалось положение Лэка, к-рый считал, что размножающиеся пары выращивают столько птенцов, сколько могут выкормить. Проведено много экспериментов, где к выводку добавляли яйцо или птенца. В большинстве случаев в увеличенных выводках все птенцы успешно выкармливались. Поэтому считалось, что птицы в норме могут выкормить больше птенцов, чем отложено было яиц. Эти эксперименты не учитывают, что птицам, которым добавлено яйцо или птенец, не пришлось тратить энергию на продукцию этого яйца.

Проведено 3 серии экспериментов:

- 1) добавлен птенец в выводок речной крачки в момент вылупления собственных птенцов;
- 2) добавлено яйцо в начале периода насиживания;
- 3) пару заставили отложить дополнительное яйцо (забирали ранние яйца).

Только выводки, к которым был подсажен птенец, имели достоверно больший репродуктивный успех, чем контрольные.

³⁶ Heaney V., Monaghan P. A within-clutch trade-off between egg production and rearing in birds // Proc. Roy. Soc. London. B. - 1995. - 261, № 1362. - PP. 361-365.

Тема 13

СИГНАЛИЗАЦИЯ И ОБЩЕНИЕ

Детальное изучение сигнализации и общения животных справедливо считается одним из главных направлений науки XX в. Применительно к птицам это достижение было особенно впечатляющим и значительным, прежде всего, потому, что именно птицы, обладающие развитым и сложным общением, послужили той отправной точкой, которая позволила сформулировать проблему и наметить перспективы ее решения. Человек издавна использовал представления о сигналах птиц в своих нуждах. Так, уже древние египтяне знали о том, что, заставив подраненную птицу кричать, можно подманить других птиц, сделать охоту более добычливой. Многочисленные манки, применяемые древними охотниками, имитировали сигналы птенцов или самки и тоже использовались для подманивания добычи. Сокольники XII в. демонстрировали голубиные крылья в качестве сигнала к возвращению улетевшему кречету. Исследователя XIV в. придавали сигнальное значение песне птиц, связывая ее с охраной территории и другими экологическими ситуациями. В первой четверти XX в. ученые энергично исследовали сигнализацию птиц, еще не располагая в сущности никакими специальными приборами, кроме собственных глаз и ушей. И, тем не менее, именно в эти годы были установлены такие функции общения, как участие в размножении и воспитании молодняка, передаче опыта в популяции, групповых действиях, поисках пищи, защите от врагов и т. д. Многие из предположений, высказанных в те годы, нашли свое подтверждение в наступившем позднее «приборном веке» биологии, вооружившем орнитолога совершенной экспериментальной техникой и точными количественными методиками.

Некоторые особенности сигнализации

По сравнению с другими группами животных птицы обладают высокоразвитым и сложным общением, в ряде отношений достигающим уровня высших приматов. В отличие от млекопитающих, ведущим каналом общения которых являются запахи и обоняние (ольфакторное общение), в сигнализации птиц ведущими каналами являются акустический и оптический.

Общий объем сигнализации птиц значителен. По данным Г. Н. Симкина звуковой словарь серой вороны составляет 150—200 четко различимых сигналов, грача—100—120 сигналов. В общении птиц используются и врожденные, и приобретенные сигналы, сложные композиции сигналов, включающие наследственно закрепленные и заученные элементы. Разнообразные сигналы сопровождают все жизненные ситуации, обеспечивая успешное осуществление важных для птицы поведенческих реакций, связывая их в сложные последовательности, следующие друг за другом.

Различные формы активности птицы имеют сигнальное значение для окружающих ее популяционных и биоценотических партнеров. В процессе своей жизнедеятельности птица излучает в окружающее пространство множество сигналов, является источником важной информации.

Значительная часть этих сигналов излучается как бы независимо от желания птицы, как побочное сопровождение ее действий. Так, неожиданный взлет стаи воробьев, кормившихся на дороге, имеет сигнальное значение, с одной стороны, для ястреба-перепелятника, который за ними охотится, а с другой — для других мелких птиц, кормящихся поблизости и ожидающих опасности. Воробьи, взлетая, естественно, не имели в виду сигнализировать хищнику о своем появлении и не собирались предупредить партнеров об опасности, однако их взлет для тех других сыграл роль важного сигнала.

В других случаях сигналы излучаются птицей целенаправленно и, главное, адресованы конкретному популяционному или биоценотическому партнеру. Крики

тревоги дрозда-рябинника предназначены для других дроздов — обитателей колонии. Эти крики призывают к коллективным действиям для отпора врагу и защиты своих гнезд.

В свою очередь источниками сигналов могут быть самые разнообразные органы- перья хвоста, крылышко, клюв и т.п.

Большое сигнальное значение имеют оптические сигналы, проявляющиеся у птиц в различных позах. «Язык поз» у большинства птиц сложно сочетается с «языком цвета». Принимая различные позы, птицы демонстрируют яркие участки оперения, рисунок окраски, отдельные цветные пятна и т. д. Используя оптическую сигнализацию, птицы часто сопровождают ее звуковыми сигналами, что еще более усложняет картину и детализирует общение. Специализированные органы, обеспечивающие сигнализацию, у птиц достигают высокой степени развития.

Нижняя гортань.

По современным представлениям в нижней гортани птиц действуют не один, а целых четыре источника голосообразования, каждый из которых вносит свой вклад в излучаемый сигнал. В голосообразовании птиц принимает участие верхняя гортань, петли трахеи и барабаны, имеющие резонансное значение. Именно благодаря этим образованиям сигналы птиц модулируются по частоте и амплитуде, приобретают сложный временной рисунок, значительно увеличивая объем и дробность закладываемой в них информации.

Большое сигнальное значение в жизни птиц имеет окраска. Об этом свидетельствует удивительное разнообразие окрасок оперения, придатков головы, клюва и т. д., которое не встречается у других позвоночных. Разнообразно окрашены яйца птиц. С помощью окраски передается сложная биологическая информация, маркируются видовые, популяционные, половые и возрастные различия, что имеет большое значение в популяционных отношениях. Все разнообразие окрасок у птиц (по окраске различаются даже части одного и того же пера) достигается сочетанием немногих пигментов-меланинов, дающих черные, красно-бурые и желтые цвета, и липохромов — красные, синие, зеленые, а также структурами, преломляющими свет. Подвижность оперения (каждое перо обладает автономной подвижностью за счет сокращения специальных мышц) вносит необходимые коррективы в форму, расположение и размеры цветового рисунка, уточняя или меняя характер передаваемой информации.

Благодаря линьке (или обнашиванию) меняется характер окраски, и это в свою очередь приводит к изменению сигнальных функций оперения. Яркие весенние наряды самцов, появляющиеся в результате линьки или обнашивания старого оперения, имеют большое сигнальное значение в брачном поведении, токовании, ритуальных взаимоотношениях пар и т. д.

Популяционное и биоценотическое общение

Несмотря на большие успехи, достигнутые в последние годы, инвентаризация сигналов птиц не может считаться завершенной. Общий объем сигнализации птиц чрезвычайно велик, однако общее число сигналов пока еще невозможно оценить даже приблизительно. В настоящее время от простого перебора сигналов орнитологи перешли к выявлению общих принципов их организации и экологического использования, и на этой основе — к попыткам классификации. Большой вклад в разработку подходов к созданию такой классификации внесли П. Марл Н. Колиас, Ж. Бремон, В. Сорпе, а из советских ученых — Т. В. Лукина, А. С. Мальчевский, Г. Н. Симкин и др. Классификация сигналов встречает большие трудности, связанные как с многообразием сигналов (в голосе кариамы, например, человеческое ухо различает до 170 отдельных звуков), так и с недостаточным знанием их функционального

назначения; трудность заключается еще и в том, что многие сигналы используются как автономно, так и в комбинации с другими (даже другой модальности, например оптические вместе с акустически, меняя при этом свой смысл). Выявить функцию таких композиций значительно труднее, чем у одиночных сигналов. Функциональное значение сигнала может меняться при изменении одного из параметров, «незаметного» для исследователя, но с важного для птицы. Наконец, существуют переходы между отдельными сигналами, которые также имеют функциональное значение. Существуют сигналы, значение которых зависит от сложившейся ситуации, и в разных экологических контекстах они меняют свой смысл. Так, сходный по своему звучанию крик «шукара ... шукара» у американского кеклика сопровождает и конфликтные ситуации, и поиски партнера, и стайное поведение. Пытаясь классифицировать все многообразие сигналов, орнитологи используют до 300 различных признаков, однако путь детального описания физической структуры сигналов не дает должного эффекта. Более перспективными являются подходы, основанные на сочетании структурных признаков и экологического значения сигналов. В этом случае в основу классификации кладется использование сигналов в одних и тех же, (гомологических) экологических ситуациях — брачных церемониях, гнездостроении, охране территории, заботе о потомстве и т. д.

Сигнализация птиц делится на следующие экологические категории; сигналы комфорта, бедствия, территориально-защитные, взлетные, пищевые, гнездовые, стайные, агрессивные, тревожные и т. д. эта классификация предполагает, что внутри выделенных экологических категорий существует большое количество сигналов, детализирующих сложившуюся ситуацию и уточняющих ее. Так, в сигнале, предупреждающем о появлении хищника, может содержаться следующая дополнительная информация — внимание — приближается хищник, воздушный или наземный, близко или далеко, высоко или низко, очень опасен или нет, надо спастись бегством или лучше укрыться и т. д. Категории сигналов в данной классификации дают основные экологические ориентиры, в рамках которых используется сигнал. Так как экологические ситуации в жизни большинства птиц в принципе сходны (территория, гнездование, забота о потомстве и т. д.) это придает этой классификации универсальный характер. Разработанная им схема представляет собой первый уровень классификации, но не исчерпывает задачу. Работа над детализацией следующих уровней классификации интенсивно продолжается, и в ней активное участие принимают советские орнитологи. В голосе серой вороны Г. Н. Симкиным открыты территориальный крик (курра), семейный «язычковый» крик, издаваемый семейными птицами в ситуации общения друг с другом, оповещения о своей «семейности» других птиц, призыва молодых, крик холостого самца (квар), ряд криков холостых самок, гнездовой крик самки, несколько сигналов специальных призывов/самки, более 10 криков тревоги с различным значением. Наиболее перспективными в отношении детализации являются следующие категории сигналов.

Большая группа ювенильных сигналов обеспечивает общение птенцов с родителями и между собой. Это общение начинается за несколько дней до вылупления, когда птенец еще находится в яйце. В момент вылупления с помощью общения обеспечивается согласованность в действиях птенцов и родителей. Начинаясь вслед за этим «чувствительный период запечатлевает в сознании птенцов голос и внешний вид родителей. Подростки птенцы матурированных птиц обладают наиболее развитой сигнализацией, например у цыплят число звуковых сигналов достигает 6. Большое значение ювенильные сигналы имеют в узнавании родителями своего гнезда и своих птенцов. Крики слетков позволяют родителям отыскивать своих птенцов в густых кустах и траве. Собирающим сигналом для цыплят является стук клювиков по доске.

Агрессивные сигналы связаны со многими экологическими ситуациями. Они обеспечивают охрану территории, защиту гнезда, конкурентные отношения за пищу и т. д. В голосе воробьиных имеется до 4 различных сигналов угрозы или агрессии, которые применяются в зависимости от сложившейся ситуации. Агрессивные сигналы используются при визуальном контакте и почти всегда одновременно содержат акустические и оптические компоненты. Помимо угрожающих криков птицы принимают оборонительные позы, производят особые движения кильями, клювом и головой, раздувают горловые мешки, приподнимают оперение и т. д.

Сигналы тревоги отличаются тонкой дифференцированностью и широко используются в различных ситуациях — появление на. земного или воздушного хищника, человека и т. д. Курица издает до 7 сигналов тревоги, уточняющих характер опасности. Особую группу тревожных сигналов составляют крики бедствия, издаваемые птицей в безнадежно опасной ситуации. Птица издает эти крики в момент, когда человек растягивает ее за лапы или концы крыльев. Крики бедствия издают не все особи. Птица, посидевшая в клетке, этих криков не издает. Крики бедствия свойственны чайкам, вороновым, скворцам и другим видам большинство из которых являются вредителями сельскохозяйственных культур или представляют опасность для самолетов. С 1954 г. крики бедствия используются в качестве репеллентов для отпугивания птиц.

Пищевые и стайные сигналы, несмотря на большое разнообразие выполняют сходные функции, координируя поведение стаи во время кормежки, на отдыхе и т. д. Эти сигналы собирают птиц к обильному корму, найденному особью. Так, чайка, нашедшая пищу, издает призывный крик, собирающий других чад с расстояния до 5 км. Однако, если найденного корма немного, чайка молчит. Стайные сигналы имеют большое значение в осенне-зимний период, их разновидностью являются так называемые, миграционные крики, издаваемые мигрирующими птицами в воздухе во время перелетов,— ночью, в темноте и тумане. На регистрации этих криков основан один из методов учета мигрирующих птиц.

Сигналы размножения обеспечивают встречу полов, согласованное поведение партнеров в строительстве гнезда, насиживании и выкармливании молодых, защите гнездовой территории. У грача, например, имеется 4 сигнала, сопровождающих кормление самцом насиживающей самки. Территориальные функции выполняет комплекс специализированных сигналов, содержащих акустические и оптические компоненты. Важной отличительной особенностью сигналов размножения является половой диморфизм. Сигнальное поведение самцов существенно отличается от такового самок. Различия касаются окраски и рисунка оперения, набора сигнальных поз и издаваемых звуков. В сигнальном поведении самок обычно отсутствует песни (поют только старые самки или самки, получившие инъекцию тестостерона).

Песня отличается от всех остальных акустических сигналов, называемых позывами, своей длительностью и сложным рисунком, полифункциональностью, индивидуальной и популяционной изменчивостью.

В вопросе о функциональном значении песни единообразия мнений нет. Обсуждаются ее территориальные функции, экологические в широком смысле, опознавательные-половые и селективно-половые. Однако все большее число орнитологов высказываются за полифункциональные песни, выполняющие одновременно многие функции и обслуживающие многие экологические ситуации в жизни птиц — встречу полов, привлечение самок, синхронизацию полового цикла и т. д. Видимо, альтернативное решение в вопросе о функциях песни вряд ли возможно. Песня представляет собой качественный этап в сигнализации птиц. Характерно, что в более полном и выраженном виде она присуща воробьиным, занимающим верхнюю

ступень эволюции птиц. Функции песни связаны с экологией, и в различных группах они, естественно, акцентируются на тех жизненных ситуациях, когда птицы пользуются ею как сигналом.

Хотя вопрос о происхождении и эволюции песни достаточно сложен, все больше подтверждаются ее филогенетические связи с позывами. По мнению Г.Н.Симкина, все многообразие песенных типов произошло от «самцового позыва-песни» путем постепенного его усложнения и комбинаций.

Особой разновидностью сигналов размножения являются брачные церемонии с использованием веточек, цветов, листочков, комочков тины и водорослей, демонстрируемых самцом самке или обоими партнерами друг другу. У птиц-шалашников этот тип сигнализации развился в сложные ритуалы строительства «шалашей», окруженных «клумбами» и «дорожками», выложенных цветными камешками и «букетами» — пучками трав и цветов.

Длительное время межвидовое общение не привлекало внимания орнитологов. В настоящее время накоплен значительный материал, подтверждающий большое экологическое значение общения биocenотических партнеров между собой. Тревожный крик кулика-сороки на морских побережьях воспринимается как сигнал опасности полярными крачками, серебристыми чайками, камнешарками, утками, белыми трясогузками. Крики бедствия галок, грачей и серых ворон интерспецифичны для всех вороновых. Тревожный крик лесной птицы, встретившей в лесу сову или ястреба, собирает многих обитателей леса — славков, дроздов, зябликов, синиц для совместного отпора врагу.

Эксперименты Е. Гвиннера и И. Кнетгена с малабарскими дроздами и галками показали, что при совместном содержании эти виды легко перенимают друг у друга призывные крики и в дальнейшем используют их «к месту» во время общения с партнерами.

Самцы вдовушек заимствуют часть песни вида-хозяина и используют ее одновременно со своей видовой песней. Цвет и форма яиц, окраска полости рта птенцов, первый наряд молодых одинаковы у вдовушек и вида-хозяина. Взаимные отношения птиц-паразитов с хозяевами основаны на сходстве сигналов, обеспечивающих насиживание и выкармливание чужих птенцов приемными родителями. Специализируясь на определенных видах хозяев, виды-паразиты имитируют их сигнализацию и тем самым образуют биологические расы «по хозяину».

Значительно более широкий круг видов использует биocenотическое общение в пицедобывательном поведении. Крайним вариантом такой специализации являются медоуказчики, крики которых вблизи осиных гнезд и пчелиных дупел привлекают медоедов (здесь общаются представители даже двух разных классов), которые разрушают дупла, делая доступным их содержимое для птиц.

В биocenотической цепи хищник — жертва общение имеет особенно большое значение. Хищники, например совы, стремятся воспринимать пiski и шорохи своей добычи — мышей и полевок, при этом оставаясь не замеченными и не слышимыми для них. Для жертв желательна прямо противоположная направленность общения. Специальные приспособления, противоположно направленные, обеспечивают каждый из этих каналов общения.

Учитывая все многообразие популяционных и биocenотических сигналов птиц и их экологических функций, А. С. Мальчевский (1976) выдвинул интегрирующее понятие типа общения, объединяющее весь комплекс связанных с общением адаптивных явлений. Хотя эта схема разработана преимущественно на основе звукового общения, она имеет общее значение.

В качестве первого типа А. С. Мальчевский выделил общение, основанное на явлениях, сопровождающих различные формы активности птицы и используемых в качестве сигналов с популяционными и биоценотическими партнерами.

Второй, сигнализационный тип общения объединяет систем; кодированных сигналов, каждый из которых несет определенную и строго направленную биологическую информацию.

Третий, ситуативный тип общения выделен в качестве самостоятельного в связи с тем, что меняющаяся экологическая ситуация влияет на биологический смысл сигнала и благодаря этому выступает как необходимый его компонент.

Четвертый, эмоциональный тип общения объединяет изменения сигнала, вызванные различным эмоциональным состоянием птицы.

И, наконец, пятый, имитационный тип общения основан имитационном подражании и пересмешничестве, обогащающем сигнализацию птиц и обеспечивающем передачу по наследству определенных биологически -важных для вида сигналов.

Маркировочно-опознавательные и дивергентные функции общения

Помимо коммуникативных функций, многие сигналы птиц. выполняют дивергентные и маркировочно-опознавательные функции. Для выяснения роли этих функций в настоящее время все шире применяются экспериментальные методы. Так, сопоставляя голос видов-двойников — короткопалой и обыкновенной пищух, Г. Тильке обнаружил различия в общем рисунке песни. Песня обыкновенной пищухи оказалась длиннее, и в ее структуре присутствовала конечная фраза. Воспроизводя самцам обыкновенной пищухи песню короткопалой и купированную, лишенную конечной фразы, песню обыкновенной, Тильке установил, что именно эта фраза имеет решающее значение в сигнальной дивергенции между этими видами. Методика звуковых ловушек, разработанная Тильке, открывает широкие возможности для экспериментальной проверки **дивергентных различий в голосе видов-двойников**. Ждут своей очереди многочисленные случаи дивергентных различий, описанные орнитологами у пеночек (*Phylloscopus collybitus*, *Ph. trochilus*), сверчков (*Locustella fluviatilis*, *L. luscinioides*), корольков (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) и других видов. В результате этой работы выявляются параметры, обеспечивающие дивергентные различия. Один из возможных вариантов — наличие или отсутствие определенной фразы — был описан выше для пищух. Близкие виды козодоев различаются частотой первого слога (*Caprimulgus arizonae* — 0,3—0,6 кГц, *C. vociferous* — 0,2—0,4; *C. saturatus* — 0,125—0,25 кГц), длительностью и структурой второго слога. Близкие виды овсянок отличаются наличием или отсутствием конечного высокочастотного элемента.

АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ПТИЦ

Закономерности голосообразования и звукового общения у птиц — одно из важнейших направлений в современной орнитологической биоакустике. Исследование вопросов функциональной физиологии голосового аппарата птиц связано с большими трудностями, главным образом в связи с многообразием морфологических типов нижней гортани у различных систематических групп класса (Тереза, 1930; Ames, 1971). В последнее время наиболее перспективным методом изучения голосообразования служит анализ с помощью специальной радиоэлектронной аппаратуры акустической структуры издаваемых птицами звуков. Использование этого метода применительно к раннему онтогенезу дает возможность выявить и возрастные закономерности голоса у птиц.

ПРЕНАТАЛЬНЫЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ГОЛОСА У ПТИЦ

Становление акустической сигнализации у птиц в эмбриогенезе освещено в литературе чрезвычайно слабо. Основное внимание исследователи уделяли

«щелкающим» звукам эмбрионов, как наиболее легко регистрируемым непосредственно перед вылуплением.

Звуковое общение, будучи надежным механизмом связи, широко используется выводковыми птицами, у которых развитие пуховой системы в эмбриогенезе идет опережающими темпами по сравнению с развитием зрения. Микрофонный потенциал улитки куриного эмбриона в ответ на низкочастотные звуки регистрируется на 11-й день инкубации, а электрическая активность сетчатки глаза — только на 18-й день.

Установлению взаимного общения способствует гетерохронное развитие слухового анализатора эмбрионов. Оно обеспечивает максимальную слуховую чувствительность перед вылуплением в диапазонах частот, соответствующих основным энергетическим максимумам в звуковых сигналах родителей и собственной вокализации. Акустическая афферентация на определенных стадиях раннего онтогенеза оказывает непосредственное влияние на развитие слуха, ускоряет процесс освоения высокочастотного диапазона, характерного для собственной вокализации эмбриона. Диапазон воспринимаемых частот птенцов как у выводковых, так и у полувыводковых птиц совпадает со спектральными характеристиками эффективных для соответствующих форм поведения видоспецифических сигналов взрослых птиц, что имеет важное адаптивное значение. Оно состоит в том, что **видоспецифическая звуковая сигнализация между эмбрионами и взрослыми птицами обеспечивает синхронизацию вылупления выводка и поддержание стабильности его последующего существования.**

Развитие акустической сигнализации у птиц в пренатальном онтогенезе опосредовано становлением легочного дыхания. Первые звуковые сигналы эмбрионов формируются еще до выхода их в воздушную камеру яйца. По времени появления они соответствуют «спонтанному» дыханию, которое осуществляется за счет воздуха полости амниона. В этот же период устанавливается и взаимная акустическая связь эмбрионов и насиживающей птицы. Такое явление отмечено у куликов, на примере большого веретенника, у куриных и пластинчатоклювых.

Начало функционирования звукоиздающих систем у представителей различных систематических групп значительно варьирует. Первые звуковые сигналы эмбрионов представляют собой одиночные пiski, разделенные длительными временными интервалами — до 30—60 мин. После выхода эмбриона в воздушную камеру яйца его звуковая активность резко увеличивается, что свидетельствует о появлении истинного легочного дыхания. Интенсивность пискa возрастает, их можно слышать даже без вскрытия скорлуповой оболочки яйца, но они по-прежнему разделены длительными паузами — 20—40 мин. Проклев — появление первых трещин на скорлупе — сопровождается группированием отдельных пискa в серии из 2—3 импульсов. Двигательная активность эмбрионов на этой стадии развития сопровождается интенсивными пискaми; частота их излучения значительно увеличивается при резких движениях и вибрации яиц.

Длительность **паранатального периода (от проклева скорлуповой оболочки до вылупления)** коррелируют у птиц с общей продолжительностью инкубационного периода. Обращает на себя внимание короткий паранатальный период у **нанду** и **чомги**. Этот парадокс связан с экологией гнездования вида. Сокращение длительности паранатального периода у нанду до минимума является своеобразной адаптацией эмбриогенеза к аридным условиям. Проклев скорлуповой оболочки эмбрионом перед вылуплением приводит к интенсивному испарению влаги, что при длительном паранатальном периоде развития в условиях саванн и полупустынь может достигнуть критической величины и повлечь за собой гибель кладки. В гнездах поганок, напротив, отмечена высокая влажность, обусловленная известными особенностями их «плавающей» конструкции. Длительное пребывание эмбрионов на стадии проклева скорлупы в условиях повышенной (избыточной)

влажности также может оказаться для них губительным. В связи с этим, несмотря на раннее включение звукоиздающей системы эмбрионов, длительность паранатального развития чомги сокращена до минимума.

«Щелкающие» звуки занимают особое положение при развитии голоса у птиц. Они сопутствуют легочному дыханию и характерны для эмбрионов. Существует мнение, что «щелкающие» звуки возникают в результате подвижности хрящей трахеи, бронхов или гортани. Как показали исследования, «щелчки» являются вторым типом звуковых сигналов в хронологическом порядке при развитии голоса у птиц в эмбриогенезе. Первые «щелчки» — нерегулярные и низкоинтенсивные — регистрируются у эмбрионов за несколько часов до проклева скорлуповой оболочки. Их ритм не превышает 10 в минуту. Серии, включающие от 10 до 50 импульсов, чередуются с паузами длительностью до 5—15 мин.

Проклев скорлупы и последующая стабилизация легочного дыхания приводят к становлению регулярной и более интенсивно «щелкающей» активности у эмбрионов. Поскольку «щелкающие» звуки сопутствуют дыхательным актам, их ритм нарастает вплоть до вылупления, являясь индикатором развития и стабилизации дыхания. По спектрально-временным параметрам они представляют собой короткие (10—30 мс), ритмические широкополосные импульсы. Видоспецифичных характеристик «щелкающих» звуков не обнаружено. Ритм «щелчков» помимо возрастных особенностей эмбрионов находится в прямой зависимости от внешней температуры, что вызвано интенсификацией дыхательных движений. **У выводковых и полувыводковых птиц «щелкающие» звуки служат основой для акустической стимуляции эмбрионов, приводящей к акселерации эмбрионального развития и синхронизации вылупления птенцов в кладке.**

Переход эмбрионов к дыханию атмосферным воздухом сопровождается ритмической организацией излучаемых звуковых сигналов. Определенные категории из них (сигналы «дискомфорта», «комфорта») имеют функциональное значение в процессе звукового общения эмбрионов и насиживающей птицы. У ряда групп проклев скорлуповой оболочки и стабилизация легочного дыхания эмбрионов резко изменяют спектральную структуру излучаемых сигналов. В целом же переход к излучению «шумовых», или широкополосных сигналов, практически не имеющих выраженной частотной модуляции, имеет место у птиц с «примитивным» типом строения нижней гортани. **Примитивный тип строения нижней гортани** характеризуется одной парой мышц, а у некоторых видов голенастых (аисты) и бескилевых птиц (эму, нанду, африканский страус) и она подвергается значительной редукции. Развитая нижняя гортань (например, у певчих воробьиных) обуславливает сложность голосовой мускулатуры (8—12 пар); ей свойственна сильная модификация окостеневающих трахеальных колец.

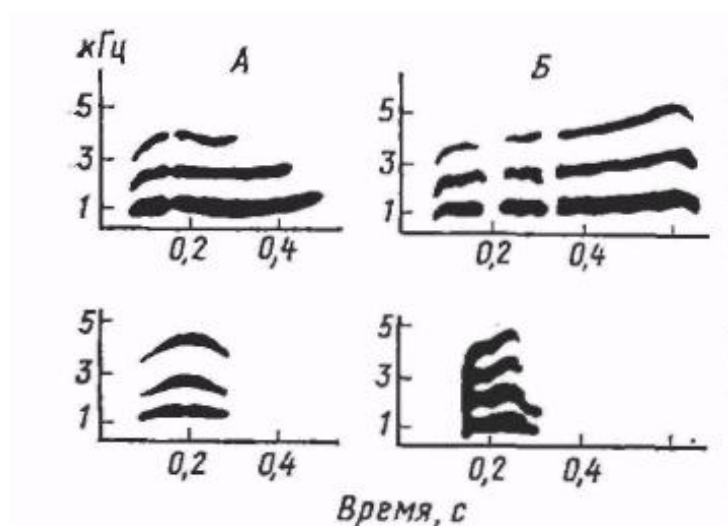


Рис. 5. Сонограммы акустических сигналов эмбрионов толстоклювой (А) и тонкоклювой (Б) кайры до проклева (внизу) и после проклева (вверху) скорлуповой оболочки яйца

Различна и структурно-динамическая организация сигналов. Эмбрионы толстоклювых кайр способны излучать как отдельные импульсы, так и сигналы трелевого звучания. Трелевая структура сигналов не характерна для пренатального онтогенеза тонкоклювых кайр. Столь раннее и сильное различие акустических сигнальных систем у близких видов кайр обусловлено, по-видимому, их совместным гнездованием в колониях. Высокого уровня в гнездовых колониях кайр достигает не только межвидовое, но и индивидуальное опознавание в семьях.

Зрелость и сложность акустической сигнальной системы у птиц к моменту вылупления определяются типом развития и видовыми экологическими особенностями. В пренатальном онтогенезе выводковых и полувыводковых птиц формируются все основные категории сигналов: звуки «дискомфорта», «комфорта», «выпрашивания корма» и т. д. Не регистрируются у эмбрионов лишь сигналы тревоги.

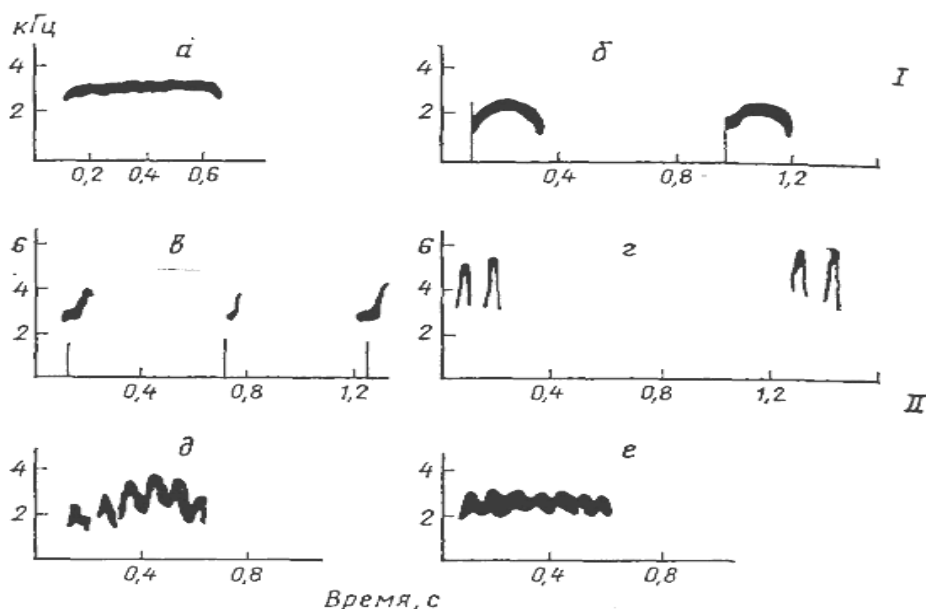


Рис. 6. Сонограммы акустических сигналов эмбрионов куриных и пластинчатоклювых птиц (I — сигналы «дискомфорта»; II — «комфортные» сигналы и трели).
а — глухарь; б, д, е — серый гусь; в — японский перепел; г — кряква

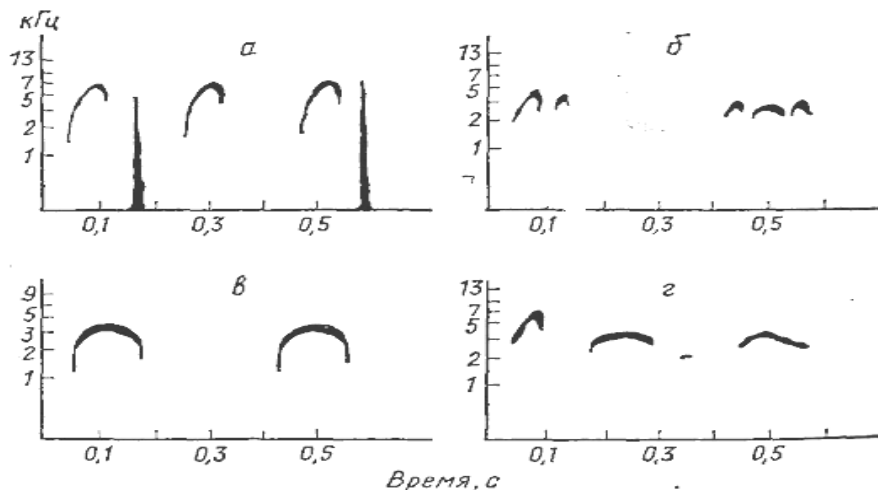


Рис. 7. Сонограммы акустических сигналов эмбрионов куликов.
а — «дискомфортные» сигналы галстучника; б — «комфортные» сигналы и в — звуки «выпрашивания» кулика-сороки; г — «комфортные» сигналы камнешарки

Эмбрионы глупышей (*Fulmarus glacialis*) и поморников (сем Stercorariidae) на стадиях предвылупления способны издавать все звуковые сигналы, характерные для взрослых птиц. Сравнительный анализ ювенильной и дефинитивной акустических сигнальных систем у этих видов свидетельствует, что возрастные изменения выражаются главным образом в расширении спектральных границ и увеличении длительности сигналов. Структурная организация звуковых сигналов у эмбрионов и взрослых птиц практически идентична. Таким образом, у трубконосых и поморников тип развития акустической сигнальной системы жестко детерминирован. Все категории звуковых сигналов формируются в пренатальном онтогенезе и по структурной организации являются как бы копиями дефинитивных сигналов. Дальнейшей функциональной дифференциации и структурного усложнения сигналов не происходит.

Перед вылуплением эмбрионы активно отвечают сигналами «дискомфорта» на определенные внешние воздействия: охлаждение, резкие перевороты яиц, встряхивание и т. п. Число импульсов в серии и ритм их излучения не строго фиксированы и определяются, по-видимому, физиологическим состоянием эмбрионов и внешними факторами. Сигналы «комфорта» легко отличимы на слух от «дискомфортных» сигналов и воспринимаются как тихое щебетание или посвистывание. Интенсивность их излучения эмбрионами значительно ниже, чем сигналов «дискомфорта». Сигналы «комфорта» обычно регистрируются в конце «вспышек» двигательной активности у эмбрионов, при согревании охлажденных яиц, их вибрации.

К одной из разновидностей звуков «комфорта» относятся «комфортные» трели. Трели издаются эмбрионами на стадиях непосредственно **предшествующих вылуплению**. Трели следуют, как правило, в конце серии «комфортных» звуков и завершают ее. Для эмбрионов пластинчатоклювых, куриных, пастушковых и некоторых других видов птиц характерны «сонные» трели как один из вариантов трелевых звуков. Они отличаются от обычных «комфортных» трелей узкополосностью в спектральном отношении, и меньшей длительностью импульсов. «Сонные» трели обычны при согревании охлажденных яиц, двигательная активность эмбрионов в этом случае значительно снижена.

Непосредственно перед вылуплением эмбрионы «взрезают» скорлуповую оболочку яйца: этот процесс сопровождается специфическими **«инструментальными» звуками**, возникающими при трении яйцевого «зуба» о скорлупу. Интенсивность этих звуков чрезвычайно низка.

Выход птенцов из скорлупы сопровождается сигналами «вылупления». Их излучение вызывается болевыми ощущениями, поскольку в этот момент у птенцов происходит обрыв пупочного «стебелька». По спектрально-временным параметрам сигналы «вылупления» близки к звукам «дискомфорта»

Звуковая сигнализация на стадиях предвылупления у выводковых и полувыводковых птиц обеспечивает общение между эмбрионами в кладке, с одной стороны, и между эмбрионами и насиживающей птицей — с другой. Звуковое общение в этот период координирует поведение эмбрионов и приводит к установлению первичного акустического контакта с родителями, на основе которого после вылупления формируется стабильная связь взрослой птицы с выводком. Ритм сигналов «дискомфорта» у эмбрионов увеличивается при сходе (слете) птицы с гнезда. В этом случае они стимулируют возвращение насиживающей птицы. Магнитная запись звуков, издаваемых эмбрионами при естественной инкубации, позволила выявить некоторые особенности их звукового общения с насиживающей птицей. Так, излучение курицей-наседкой сигналов тревоги приводило к прекращению звуковой активности эмбрионов. Сход наседки с гнезда вызывал у эмбрионов спустя 5—8 мин интенсивные сигналы «дискомфорта», а возвращение птицы и ее призывные звуки активизировали «комфортную» сигнализацию. Воспроизведение для наседки звуков «дискомфорта» с помощью магнитофона приводило к тому, что она активно излучала призывные сигналы, перемещалась на гнездо постукивала клювом по скорлупе яиц. «Комфортные» сигналы эмбрионов не вызывали особых изменений в ее поведении.

Таким образом, **формирование основных типов акустических сигналов** завершается перед вылуплением, что в последующем обеспечивает успешную акустическую ориентацию всего выводка. Переход от акустического восприятия внешнего окружения, свойственного для эмбрионов, к восприятию комплексной афферентации после вывода сопровождается у птенцов дальнейшим развитием сигнализации. Появляются новые категории акустических сигналов, которые не наблюдались у эмбрионов: ориентировочные тревожные и тревожно-оборонительные.

Вместе с этим происходит дальнейшее развитие сигналов «дискомфорта» и «комфорта».

АКУСТИЧЕСКАЯ СТИМУЛЯЦИЯ КАК ФАКТОР УСКОРЕНИЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ И СИНХРОНИЗАЦИИ ВЫЛУПЛЕНИЯ ПТЕНЦОВ

Хронология и периодизация эмбрионального развития птиц изучены достаточно полно. Выделяются два различных подхода к решению проблемы эмбрионального развития у птиц. Одни исследователи отводят большее место сенсорной стимуляции как организующему фактору развития, другие — подчеркивают аутогенность эмбрионального поведения.

В этом плане представляется важным и значимым ряд положений П. Т. Светлова (1956), лежащих в основе теории критических периодов развития. В частности, он считает, что онтогенез состоит из небольшого числа этапов, каждый из которых начинается критическим периодом с высокой чувствительностью к действию среды. Биологический смысл периодического повышения чувствительности к внешним воздействиям заключается в обеспечении восприятия организмом и его частями сигналов, ответом на которые являются акты онтогенеза.

Развивая теорию сенсорной стимуляции и суммируя данные ряда исследователей, Готтлиб (Gottlieb, 1968) описывает последовательность сенсорного развития у куриного эмбриона.

	День инкубации	Стадия инкубации, %
Общая светочувствительность	3	15
Тактильная чувствительность	6,5	33
Вестибулярная чувствительность	8	40
Проприорецепция		10 50
Слух	12	60
Зрение	19	95

Готтлиб предполагает, что последовательность развития сенсорных систем для эмбрионов птиц в целом одинакова, а основные эволюционные изменения в эмбриональном поведении заключаются 1) в вариациях функциональной дифференциации сенсорных систем соотносительно с продолжительностью инкубационного периода; 2) в различных сроках функционального созревания каждой сенсорной системы.

По его мнению, порядок развития сенсорных систем является более консервативным образцом в эволюции эмбрионального поведения у птиц, чем развитие способности к восприятию у каждой данной системы. Таким образом, сенсорная стимуляция определенной модальности, которой подвергается эмбрион, оказывает меньшее действие на время включения данной системы и гораздо большее — на способность эмбриона к восприятию и предпочтительному выделению действующих стимулов.

На последних стадиях инкубации эмбрионы выводковых и полувыводковых птиц активно отвечают комплексом движений и специфическими звуками на внешнюю стимуляцию: вибрацию и перевороты яиц, акустические сигналы.

С 17-го дня инкубации у куриных эмбрионов удавалось вырабатывать временные связи на действие звука.

Акустическая стимуляция чистыми тонами или специфическими материнскими сигналами, воспроизведенными с магнитной ленты, вызывает у эмбрионов выводковых или полувыводковых птиц ускорение и синхронизацию двигательных ритмов, увеличивает общую двигательную активность, приводит к ускоренному и синхронному вылуплению. Для воробьиных птиц описаны и крыты

поведенческие механизмы, синхронизирующие развитие птенцов в одной семье при одновременном их вылуплении.

О важной роли сенсорной стимуляции в развитии поведенческих свидетельствует явление запечатления эмбрионами акустических сигналов. Пренатальное запечатление акустических стимулов у птиц в связи с методическими трудностями его анализа изучены недостаточно. Экспериментами и тестами доказано пренатальное запечатление эмбрионами голоса родителей у некоторых видов чаек и кайр.

Выводковый тип развития

По степени физиологической зрелости птенцов в момент вылупления все виды птиц разделяются преимущественно на две группы: матуронатные (зреловылупляющиеся или выводковые — *nidifugae*) и имматуронатные (незреловылупляющиеся, или птенцовые — *nidicolae*). Часть видов занимает промежуточное положение между этими крайними группами. В частности, многие из выводковых птиц довольно длительное время кормят птенцов (поганки, пастушковые, некоторые виды куликов). Гагары кормят птенцов, пока те не приобретут способность к полету, а чайки некоторое время продолжают кормить уже летающих молодых птиц. Поскольку четкого разрыва между матуронатными и имматуронатными группами нет, а существующие виды имеют более или менее промежуточный тип развития, для удобства анализа особенностей эмбрионального поведения мы используем классификацию, включающую дополнительно полувыводковый и полуптенцовый типы развития. Так, к полувыводковым относятся те виды матуронатных птиц, птенцы которых длительное время находятся в гнезде или выкармливаются родителями.

Явление **синхронизации вылупления** птенцов широко распространено у **выводковых** птиц. Среди них наиболее высокой способностью к синхронному выводу характеризуется **нанду**. Период, в течение которого происходит откладка яиц, составляет 3—14 дней в зависимости от количества участвующих в яйцекладке самок. Однако, несмотря на насиживание самцом кладки с первого отложенного яйца, вылупление всех птенцов происходит синхронно — в пределах 1,0—2,5 ч. Ускорение развития эмбрионов в последних отложенных яйцах позволяет нивелировать возрастные различия эмбрионов в кладке в целом. Исходя из теоретических расчетов, максимальная «акселерация» развития у эмбрионов нанду может достигать 7 суток. Для эмбрионов нанду помимо «щелкающих» звуков момента включения легочного дыхания свойственно активное подавание «контактных» сигналов. Контактные сигналы одного эмбриона в кладке стимулируют активное звукоизлучение у остальных. Эти сигналы, как и «щелкающие» звуки, могут выступать в качестве стимулов, обеспечивающих ускорение развития эмбрионов в яйцах, отложенных в гнездо последними, определенное аудирующее действие на развитие эмбрионов в этот период оказывают и звуковые сигналы насиживающего кладку самца — «клацкающие» звуки (постукивание половинками клюва). Особенно активно самец издает эти звуки в ответ на контактные сигналы эмбрионов.

Синхронный вывод птенцов обеспечивает возможность быстрого ухода выводка от гнезда. Достаточно развитая локомоторная активность птенцов сразу после вылупления способна реализации адаптивного поведенческого акта.

Синхронизация вылупления у выводковых птиц достигается на основе сложных адаптивных механизмов и осуществляется на различных стадиях эмбрионального развития.

Первый уровень синхронизации приурочен к зародышевому периоду и заключается в прерывистом подогреве яиц самкой. Из практики птицеводства известно, что периодическое подогревание яиц при хранении повышает обменные процессы эмбрионов: происходит более интенсивное нарастание количества

эритроцитов в крови. По завершению эмбрионального периода характерен более ранний и дружный выклев. Прерывистое подогревание яиц самкой в период насиживания у выводковых птиц является адаптивным механизмом, предотвращающим неравномерное развитие эмбрионов в первых и последних отложенных яйцах.

Второй уровень синхронизации достигается на заключительных стадиях эмбрионального развития — в период вылупления. Одним из важных факторов синхронизации в этот период служит взаимостимуляция эмбрионов «щелкающими» звуками. Эксперименты по инкубации куриных и перепелиных яиц показали, что кладках, где эмбрионы находились в непосредственном контакте друг с другом, вылупление птенцов происходит в более ранние сроки и дружнее, чем в случае их изоляции. Наблюдаемые в экспериментах акселерация развития (более раннее вылупление) и синхронизация вывода птенцов у куриных и пластинчатоклювых является следствием стимуляции эмбрионов акустическими «щелчками» и позволяют утверждать, что взаимостимуляция эмбрионов «щелкающими» звуками приводит к ускоренной стабилизации дыхания и относительной синхронизации дыхательных ритмов.

Вторым важным фактором синхронизации на стадиях предвылупления являются звуки, излучаемые насиживающей птицей. В конце периода насиживания звуковая активность самки резко возрастает. Высокий уровень звуковой активности самки перед выводом птенцов описан для каролинской утки и кряквы. Важную роль акустической стимуляции со стороны наседки для синхронного вывода птенцов подтверждают результаты экспериментов по «озвучиванию» куриных эмбрионов призывными звуками («пищевой зов») самки. Вылупление цыплят в этих случаях проходит опережающими темпами и более дружно, чем в контрольных группах.

Стимуляция эмбрионов куриных и пластинчатоклювых птиц звуковыми сигналами со стороны наседки приводит, как и в случае взаимостимуляции «щелкающими» звуками, к интенсификации легочного дыхания, но и к относительной синхронизации и активизации двигательной активности эмбрионов. Внешняя стимуляция, сочетающая акустические, «щелчки» и монотонные сигналы, имитирующие звуки самки обеспечивает максимальную акселерацию эмбрионального развития и синхронность вывода птенцов.

По темпу вылупления **куликов**, относят к группе с асинхронным выводом птенцов. Вместе с тем кулики — выводковые птицы, и биологическое значение синхронного вылупления для них, казалось бы, очевидно. Для выяснения этого противоречия проведены эксперименты с кладками шилоклювки, малого зуйка, травника и перевозчика. Кладки каждого вида куликов были разделены на две группы, одну из которых, (опытную) «озвучивали» акустическими сигналами с момента выхода эмбриона в воздушную камеру яйца. Акустическая стимуляция в зависимости от варианта эксперимента включала либо «щелчки» либо монотонные сигналы, имитирующие призывные звуки взрослых птиц. Ритм излучения «щелчков» избирался таким, чтобы он превосходил собственные ритмы «щелкающих» звуков у эмбрионов (4—5 имп/с). Частота заполнения сигналов-импульсов определялась в соответствии с энергетическими максимумами в призывных звуках родителей. В экспериментах учитывали особенности проклева и вывода птенцов для опытной и контрольной группы. Существенных различий по времени от проклева первого до проклева последнего яйца в обеих группах не наблюдалось. Период от проклева до вывода птенцов достоверно сокращался в «стимулированных» группах на 6—15 ч по сравнению с контрольными группами. Вылупление птенцов также проходило опережающими темпами и более синхронно: в «озвученных» кладках шилоклювки оно завершалось раньше по сравнению с контрольными на 10—18 ч, у малого

зуйка — на 10—21 ч, у травника — на 8—15 ч, у перевозчика — на 6—10 ч. Для двух кладок перевозчика был известен порядок снесения яиц самкой. В той из них, которая подвергалась действию акустической стимуляции, порядок вывода птенцов, хотя и соответствовал порядку откладки яиц, но разница по времени вывода между первым и вторым птенцом составляла лишь 4 ч, между первым и четвертым — 9 ч. в контрольной кладке эта разница достигала 8,5 и 22 ч соответственно. Таким образом, взаимное звуковое общение эмбрионов и насиживающих птиц как факторы синхронизации вылупления характерны и для куликов. Хотя синхронность вывода птенцов у куликов выражена не столь ярко, как, например, у Куриных (в связи с насиживанием кладки с момента первого отложенного яйца), было бы ошибочно относить их к группе птиц с асинхронным выводом, тем более объединять по этому признаку с хищными и воробьиными. Период вылупления у куликов действительно может растягиваться на несколько суток при неблагоприятных погодных условиях, что наблюдается и у других групп птиц независимо от типа индивидуального развития.

Полувыводковый тип развития

У поганок и пастушковых подобно куликам, насиживающим кладку с первого отложенного яйца, акустическая стимуляция на стадиях предвылупления приводит к ускорению темпов развития и сокращает общую длительность периода вывода птенцов. Точной синхронизации вылупления не достигается.

Аналогичный результат акустического взаимодействия эмбрионов установлен у гагар и некоторых чистиковых птиц, обычно имеющих в кладке два яйца.

Полуптенцовый тип развития

Обширная группа имматуронатных видов (веслоногие, попугаи, стрижи, дятлы, воробьинообразные и т. д.) неоднородна по физиологической зрелости птенцов к моменту вылупления. У ряда групп (хищных птиц, сов, голенастых и некоторых других) птенцы вылупляются в различной степени опушенными, с закрытыми, полуоткрытыми или полностью открытыми глазами. Эту сборную группу условно относят к полуптенцовым или полувыводковым.

На примере голенастых птиц установлено, что акустическая стимуляция эмбрионов приводит к акселерации эмбрионального развития и ускорению темпов вывода птенцов, однако очередность вылупления птенцов «повторяет» порядок откладки яиц. У птенцов, вылупившихся из «стимулированных» яиц полное раскрытие глаз происходит в среднем на сутки раньше по сравнению с птенцами, не подвергавшимися на стадиях предвылупления действию акустической стимуляции.

Акустически стимулы, применяемые до включения легочного дыхания, оказывают наиболее эффективное влияние на темп и синхронность вывода молодняка у куриных и пластинчатоклювых птиц. Привнесение стимуляции на более поздних стадиях эмбрионального развития (например, с момента выхода эмбриона в воздушную камеру яйца), хотя и ускоряет темп вылупления, но значительно слабее, чем при более ранней стимуляции. Причиной подобного явления может служить следующая закономерность эмбриогенеза выводковых птиц: стадиям предвылупления предшествует завершение роста эмбриональных тканей, после которого происходит некоторое снижение уровня метаболизма. Если акустическая стимуляция предшествует этому периоду, то он, как показывают результаты исследований, может быть укорочен или полностью элиминирован. Акселерация эмбрионального развития, таким образом, сопровождается возрастанием метаболических затрат. Ускорение метаболических процессов в эмбриогенезе птиц под действием акустической стимуляции предполагает

ее влияние на центральные процессы, контролирующие метаболизм. Оно может заключаться в том, что активная «нагрузка» на анализаторные системы эмбрионов облегчает развитие и усиливает возбудимость нервных клеток, включенных в систему управления обменом, в частности регулирующих дыхательные процессы. Акустическая само- и взаимостимуляция эмбрионов (как впрочем и акустические внешние стимулы, близкие к видоспецифическим) существенно влияет на развитие периферического отдела слухового анализатора птиц, а также на развитие дендритной симметрии нейронах ламинарного ядра.

Серией экспериментальных исследований организации естественного поведения птенцов воробьиных птиц вскрыты механизмы ускоренного развития сенсорных и моторных компонентов основных функциональных систем (пищевод и оборонительной), полноценное функционирование которых определяет синхронное завершение гнездового периода. К главнейшим факторам синхронизации вылета из гнезда разновозрастных птенцов относят: (1) постоянное пребывание «младших» птенцов в сенсорнообогащенной среде, создаваемой вокализацией и перемещениями птенцов старшего возраста, (2) стабилизацию массы тела птенцов младшего возраста перед вылетом, в процессе которой у них отсутствует замедление роста («плато»), характерное для старших птенцов. Следует подчеркнуть, что подобное «замедление» роста, как уже отмечалось, свойственно для матурантных птиц перед вылуплением, но этот период сниженного метаболизма может элиминироваться под действием акустической стимуляции. Как и в случае обязательных сроков акустической стимуляции эмбрионов выводковых птиц, необходимых для получения максимального эффекта ускоренного и синхронного вывода, для полноценного физического созревания в сокращенные сроки младшим птенцам у имматурнанных птиц необходим длительный контакт с птенцами старших возрастов.

К основным факторам, ускоряющим развитие птенцов, относят: повышенную двигательную активность, дополнительный комплекс тактильных и температурных воздействий, вызванный перемещением старших птенцов, и вокализацию, сопровождающую пищевую реакцию старших птенцов с первых дней жизни младших. Совокупность всех этих факторов, определяющая опережающее включение сенсорных и моторных компонентов функциональных систем гнездового периода птенцов, рассматривается как физически и социально обогащенная среда. Согласно концепции системогенеза, общие и частные закономерности онтогенеза функциональных систем находятся под определяющим действием экологических факторов, прежде всего это касается поведения.

Анализ акустической структуры сигналов и строения гортани. Многообразие морфологических типов нижней гортани в разных систематических группах птиц предполагает различие в уровне управления вокализацией у этих птиц.

Примитивная нижняя гортань представлена трахеей с преобладанием хрящевых колец, со слабой популунной складкой или без нее. Число мышц – 1-2 или значительно редуцированы. Можно предположить, что такие группы сохраняют «птенцовый» тип звуков без значительного нервного контроля за натяжением мускулатуры нижней гортани.

Нервный контроль за натяжением слабо развитой сирингиальной мускулатуры у птенцов и взрослых **неворобьиных** птиц с относительно примитивным типом гортани сведен до минимума. Напротив, у **воробьиных** нервная регуляция имеет решающее значение как средство контроля за многомускульным управлением сиринкса, особенно при излучении сложных по формам частотной модуляции песен и позывов.

У неворобьиных птиц со слабо развитой мускулатурой нижней гортани определенную роль при звукоизлучении играет вытягивание шеи, ведущее к изменению положения трахеи и бронхов и

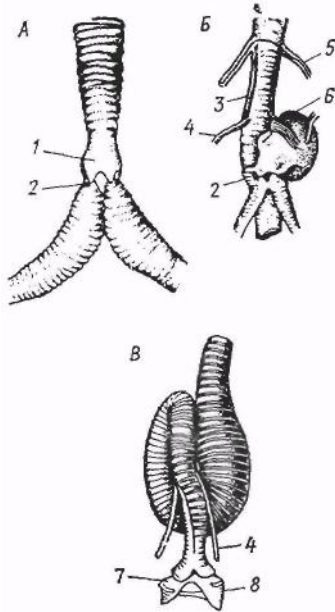


Рис. 19. Голосовой аппарат птиц (по Ильичеву, 1972 из Ruppel, 1933).

А — *Anser anser*; Б — *Cyanopterus*; В — *Crax alector*.

1 — трахеальный барабан; 2 — foramen interbronchiale; 3 — musculus tracheolateralis; 4 — m. sternotrachealis; 5 — m. ipsilateralis; 6 — bulla ossea; 7 — membrana tympaniformis externa; 8 — m. t. interna

обеспечивающее относительно стабильный уровень натяжения тимпанных мембран. Хотя воробьиные птенцы имеют многомускульную нижнюю гортань, стабилизация контроля за натяжением тимпанных мембран осуществляется в онтогенезе поэтапно, — например, у птенцов коньков, трясогузок и жаворонков, у которых это явление имеет место в 5—7-дневном возрасте. Это достигается на основе стабилизации дыхания «дозревания» всего комплекса голосовых мышц и включения механизмов нервной регуляции их натяжения.

Необходимо подчеркнуть, что увеличение скорости воздушного потока и его объема при генерации звуков на полном выдохе в условиях отсутствия или слабого нервного контроля за голосовой мускулатурой (например при излучении сигналов «дискомфорта» и пищевых сигналов в максимальной фазе пищевой реакции маленьких птенцов воробьиных птиц), обуславливает их широкополосную, амплитудно- или частотномодулированную структуру. Подобный тип звукоизлучения сохраняется у взрослых птиц в наиболее древней форме позывов — сигналах бедствия.

Нижняя гортань трахеобронхиального типа, свойственная воробьиным, имеет сложную голосовую мускулатуру. Голосовые мышцы у воробьиных имеют максимальное развитие и их число достигает 7—9 пар, тогда как у более «примитивных» групп — гагар, поганок, веслоногих, голенастых, куриных, пластинчатоклювых и т. д. — их всего одна пара.

В простейшем случае механизм функционирования нижней гортани можно представить следующим образом: сокращение идущих вдоль трахеи грудинно-трахейных мышц прижимает трахею к бронхам и сближает голосовые (тимпанные) мембраны, а козелок давит на выступ клавикулярного мешка, выпячивающего внутреннюю тимпанальную мембрану. Прохождение воздушной струи заставляет мембраны вибрировать. Таким образом производятся звуки в гортани птиц, имеющих слабо развитую мускулатуру нижней гортани.

Значительно усложняется функционирование нижней гортани у воробьиных птиц. Грудинно-гиоидные мышцы, которые управляются подъязычным нервами, обеспечивают сложные и разнообразные движения элементов нижней гортани. особенно важна роль четырех пар трахеальных полуколец, пяти трахеальных колец наружных и внутренних голосовых мембран и шести пар этих мышц. Совместное действие этих элементов в момент производства звуков поворачивает четвертое бронхиальное полукольцо и приближает наружную голосовую мембрану к внутренней. Поворот третьего бронхиального полукольца приближает переднюю часть внутренней голосовой мембраны к наружной мембране. Быстрое прохождение струи воздуха сближает мембраны и заставляет их вибрировать. Натяжение внутренней мембраны действием спинной ларинго-сирингиальной мышцы или задней бронхиальной влияет на частоту вибрации и размеры просвета бронхов и т. д.

Кроме перечисленных выше образований в звукоизлучении принимают участие, так или иначе влияя на спектрально-временные характеристики сигналов, трахеальные мешки (у эму), передний отдел пищевода (у африканского страуса и выпя), полость киля грудины (у журавлей), глоточные мешки (у дроф), пищевод (у голубей), клавикулярные и перивикулярные воздушные мешки (у многих видов воробьиных птиц). Эти резонаторы с мягкими стенками меняют свою форму и объем при действии мускулатуры, изменении положения головы, шеи, тела конечностей и т. п.

Таким образом, производство акустических сигналов у птиц (особенно у воробьиных) связано со сложной системой морфологических образований, различных по структуре, происхождению и акустическому значению. Именно поэтому вопросы нервного контроля, точной координации являются одними из наиболее важных и наименее изученных в биоакустике птиц. Подход к решению этой задачи осложняется, прежде всего, тем, что в звукоизлучении у птиц участвуют мышцы различного центрального подчинения. Среди них выделяются непосредственно голосовая мускулатура, определяющая натяжение тимпанных мембран и положение губ, мускулатура грудной клетки, определяющая выдыхание и прохождение воздушной струи через про' свет голосовых щелей в бронхах и трахее, а также мускулатура верхней гортани, регулирующая просвет гортанной щели, мускулатура шеи и головы, влияющая на расположение и длину трахеи, объем ротовой полости и т. д. Совместная работа всех этих образований достигает высокой степени согласованности, позволяя эффективно управлять звукоизлучением, и меняя в широких пределах частотные и амплитудные характеристики, а также временной «рисунок» сигнала.

Следует подчеркнуть, что значительное влияние на процесс звукоизлучения у птиц оказывает трахея — резонатор широкого спектра действий. Длина трахеи у различных групп птиц варьирует в широких пределах: от 30 трахеальных колец — у мелких воробьиных до 400 — у журавлей и фламинго. Изменчива и форма трахеи. У куриных и некоторых воробьиных птиц она сужается в своей нижней части, у бескилевых и попугаев сжимается в дорсовентральном направлении. У самцов пластинчатоклювых и котинг (воробьиные) нижняя часть трахеи образует тонкостенные костные камеры разнообразной формы, достигающие значительных размеров. Половые различия в морфологии нижней гортани у пластинчатоклювых выражены уже на эмбриональных стадиях развития, а особенности механизмов звукоизлучения складываются в раннем онтогенезе и служат основой для различий в спектрально-временной структуре звуковых сигналов у самок и самцов сразу после вылупления.

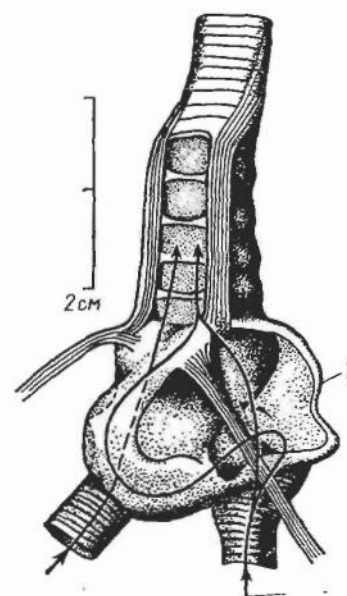


Рис. 21. Нижняя гортань морянки *Clangula hyemalis* (по Деметьеву, 1940). 1 — костное расширение (bullae osseae). Стрелками показано направление движения воздуха

СПЕКТРАЛЬНО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЙ СУТОЧНЫХ ПТЕНЦОВ

Различия по внешнему виду между самцами и самками принято обозначать как половой диморфизм. Половой диморфизм проявляется у птиц, как известно, в окраске оперения, цвета тела (клюва, радужины, голых участков кожи и др.), в размерах тела, в наличии или отсутствии выростов и придатков на голове (индейки), в

развитии отдельных перьев, в пропорциях, размерах и форме отдельных частей тела, в устройстве внутренних органов (морфология нижней гортани). У птенцов половой диморфизм в окраске оперения отсутствует.

Известно, что половые гормоны продуцируются и выделяются гонадами птиц уже в эмбриональный период. Гонады куриных эмбрионов начинают продуцировать женский половой гормон с 4-го дня, а мужской — с 6-го дня инкубации, т. е. задолго до наступления половой морфологической дифференциации.

Нижняя гортань утиных эмбрионов имеет к 13-му дню инкубации заметный половой диморфизм: у самок она симметрична и развита слабо, у самцов имеет больший размер и асимметрична (значительное расширение на левой стороне - резонатор).

Путем частичной или полной кастрации куриных и утиных эмбрионов с помощью рентгеновских лучей доказано, что половая дифференциация соматических тканей зависит от гормональной секреции гонад эмбриона. Для развития нижней гортани мужские гормоны не нужны, а женские — тормозят его. Дифференциация полов у птиц обуславливается женским гормоном, мужской гормон, хотя и имеется у обоих полов, подавляется женским.

Половые гормоны оказывают воздействие на обмен веществ, С 11-го дня инкубации имеется достоверное различие в газообмене куриных эмбрионов разного пола. Несколько различна и средняя длительность инкубационного периода для петушков и курочек. В первые 8 ч вылупления в партии цыплят преобладают курочки, во вторые 8 ч количество цыплят обоего пола примерно одинаково, а в конце периода вылупления наблюдается большое количество петушков. В связи с различиями в морфологии и физиологии эмбрионов имеется, по-видимому, различная чувствительность к отрицательным воздействиям среды. За период с 12-го по 19-й день инкубации погибает больше самцов, а с 19-го дня и до вылупления — самок. Суммарное количество эмбрионов каждого пола, погибающих во время инкубации, примерно одинаково. Соотношение полов при вылуплении бывает равно 1 : 1 только при сопоставлении большого статистического материала, в каждом конкретном случае на соотношение полов влияют различные факторы: возраст родителей, интенсивность их обмена веществ, качество половых клеток и т. п..

Цыплята разного пола сразу после вылупления имеют ряд морфологических и физиологических отличий. Вес тела самцов на 2,7 г больше веса тела самок, у них же выше частота сердечного ритма на 8 ударов в 1 мин: 212 у самцов и 204 у самок. Из внутренних органов у самцов больше масса отдела желудка и сердца, а у самок — масса печени.

За последнее двадцатилетие проведено много исследований, посвященных «переделке» пола или возможному сдвигу соотношения полов. Эта проблема имеет первостепенную практическую важность для промышленного птицеводства. При имплантации таблетки стилбестрола курам у их потомства получали небольшие сдвиги в соотношении полов, при введении гормона петухам этого не наблюдалось. Смещение соотношения полов при введении половых гормонов в яйцо получено рядом исследователей, однако полной инверсии пола в этом случае не происходило. Некоторое изменение пола зафиксировано при опускании яиц в раствор гормонов и витаминов.

Определение пола у суточных птенцов куриных птиц представляет несомненный практический интерес. Было предложено **определять пол при помощи спектрально-звукового анализа сигналов птенцов.**

Поскольку сигналы бедствия относятся к наиболее древней форме позывов и механизм их излучения сохранился в процессе эволюции без изменений у птиц в целом, правомерно предполагать универсальность акустического метода

определения пола для суточных птенцов куриных, а также чайковых птиц и других видов.

Птенец, помещенный в дискомфортное состояние (перевернут вниз головой) издает сигналы, записываемые и затем анализирующиеся при помощи метода сравнения сонограмм. Различия достоверны.

АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛЬНАЯ СИСТЕМА И ПОВЕДЕНИЕ ПТЕНЦОВ

Процесс вылупления из яйца — важный качественный сдвиг в развитии особи, определенный момент онтогенеза. Переход от акустического восприятия внешнего окружения, свойственного для эмбрионов, к комплексной афферентации у птенцов сопровождается дальнейшим развитием их акустической сигнальной системы. **Формирование голосовых реакций** — длительный процесс, он **начинается в пренатальный период и заканчивается установлением весенней демонстративной песни, которая часто складывается в конце первого года жизни, а иногда значительно позднее.**

Групповые голосовые сигналы птиц принято разделять на две основные группы — позывы и песню. **Позывы** — наследственно обусловленные, служащие выражением различных эмоциональных состояний. Основу песни он рассматривал лишь как совокупность ряда характерных признаков, в том числе: общую способность птиц к воспроизведению звуков; общую видовую характеристику песни; темп исполнения. Исследования последних лет свидетельствуют о более жесткой генетической детерминации песни многих видов птиц. Во многих случаях, недооценивается роль вокального обучения, которое чаще следует рассматривать как генетически предопределенное саморазвертывание песни. В этих случаях пение партнеров может выступать не как основа матричного, копирующего обучения, а лишь как своеобразный стимулирующий, пусковой или сигнальный механизм. Особенно наглядно это проявляется в сложных, жестко фиксированных вокальных репертуарах зяблика и восточного соловья.

Позывы птиц принято относить к жестко детерминированным формам сигнализации. Как правило, филогенетически древние, простые по структуре, слабо подверженные географической изменчивости позывы птиц откосятся к генетически преформированным. Это свойственно как для неворобьиных, так и для воробьиных птиц. На развитие специфических групповых позывов, особенно на скорость их развертывания и правила адекватного употребления, большое влияние оказывает внешнее окружение, стимулирующее или блокирующее действие.

Достаточная зрелость птенцов выводковых птиц позволяет им покидать гнездо сразу после обсыхания. Высокая степень функциональной готовности нервной системы обеспечивает способность птенцов определенным образом реагировать на внешние раздражители. В условиях ограниченной видимости (травяной ярус — для куриных птиц; заросли прибрежной и водной растительности — для некоторых куликов и пластинчатоклювых) важную роль в ориентации и координированном поведении выводка играет звуковая сигнализация. Все вопросы, связанные с принципами кодирования биологической информации в звуковых сигналах птенцов и птиц-родителей, с интеграцией и временно необходимым распадением выводка, представляют особый интерес. Исследования поведения именно в этом аспекте способны вскрыть механизмы, позволяющие выводку сохранять свою целостность, ориентироваться в пространстве, т. е. механизмы, обеспечивающие при данном биологическом типе развития наилучшее выживание вида (видов) в целом. Однако эти вопросы не решаются вне рассмотрения общего онтогенеза голосовых реакций у птиц.

Звуковая сигнализация у птенцов выводковых птиц привлекала внимание исследователей большей частью в связи с попытками построения

классификационных схем либо для использования их в качестве систематических критериев.

Исследования, проведенные на различных видах куриных, пластинчатоклювых птиц и куликов, свидетельствуют об **общих закономерностях онтогенеза голоса и сложных форм поведения, свойственных для матуридных видов**. Как правило, акустическая сигнализация птенцов представлена **пятью основными категориями звуков**, отражающими особенности физиологического и «социального» состояния (сигналы «дискомфорта», «комфорта», ориентировочные звуки, сигналы тревоги и конфликтных ситуаций). В первые дни жизни у птенцов сохраняются, кроме того, и «щелкающие» звуки.

Сигнальное отражение отрицательных мотиваций

Как известно, критерием выраженности любых мотиваций является комплекс поведенческих реакций. В ранг отрицательных мы включаем мотивации, связанные с отрицательным физиологическим или «социальным» состояниями птенцов: при охлаждении, голоде, одиночестве и т. п. Учитывая, что многие сигналы имеют ряд плавных взаимных переходов, не следует рассматривать предлагаемый вариант анализа акустической коммуникативной системы птенцов как единственный и претендующий на универсальность.

Так, например, для птенцов наземногнездящихся колониальных видов чайковых птиц (серебристой и сизой чаек, полярной крачки и др.) характерны две отчетливо выраженные категории сигналов дистантной связи — ориентировочные и «дискомфортные», — обеспечивающие индивидуальное опознавание и необходимую акустическую ориентацию. В подсемействе Larinae резко выделяется род *Rissa*. Птенцы моровки (*Rissa tridactyla* L.), гнездящейся колониально на уступах скал, свойственна значительная «редукция» голосовых реакций по сравнению с другими видами колониальных. Наскальное гнездование, исключая дистантные взаимодействия птенцов и их «перемешивание», привело к «минимизации» в наборе сигналов дистантной связи: общий недифференцированный сигнал выполняет функцию дискомфортных и ориентировочных звуков. Птенцы утратили покровительственную окраску и рефлекс убегания от врага, свойственные для колониальных наземногнездящихся чайковых птиц.

Структура акустической сигнальной системы птенцов поморников (Stercorariidae) наряду с архаичными признаками, свидетельствующими о древности семейства и близости его к предковым формам чайковых в целом, обусловлена определяющим действием в процессе эволюции экологических факторов, таких, как гнездование преимущественно отдельными парами.

Исключительно показательным примером влияния экологии онтогенеза на структуру акустической сигнальной системы могут служить чистиковые. **Ориентировочные звуки** как вариант сигналов дистантной связи характерны для птенцов колониально гнездящихся видов с высокоразвитым индивидуальным опознаванием (тонкоклювая и толстоклювая кайры), но не дифференцированы от общих «дискомфортных» сигналов у гагарки, чистика (одиночное гнездование) и тупика (колониальное норное гнездование).

Элементы защитного поведения — прекращение эмбрионами дви-течной и звуковой активности в ответ на сигналы тревоги насиживающей птицы — свойственны выводковым и полувыводковым птицам уже на стадиях предвылупления. Вылупление обеспечивает быстрое обогащение сенсорного обеспечения: звуковая афферентация дополняется зрительной. Именно этот качественный сдвиг в онтогенезе выводковых и полувыводковых птиц служит основой для «дозревания» оборонительной функциональной системы. Сигнальная

преимущество и групповое обучение при формировании стереотипов оборонительного поведения и становлении сигналов-маркеров опасности имеют определяющее значение. У имматуронатных птиц «дозревание» оборонительной функциональной системы опосредовано сроками включения зрительного анализатора и полностью завершается в период постгнездовых кочевок.

Сигнальное отражение положительных мотиваций

Индикаторами положительного физиологического и социального состояний птенцов служат **«комфортные» звуки**. В первые дни после вылупления они сопровождают процессы согревания и кормления, чистки, различные контакты с самкой или собратьями. Звуки «комфорта» птенцов куриных многообразнее, чем пластинчатоклювых. Излучение сонных «трелей» одним из птенцов инициирует такое же поведение у всех остальных птенцов в группе. Специфическим вариантом комфортных звуков являются сигналы «приветствия», у птенцов гусей и казарок они сопровождаются характерными «поклонами». Звуки приветствия при увеличении числа импульсов и ритма излучения приобретают агрессивно-оборонительные функции и используются в конфликтных ситуациях. Наиболее сложный репертуар сигналов комфорта у куликов – тулеса, кулика-сороки и шилоклювки (5 вариантов).

Пищевые сигналы представляют собой комбинацию звуков, издаваемых при групповых контактах и согревании. У птенцов некоторых куликов представлечны специфические комфортные сигналы, которые они издают, следуя за самкой или в контакте с ней. У чаек и чистиков наиболее многообразны комфортные сигналы в условиях согревания.

Для воробьиных птиц отмечены различия в характере звуков, издаваемых голодными и сытыми, спящими или активно двигающимися птенцами. Засыпающие птенцы воробьиных издают комфортные «трели». особенно широко из комфортных сигналов у воробьиных представлены различные модификации птенцового «бормотания».

Адаптивные особенности акустической сигнализации и поведения птиц в раннем онтогенезе

При смене привычного акустического птенцового фона и резком изменении биологической ситуации для выводковых птиц характерны ориентировочные сигналы. Отсутствие напряженности ситуации (например, длительное отсутствие контактов с родителями или собратьями) маркируется изменением ритма излучения импульсов. Как правило, это достигается путем увеличения количества структурных элементов в посылке. Ритмическая последовательность одиночных импульсов плавно преобразуется

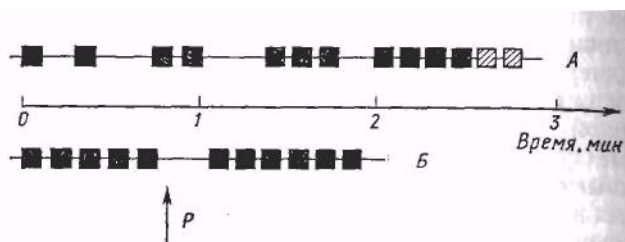


Рис. 36. Переход ориентировочных звуков в «дискомфортные» при длительной изоляции птенца от выводка (А) и «дискомфортных» в сигналы бедствия (Б) при воздействии внешнего стимула (р)

в гомотипическую секвенцию позывов, включающих 2—3 импульса (рис. 36). При сохранении напряженности ситуации происходит дальнейшее нарастание ритма сигналов, осуществляемое как бы за счет возврата к первоначальному структурному варианту: образуется гомотипическая секвенция импульсов с высоким ритмом повторения. Этот фрагмент динамического состояния вокализации

принято идентифицировать как **сигналы «дискомфорта»**. Динамический сигнальный ряд от ориентировочных до «дискомфортных» звуков характеризуется нарастанием ритма излучения. В большинстве случаев именно сигналы «дискомфорта» являются завершенным звеном сигнального ряда. Встреча партнеров по выводку или любое

другое благоприятное изменение ситуации приводит к переходу на **«комфортную» вокализацию** (рис. 36).

Если отрицательное «социальное» (или физиологическое) состояние продолжает оставаться ведущей мотивацией, то функцию завершающего звена выполняют **сигналы «бедствия»**. При этом изменяется не только динамическая организация сигнального ряда, но и структурная: увеличение ритма излучения импульсов сопровождается сокращением их длительности. Сигналы могут приобретать трелевое звучание. Звуки **«бедствия»** служат маркерами максимально опасной ситуации (птенец схвачен хищником и т. п.).

Ориентировочные и «дискомфортные» звуковые сигналы птенцов выводковых птиц выполняют функцию сигналов связи и вызывают поисковую реакцию приближения. Увеличение частоты повторяемости отдельных элементов обеспечивает большую вероятность приема сигнала при наличии помех. Наблюдения за выводками куриных и пластинчатоклювых в природе показывают, что интенсивность поисковой реакции у птенца возрастает при увеличении ритма сигналов, излучаемых другим членом семьи (например, при переходе от ориентировочных к «дискомфортным» звукам). Таким образом, взаимная акустическая ориентация птенцов в выводке обеспечивает один из механизмов его интеграции и имеет важное адаптивное значение. Сигнальный ряд, отражающий динамику отрицательных мотиваций, может сопровождаться не только адекватным увеличением роли «интегративного» поведения птенцов. При достижении определенного уровня мотивации возможен переход к иным формам поведения. **Например, излучение сигналов «бедствия» вызывает в выводке реакцию бегства или «затаивания».** Подобные механизмы «дезинтеграции» играют важную роль в обеспечении сохранности семейных групп.

В динамике сигнального ряда, отражающего «комфортные» (в широком смысле) мотивации, прослеживаются аналогичные закономерности (рис. 36). Начальным элементом ряда могут, как и в случае отрицательных мотиваций, служить ориентировочные звуки. Наиболее полный «идеализированный» сигнальный ряд выглядит следующим образом: ориентировочные звуки — «комфортные» сигналы (одиочное кормление) — «комфортные» сигналы (групповое кормление) — «комфортные» трели насыщения — «сонные» трели. Выделяя категории звуковых сигналов, отражающих динамику «комфортных» мотиваций, имеют самостоятельное функциональное значение, заключающееся в стимуляции и синхронизации пищевого поведения, отдыха, сна и т. п.

Рассмотренная динамика отрицательных и положительных мотиваций, а также отражающие ее сигнальные ряды в сумме составляют фоновое поведение птенцов. Особый интерес представляет переход от фоновой «дискомфортной» вокализации к «комфортным» формам поведения и наоборот. Возможны два варианта перехода: быстрый (рис. 36) и плавный. Первый свойственен для ситуаций, когда отбившийся от выводка птенец после длительного одиночества встречается с родителями или братьями. Аналогичным образом звуки «приветствия» у гусят резко сменяются агрессивными сигналами при появлении в выводке «чужака». Второй вариант перехода отражает медленную смену мотиваций (например, птенец согревается после сильного охлаждения). В этом случае сигнальный ряд, отражающий динамику мотиваций, включает промежуточные категории звуков.

В некоторых случаях промежуточные категории сигналов маркируют вполне определенную поведенческую реакцию. Например, пищевые сигналы птенцов у большинства видов куликов представляют собой конгломерат из «контактных» и «комфортных» сигналов при согревании. Если учесть что непосредственному кормлению предшествуют короткие перебежки за

родителями в поисках корма, чередующиеся с паузами, необходимыми для обогрева под взрослой птицей, то происхождение и место данной промежуточной категории вокализации в общей стратегии пищевого поведения становятся понятным.

Необходимо учитывать, что экспресс-изменения ситуации вызывают соответствующие изменения и в фоновом поведении птенцов. Появление хищника, о котором предупреждают родители (или он замечен птенцами), прерывает рассмотренные нами выше сигнальные ряды в любой их «точке». Происходит качественно новый скачок — излучаются сигналы тревоги, блокирующие все формы «комфортного» и «дискомфортного» поведения. Следует реакция «затаивания», которой иногда предшествует короткая побегка птенцов в укрытие (например, в заросли травы и т. п.).

Акустическая сигнализация играет важную роль и в организации гнездового поведения птенцов имматуронатных птиц — пищевая вокализация птенцов служит важнейшим фактором синхронизации пищевого поведения. Пищевая реакция включает целый ряд моторных реакций который, однако, нельзя рассматривать в отрыве от акустического компонента. Эндогенный цикл пищевой активности, определяющий спонтанное возникновение пищевой реакции в отсутствие сенсорных стимулов — сигналов прилета родителей с кормом синхронизируется в выводке акустической и двигательной активностью птенцов. Спонтанная пищевая реакция проявляется, прежде всего, у птенцов с наиболее сильной пищевой мотивацией. Вступление остальных членов выводка в «пищевой хор» трудно определить как спонтанный поведенческий акт, поскольку он индуцирован двигательной и вокальной активностью наиболее голодных птенцов.

Голодные птенцы излучают высокочастотные «верещащие» звуки. Спектральные характеристики сигналов подвержены возрастным изменениям: от 1,6—6,8 кГц — у однодневных птенцов до 3,8—6,0 кГц и 2,8—4,6 кГц — у 3- и 7-дневных, предъявление птенцам зрительных адекватных раздражителей макет головы чайки) вызывает изменение вокализации — верещание птенцов сменяется сильным писком. Длительность импульсов сокращается с 0,3—0,38 с до 0,1—0,3 с. птенцов.

Наращение уровня отрицательных мотиваций (например, длительная изоляция птенца от собратьев, ссаживание его с незнакомыми птенцами сопровождается уменьшением длительности звуков (0,1-0,23 с) и увеличением ритма их излучения. В критически опасных ситуациях (птенец схвачен хищником или находится в руках человека) характерны сигналы бедствия.

Итак, наращение уровня мотиваций (как положительных, т и отрицательных; находит свое отражение в сходных тенденциях звукового сигнального ряда: сокращении длительности отдельных структурных элементов и увеличении ритма излучения

Синхронизация пищевого поведения птенцов устанавливается в течение 3 дней после вылупления. Акустический компонент в процессе синхронизации пищевой реакции выводка озерных чаек играет ведущую роль.

Возрастные изменения вокализации птенцов

Рассмотрим возрастные изменения на примере некоторых групп птиц. У бескилевых в основном возрастным изменением является редукция голоса. Птенцы нанду и эму имеют развитую систему звуковой сигнализации, типичную для выводковых птиц в целом. Редукция голоса у бескилевых обусловлена возрастными морфологическими изменениями звукоизлучающего аппарата и вспомогательных структур. Основными причинами редукции голоса служат увеличение размеров трахеи (как длины, так и площади поперечного сечения), при котором становится невозможным излучение гармонических сигналов;

изменения пространственного расположения тимпанных мембран внутри бронхиальных проходов, вызванное ростом трахеи; возрастные утолщения тимпанных мембран.

Более сложные изменения претерпевает вокализация куликов. Так, например, сигналы «дискомфорта» у суточного птенца кулика связаны в основном с ситуациями охлаждения. К возрасту 21-30 дней длительность импульсов в сигналах «дискомфорта» возрастает – теперь они используются при оборонительном поведении и при появлении опасности.

Еще более сложные изменения характерны для ориентировочных сигналов. С возрастом длительность всех импульсов в сигнале становится примерно равной, они становятся более высокочастотными, количество импульсов увеличивается, а их длительность в целом сокращается. Сигналы приобретают трелевое звучание. В дальнейшем, когда птенцы, поднявшись на крыло, кочуют стайками во время осеннего отлета, ориентировочные сигналы у них сохраняются. Однако теперь они выполняют функцию основных видовых позывов, с помощью которых поддерживается пространственная структура стаи.

В онтогенезе голоса чистиковых птиц отчетливо прослеживаются тенденции, связанные с видовой спецификой. У птенцов гагарки возрастные изменения вокализации (до 14-дневного возраста) выражаются в приобретении сигналами узкополосного и высокочастотного звучания, а затем в период с 21 по 30-й день происходит постепенная ломка голоса — он обретает низкочастотную окраску, характерную для вокализации взрослых птиц.

У японского перепела с третьей недели жизни в сигналах дискомфорта птенцов проявляются параметры голоса взрослой птицы. Сигналы приобретают «шумовое» звучание и у самцов **выполняют в последующем функцию брачных криков.**

У воробьиных птиц на примере галки выделены четыре этапа развития вокализации. Отмечено, в частности, что после открытия глаз вместе с появлением новых форм поведения возрастает разнообразие позывов, которое достигнет своего максимума перед вылетом из гнезда. У слетков структура позывов и их набор сходны с дефинитивным, но из-за неустойчивости режима генерации изменчивость вокализации выше, чем у взрослых птиц. В широких пределах меняется и длительность сигналов: от коротких — на I этапе до продолжительных — на II этапе и вновь коротких — у слетков.

Пять основных этапов развития звукового репертуара выделено для мелких воробьиных. Первый («раннегнездовой») начинается с момента вылупления и заканчивается к моменту прозревания птенцов. Второй («позднегнездовой») характеризуется формированием дефинитивных видовых зывов («слетка», «тревоги», «бедствия»). Третий («послегнездовой») этап включает период от оставления птенцами гнезда до распада выводков и перехода молодых птиц к самостоятельному образу жизни. Четвертый этап приурочен к периоду гормональной перестройки организма во время осенней и началу проявления миграционной активности. Он характеризуется сокращением употребления птицами различных комфортных сигналов, увеличением в репертуаре доли оборонительных и формированием основных элементов «осенней подпесни». Пятый этап совпадает с началом репродуктивного цикла. Он сопровождается резким повышением песенной активности и формированием новых оборонительных сигналов.

Выделены три основных типа развития акустических сигналов воробьиных птиц: «островковый», «ветвистый» и «взрывной». При «островковом» типе онтогенеза все категории сигналов, за исключением пищевых, возникают независимо друг от друга (славковые, мухоловковые). «Ветвистый» тип основан на преемственной связи основных позывов с пищевыми сигналами (дроздовые). «Взрывной» тип

характеризуется появлением основных категорий сигналов за короткий срок (менее недели). За этот период формируется весь звуковой репертуар, за исключением некоторых сигналов репродуктивного цикла. Этот тип развития сигналов типичен для синиц.

АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ПТИЦ В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

В биоакустике птиц пристальное внимание уделяется в основном двум аспектам: роли звукового общения в микроэволюции (локальные диалекты, географическая изменчивость песни и позывов) и дивергенции вокализации у близкородственных видов.

Применение филогенетического метода для анализа акустической системы сигнализации осложняется по причине высоких, особенно для воробьиных птиц, темпов эволюции сигналов, приводящих к резкой дивергенции их даже у близких видов.

В своих исследованиях на примере неворобьиных птиц мы предприняли попытку рассмотреть эти проблемы, уделив особое внимание поведенческим и голосовым реакциям, связанным с заботой о потомстве.

ГОЛОСОВЫЕ РЕАКЦИИ ТРУБКОНОСЫХ (Procellariiformes) И РЖАНКООБРАЗНЫХ (Charadriiformes) ПТИЦ

Трубноносые птицы — одна из наименее исследованных групп в орнитологической биоакустике. Имеется ряд отрывочных сведений о вокальном «репертуаре» буревестников, альбатросов и качурок, свидетельствующий об ограниченном наборе голосовых реакций. Это подтверждают и наши исследования звуковой сигнализации Глупышей и северных качурок в гнездовой период.

В колониях глупышей фоновой вокализацией являются «раскатистые» крики. Они сопровождают брачный ритуал при котором партнеры сидят друг против друга, совершая движения клювами из стороны в сторону. По-видимому, он служит индивидуальным маркером птиц. Насиживающий глупыш излучает его в ответ на приближение не только соседей, но и своего брачного партнера. Спектрально-динамическая структура «раскатистых» криков значительно варьирует у разных особей, что может служить основой для индивидуального распознавания.

Видоизмененным вариантом «раскатистых» криков являются «стрекочущие» звуки, отражающие у глупышей нарастание возбуждения. «Стрекочущие» крики излучаются в основном при неожиданном появлении «чужаков» в непосредственной близости от гнезда. «Раскатистые» и «стрекочущие» звуки хорошо различимы на слух. «Стрекочущие» крики представляют собой как бы экспрессивный вариант «раскатистых»: сокращается длительность импульсов и увеличивается ритм их излучения. Подобная закономерность, когда ритмическая структура может отражать степень эмоционального возбуждения, широко встречается в акустической сигнальной системе птиц. Агрессивное взаимодействие глупышей у гнезд сопровождается своеобразными звуковыми сигналами — «плевками», которые хозяин гнездовой территории адресует ее нарушителю.

Акустическая активность северных качурок (*Oceanodroma leucorhoa*) приурочена к ночному времени суток. В этот период они совершают облеты гнездовой колонии, сопровождая их специфическими звуками — единственными,

которые удается зарегистрировать в гнездовой период. Эти сигналы представлены гетеротипической секвенцией импульсов, число которых может варьировать от 5 до 10. Первый импульс в секвенции, как правило, модулирован по частоте, последний имеет наименьшую длительность. На слух эти звуки северных качурок воспринимаются как трескучие трели.

Ржанкообразные являются чрезвычайно удобным объектом для исследования экологических и эволюционных аспектов звуков общения. Для различных их видов характерны разнообразные экологические условия, различная популяционная структура — от строго территориального гнездования до облигатной колониальности. Акустический репертуар многих видов богат и разнообразен.

Ток и позывы куликов (Charadrii)

Несмотря на широкую адаптивную радиацию, подотряда Кулики — экологически четко очерченная группа. Питание в основном мелкими беспозвоночными определяет ход эволюции куликов по пути специализации к «зондированию» субстрата. Годовой цикл куликов разделяется на две фазы с резко различным характером популяционных взаимоотношений. Во время зимовок и на пролете кулики держатся стаями, в гнездовой период большинству из видов свойственна территориальность. Некоторые виды песочников (дутьши и острохвостый песочник) образуют концентрацию индивидуальных территорий, так называемые «агрегации». Поведение куликов, связанное с заботой о потомстве, сопровождается различными голосовыми реакциями. Выделяются четыре основные категории акустических сигналов в гнездовой период: контактные, призывные, тревожные и токовые.

Контактные сигналы характерны при насиживании кладок, особенно незадолго до вылупления, когда устанавливается акустическая связь между эмбрионом и насиживающей птицей, и при согревании птенцов. Контактные звуки, как правило, представлены несколькими вариантами даже у одного и того же вида куликов. Это достигается за счет изменения временной структуры сигнала (длительности, ритма излучения) и его спектральных параметров (спектральных границ, формы частотной модуляции). Контактные сигналы белохвостого песочника, обогревающего птенцов, представлены либо одиночными импульсами, либо сериями «писков». У камнешарки они имеют трелевое звучание. Общая особенность контактных сигналов — сниженная по сравнению с другими типами интенсивность звучания. Они могут включать обрывки токовых сигналов в тех случаях, когда с птенцами находится самец. Однако в подобных ситуациях характерен вариант токовых звуков; спектрально-временные параметры при этом не изменяются. Обогревание и контакт взрослых с птенцами вызывают у последних излучение комфортных сигналов, имеющих множество вариантов.

Призывные сигналы взрослых птиц связаны сбором затаившихся птенцов, либо с передвижениями выводка. В некоторых случаях прослеживается прямая связь ритмической организации сигналов с изменением биологической ситуации. Когда взрослая птица собирает птенцов, ритм излучения импульсов увеличивается при и первом же ответном писке; например, у большого улиты ритм возрастает при этом с 2—3 до 4—5 имп/с. Ускорение ритма может достигаться и переходом к другому варианту сигнала. Сбор затаившихся птенцов перевозчик начинает с призывного свиста, затем следует переход к излучению 2—3-импульсных посылок. Призывные сигналы некоторых видов куликов, например камнешарки, представлены исключительно трелями различной длительности.

Призывные сигналы излучаются с гораздо большей интенсивностью, чем контактные. Сигналы следования, излучаемые при передвижениях выводка, ориентируют

движущихся птенцов в нужном направлении, являясь своеобразным звуковым маяком. Призывные сигналы вызывают у затаившихся птенцов реакцию приближения к родителям. При этом характерно установление первоначального акустического контакта: в ответ на призывные сигналы родителей птенцы издают ориентировочные звуки.

Тревожные сигналы куликов в гнездовой период связаны, как правило, с особой формой поведения у гнезда - отвлекающими демонстрациями. Отвлекающие демонстрации у белохвостого песочника представлены как неспецифическими, так и специфическими элементами. Различные отвлекающие демонстрации сопровождаются голосовыми реакциями. Слетая с гнезда и совершая последующий демонстративный полет, самец излучает токовую трель. При слете с гнезда, отведении и активной демонстрации птицы на земле излучается длинная трелька. В непосредственной близости от гнезда у белохвостого песочника мы отметили две формы отвлекающих демонстраций: имитация птенца и имитация раненой птицы. Имитация птенца сопровождается излучением *специфических* сигналов — тонких писков. Эти сигналы по спектрально-временной структуре сходны с сигналами бедствия. У самцов трель имитации птенца иногда переходит в токовую.

Поведение насиживающих белохвостых песочников у гнезда зависит от степени продвинутой инкубации и от индивидуальных особенностей птиц. На ранних стадиях инкубации при подходе человека птица или слетает, или убегает с гнезда молча и незаметно. Перед вылуплением белохвостые песочники чаще всего пользуются демонстративным поведением, подкрепляемым голосовыми реакциями, привлекая внимание угрожающего объекта на себя.

Яйца в кладках белохвостого песочника проклеваются в среднем за 2,0—2,5 дня до вылупления птенцов. С этого момента характерно увеличение беспокойства насиживающей птицы. Она слетает с гнезда на большом расстоянии от наблюдателя и летает с тревожными звуками (длинные трельки) в непосредственной близости от него. С момента проклева яиц насиживающая птица начинает издавать кроме длинной короткую трельку, если угрожающий объект оказывается у гнезда ближе 5 м. При большем расстоянии от него по-прежнему издается длинная трелька. Третий вариант трельки у белохвостых песочников условно назван успокаивающим; он включает 15—17 коротких импульсов. Успокаивающую трельку взрослая птица издает в тех случаях, когда опасность миновала, но не исчезла полностью. Птенцы прекращают затаиваться и отвечают сигналами дискомфорта, что побуждает родителей к их согреванию.

Структура акустической сигнальной системы одиночно гнездящихся и колониальных видов чистиковых птиц (гагарки и кайры) имеет существенные различия, несмотря на их близкое сходство. Как предполагает Ю. М. Кафтановский (1951), предковые формы кайр гнездились в укрытиях подобно гагарке, а затем перешли к открытому гнездованию на карнизах. Звуковые сигналы гагарки имеют примитивную организацию. Звуки кайр, наоборот, характеризуются ритмом и структурированностью. Следовательно, переход к колониальному гнездованию у чистиков сопровождается общей дифференциацией акустической сигнализации, увеличением количества различных голосовых реакций за счет изменения спектральных и временных параметров.

Исследованиями механизмов индивидуального опознавания у трубконосых, чайковых и чистиковых птиц установлено, что маркерами особи являются преимущественно временные параметры звуковых сигналов. При переходе к колониальному гнездованию дифференцируются новые категории голосовых реакций (например, крик прилета на гнездо некоторых чаек, крик слета с гнезда у моевки).

Усложнение структуры акустической системы обеспечивает более «дробное» сигнальное отражение мотивационных состояний, при котором уровень мотивации определяется не только сменой голосовых реакций, но и соотносительной частотой излучения различных сигналов. При анализе акустической сигнальной системы чистиковых отмечается закономерное усложнение структуры вокализаций и увеличение длительности сигналов в ряду «гагарка — толстоклювая кайра — тонкоклювая кайра», что соответствует направлению эволюции в процессе формирования этой группы птиц.

Второе направление адаптации чистиковых птиц в связи с зашумленностью прибрежных биотопов — смещение вокализации в область высоких частот (чистик). Таким образом, экологические условия обитания обуславливают у птиц адаптивные перестройки структуры видовой акустической сигнальной системы.

Известно, что темпы эволюции звуковой системы коммуникации, приводящие к резким дивергентным отличиям даже у близких видов птиц, выше, чем моторных демонстраций. Однако темпы эволюционных преобразований акустической сигнальной системы также неоднородны. Сигналы тревоги характеризуются сходством у различных видов песочников (куликов) и чайковых птиц. В то же время значительным изменениям в процессе эволюции родственных групп подвергаются сигналы, выполняющие интегрирующие и синхронизирующие функции. Например, у песочников к таким вокализациям относится «сложная» трель, у чайковых — «долгий крик» и гомологичные ему звуки, у кайр — «вибрирующие» звуки (тонкоклювая) и «аррау» (толстоклювая). У близких видов — моевки и красноногой говорушки — при общем сходстве голосовых реакций наиболее сильно различаются сигналы этого типа. Основные брачные демонстрации большинства видов чайковых птиц сходны, наиболее значительным эволюционным изменениям подвергается группа сигналов, гомологичных «долгому» крику.

Интегрирующие и синхронизирующие эффекты достигаются при коллективной активации особей в выводке, группе или гнездовой колонии. Синхронизируются не только мотивационные состояния и поведенческие реакции, но и физиологические (например, созревание гонад, готовность к спариванию и т.п.). Таким образом, в обеспечении интегрирующих и синхронизирующих эффектов на различных уровнях взаимодействия особей и заключается основная функция этих вокализаций. Вторичные функции могут быть самыми разнообразными, в том числе и функция изоляции при симпатрическом видообразовании.

У близких видов воробьиных птиц наиболее сильно дивергированы брачные сигналы, преимущественно песня. В последние годы специально подчеркивается значение песни как консолидирующего сигнала.

ЭКОЛОГИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ И ЗАЩИТНЫЕ РЕАКЦИИ ПТИЦ

Защитное оборонительное поведение птиц в гнездовой период является одной из фоновых демонстраций и имеет важнейшее значение для успешного завершения репродуктивной фазы. Характер защитных реакций птиц в целом связан, прежде всего, с экологическими особенностями гнездования. Анализируя защитные реакции различных систематических и экологических групп, особое место мы отвели выявлению роли акустической сигнальной системы птиц в комплексе оборонительного поведения.

Наблюдения, проведенные в гнездовых колониях веслоногих и голенастых птиц, свидетельствуют, что коллективные защитные реакции носят пассивный характер. Птицы, первыми заметившие опасность, излучают сигналы тревоги вызывающие взлет с гнезд ближайших соседей. Взлет сопровождается своеобразными защитными действиями птиц: выбрасыванием помета, отрывиванием рыбы (у бакланов). Агрессивных намерений по отношению к наземному хищнику взлетевшие

не проявляют: как только он исчезает из поля зрения, колония успокаивается. Активные действия представлены только на уровне защиты гнезда членами пары от пернатых хищников (например, серой вороны). Невыраженность коллективных форм защиты гнезд у веслоногих и голенастых объясняется, по-видимому, отсутствием в процессе эволюции этих групп пресса пернатых наземных хищников. Для голенастых, кроме того, серьезным препятствием для выработки коллективной защиты служит способность к быстрому и маневренному полету. Экологические условия размещения колоний веслоногих и голенастых тщательно и надежно сохраняли и сохраняют их от наземных хищников, но не всегда спасают от деятельности человека.

Хищничество в колониях со стороны пернатых врагов (например, вороны) следует рассматривать как относительно поздно сформировавшийся фактор. Подлет и кружение цапель над подранком, излучающим сигналы бедствия, нельзя трактовать как форму коллективной защиты. Это явление широко распространено среди колониальных и образующих стаи птиц. У некоторых групп (чайковых) особь с аномалией в поведении вызывает агрессивные действия колонии (например, «добивание» подранков и т. д.).

По характеру гнездования куликов делят на две экологические группы. К первой из них относятся виды, устраивающие гнезда открыто на лишайниковой тундре или галечниках (бурокрылая ржанка, тулес, галстучник, кулик-сорока и др.). Вторая группа более обширна и включает куликов, располагающих гнезда более или менее укрыто: в траве, под защитой лесного подростка, на кочковатых болотах (турухтан, дутыш, фифи, перевозчик и т. д.). Реакция на приближение опасности у куликов первой группы заключается в дальнем (вне видимости наблюдателя) покидании кладки (птенцов) и демонстрации на дальнем расстоянии. При приближении потенциально опасного объекта птицы отлетают на несколько десятков метров и вновь садятся на хорошо просматриваемом месте. Все дальние демонстрации сопровождаются голосовыми реакциями. Излучаемые звуки представлены тональными (практически монотональными или частотно-модулированными) сигналами с высокой интенсивностью звучания. Длительность отдельных импульсов достигает 0,5—0,6 с (тулес, бурокрылая ржанка). Для кулика-сороки свойственно излучение коротких (0,1—0,15 с) импульсов, но с очень высокой интенсивностью. Эти короткие тональные звуки, как и мелодичные длинные свисты тулеса, бурокрылой ржанки, слышны за сотни метров, что и обеспечивает успех дальнего демонстративного показа птиц. Дальний демонстративный показ позволяет максимально обезопасить открыто расположенные гнезда или птенцов. Сигналы тревоги дальнего действия легко лоцируются птенцами, что стимулирует их к плотному затаиванию. Именно для видов этой экологической группы куликов такая специфическая форма отвлекающей демонстрации, как имитация позы насиживания, имеет биологический смысл. На лишайниковой тундре или песчано-галечных косах она способствует, с одной стороны, дальнему показу, с другой — дезориентации наблюдателя (хищника). Имитация позы насиживания описана для 197 видов открытогнездящихся куликов.

У куликов второй экологической группы защитные реакции носят иной характер. Слет с гнезда (от птенцов) происходит на близком от наблюдателя расстоянии, иногда прямо из-под ног. Но отвлекающие демонстрации выполняются в непосредственной близости от наблюдателя. При максимальном возбуждении ни подходят вплотную к наблюдателю или зависают над ним в воздухе. Эти ближние демонстрации сопровождаются излучением тревожных сигналов, характеризующихся малой длительностью импульсов и организацией их в трели или серии. Интенсивность излучения сигналов всегда ниже, чем для видов, включенных нами в первую

экологическую группу. В данном случае и «враг», и затаившиеся птенцы находятся поблизости от слетевшей птицы. Даже низкоинтенсивные сигналы легко лоцируются как птенцами, так и потенциально опасным объектом, для дезориентации которого направлена отвлекающая демонстрация. Следует подчеркнуть, что куликам, как правило, свойственны несколько вариантов тревожной вокализации.

Зависимость излучения птицами этих сигналов прослежена у белохвостого песочника и большого улиты. Для первого вида характерны три варианта тревожных трелек: при опасности на ближнем и дальнем расстояниях, а также в случаях, когда угроза нападения хищника миновала, но напряженность еще сохраняется. Большой улит также издает три варианта тревожных звуков: при появлении потенциально опасного объекта на дальнем расстоянии (одиночное громкое — «тю!»), сигнал взлета (2—3-слоговое повторение первого варианта); сигналы беспокойства у гнезда (выводка), звучащие как серия монотонно повторяющихся импульсов, — «ти-ти-ти-ти...». Последний вариант тревожных звуков у различных видов рода *Tringa* очень похож и трудно различим на слух. Имеются лишь небольшие вариации в длительности импульсов и спектральных границах сигналов. Частота следования импульсов в серии зависит от степени беспокойства птиц: чем ближе опасность, тем выше ритм излучения. У некоторых видов куликов не наблюдается прямой связи излучения определенного варианта сигналов со степенью опасности. В то же время характерно различие тревожных сигналов, излучаемых птицами в полете и на земле. Так, у кулика-воробья сигналы тревоги сидящей птицы имеют трелевое звучание, а в полете — резкое одиночное «цить». У американского бекасовидного веретенника три варианта звуков излучаются в полете и один на земле.

Наконец, у ряда видов различные варианты сигналов тревоги не отражают специфику ситуации (дутьш, круглоносый плавунчик). Весьма своеобразны голосовые реакции на потенциальную опасность у перевозчика. Они представлены двухсловным «тили», трехсловным «ти-ли-ли», излучаемыми на земле и в полете, а также громким мелодичным свистом, характерным только для сидящих птиц.

Для укрытогнездящихся видов куликов отмечены три специфические формы отвлекающей демонстрации. Имитация птенца сопровождается излучением тонких писков. Спектрально-временные параметры писков сходны с сигналами бедствия птенцов. Как показывает анализ сонограммы звуковых сигналов, подобная имитация не строго видоспецифична. Так, имитационные звуки, издаваемые белохвостым песочником, по своей структуре более сходны с сигналами бедствия птенцов американского бекасовидного веретенника, нежели с сигналами птенцов своего вида. Однако необходимо подчеркнуть, что и сигналы бедствия птенцов различных видов куликов очень близки по своим частотно-временным параметрам. Сигналы имитации птенца вызывают у соседних птиц повышенное беспокойство (как, впрочем, и сигналы «бедствия» птенцов). Беспокоятся особи не только данного, но и других видов куликов, а также гнездящиеся поблизости чайки, крачки, воробьиные.

Имитация раненой птицы выражается в молчаливом слете с гнезда, «падении» на землю и подпрыгивании со взмахиванием крыльями. Иногда данная форма поведения происходит на фоне излучения трелевых сигналов. Имитация подранка как особая форма отвлекающей демонстрации свойственна для большинства видов укрытогнездящихся куликов. При имитации убегающего зверька птица с характерно приподнятым хвостом молча и быстро удаляется от наблюдателя, обретая сходство с бегущим грызуном. В чистом виде все три формы отвлекающей демонстрации встречаются редко. Одна из форм часто плавно

«перетекает» в другую, возможны различные сочетания защитных реакций. Завершается отвлекающая демонстрация, как правило, общим беспокойством птиц с излучением тревожных сигналов. У самцов сигналы, сопровождающие отвлекающую демонстрацию, могут переходить в токовые (это часто наблюдается у белохвостого песочника, перевозчика, фифи).

Как показывает анализ, отвлекающая демонстрация — сложное адаптивное явление, обладающее достаточной пластичностью. Особую значимость приобретают изменения в поведении, связанные с высокой численностью наземных хищников или частым беспокойством людьми. Происходящая в этих случаях перестройка отвлекающей демонстрации выражается в отсутствии отдельных специфических элементов и переходе к слету с гнезда с дальним индифферентным отлетом.

Некоторые виды укрытогнездящихся куликов (круглоносый плавунчик, бекас, большой улит) не имеют специфических форм отвлекающей демонстрации. Специфической формой отвлекающей демонстрации у открытогнездящихся видов, по-видимому, следует считать имитацию позы насиживания. Эта форма поведения неоднократно наблюдалась нами у кулика-сороки, тулеса, галстучника и малого зуйка. Вслед за дальним покиданием птицей гнезда происходила быстрая побежка, завершающаяся в некоторых случаях характерной посадкой на субстрат.

Таким образом, защитное поведение куликов у гнезд и выводков направлено на дезориентацию потенциально опасного объекта. Демонстративный показ взрослыми птицами осуществляется как на земле, так и в полете и сопровождается голосовыми реакциями. Птенцы на тревожные сигналы родителей отвечают затаиванием. В критически опасных ситуациях птенцы излучают сигналы бедствия. Характерная особенность сигналов бедствия заключается в высокой интенсивности их звучания. Взрослые птицы на сигналы бедствия птенцов (как и на сигналы их имитации) отвечают быстрым подлетом и интенсивным беспокойством.

При изгнании хищника с гнездовой территории у некоторых видов куликов наблюдаются **коллективные формы защитного поведения**. Особенно четко они выражены у кулика-сороки и камнешарок в ситуациях, когда изгоняется пернатый хищник (например, ворона). Защитные реакции колониально гнездящихся видов (шилоклювка, ходулочник) включают ряд последовательных фаз. С появлением потенциально опасного объекта следует взлет отдельных особей и дальний вылет ему навстречу. Подлетевшие птицы совершают облет объекта (в данном случае наблюдателя) с излучением тревожных сигналов. Первая фаза реакции переходит в специфическую форму отвлекающей демонстрации — имитацию раненой птицы. У шилоклювок — это длинные пробежки в характерной сгорбленной позе, у ходулочников «надломленный» полет завершается посадкой и подпрыгиванием на одном месте со взмахиванием крыльев. Следом за первыми подлетевшими особями в реакцию вступает и вся колония. Часть птиц совершает облет наблюдателя, остальные интенсивно исполняют специфические формы отвлекающей демонстрации. У шилоклювок имитация подранка выражена и в «водном» варианте — плавании в характерно сгорбленной позе с подергиванием головы.

Наземные колонии чайковых птиц — мощная и эффективная система защиты гнезд и выводков. Появление в районе колонии наземного или пернатого хищника вызывает дальний вылет отдельных особей. Подлет к хищнику перетекает в фазу кружения с излучением сигналов тревоги, которые инициируют защитную реакцию всей колонии. Фаза кружения сопровождается агрессивным пикированием на хищника (или наблюдателя), что особенно выражено у крачек. У одиночно гнездящихся, но тяготеющих к колониям других видов морских чаек (*Larus marinus*) защитная реакция протекает по типично «чаячьей» схеме: взлет-подлет к источнику опасности — кружение над ним с агрессивным пикированием. Для морских

чаек несвойственно использование специфических форм отвлекающей демонстрации. Это связано, во-первых, с ярко выраженной агрессивностью защитных реакций, эффективность которых обеспечивается известными морфобиологическими особенностями данного вида. Во-вторых, нельзя не принимать во внимание, что защитные реакции морских чаек часто усиливаются и дополняются групповыми действиями их непосредственных соседей — серебристых чаек.

Формирование колониальной структуры у ряда видов чайковых и чистиковых птиц происходило под воздействием пресса хищников. Предполагается, что колонии Факультативно-колониальных видов чайковых птиц формировались под одновременным воздействием наземных и пернатых хищников. Активные защитные реакции птиц — обязательное условие такого типа колониальности. Способность птиц в колониальных поселениях к вторичной (опосредованной) ориентации предопределяет возможность коллективных форм защитных реакций. Взаимоконтроль за собственной активностью у колониальных птиц может осуществляться по двум каналам связи: зрительному и акустическому. Последний обладает большей надежностью в связи с дальностью действия и относительной помехоустойчивостью. Сигналы тревоги отдельных особей в колонии чайковых птиц стимулируют групповую защитную реакцию. Групповые действия колонии в этом случае мы характеризуем как защитную реакцию.

Существует и иной подход к идентификации этого поведенческого явления. Так, И. Д. Никольский (1978) считает, что сигналы тревоги (оповещения об опасности) стимулируют ориентировочно-исследовательскую реакцию. По нашему мнению, сигналы тревоги служат пусковыми стимулами именно защитной реакции, которая включает ориентировочную фазу (подлет к потенциально опасному объекту, кружение над ним). Реакция имеет характер защиты по отношению именно к гнездовой колонии: кладке, птенцам. Ориентировочная фаза может перетекать в агрессивные атаки птиц на хищника (наземного или пернатого), которые часто завершаются его изгнанием или посадкой птиц, если тревога оказалась ложной. Третьим вариантом завершения ориентировочной фазы может оказаться разлет птиц на некоторое время с гнездовой территории (например, если наблюдатель производит выстрелы в колонии). Разлет в этот момент характеризуется как собственная защитная реакция особей.

Таким образом, несомненно одно: в процессе эволюции от групповых действий у факультативно-колониальных видов чайковых птиц шел по линии активной защитной реакции, имеющей несколько фаз развертывания. Ориентировочная фаза придает защитным реакциям птиц известную пластичность и мобильность адаптирует ко всему многообразию ситуаций, которые существуют в природе. Синхронизация подъема особей на крыло как фактор, снижающий непреднамеренное хищничество, по-видимому, является сопутствующим положительным эффектом, но не направляющей линией в эволюции форм защитного поведения.

Гнездовые поселения облигатно-колониальных видов чайковых и чистиковых птиц (моевки, кайры) испытывают наибольший пресс со стороны пернатых хищников. Защитные реакции плотных колоний представлены действием массы гнездящихся птиц, постоянным присутствием их на гнездах. Активные формы защиты у моевок выражены не только в отношении соколов, ворон, молодых неперелинявших чаек, т. е. птиц, отличающихся по окраске и поведению. Кайры, хотя и покидают в этих случаях карнизы вслед за моевками, но участия в воздушных атаках не принимают. Немалую роль здесь, по-видимому, играет неспособность кайр к быстрому маневренному полету.

Групповые защитные реакции у колониальных видов (толстоклювая и тонкоклювая кайры) не выражены. При спуске наблюдателя на гнездовую карниз

слетают лишь кайры, находящиеся в непосредственной близости. Агрессивные действия на уровне отдельной особи представлены ложными выпадами и криками. Активные защитные реакции отсутствуют в гнездовых колониях тупиков, а также у одиночно гнездящихся видов — чистика и гагарки. Укрытое расположение гнезда этих видов существенно снижает ущерб, наносимый хищниками. Своеобразным защитным механизмом являются поведенческие реакции укрытогнездящихся видов чистиковых. Шипяще-свистящие звуки, издаваемые птенцом и доносящиеся из полумрака гнездовой ниши (норы), несомненно, оказывают сильное отталкивающее действие на хищника.

Гагарки, гнездящиеся отдельными парами, при появлении наблюдателя либо покидают гнездо, либо затаиваются на нем. Последнее особенно характерно для особей, гнездящихся в скалистых нишах. При длительном нахождении наблюдателя у гнезда пара совершает молчаливый облет, к ней часто присоединяются соседние особи, и все вместе они продолжают летать поблизости от наблюдателя. Такие же молчаливые облеты наблюдаются и в колониях тупиков, потревоженных на гнездах. Застигнутый в гнездовой норе тупик обороняется клювом и глухо ворчит. Чистики, гнездящиеся у подножия скал в каменистых щелях, покидают гнезда, услышав приближение наблюдателя. Коллективные защитные реакции у них отсутствуют.

Таким образом, характер защитных реакций птиц различен и многообразен. В крайних вариантах — это либо подлет и активная (пассивная) защита от хищника, либо быстрый разлет (рассеивание) птиц. К первому варианту относятся защитные реакции мелких воробьиных птиц на сигналы окрикивания хищника, опасность у гнезд. В эту же группу входят реакции голенастых и веслоногих птиц на сигналы бедствия сородичей, чайковых и врановых — на сигналы тревоги и бедствия. Второй вариант группового поведения — реакции голенастых и веслоногих на сигналы тревоги, стайное поведение голубей и скворцов в осенний период.

Рассмотренный нами вариант защитных реакций инициируется, как правило, многократным повторением коротких (или длинных) пульсаций, следующих с небольшим интервалом (сигналы бедствия, окрикивания хищника и т. д.). Пусковыми стимулами для второго варианта защитного поведения служит однократное (или немногократное) повторение импульсов (сигналы тревоги веслоногих, голенастых, куриных, пластинчатоклювых и т. д.). Как мы уже отмечали ранее, для защитных реакций птиц свойственна определенная пластичность, обеспечивающая необходимую адаптацию к постоянно изменяющейся среде обитания.

Сигналы бедствия и эволюция форм защитного поведения. Общие замечания.

Анализ защитных реакций птиц и связанного с ними акустического поведения позволяет предположить, что крики бедствия и неспециализированные сигналы тревоги птиц относятся к группе наиболее древних позывов. Известно, что звуковое общение возникает не во всех группах животного мира. Ограничением служит уровень развития центральной нервной системы, сложность популяционных и биоценотических отношений. Хотя основные категории сигналов появляются уже у насекомых, дробность и общий объем «словаря» возрастают у высших позвоночных.

Таким образом, сравнительный анализ форм защитного поведения, свойственного для различных групп животного мира, с одной стороны, позволяет определить его важность среди других разнообразных поведенческих реакций. Выделяют два основных взаимосвязанных, важнейших в экологии комплекса поведения: (1) воспроизводительный (репродуктивный) и (2) оборонительно-пищевой (триотрофный). Триотроф — тройственная пищевая связь, при которой «каждая популяция животных имеет адаптации, направленные как на успешное

питание кормовыми организациями, так и на успешную защиту от своих врагов, которые в свою очередь имеют такую же структуру адаптации». Все же нельзя не подчеркнуть первичность оборонительно-пищевого комплекса по отношению к другим формам поведения, что в свою очередь свидетельствует о древности вокализаций, в той или иной мере используемых животными в защитных реакциях. Действительно, репродуктивное поведение относительно краткосрочно и в то же время постоянно включает элементы оборонительно-пищевого поведения (выбор места размножения, защита молоди, сигналы опасности и т. п.).

С другой стороны, первичность и древность защитного поведения как необходимой адаптации к среде обитания и характеру межвидовых отношений вовсе не означают строгую эволюционную преемственность в его реализации у различных групп животных, а, наоборот, обуславливают параллельное и независимое развитие в различных таксонах. Наиболее сложные формы защитного

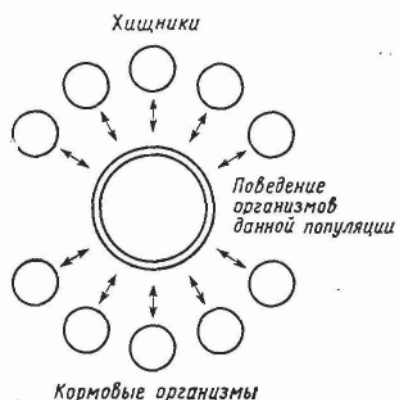


Рис. 70. Схема взаимодействия в триотрофе (Мантейфель, 1980)

поведение приобретает у высших позвоночных в связи с высоким уровнем развития центральной нервной системы, обеспечивающим сложные внутривидовые отношения. Многообразие форм родительской опеки, характерное для птиц, сопровождается **увеличением «набора» голосовых реакций, обслуживающих эти демонстрации.** Эволюцию форм защитного

поведения у птиц, как было показано нами на всем предыдущем материале, можно рассматривать как адаптацию не только к экологии гнездования (например, открытое и укрытое гнездование куликов; наземные и скальные колонии чайковых птиц), но и к структуре внутривидовых отношений (одиночное и колониальное гнездование чистиковых и чайковых). Подтверждением описанной закономерности может служить и тот факт, что поведение некоторых видов чаек (*Larus thayeri*, *L. glaucoideus*, *L. hypoboreus*), которые устраивают гнезда на широких карнизах или уступах, занимает промежуточное положение между поведением моевок и типично наземногнездящихся чаек, например серебристой. Олуши, также гнездящиеся на скалах, но принадлежащие к совершенно другому отряду, тем не менее, во многом сходны с моевками именно по тем чертам защитного поведения, по которым последние отличаются от гнездящихся на земле близкородственных видов. У воробьиных птиц в зависимости от экологических условий обитания меняется характер «демонстраций отвлечения», выполняемых при виде потенциального врага.

Голосовые реакции животных в критически опасных ситуациях можно определить как пассивную форму самозащиты — произвольное звукоизлучение при болевых воздействиях, высоком уровне отрицательных мотиваций (у высших позвоночных). Адаптивный характер подобная форма пассивной защиты приобретает уже у беспозвоночных, выполняя функцию отпугивающего раздражителя для врагов и обеспечивая в некоторой степени преимущественное выживание на уровне отдельной особи. Сигнальное популяционное значение звуковых реакций данного типа характерно для общественных насекомых (пчелы, муравьи, осы и т. д.), имеющих активные формы коллективной защиты. У высших позвоночных защитные вокализации приобретают преимущественное популяционное значение, являясь пусковыми механизмами пассивных и активных групповых реакций. Удивительным примером параллелизма в эволюции форм защитного поведения могут служить

коллективные защитные действия общественных насекомых и колониальных птиц, для которых **акустический компонент выполняет роль пускового и синхронизирующего стимула.**

Сигналы бедствия амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, имеющие сходную акустическую структуру, иллюстрируют собой яркий пример конвергенции, обусловленной сходным механизмом звукоизлучения при использовании морфологических структур различного происхождения (голосовые связки и голосовые мешки амфибий; мягкая складка слизистой оболочки гортани у рептилий; нижняя гортань птиц; голосовые связки млекопитающих). Сходство механизма звукоизлучения состоит в том, что большой объем воздуха с большой скоростью (на полном выдохе) «прогоняется» через голосовой аппарат, возбуждая голосовые мембраны, связки или образования, выполняющие аналогичную функцию.

В защитных реакциях воробьиных птиц наиболее общая характеристика **«окрикивания»** — ритмика следования импульсов достаточно точно меняется вслед за степенью опасности, ее близости к гнезду (слеткам), отражая отношение особи-резидента к опасному объекту, и позволяет воздействовать на поведение партнеров, направляя их действия. Однако реакция «окрикивания» обладает известной пластичностью. Например, дрозды, гнездящиеся в условиях повышенной антропогенной нагрузки, обнаруживают способность к дифференциации опасности. Реакция «окрикивания» проявляется здесь только на «нестандартное» поведение человека, в то время как на заповедной территории уже само его присутствие вызывает «окрикивание».

Формирование систем акустической связи у многих позвоночных часто начинается именно с развития шумовых систем сигнализации и лишь затем в процессе специализации у отдельных видов и групп постепенно обособляются биологически наиболее важные частоты. Этот процесс в ряде случаев заканчивается редукцией шумовых сигнальных систем. Действительно, дефинитивная акустическая сигнальная система птиц, особенно у представителей наиболее «древних» отрядов представлена «шумовыми» сигналами. Подобный тип вокализации у воробьиных (сигналы бедствия) используется преимущественно в комплексе защитного поведения. Однако исходным типом вокализации в онтогенезе птиц являются сигналы тональной организации, акустическая структура которых определяется, с одной стороны, пассивным режимом их генерации, с другой — особенностями стабилизации легочного дыхания, главным образом на пренатальных стадиях развития.

МЕХАНИЗМЫ АКУСТИЧЕСКОЙ КОММУНИКАЦИИ У ПТИЦ. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Анализируя механизмы коммуникации у птиц, Е. Н. Панов (1978) приходит к выводу о «семантической полифункциональности» сигнала, который подчас столь всеобъемлющ, что приводит к полной его вырожденности. Типологическому подходу, рассматривающему коммуникацию как диалоговый обмен стереотипными дискретными сигналами, противопоставляется понимание коммуникации как длительного процесса, развертывающегося во времени в социально организованном пространстве. Кратко рассмотрим соотношение «дискретности» и «непрерывности» в акустической сигнальной системе птиц в гнездовой период. Примером крайне неспецифичного сигнала может служить песня самцов, которая используется как при «ключевых» социальных взаимодействиях (распределение территории, формирование пар, копуляция), так и в других ситуациях: отвлекающие демонстрации, контакт с птенцами, например у куликов. В то же время, ряд категорий сигналов (следования, тревоги при опасности на близком и дальнем расстоянии) обладают высокой специфичностью.

Функциональное значение сигнала может определяться взаимоотношением акустической и моторной подсистем коммуникации. Так, например, у кулика-воробья сигнал «преследования» нарушителя кормовой территории, излучаемый самцом—хозяином, в сочетании с определенными формами демонстративного поведения усиливается, а при других его формах теряет функциональный смысл. Некоторые категории сигналов имеют плавные взаимные переходы, например сигналы стайной тревоги и ее «отбоя» у кулика-воробья. Функциональную нагрузку в этом случае несут не только «полярные» категории этих сигналов, но и сам промежуточный вариант, отражающий успокоение стаи. Сигналы тревоги одиночной птицы и сигналы стайной тревоги характерны для совершенно аналогичной ситуации приближения потенциально опасного объекта. Однако динамическая организация этих двух сигналов различна: в стае сигналы излучаются с более высоким ритмом следования импульсов и более длительное время, что связано с взаимной стимуляцией птиц. Коммуникация у куликов при отвлекающих демонстрациях выражается в быстрой реакции «затаивания» птенцов в ответ на тревожные сигналы родителей и в согласованных действиях партнеров. Эффективность коммуникации в подобных ситуациях достигается по типу «экспресс-реакции» и не может рассматриваться как результат статистических процессов. Акустические сигналы, «запускающие» комплекс защитных реакций у куликов, голенастых, веслоногих, чайковых и воробьиных птиц, обладают высокой «специфичностью» не только в видовом, но и межвидовом плане. Адекватное соответствие сигналов и ответных экспресс-реакций при сбалансированном уровне мотиваций наблюдается и в других ситуациях, связанных с заботой о потомстве, у куриных и пластинчатоклювых, голенастых, чайковых и чистиковых и воробьиных птиц. Характер звучания сигнала в этих случаях может классифицировать биологическую ситуацию, а особенности его ритмической структуры могут отражать степень эмоционального возбуждения особи. У некоторых групп птиц, в частности у куриных, в процессе развертывания защитной реакции происходит «уточнение» ситуации, выражающееся в смене категорий сигналов, указывающих на характер опасности — появление наземного или пернатого хищника.

Успешное завершение гнездового периода имеет для популяции в целом (популяция, как известно, определяется в качестве элементарной эволюционной единицы) не менее важное значение, чем «ключевые» взаимодействия. Именно поэтому очевидна важная роль «специфичности» акустических средств в механизмах коммуникации у птиц. Высокая вариабельность сигнала может повышать, а не снижать эффективность коммуникации, иллюстрируя указанную закономерность увеличением разнообразия акустической сигнализации у высших позвоночных по сравнению с низшими (бесхвостыми амфибиями) и насекомыми.

Акустическая коммуникация у птиц может осуществляться как по «дискретному» принципу, так и обладать известной «непрерывностью» во времени. Подобный «двойственный» характер акустических сигнальных средств наряду с пластичностью поведенческих реакций обеспечивает необходимую адаптацию птиц к постоянно изменяющейся среде обитания и способствует поддержанию «популяционного гомеостаза».

Дискретность можно рассматривать как специализацию акустических сигнальных средств на осуществлении одной или нескольких функций (например, выделение сигналов тревоги, предупреждающих о появлении пернатого или наземного хищника, сигналов родительской опеки — пищевые сигналы, звуки сбора птенцов и т. п.). Однако подобная дифференциация приводит к увеличению числа дискретных сигнальных единиц, количество которых не может увеличиваться бесконечно. Именно поэтому коммуникация по «дискретному» принципу наблюдается преимущественно в тех случаях, когда существует необходимость обеспечения поведенческих «экспресс—

реакций». При длительных взаимодействиях партнеров (брачные демонстрации и т. д.) обеспечивающих взаимную стимуляцию и синхронизацию физиологических состояний, отчетливо прослеживается «непрерывность» сигнальных средств, в том числе и акустических. Ранее мы подчеркивали, что наиболее значительным изменениям в процессе эволюции родственных групп птиц подвергаются сигналы, выполняющие при коммуникации «интегрирующие» и «синхронизирующие» функции. «Интегрирующие» и «синхронизирующие» эффекты достигаются при коллективной активации особей в выводке, группе или гнездовой колонии. Выделяются несколько типов акустической стимуляции и синхронизации поведения. В качестве первичного типа мы рассматриваем стимулирующие и синхронизирующие эффекты, свойственные птицам в эмбриональный период развития. Внешним проявлением подобных эффектов у выводковых является феномен синхронного вывода птенцов в кладке. Соотношение стимулирующего и синхронизирующего эффектов неравнозначно у различных групп птиц. Акселерация развития и синхронный вывод птенцов свойственны преимущественно страусообразным, куриным и пластинчатоклювым. Для птиц выводкового и полувыводкового типов развития, насиживающих кладку с первого отложенного яйца (гагары, поганки, кулики, чайковые), наиболее выражен эффект акселерации. Акустические взаимодействия можно рассматривать как один из факторов акселерации развития сенсорных и моторных механизмов в постнатальном онтогенезе птенцовых. Наблюдаемое ускорение метаболических процессов под действием акустической стимуляции позволяет предполагать, что активная «нагрузка» на анализаторные системы облегчает развитие и усиливает возбудимость нейронов, включенных в систему управления обменом.

Таким образом, акустические взаимодействия обеспечивают не только синхронизацию поведенческих реакций эмбрионов или птенцов, но и опосредованно сказываются на физиологических процессах.

В качестве второго типа мы выделяем интеграцию и синхронизацию сложных форм поведения (пищевого и оборонительного) у птенцов в выводках (семьях). Акустические взаимодействия птенцов, а также птенцов и взрослых птиц играют важную роль не только у выводковых и полувыводковых, но и у имматуронатных птиц. Они обеспечивают интегративную связь в выводках, их целостность, ориентацию в пространстве и осуществляются главным образом как «экспресс-реакции», не требующие длительных контактов во времени излучателя и приемника акустических сигналов.

Третий тип — координация и синхронизация поведения особей во временных стаях (в период кочевек, миграций и зимовок). Отличие, например, от взаимодействий второго типа состоит в резком увеличении количества потенциальных «излучателей» и «приемников», что создает повышенное дублирование сигналов и обеспечивает возможность опосредованной ориентации.

Длительные взаимодействия партнеров (например, в случае брачных демонстраций и подготовки к копуляции) обеспечивающие взаимную стимуляцию и синхронизацию их физиологического состояния, представляют собой четвертый тип. Сюда же относятся стимуляция и синхронизация некоторых физиологических состояний у птенцов в выводках, требующих длительных взаимодействий (например, переход от насыщения к отдыху и сну). Как правило, этот тип взаимодействий характеризуется разнообразием двигательных и акустических, реакций.

Множественная стимуляция и синхронизация физиологических состояний (от готовности к спариванию до яйцекладки и насиживания) — пятый тип акустических взаимодействий, характерный для колониальных птиц. Известно, что птицы, гнездящиеся в колониях, быстрее приступают к откладке яиц и размножаются

более синхронно, чем особи того же вида, образующие одиночные гнезда. Данный тип взаимодействий складывался, по-видимому, параллельно с другими ключевыми признаками колониальности облигатного или факультативного типа. Возможность его формирования обусловлена эволюционной преемственностью адаптации, обеспечивающих популяционный гомеостаз. Колония как биологическая система включает взаимодействия всех указанных выше уровней. Их соотношение в колониях птиц различных систематических и экологических групп имеет свою специфику. Именно поэтому мы выделяем особый, «колониальный» тип, представляющий собой комплексный механизм стимуляции и синхронизации физиологических и поведенческих реакций.

Принцип стимуляции «подобного подобным», к которому можно отнести описанные нами типы акустических взаимодействий является одним из основных механизмов, регулирующих поведение животных.

В заключение необходимо вернуться к рассмотрению **причин редукции акустической системы коммуникации у целого ряда групп**. Поскольку излучение звуковых сигналов у птиц сопряжено с функцией дыхательной системы, не подлежит сомнению такое ее свойство как мультифункциональность, проанализировано возникновение конфликтных ситуаций в мультифункциональных системах, ограничивающих возможность реализации гомеостаза в определенных условиях адаптации. На уровне органов в качестве примера подобного ограничения указано на невозможность одновременного участия мышц гомойотермных животных в процессах локомоции и терморегуляторной дрожи. Аналогичным образом у амфибий участие подъязычного аппарата в процессах принудительного вдоха и питания приводит к невозможности одновременного осуществления этих двух функций. Острота ограничения настолько велика, что в разных эволюционных ветвях амфибий либо редуцируются легкие, либо прикрепление языка переносится с подъязычного аппарата на нижнюю челюсть.

Примером подобного острого ограничения может служить, по-видимому, и **редукция голоса у бескилевых птиц**, вызванная возрастным увеличением размеров трахеи (как длины, так и площади поперечного сечения), изменением пространственного расположения тимпанальных мембран сирикса внутри бронхиальных проходов в процессе роста трахеи. Таким образом, этот случай наглядно иллюстрирует невозможность одновременного увеличения размеров трахеи при достижении видового морфобиологического облика и сохранения развитой вокализации. По-видимому, с аналогичным явлением связана значительная редукция голоса и у некоторых крупных видов голенастых птиц (колпицы, белого аиста и др.).

В конце XIX и в первой четверти прошлого века в России большой популярностью пользовалась так называемая "соловьиная охота". В те времена среди любителей природы было немало тонких знатоков соловьиного пения³⁷.

Когда натуралисту-птицелову удавалось поймать какого-нибудь выдающегося певца, этот соловей порой на несколько лет становился центром внимания всех поклонников маленькой серовато-бурой птички. Нюансы в пении каждого такого соловья служили в среде этих прекрасных знатоков русской природы предметом столь же детального и многостороннего обсуждения, какому подвергается среди меломанов исполнительское мастерство известного пианиста или скрипача. Существовала богатая и разнообразная терминология для обозначения колен соловьиного пения. Среди них различались, например, такие колена как "катушка", "гремушка"; стукотни - "перебивная", "дятловая", "юлиная"; свисты - "смирновский", "визговой", "польский", "подъемный"; дудки - "трелевая", "светлая", "водопойная", "лягушачья" и т. д.

³⁷ **Е.Н.Панов "Соловьиная охота" в России //Знаки, символы, языки изд.5-е М., 2006**

В зависимости от того, какие из этих колен были наиболее характерны для прослушиваемого певца, его относили к одному из множества известных "сортов" - к "новосильским", "графским", "свистовым", "польским со свистовым ходом".

Известный русский натуралист И.К. Шамов, автор прекрасной, поэтической книги "Наши певчие птицы", так описывает впечатление, которое производило на слушателей пение одного из знаменитых московских соловьев: "Лучшая птица "графского" сорта, за все время, как он держался в охоте, была в 1874 г. у известного в то время охотника К.П. Смежевского; она была выставлена на публику в трактире "Прага" у Арбатских ворот и массу охотников собирала около себя своим выдающимся пением, стукотнями и дудками. И надобно было слышать, как исполняла птица эти песни... В жар и озноб бросало охотников, слушавших ее дудки и стукотни!"

Сегодня зоологи, исследующие поведение животных, располагают новейшей, совершенной аппаратурой, которая позволяет не только записывать звуки, но и переводить их в форму видимых изображений. И теперь мы можем попытаться достаточно точно и объективно оценить, как именно сочетается в песне соловья удивительное разнообразие звуков, радующее нас свежей новизной того или иного напева, с несомненной упорядоченностью мотивов, придающей импровизации нашего маленького певца качества подлинного музыкального произведения. В Западных предгорьях Алтая соловей в течение 40 минут исполнил 240 последовательных вариантов песни. Когда получили изображения всех этих песен и подсчитали число тех исходных звуков, из которых соловей компоновал свои мелодии, то оказалось, что на протяжении сорокаминутной записи их было 256. Можно предположить, что его возможности далеко не исчерпываются полученным перечнем исходных простейших звуков. Из 240 записанных песен только 11 имели своих абсолютных "двойников". Таким образом, в записи оказалось 229 различных песенных вариантов. Правда, среди них многие песни имели сходство с другими. Когда стали считать "одинаковыми" те песни, которые совпадали по числу и характеру фраз, но отличались по количеству нот в той или иной фразе, то стало возможным оценить число "разных" вариантов цифрой 122. Если же еще более огрубить степень сходства между отдельными песнями, рассматривая, например, состоящую из одной фразы песню в качестве незаконченной и "однотипной" с другими, начинающимися с такой же фразы, то число различных вариантов снизится до 74.

Большинство из этих 74 вариантов были спеты по 2 раза, но некоторые повторялись в записанной последовательности 8 и даже 11 раз. О чем это говорит? Мы видим, что разнообразие напевов соловья очень велико, но не беспредельно. Если бы птица компоновала исходные "ноты" совершенно случайным образом, то общее число доступных ей вариантов песен выражалось бы почти астрономической цифрой - $1049223 \cdot 60!$ При таком числе вариантов вероятность повторной встречи хотя бы одного из них среди 240 песен была бы ничтожно мала. На самом же деле 58 из 74 вариантов встречены в записи более чем по одному разу, а некоторые - даже более 10 раз. Это значит, что соловей не только импровизирует, создавая по ходу своего пения новые комбинации известных ему нот, но и способен вновь и вновь возвращаться к уже готовым, "апробированным" вариантам, лишь немного разнообразя их звучание (например, меняя число нот в той или иной фразе или же добавляя к однажды спетому варианту одну, две или три фразы).

Оказывается, соловей обладает превосходной памятью. Он не только способен запомнить и абсолютно точно воспроизвести в любое время каждый из многих десятков песенных вариантов, включающих в себя до 15 и более исходных нот 5-6 разных типов. Соловей также держит в памяти и может повторить когда угодно целые группы таких сложнейших вокальных конструкций, включающие до 6 песенных вариантов. И это не просто механическое запоминание, поскольку при повторении подобных группировок из нескольких песен последние могут меняться местами.

Например, сначала птица выстраивает различные напевы в порядке 1-2-3-4, потом воспроизводит еще 20 - 30 других песен, после чего вновь повторяет начальную группировку, но уже в ином порядке - скажем, 1 - 4 - 3 - 2 или же 1 - 3 - 2 - 4.

Создавая по ходу своей импровизации все новые и новые варианты напевов, соловей комбинирует исходные ноты не кое-как, а руководствуется при этом вполне определенными правилами" и "запретами". Он выбирает из своего обширного репертуара исходных звуков те или иные ноты с подходящими к случаю акустическими характеристиками.

Наиболее интересен в этом смысле "принцип контрастности" соседствующих фраз. Это значит, что, если, например, вторая фраза данной песни составлена из коротких высокочастотных нот, то следующая, третья фраза будет скорее всех содержать в себе продолжительные и низкочастотные звуки. Кроме того, по характеру каждой ноты мы можем довольно определенно предсказать, будет ли она служить материалом для конструирования начальной, срединной или конечной фразы песни. В частности, ноты начальных фраз — это обычно продолжительные звуки без частотной амплитуды и с узким звуковым спектром, тогда как ноты конечных фраз, как правило, представляют собой короткие сигналы с широким звуковым спектром или с резкими перепадами частоты от начала к концу сигнала.

Здесь, правда, необходимо подчеркнуть, что все эти правила далеко не абсолютны и порождаемые ими запреты не слишком сильно ограничивают используемые соловьем возможности комбинирования нот.

Мы видим, что на первый взгляд организация песни соловья во многом напоминает структуру человеческой речи. И там и тут существуют исходные звуковые "кирпичики" (фонемы - в речи, ноты - в песне), из которых путем их комбинирования создаются достаточно длинные и сложные конструкции. Можно было бы пойти дальше и уподобить песенный вариант слову, а повторяемую группировку из нескольких вариантов - предложению. Поскольку число исходных нот в песне соловья весьма велико, а возможности их комбинирования ограничены лишь в небольшой степени, птица может создавать огромное количество дискретных "слов" и "предложений", запоминать их с абсолютной точностью и использовать в дальнейшем.

В этом смысле здесь есть внешняя аналогия с тем свойством нашего языка, которое называется открытостью, или продуктивностью. Благодаря этому качеству мы можем строить сколь угодно большое число разных высказываний из небольшого запаса элементарных звуковых единиц - фонем.

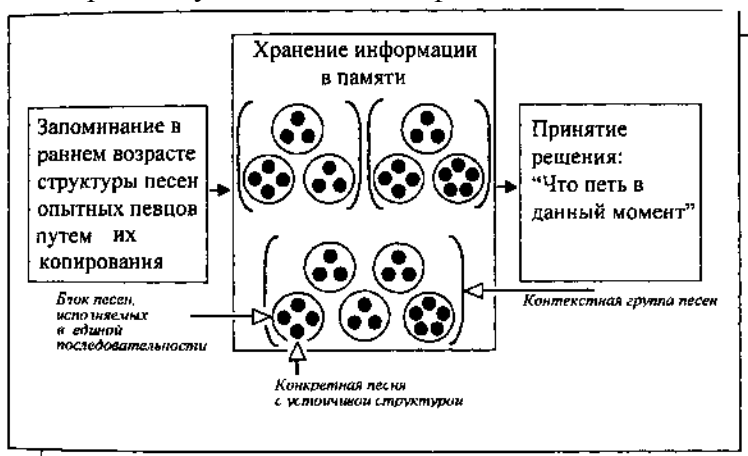


Рис.. Иерархический принцип хранения песенных вариантов в памяти соловья.

От 3 до 5 разных вариантов (черные фигурки) запоминаются как элементы компактных сочетаний (оконтурены окружностями). Несколько таких сочетаний птица держит в памяти совместно, в составе так называемых "контекстных групп" (большие

скобки). Предполагается, что при пении соловей принимает ряд последовательных "решений", идя как бы от общего к частному: сначала он извлекает из памяти определенную контекстную группу, затем — сочетание песен и, наконец, некую конкретную песню.

Самец соловья, вернувшийся с места зимовки и занявший индивидуальный участок (территорию, как говорят зоологи), совершенно бессознательно извещает своим пением других самцов о том, что это место уже занято. Если бы соловьи обладали языком, они могли бы перевести бесконечную песню владельца участка так: "Здесь уже есть один самец, и Вам здесь делать нечего".

Когда ту же песню слышит вернувшаяся с зимовок соловьяха, она истолковывает чудесные трели примерно следующим образом: "Здесь уже есть самец. Почему бы не вступить с ним в законный брак?"

Но, как мы помним, самец соловья начинает петь еще во время весеннего пролета, когда он не готов ни к занятию территории, ни к приобретению подруги. В данном случае его пение свидетельствует лишь о физическом благополучии птицы и о том, что под влиянием удлиняющегося светового дня в ее крови накапливаются половые гормоны.

Можно задать вопрос: какие же преимущества дают соловью богатство и разнообразие его песен с их сложной внутренней структурой перед другими, гораздо менее искусными певцами? В то время как соловей на протяжении всей ночи так и эдак комбинирует сотни известных ему нот, создавая подлинные чудеса музыкальной импровизации, в соседних тростниках ему непрерывно вторит монотонное, бесконечное "зер-зер-зер-зер-зер...". Это поет обыкновенный сверчок - птичка чуть меньше соловья, столь же скромно окрашенная и мало чем отличающаяся от знаменитого певца по своему образу жизни. И все те потребности, которые удовлетворяются в общении соловьев с помощью сотен несходных нот и тысяч различных напевов, не менее успешно обслуживаются у речных сверчков одним единственным звуком "зер", повторяемым раз за разом с завидным постоянством.

Врожденное и приобретенное в песне птиц

Если вернуться к пению птиц, то источником излишеств в их многообразии может служить свойственная многим видам способность к акустическому обучению. Когда попугай, живущий в клетке, обучается "говорить", мы становимся свидетелями появления именно таких излишеств, поскольку заученные птицей слова человеческой речи не дают ей каких-либо существенных преимуществ в общении с хозяином или с себе подобными. Это лишь частный случай проявления способности к звуковому обучению, столь характерной для многих птиц (особенно певчих). Возможно, здесь есть нечто общее со способностью человека обучаться навыкам речи.

Конечно, есть немало видов птиц, у которых вся их вокализация является всецело врожденной, а "качество" произносимых ими песен улучшается с возрастом лишь за счет упражнения голосовых органов. Чтобы молодой петушок научился в совершенстве произносить свое "кукареку", ему нет необходимости слышать других, умелых петухов и достаточно слышать лишь самого себя. Петушок, с детства лишенный слуха, возможно, и не научится кукарекать совершенно правильно.

Что касается зяблика, то ему для правильного формирования песни необходимо обучение у взрослых зябликов с "поставленным" голосом. Будучи с рождения изолирован от общества себе подобных, зяблик сможет выработать лишь несовершенную песню, сходную с нормальной песней лишь отдельными чертами ритмики.

У птиц, подобных зяблику, обучение правильной видовой песне завершается в первый год их жизни. Но существует множество видов-имитаторов, самцы которых

сохраняют способность обучаться новым для них звукам на протяжении всей жизни. Песня таких видов необычайно разнообразна, и это разнообразие увеличивается у каждого самца год от года.

Подобно тому, как живущий в клетке попугай вновь и вновь радуется хозяина расширением своего лексикона, черная каменка ежегодно пополняет свой словарь голосами прочих птиц, которых она слышит во время зимовок или в местах своего гнездования. В песнях этого вида присутствуют имитации голосов более чем 30 других видов птиц, не только певчих, таких, как щегол и синица, но и совершенно отличных от каменки по строению своих голосовых органов: воронов, соколов, куликов, удода и т. д. Среди птиц, голоса которых черные каменки используют в качестве "моделей" для подражания, есть такие звуки, которые имитируют все без исключения самцы этого вида. Вместе с тем, каждый самец имеет и свои излюбленные модели которым другие самцы или вообще не подражают, или подражают несравненно реже. В результате даже живущие бок о бок самцы каменки располагают различными репертуарами копируемых звуков.

Коль скоро песенный лексикон разных самцов у птиц-имитаторов складывается под постоянным влиянием окружающей их акустической среды, а эта среда неодинаковым образом изменяется в индивидуальной жизни каждого самца, то здесь нет места тому "договорному стандарту" звуковых сигналов, который определяет их общеупотребительность и общепонятность в человеческом языковом коллективе. Но в этом и нет необходимости, поскольку (как мы уже видели при попытке оценить информативность песни соловья) слагающие эту песню сигналы сами по себе не несут никакой детализированной смысловой нагрузки. Для тех потребностей общения, которые обслуживает песня птиц, вполне достаточно, чтобы все самцы данного вида пользовались общей ритмической и частотной схемой пения, в то время как исходные звуковые элементы, воплощающие эту схему, могут быть достаточно различными у разных особей. И такое несходство, разумеется, не нарушает процессов коммуникации.

Соловей способен научиться многому

Песня соловья, несомненно, складывается под влиянием длительного индивидуального обучения, и многие звуки соловьиной песни формируются на основе имитации голосов других птиц. Это было хорошо известно мастерам "соловьиной охоты", которые сознательно вырабатывали у своих питомцев ту или иную манеру пения. Владельцы знаменитых певцов, стоивших иногда до 2000 рублей, нередко соглашались принимать на обучение молодых соловьев. За право повесить клетку с необученным соловьем рядом с прославленным соловьиным маэстро была установлена весьма высокая такса

Песня птиц и "стохастическая" музыка

Песня, как мы видели, не является случайным набором звуков. Это достаточно определенно организованная система, состоящая из единиц разных структурных уровней (нота, фраза, напев, повторяемая группа напевов), причем сами эти единицы связаны друг с другом на основе некоторых достаточно определенных правил. Часть из них оказывается несомненно, врожденными.

Любопытен следующий пример. Немецкие орнитологи много лет посвятили всестороннему анализу песни соловья, в частности — вопросам о том, как она формируется у юных птиц и как может работать память в момент воспроизведения этих сложнейших вокальных конструкций. Множество молодых соловьев обучали песенному поведению в стенах лаборатории. Однажды орнитологи решили узнать, можно ли коренным образом изменить общую схему организации песни. Для этого в песню, которой обучали птиц, проигрывая ее на магнитофоне, вносили изменения, касающиеся числа нот в том или ином фрагменте конструкции.

У соловьев в Германии песня неизменно начинается с одиночной ноты, произносимой самцом вполголоса. Когда из песни-инструкции убрали эту ноту,

оставив неизменным все остальное, соловьи поначалу освоили предложенный им вариант. Но спустя некоторое время ученые обнаружили, что в песнях примерных учеников первая нота оказалась восстановленной. Точно также соловьи первоначально приняли на вооружение некоторые другие модификации естественной песни, но в дальнейшем все-таки восстановили диктуемое генетикой *status quo*.

Присущие соловьям правила построения песни и порождаемые ими запреты в какой-то степени аналогичны синтаксису нашего языка. Но значит ли все это, что песня соловья может расцениваться как источник достаточно сложных и содержательных сообщений?

Наблюдения зоологов дают отрицательный ответ на этот вопрос. Мы располагаем также данными о том, что системы, подобные по своей структуре соловьиной песне, не всегда являются системами, "передающими значение". Хорошим примером может служить музыка.

Всякое музыкальное произведение состоит из единиц разного уровня (нот, аккордов, каденций, тем), выстраиваемых в определенном порядке в соответствии с правилами музыкального синтаксиса. Эти правила различны для разных жанров музыки, и именно их существование позволяет вычислительной машине "сочинять" так называемую стохастическую (или случайную) музыку из заданного ей набора единиц. Еще Моцарт составил перечень определенным образом пронумерованных музыкальных тактов и нескольких простых правил их соединения. "И если, — пишет Дж. Пирс, — в соответствии с этими правилами соединять случайно выбранные (хотя бы бросая для этого кости) такты, то даже полный профан сможет "сочинить" почти неограниченное число маленьких вальсов, которые звучат как нечто вроде своеобразно "неорганизованного" Моцарта". И все же единицы, из которых состоит музыка, не являются знаками, в каком-то смысле подобными словам или высказываниям нашего языка.

Хотя произведение музыкального искусства обычно обладает для слушателей тем или иным "значением" и служит средством коммуникации между ними и автором, это значение совершенно иного рода, чем то, которое заключено в любом словесном сообщении. По мнению Э. Бенвениста, в рамках каждого произведения искусства, в том числе музыкального, "...его создатель свободно устанавливает оппозиции и значимости, самовластно распоряжается их игрой, не ожидая заранее ни "ответа", ни противоречий, которые ему придется устранять, а руководствуясь только внутренним видением, которое он должен воплотить в соответствии с какими-то осознанными или неосознанными им критериями и которые сами найдут выражение лишь в композиции в целом... Процесс означивания в искусстве, таким образом, никогда не опирается на какое-либо соглашение, которое одинаково понималось бы отправителем и получателем".

В этом важное отличие "языка" музыки от разговорного языка, для которого опорной точкой является именно "коллективный договор" об использовании ограниченного количества языковых знаков-символов.

С моей точки зрения, песня соловья по своей структуре обнаруживает наиболее близкую аналогию со случайной музыкой. Эта мысль вовсе не является новой. Еще в середине 60-х годов венгерский орнитолог и музыковед Петр Секи заложил основы так называемой орнитомузыкологии. Проигрывая с очень малой скоростью магнитофонные записи песен полевого жаворонка, иволги и других птиц, ученый обнаружил в их напевах явное сходство с народными мелодиями и со звучанием народных инструментов. Не птичье ли пение послужило для человека первым стимулом к созданию музыкального искусства?

Что же касается вопроса о том, существует ли какая-нибудь эволюционная преемственность между вокальной коммуникацией птиц и языком человека, то здесь ответ может быть только отрицательным.

1 Червячок — русское народное название одной из певчих птиц, обыкновенного сверчка.

2 Оппозиция — сознательное противопоставление одних элементов другим (например, гласных — согласным, одной музыкальной ноты ~ другой и т. д.).

ПЕНИЕ И ПОДРАЖАНИЕ У ПТИЦ

Здесь мы рассмотрим настоящее подражание, т. е. такое, когда копируется только какое-то новое, маловероятное действие, к выполнению которого у животных нет врожденного, инстинктивного стремления. Известны опыты, свидетельствующие о том что птицы, как и обезьяны, могут обучаться, наблюдая за своими сородичами. Портер, например, описал в 1910 году американского ворона, который, уже умея открывать коробку одним способом, освоил еще один способ, научившись ему у другого ворона.

Клопфер (1959—1961) вырабатывал у зеленушек (*Chloris hloris*) реакцию различения, причем подкреплением служили обычные семена подсолнечника, а наказанием — горькие (после собой химической пропитки). Изолированные птицы и те, на глазах которых работали уже обученные особи их вида, обучались различению быстро. В присутствии же неискушенного партнера прогресс был гораздо более медленным и даже у хорошо обученной птицы могли появляться ошибки в различении.

Торп приводит еще один пример подражания у птиц. Он записал зяблика (*Fringilla coelebs*), воспитанного в изоляции самого рождения. Зяблик, конечно, пел, но мог воспроизводить лишь несколько нот, которые весьма отдаленно напоминают песню птиц этого вида. Оказалось, что если он в это время слышал пение другой, также необученной птицы, то делал значительные успехи, хотя в его песне отсутствовали заключительные «фиоритуры» («фросчерк»), которые, видимо, могут сформироваться только под влиянием взрослого партнера. Это неопровержимо свидетельствует том, что птицы учатся пению друг у друга, но очень трудно сказать, чему именно они учатся и в чем состоит при этом подкрепление. Да и можно ли действительно говорить здесь о подражании? Ведь этот термин подразумевает действие намного более низкого уровня, чем то, которое совершается в данном случае.

С другой стороны, почему тогда зяблик (в отличие, впрочем, от птиц других видов) подражает только песне своих сородичей? Несомненно, мы снова встречаемся здесь с примером «сенсорного обучения», как в случае с крысами, способными гораздо лучше различать те геометрические фигуры, изображения которых они вдели на стенках своей клетки.

Подражание человеческому голосу. В 1939 году Оллард описал очень странный случай, когда скворец подражал барабанной дробе дятла, стуча клювом по гнезду. Существует множество сообщений о том, что попугаи подражают не только словам, но и жестам человека.

Наиболее удивительных результатов достигают в этом отношении попугаи, хотя подражать голосу человека могут и другие птицы. Лешли описал в 1913 году амазонского попугая, который знал 150 слов и мог иногда с первого же раза, без предварительных попыток, очень правильно произнести новое слово. Но, может быть, самой одаренной в этом отношении оказалась священная майя (*Gracula religiosa*). Торп пишет, что, по данным спектрографического анализа, фонетическая точность

произношения гласных звуков у нее совершенно замечательна, хотя голосовой аппарат майны не имеет ничего общего с голосовым аппаратом позвоночных. Основной вопрос заключается в следующем: ограничивается ли здесь дело простым подражанием или птицы могут использовать эти голосовые сигналы в соответствии с обстоятельствами? Луканус (1925) описал попугая, который явно был способен на это и, например, говорил «до свидания» именно тогда, когда гости уходили. Оказалось, что он был способен переносить смысл слов из частной ситуации на более общую. Если это действительно так, то в данном случае мы имеем дело с зачатками настоящей речи. Маурер (1950) считает, что все говорящие птицы, воспитанные людьми в изоляции от представителей собственного вида, привязаны к своему хозяину и быстро обнаруживают, что их разговор помогает удерживать хозяина возле себя.

Подражание звукам и песне птиц других видов. Многие птицы подражают самым разнообразным звукам и голосам птиц других видов. Это лишь один из случаев звукоподражания. Как известно, даже видовая песня птиц лишь отчасти является врожденной, а отчасти выучивается путем подражания родителям. Птицы могут довольно быстро заучить и песню другого вида; особенно легко они делают это в молодом возрасте в некоторый критический период. Это доставляет много хлопот канароводам, потому что канарейки, разводимые ради их пения, легко могут его испортить, подражая другим птицам или плохим певцам своего вида.

Как отмечает Торп, такие примеры подражания трудно расценивать иначе, как игру, поскольку они, несомненно, являются инстинктивными и не связаны ни с одним из обычных побуждений. Звуки, заимствованные у других птиц, не включаются в обычную видовую песню, а составляют «подпесню» (по выражению английских орнитологов). Такая дополнительная песня играет лишь незначительную роль в общении птиц. Некоторые авторы считают, что подражание чужим песням характерно для птиц в неволе на свободе оно происходит гораздо реже *.

Антифональное пение. Хеншел описал его у снегиря и канарейки. Снегиря научили свистеть «Боже храни короля», а канарейка, слышавшая его много раз, запомнила мотив. Впоследствии часто слышали, как снегирь запевал первые ноты и останавливался всегда в одном и том же месте, а канарейка подхватывала и допевала до конца. То же самое наблюдал Уэйт у двух австралийских черноспинных ворон-свистунов (*Gymnorhina tibicen*), причем одна переняла песню другой. Антифональное пение характерно и для диких птиц, но неизвестно, какую роль при этом играет обучение.

ВРОЖДЕННОЕ И ПРИОБРЕТЕННОЕ В ПЕСНЕ ПТИЦ

Этот довольно неясный вопрос является предметом оживленной дискуссии. Правильнее было бы, вероятно, воздержаться от общих выводов, так как роль врожденных и приобретенных факторов формирования песни у разных видов различна. Решение этого вопроса осложнялось еще и тем, что до сравнительно недавнего времени исследователям приходилось полагаться только на свой слух. Сейчас мы располагаем надежной техникой регистрации, частности звуковым спектрографом, который позволяет объективно охарактеризовать каждый тип песни.

Торп описал формирование песни у зяблика. Она состоит из трех фраз: первая содержит от 4 до 14 нот, идущих crescendo, затем decrescendo; вторая фраза обычно состоит из 2...8 нот, среднем более низких, чем в первой фразе; третья, финальная фраза состоит из 1...5 нот с заключительными «фиоритурами», более или менее сложными. Зябликов можно полностью изолировать от родителей с сентября до следующей весны и проследить развитие их музыкальных способностей в этих условиях. Оказалось, что для формирования обычной песни зяблику необязательно видеть других особей своего вида, достаточно слышать их пение.

Пение сородичей привлекает зябликов гораздо больше, чем пение птиц других видов, даже сидящих в той же вольере. В этом отношении они заметно отличаются от других птиц, которые более усердно подражают чужим песням. Когда зяблику давали

слушать запись искусственных шумов, песню зябликов или песни других птиц, то оказалось, что птицы ограничивались подражанием песне собственного вида или близкой ей по тональности.

Если зябликов полностью изолировали с сентября по май, так что они не имели возможности слышать пение других птиц, то их песня оказывалась совсем необычной: 1-я и 2-я фразы, хотя и очень по-разному звучащие у разных птиц, были все же довольно близки к норме, но финал (3-я фраза) совершенно не походил на нормальную фразу.

У птиц, выкормленных человеком с самого появления на свет и не имевших никакого контакта ни с родителями, ни с другими птицами, 1-я и 2-я фразы перепутаны, а 3-я всегда отсутствует. У таких птиц, содержащихся в полной изоляции, развивается врожденная песня, у всех одинаковая.

Отсюда можно заключить, что некоторые характеристики песни у зябликов *должны заучиваться* на ранней стадии развития, когда сами птенцы не способны еще издать ни одного звука. По-видимому, начиная с сентября они усваивают, что песня должна состоять из трех фраз и что они могут позволить себе украсить финал; сами же «фиоритуры» образуются только в результате соревнования между многими певцами. Врожденной является лишь самая общая основа песни — ее длительность, тенденция к усилению в начале и к ослаблению звука в конце, а также склонность кончать песню более высокой нотой. Таким образом, птицы узнают тип песни, а не ее высоту.

Однажды выученная песня в дальнейшем почти не изменяется; сонограммы показывают, что она воспроизводится затем с поразительной точностью. Но все-таки на втором году жизни песня становится немного короче, а ее высота слегка увеличивается.

¹ У многих видов птиц песня состоит из «переплетения» видоспецифичных звуков со звуками, которые они заимствовали из песни других видов. *рим. ред.*

² От греческого антифонов — песнопение, исполняемое поочередно двумя >рами или солистом и хором.— *Прим. перее.*

Е.Н.Панов Знаки, символы, языки изд.5-е М., 2006

С ночным образом жизни сов связано, видимо, и большое разнообразие (сравнительно с другими неворобьиными птицами) издаваемых ими функционально отличающихся звуковых реакций. У разных видов сов их насчитывают до 8—12 и более. Тем не менее основной и наиболее часто слышимой формой вокализации является видовой призывный крик. Этот дистанционный призыв совы используют круглый год, однако наиболее активно — в период образования пар и начала размножения. Видовой призывный крик полифункционален: он издается не только как призыв, но также для обозначения занятой территории и в тревожных ситуациях, а в сущности при любом возбуждении. Подавляющее большинство других криков обслуживают лишь гнездовой период. Это призывные и защитные сигналы птенцов, предупреждающие об опасности, тревожные и угрожающие звуки взрослых птиц. У ряда видов имеются особые голосовые реакции, издаваемые главным образом во время образования пар, например при ритуализированном кормлении самки самцом, и т. Звуки, издаваемые совами, весьма разнообразны по своим характеристикам. По частоте (у разных видов) они варьируют от 125 до 4000-г5000 Гц и выше. Наиболее высоки призывные крики молодых особей, например слетков воробьиного сычика, ушастой совы и некоторых других. Однако высокочастотные сигналы у взрослых особей сохраняются редко, и голоса их в принципе низкочастотные. При этом чем крупнее представитель отряда и чем более строго ночной образ жизни он ведет, тем голос его ниже. Так, у самой крупной совы — рыбного филина видовой призывный крик имеет частоту

всего 125—300 Гц, в то время как призывы, например, также ночных, но мелких по размерам сов из рода совок достигают 1700 Гц

Заметим также, что совы (например, ястребиная или воробьиный сычик), активность которых сдвинута на более светлое время суток, имеют относительно высокие голоса.

По построению видовые призывные крики сов достаточно просты. У некоторых видов это односложные крики (например, у воробьиного сычика, ушастой совы и др.), двусложные (иглоногая сова, рыбный филин) или трехсложные (обыкновенная и длиннохвостая неясыть и др.). Это могут быть и трели, образованные из однотипных, слабо модулирующих звуков (например, у мохноногого сыча). Иногда крики разных типов сочетаются. Видовые призывные крики, повторяемые раз за разом с определенным интервалом, функционально становятся в период тока демонстративной видоспецифической песней. Однако наиболее примечательной особенностью вокализации сов является склонность их к парному пению. Это явление в отряде распространено достаточно широко. Склонность к антифональной вокализации прослеживается и у птенцов многих сов. Парное пение основывается на врожденном стремлении особи отвечать на голос партнера, а формируется, вероятно, на базе переключки, связанной с передачей корма. У многих сов парное пение приобретает ритуализированный характер, но степень слаженности его у разных видов далеко не одинакова. Инициатором пения чаще является самец, но может быть и самка (например, у иглоногой совы). В этом случае птицы как бы «заводят» друг друга, а «распевшись», принимают кричать каждый в своем, независимом от партнера, ритме. Чем строже выдерживается особями собственный ритм, тем слаженнее выглядит их пение. Из сов фауны Восточной Европы и Северной Азии только у рыбного филина мы сталкиваемся с проявлением настоящего дуэтного пения, при котором самец и самка кричат поочередно и в высшей степени согласованно, создавая строгий рисунок новой единой видовой песни. По-видимому, как дуэтное, так и парное пение необходимо для поддержания постоянства пар, что имеет свои сложности у птиц с ночной активностью.

Основные дистанционные демонстративные сигналы сов — видовые призывные крики и трели — у многих видов имеют несомненную географическую изменчивость. В наиболее яркой форме это прослеживается у мохноногих сычей (по числу составляющих трель звуковых импульсов), ушастых сов (по высоте звучания видового призывного крика), наконец, у филинов (по силе воспроизведения крика). В какой-то мере эти же звуковые сигналы изменяются в зависимости от эмоциональной напряженности: при возбуждении крики и трели могут удлиняться и становиться несколько. Большинство сов — дуплогнезники, и только живущие в открытом ландшафте гнездятся на земле. Инстинкт гнездостроения у сов практически утрачен. К гнездованию совы-миофаги приступают, как правило, рано весной. Летне-осеннее их размножение — очень редкое явление. Чаще приходится сталкиваться со случаями повторной откладки яиц после неудачной первой попытки. Поздними сроками гнездования отличаются насекомоядные виды.

ТЕМА 15

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПТИЦ КАК ОБЪЕКТОВ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНДИКАЦИИ

Метод оценки абиотических и биотических факторов местообитания при помощи биологических систем называется биоиндикацией

Индикаторную ценность организма определяют:

Физиологическая толерантность организма – пределы действия определенного фактора среды на организм, в которых он является для организма переносимым.

Экологическая потенция – экологический диапазон присутствия, отражающий фактическую реакцию организма при воздействии всех факторов среды.

При биоиндикации изменения биологической системы всегда зависят как от антропогенных, так и от природных факторов среды. Система реагирует на воздействие среды в целом в соответствии со своей предрасположенностью.

Если две одинаковые реакции вызываются различными антропогенными факторами, - это неспецифическая индикация. Если мы имеем дело с одной реакцией, которую можно четко связать с действием одного фактора- это специфическая индикация.

Если биоиндикатор реагирует значительным отклонением жизненных проявлений от нормы – это чувствительный биоиндикатор; аккумулятивный биоиндикатор - накапливают антропогенные воздействия без быстро проявляющихся нарушений. Если антропогенный фактор действует непосредственно на биологический объект, речь идет о прямой биоиндикации. Но нередко биоиндикация становится возможной только после изменения состояния под влиянием других элементов, затронутых непосредственно – косвенная биоиндикация.

При биоиндикации следует учитывать четыре **основных требования**:

1. Относительная быстрота проведения;
2. Получение достаточно точных и воспроизводимых результатов;
3. Присутствие объектов, применяемых в качестве биоиндикаторов, в большом количестве и с однородными свойствами.
4. Диапазон погрешности по сравнению с другими методами не более 20 %.

В активной и пассивной биоиндикации применяются как растительные, так и животные объекты. Индикационные изменения выявляемы на всех уровнях организации живой материи. Желательно это должны быть биометрически выявляемые реакции.

Анатомо-морфологические реакции на антропогенные стрессоры у животных:

- изменение размеров тела и отдельных его частей;
- изменение микрорельефа поверхности тела или отдельных частей;
- изменение окраски тела или отдельных частей.

Действие на биоритмы животных:

- изменение соотношения фаз цикла;
- изменение спектра частот
- изменения средних циркадных показателей

Влияние на поведение животных:

- изменения в ориентации;
- изменения двигательной активности;
- изменения в скорости двигательного ответа на раздражитель;
- изменения в структуре сложного поведения .
- специфическое поведение на протяжении всего времени действия фактора.

Воздействие на характер распространения и динамику популяций животных:

- сокращение обилия или исчезновение вида: *водоплавающих птиц использовали для биоиндикации трофического, токсического и структурного состояния вод. Для этого необходима корреляция между величиной популяции и параметрами, отражающими состояние водоемов.*

В качестве индикаторных используются данные о плотности распределения оляпок - показатель, характеризующий в первом приближении качество текущих поверхностных вод³⁸. Шотландия. Для оценки влияния превышений критической нагрузки текущие внутренние воды (максимально допустимая аккумуляция подкисляющих компонентов, которая еще не создает химических изменений, ведущих к долговременному воздействию на структуру и функции экосистем) в качестве вида-индикатора была выбрана оляпка. Установлено, что 70% изменчивости численности оляпок прямо связано со степенью кислотности воды и лишь в малой степени - с площадью порогов на реке, абс. высотой местности и структурой берегов. В условиях сильного закисления воды (рН=5,0-5,5) численность была минимальной, тогда как максимального значения были отмечены при рН=7,0.

- биоиндикация по видовому дефициту
- изменение состава экологических гильдий птиц (по числу видов и частоте встречаемости) *Резкое увеличение количества озерных чаек в средней Европе – обусловлено эвтрофикацией культурного ландшафта.*
- содержание биоцидов в популяциях диких животных: *наличие в организме птиц хлорорганических соединений в Антарктике было впервые продемонстрировано на пингвинах. В арктических морских птицах также были обнаружены полихлорированные дифенилы и ДДТ. В США в качестве индикаторов в рамках национальной программы мониторинга пестицидов были выбраны скворцы и кряквы. При выборе индикаторов учитывались частота и область встречаемости вида, быстрота размножения и легкость отлова. Исследовались индикаторные популяции указанных видов только на ДДТ и соединения ртути. Здесь следует учитывать, что действие биоцидов проявляется по-разному для различных возрастных групп (действие ДДТ на крякв наиболее сказывалось на 5-дневных утятах и наименее- на 30-дневных). Кроме того, со временем развивается устойчивость к поражающему фактору (известна для скворцов, фазанов). Соединения ртути, свинца и кадмия, попав в экосистемы, нарушают развитие популяций животных; кроме того, проходя через пищевые цепи, они способны повышать свою концентрацию в десятки раз. В 50-х гг в Швеции в результате применения ртутьсодержащего соединения для протравки посевного материала погибли зерноядные птицы (серая куропатка, фазан, вяхирь, овсянки), пострадали и хищники, питающиеся этими видами. Особое значение приобрел тест на содержание ртути в птичьих перьях, позволивший рассчитывать динамику ртутного загрязнения с использованием чучел. Показано, что начиная с 40-х гг содержание ртути в перьях фазана, куропатки, сокола-сапсана возросло в 10-20 раз. У грача существует корреляция между ртутным загрязнением и развитием популяции. Показано отрицательное воздействие ртути на рождаемость у птиц. У крякв*

³⁸ Logie John W., Bryant David M., Howell David L., Vickery Juliet A. Biological significance of UK critical load exceedance estimates for flowing waters: Assessments of dipper Cinclus cinclus populations in Scotland // J. Appl. Ecol. № 5, 1996, т.33, 1065-1076.

экспериментально была установлена доза ртути, при которой загрязнение яиц приводит к снижению воспроизводства и нарушением поведения у утят.

У водоплавающих птиц была также доказана зависимость между способом питания и интенсивностью загрязнения. У рыбоядных видов (большой крохаль, полярная гагара) загрязнение десятикратно превышает загрязнение у видов, захватывающих пищу только с поверхности воды.

Кадмий способен долго сохраняться в организме (в связи с этим его концентрация в организме долгоживущего животного может достигать 30тыс-кратного превышения). Для птиц установлено накопление кадмия в пищевых цепях (печень водоплавающих птиц).

Свинец – лучше всего известны случаи интоксикации нырковых уток, заглатывающих свинцовую дробь со дна водоемов. Наиболее сильное загрязнение свинцом наблюдается у крякв. *Исследования по содержанию свинца в скворцах в США, показали заметные различия – в промышленных районах уровень был выше.*

Хлорорганические соединения вызывают побочные эффекты, особенно сильно проявляющиеся в популяциях позвоночных (хорошая жирорастворимость обуславливает способность накапливаться, проходя через пищевые цепи) и в конечных звеньях пищевых цепей могут оказывать летально-токсическое действие. *У сокола-сапсана исследованиями выявлено изменения в биологии насиживания (уменьшение размеров кладки, повышение смертности зародышей и птенцов, истончение скорлупы яиц).* Снижение плодовитости у самок обусловлено изменением дифференцировки фолликулов, замедленным образованием яиц, пониженной оплодотворяемостью и выводимостью, истончением скорлупы, удлинением сроков насиживания, разрушением яиц, нарушением поведения при насиживании. У самцов снижение плодовитости вызывается изменениями в развитии семенников, слабым развитием сперматогенной ткани, повышением доли деформированных сперматозоидов, меньшей выраженностью вторичных половых признаков.

Взаимосвязь между хлорорганическим загрязнением и конечным результатом насиживания прослежен у бурого пеликана. Некоторая часть самок серой славки, которые возвращаются в Швецию сильно загрязненные ДДТ, часть его через яйца передают птенцам. К осени содержание ДДТ в птицах снижается за счет метаболического разложения.

Крайне резко реагировала западная американская поганка на ДДТ, примененный в малых концентрациях для защиты рыбной фауны озера Клар-Лэйк (США): за несколько лет популяция, насчитывающая более 1000 пар, сократилась до 25. Лишь спустя 9 лет после отказа от применения ДДТ птицы возобновили попытки насиживания.

Истончение скорлупы в результате хлорорганического загрязнения было показано на яйцах дневных хищников и морских птиц (конечные звенья цепей питания), сравниваемых с яйцами тех же видов из коллекций 100-летней давности (с применением индекса Ратклиффа). При содержании более 2,5 мкг/г в скорлупе яиц птенцы не вылупляются.

Изменение поведения, обусловленное биоцидными стрессорами, в первую очередь, относится к размножению и миграции. Снижается внимание при насиживании (у горлиц); запаздывает миграционное беспокойство (белошейная овсянка) – это ведет к более позднему прибытию на места гнездования и сокращает период насиживания. Наиболее сильное накопление ДДТ происходит при миграциях птиц через Европу.

Воздействие на динамику биогеоценозов:

Действие на консументов: уменьшение или увеличение числа видов или частоты их встречаемости – следовательно, к нарушению сложившейся схемы взаимоотношений в биогеоценозе. Для индикации изменений в биоценозе используются экологические

параметры структуры- прежде всего, *доминирование, видовое разнообразие, равномерность распределения и различия в разнообразии и доминировании.*

В основном – прямое действие возмущающие действие оказывается непосредственно на консументов 1 порядка (членистоногие, почвенные беспозвоночные).

Влияние землепользования на структуру сообществ птиц: в луговом ценозе вдвое выше разнообразие и в шесть раз больше видов, чем на пашне.

Канада. Наиболее приемлемы программы слежения за экосистемами³⁹. Выделены потенциальные индикаторы целостности на разных уровнях экосистемы, особенно на видовом. Использование видов-индикаторов полезно, если: (1) в программу включается много видов различных таксонов и разного происхождения, (2) их выбор основан на количественных данных по фокальному региону, (3) осторожно интерпретируются популяционные тренды и выделяются важные сигналы среди изменчивых, к-рые может быть не связаны с экологической целостностью.

Использование птиц в качестве индикатора состояния среды вызывает затруднения в связи с экологическими особенностями этого класса:

- большинство видов являются **мигрантами**, т.е. снимают информацию с территории на большом протяжении и дают интегрированную оценку о состоянии среды, разделить которую на отдельные фракции мы не можем. Кроме того, они способны переносить загрязнения с территорий с высоким уровнем на территории с низким и гибнуть на последних, которые по уровню загрязнения не могут быть причиной их гибели.
- Птицы являются консументами в основном 2 и выше порядков, что делает влияние на них многих факторов опосредованным, а в ряде случаев делает их непригодными для индикации.

Но экологические особенности птиц, создавая в одних случаях специфические трудности, в других обеспечивают им определенные преимущества как индикаторной группы:

- открытый образ жизни, заметность птиц, стабильная структура использования территории в гнездовой период обеспечивают возможность регистрации изменений их численности и откочевов, вызванных действиями загрязнителей. Особенно это заметно при действии локального загрязнения среды.
- Широкий спектр питания; возможность смены кормов в случае загрязнения может быть использована как индикатор.
- Экологическое разнообразие птиц.

Реакции птиц, используемые в качестве индикационных:

Гибель в результате отравления (зооцидами, удобрениями, гербицидами и инсектицидами). Из 78 ядохимикатов, применяемых в хозяйстве 44 оказались токсичными для птиц.

Покидание территории в результате исчезновения кормов (гибель насекомых).

Разные группы птиц по-разному реагируют на разные препараты (зависит от дозы, возраста птицы, длительности действия).

³⁹ Carignan Vincent, Villard Marc-Andre. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review // Environ. Monit. and Assess. N 1, 2002, т.78, С. 45-61.

Нарушение пространственной структуры орнитоценозов вследствие перемещения птиц на необработанные участки. Сопровождается оставлением гнезд и гибелью кладок.

В связи со способностью аккумулировать в организме вещества-загрязнители представляет интерес химический анализ скорлупы яиц как индикатор загрязненности территории (особенно показателен для видов, находящихся на конечных звеньях пищевой цепи); а также анализ частей тела птицы (особенно показателен – жировых отложений, мускулатуры, костного мозга, печени, почек, головного мозга). Прижизненный анализ возможен – если анализируется содержание загрязнителей в перьях птиц. Возможно также прижизненное изъятие части мускулатуры птицы.

Сдвигание сроков начала откладки яиц, увеличение интервалов между откладкой яиц, число птенцов в среднем на пару (для чаек - в загрязненных районах в 10 раз меньше), смертность эмбрионов и др.

Современные методы хроматографии позволяют анализировать химический состав тканей и частей организма хищников и использовать их как наиболее информативные индикаторы загрязненности окружающей среды.

Чуждые элементы, попадающие в организм птиц, подвергаются детоксикации. У различных видов птиц этот механизм действует по-разному. Установлена связь активности действия ферментов, участвующих в детоксикации с типом питания птицы. У зерноядных птиц активность фермента, связывающего атомы хлора гораздо выше, чем у рыбоядных (ядовитык семена и ягоды растений встречаются чаще). Определенная резистентность свойственна миофагам, энтомофагам и эврифагам. В худшем положении орнитофаги и ихтиофаги (скопа и сапсан). Влияет на возможность отравления и техника поедания добычи (лунь оставляет нетронутой шкурку, ястреб - внутренности, особенно уязвимы виды, глотающие добычу целиком).

Т.о., в качестве индикаторов наиболее пригодны хищники-орнитофаги (сапсан и ястреб-перепелятник).

О влиянии промышленного загрязнения на состояние птенцов лесных птиц-дуплогнездников

Для адекватной оценки необходимо учитывать кол-во птенцов на размножающуюся пару, массу тела слетков и их линейные размеры, степень развития оперения. Это высокозначимые биологические параметры, поскольку от них зависит выживаемость птенцов в пререпродуктивный период.

На примере большой синицы, мухоловки-пеструшки, москочки в зоне загрязнения Среднеуральского медеплавильного завода были достоверно показаны⁴⁰:

А) накопление тяжелых металлов (свинца) в скелете (выше в импактной зоне – 1 км, чем в фоновой – 20 км);

Б) масса птенцов перед вылетом из гнезда меньше в импактной зоне (кроме пеструшки);

В) отрицательная связь между массой и содержанием тяжелых металлов в скелете (у пеструшки- только по меди);

Г) уменьшение большинства линейных размеров птенцов в импактной зоне;

Д) уменьшение уровня антиоксидантов в печени с ростом антропогенной нагрузки

Е) возрастание коэффициента вариабельности массы тела слетков (с 8 до 13)

Финляндия. Феномен пустых гнезд проявляется в "инкубации" в гнездах, не содержащих яиц⁴¹. Частота пустых гнезд у больших синиц (*Parus major*) и мухоловок-

⁴⁰ Бельский Е.А., Степанова З.Л О влиянии промышленного загрязнения на состояние птенцов лесных птиц-дуплогнездников //Чтения памяти профессора В.В.Станчинского. вып.2 Смоленск, 1995.-С.96-99

пеструшек (*Ficedula hypoleuca*) на ю.-з. Финляндии в 80-х гг. достигала 3,3 и 2,4% соотв. Пустые гнезда выявлены на территории вблизи медеплавильного завода и загрязненной металлами и оксидами серы. При патоморфологическом обследовании птиц, высиживающих пустые гнезда, выявлено наличие кист в яйцепроводах и снижение плотности костного мозга. Обнаруженные изменения были наиболее характерны для мухоловок.

Прижизненная полевая методика определения эколого-физиологических показателей гнездящейся популяции мухоловки-пеструшки для мониторинга аэротехногенных изменений

Мухоловка-пеструшка является удобным объектом мониторинга изменений в населении птиц промышленной зоны Кольского полуострова, так как 1) это обычный многочисленный вид, охотно заселяющий искусственные гнездовья, 2) малочувствительна к беспокойству в гнезде, 3) имеет небольшой гнездовой участок, что позволяет сопоставлять полученные результаты с определенной зоной.

Регистрировались сроки размножения, размеры кладки, качество скорлупы, проценты вылупления и вылета, причины гибели птенцов и яиц, наличие паразитов. Кроме того, перед вылетом измеряли вес птенцов и анализировали гематологические показатели крови (гемоглобин и гематокрит).

Прослежены: с ростом уровня загрязнений – увеличение гнездового периода; уменьшение размера кладок, выводков, успеха и продуктивности размножения, увеличение гемоглобина и гематокрита, уменьшение кальцинации. Все изменения прослежены в радиусе до 35 км⁴².

Птицы как биоиндикатор нагрузки хлорорганических соединений на лесные экосистемы

Основными объектами были глухарь, рябчик, желтоголовый королек, буроголовая гаичка.

Птицы являются удобными объектами мониторинга в отношении хлорорганических соединений, поскольку являются: 1) высокоуязвимыми по отношению к этим соединениям; 2) дают высокие уровни накопления этих соединений в организме; 3) относительно непродолжительный период релаксации (определять уровень можно уже через 2-3 месяца после начала действия вещества); 4) птицы используют лесное пространство наиболее полно (равномерное поступления загрязнителя в организм по всем трем плоскостям).

Определялось удельное содержание загрязняющего вещества в тушке, что отражает общую нагрузку на природный комплекс⁴³.

В Западном Казахстане в зоне Карачаганакского месторождения содержание тяжелых металлов в печени и мышцах утиных (питаются донными отложениями) по кадмию и свинцу превышало предельные концентрации в 1,5-2 раза. В печени куликов (чибиса) и врановых (грача) накапливался цинк. в результате наступает свинцовое

⁴¹ Carignan Vincent, Villard Marc-Andre. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review // Environ. Monit. and Assess. N 1, 2002, т.78, С. 45-61.

⁴² Гилязов А.С. Прижизненная полевая методика определения эколого-физиологических показателей гнездящейся популяции мухоловки-пеструшки для мониторинга аэротехногенных изменений // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы межд.конф. Казань, 2001.-С.172

⁴³ Буйволов Ю.А. Птицы как биоиндикатор нагрузки хлорорганических соединений на лесные экосистемы // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы межд.конф. Казань, 2001.-С.115-116

отравление; вследствие накопления кадмия- размягчение костной ткани; уменьшение веса яиц и количества их в кладке, замедление темпов роста птенцов и их гибель⁴⁴.

Для долгосрочного мониторинга тяжелых металлов, пестицидов, полихлорорганических загрязнителей чаще всего, как наиболее чувствительные, используются олуши, голенастые, соколиные, ястребиные, чайковые, утки, кулики, дрозды, ткачики, овсянки, скворцы, поползневые, синицевые, врановые. Определяется концентрация загрязняющих веществ в печени и мышцах. Зависимость от концентрации загрязнителя обычно линейная. Основные критерии отбора в индикаторную группу – хорошо известные пути кормодобывания, легкая доступность гнезд, привязанность круглый год к определенной территории⁴⁵

Биоиндикационные исследования птиц в зоне влияния предприятий ядерно-топливного цикла

Вокруг г.Томск-7 (предприятия по наработке ружейного плутония) проведены комплексные исследования птиц на уровнях населения, популяции и организма (эмбриональная стадия). Загрязнение среды радионуклидами, соединениями фтора, оксидами азота, бензолом превышает фоновое в 2-3 раза (санитарно-защитная зона комбината).

Снижения видового разнообразия не отмечено, в некоторых участках- даже богаче (отсутствие пресса хищников).

Модельные виды - мухоловка-пеструшка и садовая камышевка. Величина кладки и коэффициенты вариации достоверно не отличаются. Анализ успешности размножения показал, что причины гибели кладок и яиц в основном естественные. Для оценки техногенного влияния выбраны эмбриональная смертность и гибель птенцов, не связанная с естественными причинами. У мухоловки-пеструшки данные показатели на участках достоверно не отличаются; у садовой камышевки достоверно чаще случается гибель части выводка (воздействие загрязняющих веществ в пище, собираемой птицами в травянисто-кустарниковом ярусе).

Эмбриональный анализ проведен на примере дрозда-рябинника: на территории санитарно-защитной зоны эмбриональная смертность в 3 раза превышает контрольный показатель. Типичными для зоны являются подкожные и внутренние кровоизлияния, аномалии развития, патологии ЦНС и органы чувств, а также кровь. Здесь существенна доля множественных патологий, совместимых с жизнью, но снижающих жизнеспособность птенцов. Т.о., наиболее информативным является эмбриональный уровень исследований.

Изменчивость основных ооморфологических показателей птиц на территориях, загрязненных радионуклидами

Из всех ооморфологических показателей птиц длина, диаметр и объем яиц являются наиболее эволюционно закрепленными признаками, а также обладают высокой чувствительностью к воздействию факторов среды, слежение за их динамикой позволяет выявить внутрипопуляционные изменения, происходящие в условиях постоянно меняющейся среды.

Исследования, проведенные на территориях, загрязненных радионуклидами (Чернобыльская зона), показали, что с увеличением степени загрязнения территории наибольшие изменения происходят в диаметре и объеме яиц. Если длина яиц

⁴⁴ Брагин Б.И. и др. Накопление тяжелых металлов в печени птиц, обитающих в районе Карачаганакского месторождения (Западный Казахстан) // Вестник Днепропетровского университета, 1993.- в.1.-С.91

⁴⁵ Бобылев Ю.П., Булахов В.Л., Губкин А.А., Пахомов А.Е. Современное состояние и перспективы решения проблем зооиндикации и экотоксикологии // Вестник Днепропетровского университета, 1993.- в.1.-С.83-90

колебалась незначительно с небольшой тенденцией к увеличению, то диаметр и объем имеют стойкую тенденцию к уменьшению. В зонах с различным уровнем зараженности радионуклидами наблюдается неодинаковая вариабельность у различных ооморфологических показателей. Кроме того, период с 1991 по 1993 г. характеризовался некоторым увеличением одних параметров и уменьшением других - все это не укладывалось в общую картину⁴⁶.

Изучение изменчивости морфологических структур и гематологических показателей модельных видов птиц в биоиндикации загрязнения местообитаний

В качестве модельных видов для биоиндикации околородных местообитаний выбраны некоторые виды воробьиных (врановые- серая ворона и сорока), береговая ласточка, которые играют большую роль в околородных системах. Действие загрязняющих факторов вызывает изменение развития, что находит свое отражение в нарушении морфогенетических процессов, в частности прослежены: морфологическая изменчивость яиц, величина кладки, флуктуирующая ассиметрия билатеральных структур (длина крыла, длина и щиткование цевки), а также гематологические показатели (формула крови). Установлено достоверное влияние местообитания на размеры и объем яиц врановых (в чистой зоне Ростовского заповедника - больше), также как и на величину кладок.

Береговые ласточки различались степенью флуктуирующей ассиметрии и частотой аномалий развития. В колониях, наиболее удаленных от города линейные размеры самцов и самок увеличивались⁴⁷.

Содержание тяжелых металлов в яйцах сизого голубя как тест-объект загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами

Синантропный вид, сизый голубь используется как тест-объект загрязнения окружающей среды. Показатели: вес, длина, диаметр, индекс удлинённости и объем яиц. Далее при помощи атомно-абсорбционного метода определялось наличие токсических элементов в яйцах голубей. Метод основан на деструкции органической основы пробы путем термической минерализации и растворения минерализата в водных растворах кислот. Атомно-абсорбционный анализ проводился в анализаторе оптикоспектрофотометре.

Установлено, что яйца сизых голубей могут быть использованы как тест - объекты в биоиндикации содержания свинца, меди и цинка. Кадмий не улавливается из-за низких концентраций. Выявлена корреляционная зависимость между содержанием в воздухе тяжелых металлов и объемом яйца – уменьшение объема с возрастанием содержания того или иного элемента. Установлена корреляция между содержанием тяжелых металлов в воздухе и яйцах голубя⁴⁸.

Помимо индикации уровней загрязнения окружающей среды, погадки птиц могут служить индикатором зараженности местности возбудителем туляремии. Серологический анализ погадок сов, белого аиста и серой цапли может показать

⁴⁶ Кусенков А.Н., Негеревич С.Г. Изменчивость основных ооморфологических полказателей птиц на территориях, загрязненных радионуклидами //Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы межд.конф. Казань, 2001.-С.348-350

⁴⁷ Савицкий Р.М., Денисова Т.В., Савицкая Н.А. Изучение изменчивости морфологических структур и гематологических показателей модельных видов птиц в биоиндикации загрязнения местообитаний //Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы межд.конф. Казань, 2001.-С.544-545

⁴⁸ Ушаков В.А. Содержание тяжелых металлов в яйцах сизого голубя как тест-объект загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами //Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы межд.конф. Казань, 2001.-С.598-599

момент активизации туляремийного очага – без длительных и трудоемких отловов грызунов.⁴⁹

Степень урбанизированности среды - по состоянию популяций дуплогнездящих: в ряду пригород-центр:

- падает плотность гнездования б.синицы, скворца, мухоловки-пеструшки и возрастает плотность гнездования горихвостки.
- Сдвиг сроков гнездования: у всех указанных видов – на более ранние, у мухоловки - на более поздние.
- Длительность периода откладки яиц – возрастает у скворца с нарастанием урбанизации; размер кладки
- размер кладки – у синицы убывает, у горихвостки - возрастает.
- успешность размножения: у скворца в городе выше (в природе высока гибель птенцов от похолоданий); стадия насиживания у скворца в городе более успешна, выкармливания - менее. У др. видов этот показатель в городе выше на 12-35 % (ослабление пресса хищников)⁵⁰

Как результат комплексного воздействия антропогенных факторов в течение последних 100 лет показано изменение признаков, применяемых обычно в систематике (длина крыла, длина хвоста, длина надклювья, высота надклювья, длина I когтя) – у самок ястреба-тетеревятника номинативного подвида и самок балобана в европейской части; показано также уменьшение клюва и когтей у степного орла. причинами этих изменений считают снижение обилия крупной дичи, переход на питание мелкой добычей делает крупные размеры энергетически невыгодными⁵¹.

Для биоиндикации используют птиц оседлых (связанных с постоянной территорией), широко распространенных, обычных (многочисленных) видов, например: сорока, домашняя форма сизого голубя, домовый воробей, полевой воробей, черный дрозд, ястреб-тетеревятник, а также птенцов различных видов. Неразрушающими методами биоиндикации является анализ оперения птицы на содержание таких элементов, как Pb, Cd, As, Sb, Ge, Tl, Se, и Hg. Метод неприменим для таких элементов, как Mn, Ni, Sr, Rb, Mo и Fe, т.к. они одинаково накапливаются в оперении как в загрязненных, так и в относительно чистых районах. Такие элементы, как Hg, Zn, Cu, Cr, As и Se имеют четкую привязанность к кератину чем другие.

Метод требует четкой стандартизации, в частности, в коллектировании образцов и подготовке их к минерализации. Ни одна процедура очистки не убирает все загрязняющие вещества с поверхности оперения. В отношении многих элементов, анализ "концентрации в оперении" состоит в измерении внешних показателей, следовательно, уровень металлов найденных в оперении передает данные тем более четко, чем более полно элемент доступен в питании. Ртуть здесь является исключением. В случае токсичных элементов, таких как Pb, Cd или Tl, возможно предсказывать их концентрации во внутренних тканях на основе анализа оперения⁵².

1. ⁴⁹ Самусенко И.Э. Аистообразные - эталонно-индикационная группа птиц //Материалы 10 Всесоюзной орнитологической конференции Минск, 1991.- ч.2.- кн.2.-С.197-198

⁵⁰ Куранов Б.Д. Биоиндикационные исследования птиц в зоне влияния предприятий ядерно-топливного цикла //Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы межд.конф. Казань, 2001.-С.345-346

⁵¹ Перерва В.И., Гражданкин А.В., Изменение морфометрических признаков некоторых хищных птиц как результат комплексного воздействия антропогенных факторов //Чтения памяти В.В. Станчинского. Смоленск, 1991.-С.56-57.

⁵² **Dmowski K. 1999. Birds as bioindicators of heavy metal pollution: review and examples concerning European species. Acta Ornithol. 34: 1-25.**

Тема 16

Место орнитологии в эпидемиологическом изучении птиц

Как участник медико-эпидемиологического изучения птиц орнитолог имеет на эти вопросы и их решение свой взгляд и свои суждения, продиктованные его профессиональными интересами и возможностями, его знанием биологии птиц. Подход орнитолога специфичен, однако он правомочен его иметь, так же как правомочны вирусологи, бактериологи и другие специалисты, работающие в области медицинской орнитологии и занимающиеся теми же проблемами, но с позиций своей науки. Они связаны общими задачами, решить которые каждый из них в отдельности не может.

Однако существует категория чисто орнитологических задач, в которых заинтересована медицинская орнитология, но которые не требуют помощи медицинских партнеров, потому что задачи эти касаются изучения биологии важных в медико-эпидемиол знаний будет так много, что они вполне удовлетворят медицину. Конечно, в абстрактном варианте эта схема приемлема. Но мы должны учитывать, что общий фронт пополнения орнитологических данных движется медленно. И, как всякий широкий фронт он оставляет белые пятна, в том числе важные для медицины. Медицинская орнитология опережает накопление чисто орнитологических, необходимых ей сведений, и ее вопросы к орнитологам нередко остаются без ответа, без проведения специальных исследований. Смогут ли она решать их своими силами, силами орнитологов из медицинских учреждений? Хотя мы имеем хорошие примеры того, как добротные орнитологические работы выполняются специалистами медицинских учреждений, однако в целом им не под силу трудоемкие орнитологические исследования. Учитывая эти обстоятельства, мы видим единственный выход—активное подключение к изучению птиц, представляющих медико-эпидемиологический интерес, орнитологов, работающих в системе академических институтов, вузов и заповедников. Но что должны делать эти орнитологи? Какие виды и какие особенности экологии и географического распространения птиц изучать? В каждом конкретном случае применительно к любому региону задачи будут различаться, однако в общем виде мы попытаемся ответить на эти вопросы.

Птицы как звено эпидемического процесса

Конечно, роль птиц в эпидемическом процессе достаточно многообразна, тем не менее она может быть сведена к следующим трем основным функциям.

Во-первых, птицы резервируют возбудителя в природных условиях, сохраняя инфекцию в организме в виде персистирующей инфекции или в острой форме.

Во-вторых, птицы переносят возбудителя во время миграций в результате его персистенции в организме.

В-третьих, птицы прокармливают и переносят эктопаразитов, являющихся в свою очередь резервуаром возбудителя в природе.

Следовательно, функции птиц в эпидемическом процессе связаны с поддержанием и распространением природно-очаговых инфекций, т. е. достаточно весомы, чтобы придавать им серьезное медицинское значение. В то же время перечень этих функций свидетельствует о том, что все компоненты природного очага в той или иной степени, прямо или косвенно контактируют с птицами. В настоящее время благодаря работе, проведенной вирусологами, бактериологами, гельминтологами, акарологами, энтомологами и др., мы можем представить себе возбудителей и переносчиков, с которыми контактируют птицы, создавая или способствуя созданию эпидемической ситуации.

Перечень возбудителей болезней, составленный Д. К. Львовым, охватывает виды гельминтов, простейших, грибов, бактерий, вирусов, связанных с птицами и имеющих медицинское значение. Список членистоногих, переносимых птицами в качестве эктопаразитов, огромен. Только в Юго-Восточной Азии, по многолетним исследованиям, проведенным группой квалифицированных специалистов, возглавляемых Макклором и обработавших 743 вида птиц, он составляет 564 вида и в том числе представителей Acarina 34,3%, Mallophaga — 53% и Hirmoboscidae — 9,5%. Большой и интересный

материал дают исследования эктопаразитов непосредственно в природных очагах инфекций. В этом случае все находимые на птицах кровососущие эктопаразиты попадают под подозрение и проверяются вирусологическими методами. На территории природных очагов арбовирусных инфекций в Приморском крае эктопаразиты обнаружены у 94 видов птиц из 193 обследованных — 4 вида иксодовых клещей, 6 видов гамазовых клещей, 4 вида краснотелковых клещей, 8 видов мух-кровососок, единичные блохи. На птицах и в их гнездах в природных очагах арбовирусных инфекций лесной зоны Западной Сибири зарегистрировано 153 вида членистоногих, включая пауков, иксодовых, гамазовых, уроподиевых, тироглифовых, перьевых и краснотелковых клещей, ногохвостов, клопов, пухоедов, жуков, блох, перепончатокрылых, двукрылых и чешуекрылых, кивсяков и губоногих многоножек.

Однако среди эктопаразитов только часть связана с передачей вирусной инфекции. Вирусологический анализ переносимых и прокармливаемых птицами эктопаразитов существенно сокращает общий список. Связь членистоногих с определенными вирусами, с одной стороны, с птицами — с другой, позволяет оставить в списке только те виды, которые действительно имеют эпидемиологическое значение. Хорошее представление об объеме такого списка членистоногих — переносчиков дают работы С. П. Чунихина [1973, 1975], подсчитавшего число прокармливаемых и переносимых птицами видов комаров и клещей, из которых выделены и идентифицированы арбовирусы. Партнерами птиц по эпидемическому процессу являются также различные позвоночные. Рыбы, амфибии, рептилии, различные млекопитающие принимают участие: одни — в резервации возбудителя, другие — в его переносе, третьи — в прокормлении и переносе эктопаразитов, являющихся в свою очередь резервуаром возбудителя, четвертые — как временные или постоянные хозяева эктопаразитов.

Перечень млекопитающих, прямо или опосредованно контактирующих с птицами в природных очагах одних только вирусных инфекций на территории нашей страны, включает в себя многие виды мышевидных грызунов и мелких хищников, в циркуляции вируса принимают участие домашние животные. Особое место в эпидемическом процессе занимает человек, не только потому, что он является центральной фигурой, ради которой существует медицинская орнитология и проводится весь объем исследовательских работ и противоэпидемических мероприятий, не только потому, что, включаясь извне в природный очаг человек во многом меняет его характер и его динамику, формы его существования, но и в силу специфических особенностей своей экологии, своего отношения к окружающей среде и влияния на нее. Контакты птиц с человеком носят особый и многоплановый характер. В медицинском отношении важными являются и синантропизм многих видов птиц, их активное вселение в города и населенные пункты, промысел и спортивная охота, наконец, наличие постоянно обитающих рядом с человеком домашних птиц, контактирующих с ним так же близко, как и с дикой природой, а также декоративных и певчих птиц, содержащихся в неволе. Наконец, активное преобразование планеты человеком, строительство железнодорожных магистралей, электростанций и водохранилищ, заводов и городов в глухих необжитых местах сталкивают с птицами большие контингенты людей, переместившихся из других местностей, никогда не контактировавших с природно-очаговыми инфекциями и неиммунных к ним.

Если мы попробуем оценить живые объекты, сталкивающиеся с птицами и имеющие медицинское значение, с систематической точки зрения, мы не обнаружим здесь никакой закономерности. Вернее, такой закономерностью будет сложная мозаика, которую мы увидим, попытавшись нанести наши объекты на эволюционное древо. Эта мозаика затронет основные его ветви — медицинское значение будут иметь отдельные типы и классы, и более мелкие систематические категории внутри классов, при этом причастными к медико-эпидемиологическим явлениям окажутся не все

отряды данного класса, а только некоторые, не все семейства данного отряда, не все роды данного семейства, наконец, не все виды данного рода и даже не все популяции данного вида. Не увидев систематической закономерности в распределении ветвей и веточек по их связи с медико-эпидемиологическими явлениями, мы обнаружим между ними сходство по принадлежности к одним и тем же биоценозам, сходство экологических, географических, поведенческих особенностей, сталкивающих их друг с другом в определенные периоды жизни. Эколого-географические особенности объединяют их в большей степени, чем: систематическое положение и эволюционный уровень, который они занимают. Эти особенности позволят нам увидеть общее параллельно возникшее даже у представителей удаленных в эволюционном отношении групп. Это общее будет отражением тех биологических, биоценологических факторов, которые объединяют их в единый эпидемический процесс в конкретных природных очагах, локализованных в определенных природных зонах и точках земного шара.

В настоящее время накоплен значительный материал, иллюстрирующий биоценотический характер связи между птицами и переносчиками — клещами и комарами в природных очагах. Тростниковые и полынные заросли, одинаково привлекающие дроздовидных камышевок, полевых воробьев, ошейниковых овсянок и кровососущих двукрылых, обеспечивают необходимый для поддержания очага контакт между птицами и комарами.

Птицы как звено эпидемического процесса таким же образом вписываются в общую картину мозаичного распределения. Такой важный медико-эпидемиологический показатель как прокормление эктопаразитов на огромной территории Юго-Восточной Азии проявляется в семействах фауны, насчитывающей более 2200 видов птиц, сугубо мозаично. Хозяевами 564 видов членистоногих являются представители отдельных родов семейств Ardeidae, Accipitridae, Falconidae, Rostratulidae, Charadriidae, Scolopacidae, Hirundinidae, Turdidae, Sylviidae, Motacillidae, Laniidae, Fringillidae, Phasianidae, Turnicidae, Rallidae, Columbidae, Cuculidae, Strigidae, Tytonidae, Apodidae, Alcedinidae, Eurylaimidae, Pittidae, Dicruridae, Timaliidae, Pycnonotidae, Muscicapidae, Sturnidae, Nectariniidae, Dicaeidae, Ploceidae.

Вывод, который мы можем сделать из осмысливания фактического материала, лишь незначительная часть которого приведена выше, заключается в необходимости эколого-географического изучения эпидемического процесса. Одним из наиболее важных аспектов этой работы и предметом особого внимания должны быть эколого-географические адаптации, обеспечивающие биоценотические связи и контакты между отдельными звеньями природных очагов. Применительно к птицам это означает выявление и изучение экологических особенностей, делающих птиц частью всей системы, связывающих птиц с другими звеньями природных очагов и с человеком.

Экологические особенности птиц, важных в медицинском отношении

Применительно к вирусным (включая арбовирусные) инфекциям составленный Львовым [1975] перечень основных, особенно важных в медицинском отношении видов и групп птиц включает бакланов (большой, уссурийский, берингов), глупыша, цапель (рыжая, желтая, белые), речных и нырковых уток (кряква, шилохвость, широконоска, серая, свистунок, трескунок, морская и хохлатая чернети, морянка, синьга), лысуху, куликов (чибис, турухтан), кайр (тонкокловую и толстокловую), серебристую чайку и моевку, золотистую шурку, сизоворонку, сизого голубя, ласточек (деревенскую и городскую), дроздов, овсянок, каменок, скворца и майну, жаворонков. Естественно, что перечень этот неполон потому, что грань между более и менее важными в медицинском отношении видами провести достаточно трудно, не говоря уже о том, что интенсивно ведущиеся исследования непрерывно пополняют этот список и вносят в него свои коррективы.

Этот перечень позволяет сделать важные выводы. Прежде всего, как мы видим, перечень содержит систематически далекие виды и группы, которых объединяет участие в эпидемическом процессе и отношение к возбудителю. Но это дает основание поставить вопрос — какие экологические особенности обеспечивают контакт с возбудителями и переносчиками, вводя эти виды в качестве участников в эпидемический процесс. В предыдущем разделе мы перечислили основные экологические особенности, которые делают птиц как класс важным звеном эпидемического процесса. Однако, перечисляя эти особенности, мы характеризовали птиц вообще. Реально существующие виды в разной степени обладают этими чертами и поэтому их участие в эпидемическом процессе тоже является разным. Перечислим особенности, свойственные разным экологическим группам птиц, которые определяют их роль в природных очагах болезней.

Миграционность, обеспечивающую существование очагов и постоянный или периодический занос возбудителя в пределах Евразии, транспорт его внутри материка, мы

должны отнести к категории важнейших в эпидемиологическом отношении экологических черт.

Синантропизм, обеспечивающий постоянный и надежный контакт птиц с человеком и домашними животными, передачу возбудителя, является другой важнейшей экологической особенностью.

Колониальность как черта экологии и поведения, обеспечивающая высокую численность и плотность на ограниченных территориях и на длительный период как взрослых птиц, мигрировавших из опасных в эпидемиологическом отношении районов земного шара (Южная Азия, Африка), так и, что особенно важно молодых неиммунных птенцов, имеет большое значение для очагов Дальнего Востока (птичьи базары, колонии голенастых), Мурманского побережья (базары). Каспийского бассейна (голенастые, чайки).

Норный фактор, связанный с гнездованием в норах и посещением нор, населенных кровососущими членистоногими, имеет значение в эпидемическом процессе, особенно в условиях Средней Азии. Бактериологические аспекты посещения нор связаны с возможным переносом птицами-норниками чумной инфекции.

Дендрофильно-приземный фактор, связанный с питанием и частично гнездованием в приземном ярусе леса и кустарниковых зарослях, насыщенных кровососущими членистоногими, имеет значение в условиях лесной зоны европейской и азиатской части, а также Дальнего Востока

Околоводный фактор, связанный с обитанием или периодическим посещением птицами мест массового выплода кровососущих членистоногих, имеет большое значение в очагах Дальнего Востока, Средней Азии, Южной Сибири, юга европейской части Евразии.

Зимовочный фактор, проявляющийся в способности зимующих птиц собираться в огромные скопления, имеет большое значение для заноса на территорию континента возбудителя с южноазиатских и африканских зимовок, неблагополучных в медицинском отношении.

Теперь, обратившись к перечню некоторых видов, важных в медицинском отношении, мы попытаемся выявить для них те ведущие экологические особенности, которые определяют их участие в эпидемическом процессе. Для цапель такими факторами будут колониальность, миграционность и околоводность; для сизого голубя — синантропизм; для уток — миграционность и зимовочный фактор, околоводность; для дроздов и овсянок — дендрофильно-приземный фактор (питание на нижнем ярусе); для каменок, щурок и сизоворонок — норный фактор и т. д.

Наши представления об экологических особенностях птиц, важных в медицинском отношении, не будут полными, если не учитывать сезонность и зональность их проявления. В силу разных причин — миграционности, отсутствия контактов с переносчиком и т. д. — участие птиц в эпидемическом процессе носит **сезонный характер**, проявляясь по-разному у разных видов.

Для цапель это преимущественно период гнездования и отчасти зимовок, для уток — период миграций и гнездования, отчасти зимовок, для кайр — период гнездования, у всех воробьиных — период гнездования и миграций. **Зональный фактор** вносит существенные коррективы в экологические особенности видов, определяя их участие в очагах, расположенных в различных ландшафтных зонах. Очаги птичьих базаров Мурманского побережья и Дальнего Востока отличаются в значительной степени потому, что экологические особенности птиц — обитателей базаров (кайры, чайки и г. д.) проявляются по-разному в этих двух географически удаленных точках.

Существенно различаются экологические особенности голенастых, составляющих колонии Каспия и Дальнего Востока, что в свою очередь оказывает влияние на циркуляцию возбудителя в этих колониях.

На эпидемический процесс оказывают косвенное влияние и другие факторы, поскольку экология любого вида представляет собой единую взаимосвязанную систему. Для того чтобы иметь представление об этих факторах, об их взаимоотношениях с основными, необходимо представлять себе экологию этих важных в медицинском отношении видов птиц.

Эколого-географические особенности птиц как критерии эпидемиологического прогнозирования

Выявив и изучив эколого-географические особенности птиц, сопоставив их с данными паразитологов и вирусологов, мы получаем возможность эпидемиологического прогнозирования. В приложении к различным медико-эпидемиологическим ситуациям и различным инфекциям такие попытки делались неоднократно.

В качестве примера остановимся на прогнозировании вирусной гриппозной инфекции, для территории Дальнего Востока, прежде всего потому, что здесь в наибольшей степени были учтены - использованы следующие эколого-географические критерии, относящиеся к птицам:

— Большие скопления морских птиц в период гнездования в северной и южной частях бассейна Тихого океана (высокая численность неиммунных птенцов способствует развитию эпизоотии аспираторным путем заражения).

— Миграционные пути птиц, связывающие Северную и Восточную Азию (область гнездования) с юго-восточной частью континента (область зимовок).

— Концентрация в Юго-Восточной Азии зимующих птиц, область гнездования которых располагается в различных районах Евразии.

Существование густонаселенных областей с высокой плотностью популяций человека и домашних животных на путях миграций и в местах зимовок.

Авторы прогноза исходили из того, что эти обстоятельства подтверждают возможность:

- 1) циркуляции вирусов гриппа среди диких биоценозов;
- 2) распространения вирусов на обширной территории с включением в циркуляцию хозяев из разных экосистем;
- 3) рекомбинации между различными вирусами, принадлежащими к той или другой экосистеме;

4) обмена вирусами и их рекомбинантами между дикими и синантропными биоценозами.

В подтверждение прогноза от птиц в Камчатской области были изолированы близкие к А/Гонконг/68/Н32/ вирусы и вирус, близкий по гемагглютиниру (Н2) к азиатскому вирусу.

Знание особенностей пищедобывательного поведения и питания лесных птиц позволяет прогнозировать их роль в носительстве иксодовых клещей и, следовательно, их потенциальное значение в циркуляции вирусов клещевого энцефалита (учитывая восприимчивость их к вирусу). Виды, добывающие пищу на земле или в приземном ярусе, играют большую роль в прокормлении клещей, чем виды, добывающие корм в среднем ярусе леса или в кронах. При сходном питании и способе добывания пищи крупные птицы играют большую роль (сильнее заклещевлены), чем мелкие. Экологическая классификация лесных птиц, позволяющая прогнозировать их роль в очагах клещевого энцефалита, разработана Р. Л. Наумовым [1964].

Анализируя имеющиеся данные, мы приходим к выводу о том, что основными факторами, определяющими эпидемиологическое значение диких птиц в широком смысле слова, являются их экологические особенности, миграционность и синантропизм.

Рассматривая эти критерии в более развернутом виде, мы должны особенно отметить те черты биологии птиц, которые способствуют их участию в эпидемическом процессе.

1. Близкие прямые контакты с человеком (в том числе и через домашних животных) во многих аспектах его жизни и хозяйственной деятельности.
2. Регулярные перемещения на большие расстояния, связывающие удаленные участки суши и континенты.
3. Территориально локализованный длительный процесс размножения с территориально привязанной начальной фазой онтогенеза.
4. Обитание или регулярное посещение биотопов и природных зон, насыщенных возбудителем и его переносчиками.
5. Массовые концентрации с образованием плотных скоплений на зимовках, во время миграций и гнездования.
6. Индивидуальная, возрастная, половая, популяционная изменчивость в целом стабильных миграционных путей.
7. Широкая дисперсия молодняка с нерегулярным выселением за пределы ареала, кочевки и перемещения взрослых в межмиграционный период.
8. Тесные исторически сложившиеся биоценозические контакты с возбудителями, переносчиками и позвоночными животными — звеньями природных очагов инфекции.
9. Подвижность поведенческих реакций и их быстрая адаптация к меняющимся условиям среды, в том числе антропогенного происхождения.

МИГРАЦИИ ПТИЦ И ИХ ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Изучение роли птиц в распространении арбовирусов и вирусов гриппа вызвало особый интерес эпидемиологов к континентальным и трансконтинентальным миграциям. В заповедниках, охотничьих хозяйствах, экспедициях кольцуют птиц свыше 200 метчиков. Итоги этой работы — данные по 3,5 млн. окольцованных птиц — подведены в коллективной монографии «Кольцевание птиц в изучении миграций птиц фауны СССР» [1976]. Методы прижизненной обработки окольцованных птиц, разработанные и апробированные орнитологами Биологической станции Зоологического института РАН (Рыбачий), отлавливающими птиц, мигрирующих вдоль Куршской косы Балтийского моря, будут полезны медицинскому орнитологу как основа для разработки аналогичных подходов, адаптированных к собственным нуждам и интересам. Нет сомнения в том, что массовый материал в виде птиц, отлавливаемых орнитологами для кольцевания, должен подвергаться вирусологическому и паразитологическому обследованию. В связи с этим особого внимания заслуживает опыт среднеазиатских орнитологов, наладивших сотрудничество с медицинскими учреждениями, хорошо «вписавшееся» в общую программу изучения миграций птиц в своем регионе.

Какими должны быть эти контакты и что полезного получит от них медицинская орнитология? Во-первых, массовый материал в виде птиц, отловленных для кольцевания во всех тех точках миграционного пути, где орнитологи проводят отловы для своих

целей или где они готовы наладить такой отлов в интересах вирусологов и паразитологов. Во-вторых, метода-отлова и мечения птиц, адаптированные к требованиям и интересам медицинской орнитологии. В-третьих, данные о трансконтинентальных и континентальных связях птиц, о траекториях миграционного пути на отрезке, важном с эпидемиологической точки зрения. В-четвертых, данные о поведении, экологии и био-ценотических связях важных в медицинском отношении птиц на гнездовье, зимовках и местах скоплений в межмиграционный период. Так как методы полевых исследований, которые при этом применяют орнитологи, настолько разнообразны, что даже простое перечисление заняло бы слишком много места, мы ограничимся несколькими замечаниями, касающимися их использования для целей медицинской орнитологии. Длительное время основным методом получения орнитологического материала для целей вирусологического и паразитологического обследования был отстрел птиц. При многих своих достоинствах этот метод имел тот существенный недостаток, что был связан с уничтожением большого количества птиц. По этому поводу природоохранные организации нашей страны неоднократно обращались к руководителям медико-орнитологических программ с просьбой по возможности ограничить отстрел и заменить его отловом и прижизненной обработкой отлавливаемых птиц. Хотя кольцевание и дает важный для медицинской орнитологии материал о трансконтинентальных и континентальных связях мигрирующих птиц, он остается неполным с той точки зрения, что кольцевание выявляет две конечные (или промежуточные) точки миграционного пути, а не весь путь. Именно так выглядит большинство миграционных атласов, публикуемых в настоящее время европейскими центрами кольцевания.

Для медицинского орнитолога промежуточные точки, где мигрирующие птицы, останавливаясь на отдых или между, могут стать объектом нападения переносчика и получить вирус, приобретают особое значение, и он не может их не учитывать в своих окончательных выводах. Таким образом, нуждаясь в сведениях о начальном и конечном пунктах миграционного пути, медицинский орнитолог заинтересован в получении материала, касающегося связывающей их траектории, включая все промежуточные остановки и отрезки миграций. При этом ему важно знать о том, как ведет себя птица во время длительных (зимовка, гнездование) и коротких (отдых, кормежка) остановок, с какими биоценотическими партнерами у нее устанавливаются контакты, в каких стациях какое время дня она проводит и т. д.

Один из ведущих специалистов и основателей медицинской орнитологии профессор Макклур длительное время руководил комплексной программой по изучению медицинского значения азиатских птиц, значительную часть которой занимали кольцевание и исследование миграций. **Выполнение программы координировала Служба патологического обследования мигрирующих животных армии США.** Естественно, что такой интерес к миграциям птиц со стороны медицинской орнитологии не случаен. Он объясняется прежде всего тем местом, которое занимают миграции, пространственные перемещения птиц в возникновении и существовании постоянных или временных очагов вирусных инфекций.

Мигрирующие птицы транспортируют возбудителей и переносчиков—эктопаразитов. Благодаря миграциям создаются повышенные концентрации птиц на зимовках и пролетных путях и как следствие — повышенная эпидемиологическая опасность в определенных районах земного шара. Миграции перекидывают связывающие мостики между биоценозами, удаленными друг от друга на тысячи километров, замыкая межконтинентальные связи, имеющие большое эпидемиологическое значение. Важнейшие стороны существования природных очагов, касающиеся генетической рекомбинации возбудителей, обеспечиваются мигрирующими птицами.

Пути распространения некоторых инфекций были бы иными или вообще могли не существовать, если бы в них не принимали участие мигрирующие птицы. Природные очаги и медико-эпидемические процессы «мели бы другие характеристики, другую динамику и облик, если бы в них в качестве самостоятельного звена не включались птицы с их способностями мигрировать на большие расстояния, пересекая многие природные зоны, меняя ландшафты и биотопы, среду обитания.

Таким образом, в изучении миграций птиц медицинская орнитология имеет свои прямые, непосредственные интересы, касающиеся участия мигрирующих птиц в эпидемическом процессе и того специфического, что вносят в течение этого процесса миграции. Однако представления об эпидемическом процессе и роли птиц в нем будут неполными, если исследователь не учтет в своей работе адаптивные механизмы миграций.

Общая картина представляется теперь значительно более ясной, и тем отчетливей вырисовывается значение для медицины, орнитологии общих представлений о миграциях как адаптивном процессе, затрагивающем все стороны жизни птицы, тесно связанном с состоянием и изменением окружающей среды. Как высокоадаптивное явление миграции позволяют птицам проводить наиболее ответственные периоды своей жизни в оптимальных для них условиях. Миграции обеспечиваются сложнейшими регуляторными механизмами, связанными с освещенностью и устанавливающими оптимальные сроки и длительность миграций. Оставаясь в одних отношениях стабильными и устойчивыми, миграционные характеристики в других отношениях гибко и подвижно реагируют на изменения среды, вызываемые условиями года и сезона, внезапными природными катаклизмами, деятельностью человека и другими причинами.

Большая часть жизни птиц проходит в подготовке к миграциям, миграционном перемещении и выходе из миграционного состояния. Весь этот период или большую его часть птица пребывает в тесном контакте с возбудителем и переносчиками, активно вовлекаясь в циркуляцию инфекции. **Адаптивная изменчивость миграционных характеристик накладывает свой отпечаток на распространение инфекции, ее перенос и другие явления, определяющие существование природных очагов и их динамику во времени и пространстве.** Создавая определенные трудности в понимании природных явлений, определяющих и поддерживающих существование очага, эта вносимая мигрирующими птицами неустойчивость и неопределенность характеризует адаптивные процессы, протекающие в очаге, и может использоваться как важный медико-эпидемиологический показатель, проявляющийся и прогнозируемый на орнитологическом материале. Развитие адаптивных представлений о природе миграций заставило отказаться от взгляда на миграционные пути как исторически фиксированные и предельно консервативные географические траектории пространственных перемещений, сохраняющиеся в неизменном виде с далеких геологических эпох и отражающие их ландшафтно-географические условия. В свете новых исследований миграционные пути предстали перед нами как гибкая и подвижная система, чутко реагирующая на окружающие условия, включая загрязнение среды, строительство водохранилищ, осушение болот и другие факторы, связанные с человеческой деятельностью и поддающиеся прогнозированию. Оказалось, что одна и та же популяция и даже особь от года к году могут менять места зимовок и гнездования, в некоторых случаях (в отдельные годы) отказываться от миграций, в других — укорачивать или удлинять миграционные пути. Выяснилось, что различные популяции одного и того же вида используют для зимовок разные территории, в то время как области их гнездования могут соседствовать и даже частично перекрываться друг с другом.

Для медицинской орнитологии это открывает новые перспективы в изучении эпидемических процессов, последующей ликвидации некоторых очагов, связанных с мигрирующими птицами.

Важным для медицинской орнитологии следствием, вытекающим из адаптивных подходов к изучению миграций, были новые представления о пространственно-территориальной структуре миграционного потока. Были высказаны и экспериментально подтверждены соображения о бросковом характере миграций, разрывающем миграционный поток на неравномерно движущиеся, замедленные, ускоренные и останавливающиеся в данный момент части.

Бросковость перелетов вызывает повышенную концентрацию мигрирующих птиц перед экологическими преградами, которые птицы собираются преодолевать, тем самым создаются благоприятные условия для циркуляции вируса среди мигрантов. Бросковость перелетов приводит к тому, что на определенных участках миграционного пути могут создаваться оптимальные условия для развития и передачи вирусной инфекции — своеобразные временные «миграционные» очаги, включаясь в которые, птица становится участником эпидемического процесса не только в конечных точках миграционного пути, но и на всем его протяжении.

Для медицинской орнитологии выявление участков, на которых в период миграций создается повышенная концентрация птиц, имеет большое значение. При этом необходимо учитывать, что локализация и размеры таких участков зависят от многих причин, не только местных, но и более общих, и даже зональных. В разных частях земного шара ситуация окажется неодинаковой, и исследователь может встретиться с любыми неожиданностями в картине миграций, распределении мигрирующих птиц по территории.

Места повышенной концентрации водоплавающих птиц в период линьки являются достаточно постоянными и, несомненно, также представляют интерес для эпидемиологов.

Зимовки как конечный пункт миграционного пути, поскольку оттуда птицы транспортируют возбудителей и переносчиков на территорию нашей страны, являются объектом кристального внимания со стороны медицинской орнитологии.

Это имеет огромное значение для понимания генезиса природных очагов и распространения вирусной инфекции, связана с изучением зимовок, преимущественно в южноазиатском регионе и на африканском континенте, где оканчиваются миграционные пути большинства птиц нашей фауны.

Дальневосточные и восточносибирские птицы зимуют в Индокитае, Малайе, Австралии, Северной и Южной Америке, на Зондских островах; в Индии зимуют мигранты из Западной Азии; в юго-восточном Китае — из Восточной Сибири и Дальнего Востока; в Африке и западной части Южной Азии — из Европы и Западной Сибири и т.д. При этом большинство мигрантов зимуют на том же материке, на котором они гнездятся (в Африке — как на ближнем к Европе материке — зимуют преимущественно европейские виды). Большинство зимовок характеризуется благоприятными физико-географическими условиями, одновременно они связаны с местами гнездования экологически благоприятными миграционными путями.

Общая характеристика арбовирусов, экологически связанных с птицами

Арбовирусы — экологическая группа вирусов, передающихся биологическим путем восприимчивым позвоночным кровососущими членистоногими. По своим фундаментальным свойствам различные арбовирусы относятся к разным семействам: *Togaviridae*, *Bunyaviridae*, *Reoviridae*, *Rhabdoviridae*, *Picornaviridae*, *Poxviridae*, *Iridoviridae*. К началу 1977 г. зарегистрирован 381 арбовирус, около 80% из которых сгруппировано в 49 антигенных группах.

К 1977 г. известно около 90 арбовирусных инфекций человека и домашних животных. Одни арбовирусные инфекции охватывают в короткое время миллионы людей, другие вызывают эпидемические вспышки с охватом в сотни тысяч людей; наконец, для большой группы инфекций характерна лишь спорадическая заболеваемость. Некоторые арбовирусы вызывают тяжелейшие эпизоотии среди домашних животных.

В клинической картине многих арбовирусных инфекций преобладают признаки поражения центральной нервной системы, в других случаях выражен геморрагический синдром. Обе эти группы отличаются тяжестью течения болезни и высокой смертностью. Часто инфекция протекает с сыпью, опуханием лимфатических узлов, суставными и мышечными болями, с общелихорадочным синдромом и доброкачественным исходом.

Специфических средств лечения не существует. Для профилактики некоторых арбовирусных инфекций (желтая лихорадка, клещевой и японский энцефалиты и некоторые другие) применяются живые и инактивированные вакцины. Арбовирусы распространены на всех континентах и представляют во многих странах серьезную проблему для здравоохранения и ветеринарии. Подробные сведения по арбовирусам, их экологии, географическому распространению, значению в патологии человека и животных имеются в ряде монографий. В этой главе рассматривается роль птиц в циркуляции арбовирусов в природных биоценозах, в частности перенос вирусов птицами, значение птиц в формировании природных очагов и создании эпизоотической и эпидемической ситуации.

Есть основания считать, что в эволюционном плане птицы их всех позвоночных являются одним из древнейших резервуаров арбовирусов. Эпизоотическое и эпидемическое значение разных видов птиц определяется совокупностью обстоятельств. Основное значение среди них имеют: 1) восприимчивость к тем или иным вирусам, в частности развитие этри периферическом заражении вирусемии, достаточно высокой для заражения кровососущих членистоногих; 2) степень плотности популяций в гнездовом периоде; 3) характер контакта с кровососущими переносчиками; 4) направление сезонных миграций; 5) способность к хронической инфекции; 6) степень контакта с человеком и домашними животными.

Высота уровня и длительность вирусемии в крови птиц, развивающейся при подкожном заражении в результате кровососания комаров или клещей, определяют роль данного вида в поддержании круговорота вируса между позвоночными хозяевами и членистоногими переносчиками. При недостаточно высоком уровне вирусемии дальнейшая передача невозможна, так как переносчики не могут заразиться на особях этого вида. При прочих равных условиях титры выше у птенцов. Однако птенцы раннего возраста могут оказаться нечувствительными к заражению, поскольку они имеют переданные трансовариальным путем материнские антитела. Эти антитела, как правило, исчезают через 2-3 недели после вылупления. Именно этот возраст птиц является наиболее чувствительным к заражению. Для того, чтобы данный вид мог быть эффективным резервуаром вируса, вирусемия должна быть не менее $2-2,5 \lg \text{LD } 50/0,01$ мл для мышей-сосунков. От длительности вирусемии зависит количество переносчиков, которые могут заразиться на данной особи.

Степень плотности популяции в гнездовом периоде определяет активность эпизоотического процесса. С этой точки зрения особенно велико значение колониальных и массовых видов птиц.

Характеры контакта с переносчиками определяют связь птиц с той или другой экологической группой арбовирусов. Известно, что многие виды птиц являются излюбленным объектом кровососания ряда видов комаров. Именно эти виды птиц, как правило, служат и основным резервуаром передаваемых комарами вирусов в природе (вирусы

восточного и западного энцефаломиелитов лошадей, японского, долины Муррея и Сент-Луис энцефалитов и др.). Особое значение имеют птицы водного и околоводного комплексов, поскольку места их гнездовий совпадают с местами выплода комаров.

Наиболее активные очаги расположены в субтропиках — тропиках и прилегающих частях умеренного климатического пояса. Активная циркуляция продолжается только в теплое время года, когда температура воздуха превышает 15—18°. При более низких температурах не происходит размножения вирусов в комарах-переносчиках. Это обстоятельство ограничивает распространение природных очагов этой группы арбовирусов в северной части умеренного климатического пояса и тем более Субарктике. Однако если имеются дополнительные механизмы переживания (или заноса) вирусной популяции в неблагоприятное время года, то в течение теплого периода в этих районах может существовать сезонная циркуляция вирусов. Многие колонияльно гнездящиеся виды являются основными хозяевами аргасовых клещей. В биоценозах таких колоний в условиях субтропиков—тропиков, а также экватора — субэкватора имеются оптимальные условия для активной циркуляции арбовирусов, адаптированных к аргасовым клещам (вирусы Ройя, Фарм, группы Кваранфил, группы Хьюз и др.). Способность клещей к длительному голоданию и переживанию сухих и холодных периодов определяет стойкость этого типа очагов. В этих условиях могут сохраняться и адаптированные аргасовым клещам комариные арбовирусы. Это обстоятельство значительно расширяет возможности переживания комариных арбовирусов в сухие периоды, сопровождающиеся депрессией численности комаров — переносчиков.

Некоторые виды иксодовых клещей являются облигатными паразитами морских колониальных птиц. Это обстоятельство обуславливает возможность существования активных природных очагов арбовирусов на птичьих базарах. Ареал этих вирусов должен совпадать с ареалом клещей (север умеренного пояса Субарктики в северном полушарии, юг умеренного пояса—Субантарктика в южном полушарии). Велика роль птиц и в циркуляции арбовирусов, адаптированных к другим видам иксодовых клещей, особенно в условиях умеренного пояса и субтропиках, где циркуляция многих комариных арбовирусов затруднена. Эта роль коррелирует с характером трофических связей различных стадий метаморфоза отдельных видов иксодовых клещей.

Направления сезонных миграций определяют возможное трансконтинентальное переноса птицами арбовирусов. Этот занос может осуществляться при переносе зараженных вирусами клещей и за счет хронической инфекции птиц. Занос вируса может происходить в обоих направлениях. Вероятно, особенно часто происходит занос вирусов в южном направлении во время осенних миграций. В этот период основную массу составляют молодые птицы, активно вовлекаемые в эпизоотический процесс. Во время гнездового и послегнездового периодов. Занос вируса в северном направлении в период весенних миграций хотя, вероятно, и является более редким явлением, но чрезвычайно важен для образования сезонных очагов комариных арбовирусов южной части умеренного климатического пояса.

Как правило, для связанных с птицами комариных арбовирусов характерна следующая схема циркуляции: 1) эпизоотия среди птиц из диких, полу- или синантропных биоценозов, 2) эпизоотия среди синантропных и домашних птиц, домашних млекопитающих, 3) эпидемическая вспышка среди людей. Сейчас известно около 90 арбовирусов, изолированных от птиц или клещей, облигатно на них паразитирующих. Из них по крайней мере 16 вызывают у людей и домашних животных вспышки болезней, протекающих с синдромами энцефалита, геморрагиями и другими патологическими синдромами.

Арбовирусы, связанные с птицами в Америке

В Америке из 145 впервые изолированных там вирусов 26 в той или другой степени экологически связаны с птицами. Из них 6 — вирусы восточного (ВЭЛ), западного (ЗЭЛ) и венесуэльского (ВенЭЛ) энцефаломиелитов лошадей, энцефалита Сент-Луис (ЭСЛ), Мукамбо, Ильеус являются возбудителями заболеваний человека и животных. Особенно велико значение первых 4 инфекций. Птицы играют основную роль в циркуляции вирусов ВЭЛ, ЗЭЛ, ЭСЛ, Ильеус, Тюлений, Харт-Парк, Хуачо. Моно-Лейк, Сиксган-Сити, Баулине, Авалон, Сахалин, Грит-Ай-ленд, Якина Хед, Мермет, Хьюз, Сольдадо, Санди Каньон, Наварро, Уматилла. В экологии других вирусов на американском континенте значение птиц ограничено или случайно.

Вирус западного энцефаломиелита лошадей

Вирус ЗЭЛ многократно был изолирован не менее чем от 20 видов 3 отрядов. При экспериментальном заражении к вирусу чувствительны не менее 51 вида птиц. Высокочувствительными к заражению оказались *Richmondia cardinalis*, *Cyanocitta cristata*, *Pipilo erythrophthalmus*, *Zonotrichia albicollis*, *Caprodacus purpureus* и особенно домовые воробьи *Passer domesticus*. Экспериментально воспроизведена передача вируса между цыплятами и комарами *C. tarsalis* на протяжении года. Хроническая инфекция может длиться до 10 месяцев. Высокие титры вирусемии обнаружены при экспериментальном заражении *Colinus virginianus*.

Вирус вызывает смертельное заражение у фазанов и кур любого возраста, у индюшат и молодых воробьев. Птенцы вовлекаются в эпизоотический процесс вскоре после вылупления.

Арбовирусы, связанные с птицами в Европе

В Европе изолирован впервые 21 арбовирус. Из них 4 экологически связаны с птицами. В патологии человека выявлено значение вирусов клещевого энцефалита, Западного Нила. Вирусы Гран-Арбо и Понтеве, вероятно, циркулируют исключительно между аргасовыми клещами *Argas reflexus* и их облигатными хозяевами — колониально гнездящимися птицами. То же можно сказать в отношении вирусов Кло-Мор и Кейп-Врат (экологически близки к ним вирусы Охотский, Тюлений, Залива Терпения, изолированные на севере Европы), связанных с клещами *Ixodes putus* и морскими колониальными птицами из отряда чистиков *Alcae*.

Вирусы Западного Нила и Синдбис, распространенные в южной части Европы, вероятно, во многом сходны экологически с вирусами ВЭЛ, ЗЭЛ и ЭСЛ в Америке и японского энцефалита в Азии.

При обследовании в 1961 — 1969 гг. в западной, юго-западной и юго-восточной Финляндии во время весенней миграции птиц на клещеносительство было собрано 312 клещей от 152 птиц 22 видов. Все собранные клещи относились к преимагинальным стадиям метаморфоза. Абсолютное большинство принадлежало *Ixodes ricinus*. Но были обнаружены и экзотические виды: *Hyalomma* sp. найдены на горихвостке *Phoenicurus phoenicurus*, на лесном коньке *Anthus trivialis* и на *Cyanosylvia svecica*; по 1 нимфе Африканского клеща *H. rufipes* снято с обыкновенной каменки *Oenanthe oenanthe* и с желтой трясогузки *Motacilla flava*. Эти, а также полученные в Швеции, свидетельствуют о принципиальной возможности заноса в Европу возвращающимися с зимовок из Африки птицами вирусов не только за счет хронической инфекции птиц, но также и с клещами.

ПРИРОДНЫЕ ОЧАГИ СВЯЗАННЫХ С ПТИЦАМИ АРБОВИРУСОВ

Арбовирусы и их связь с орнитофильными членистоногими переносчиками

К началу 1975 г. на территории СССР были выявлены очаги 36 арбовирусов, из которых 26 отнесены к 12 антигенным группам, а 10 вирусов являются негруппированными. Птицы полностью определяют циркуляцию вирусов Тюлений, Баку, Охотский, Сахалин, Залива Терпения, Каспий, Парамушир. Существенна роль птиц в экологии вирусов Кзыл-Агач, Синдбис, Западного Нила, японского энцефалита, Укуниеми. Связь с птицами вирусов клещевого энцефалита, ОГЛ, КГЛ, Кемерово, Тамды, Иссык-Куль, Сокулук носит, вероятно, эпизодический характер. Вирусы клещевого и японского энцефалитов, ОГЛ, Повассан, КГЛ, Западного Нила, Тюлений, Синбис, Тягиня, Москитной лихорадки, Тамды вызывают у людей заболевания. Значение остальных вирусов в патологии человека пока не изучено.

Заражение человека вирусом клещевого энцефалита далеко не всегда приводит к возникновению заболевания. На 1 клинический случай в среднем **приходится** 60 бессимптомных. Из общего числа заболевших 38% переносят лихорадочную форму, 48% менингеальную и 14% паралитическую форму болезни. Эти соотношения справедливы и для японского энцефалита. Синдром энцефалита является ведущим при заражении вирусами Повассан и Негнши. ОГЛ характеризуется общелихорадочным заболеванием, часто с кровотечением, но, как правило, с благоприятным исходом. При КГЛ геморрагический синдром является ведущим, причем 8—12% больных погибают. При заражении вирусом Западного Нила в большинстве случаев возникает общелихорадочное заболевание, часто с сыпью и опуханием лимфатических узлов, с доброкачественным течением, но в единичных случаях наблюдаются энцефалиты с парезами и параличами.

Природные очаги

передаваемых комарами арбовирусов

на юге умеренного пояса и в субтропиках

Прогноз ареала комариных арбовирусов был сделан к началу 1975 г. В границах прогнозируемой области, исходя из данных по изоляции вирусов, показано существование очагов вирусов Синдбис, Семлики и Кзыл-Агач из группы А (альфавирусы), Западного Нила и японского энцефалита из группы Б (флявивирусы), Тягиня из группы Калифорния и Батаи из группы Буньямвера (Bunyaviridae).

Японский энцефалит

Заболеваемость японским энцефалитом (ЯЭ) (вирус из антигенной группы Б, флявивирус) в Приморском крае была установлена в 1938 г. экспедицией Наркомздрава под руководством П. Г. Сергиева и И. И. Рогозина.

Основными переносчиками в ведущем луговом типе очагов в этот период были комары *Culex tritaeniorhynchus*, составлявшие до 80% от сборов комаров. В последующие годы в результате метеорологических и хозяйственных факторов численность этого вида резко снизилась. В 60-х годах *C. tritaeniorhynchus* составил лишь 0,15—0,75% от сбора комаров. Этот вид комаров в Приморском крае охотно нападает на птиц, главным образом воробьиных, а также на домашних животных (особенно свиней) и людей. Особенно активно комары нападают на двух-трехнедельных птенцов. В конце июля — начале августа антитела к вирусу находили лишь у 5%

птенцов, а в начале сентября — у 50—60%. В этих же типах стадий имеет значение как переносчик другой орнитофильный вид — *C. piriens*. В прибрежном типе очагов ЯЭ переносчиком вируса является еще один орнитофильный вид комаров *Aedes togoi*, основным объектом кровососания которого служат морские птицы (бакланы, чистиковые, чайки). Заболеваемость ЯЭ отмечается в августе-сентябре с пиком в сентябре и увеличивается при сочетании ливней с высокими температурами воздуха (максимальная температура: апрель — выше 20°, июль — выше 23°, август — выше 25°, сентябрь — выше 2). Ареал вируса с севера ограничен 46° с. ш. и на востоке 133° в.д. Охватывая 10 из 24 районов Приморского края (68% заболеваемости зарегистрировано в самом южном районе). Проведено большое количество экспериментальных исследований, показывающих высокую восприимчивость птиц к вирусу ЯЭ. Причем чечетки *Acanthis flammea*, щегла *Carduelis carduelis*, клеста *Loxia leucoptera*, чижа *Spinus spinus*, снегиря *Pyrrhula pyrrhula* развивалась клиническая картина заболевания, тогда как у голубя *Columba livia*, зяблика *Fringilla coelebs*, воробья домового, овсянки *Emberiza citrinella*, зеленушки, кваквы, серой цапли клинических симптомов не наблюдается. На территории Южного Приморья вирус изолирован от полевых воробьев, фазана, дроздовидной камышевки, скалистого голубя, ошейниковой овсянки, сизого дрозда.

При серологическом обследовании в Японии 1705 птиц антитела обнаружена в 20%, причем наибольшая иммунная прослойка выявлена у ошейниковой овсянки *Emberiza fucata*, большого баклана *Phalacrocorax carbo*, белобрюхого дрозда *Turdus cardis*, голубой сороки *Cyanopica cyana*, японской трясогузки *Motacilla firandis*, деревенской ласточки *Hirundo rustica* и кваквы. У молодых птиц антитела находили значительно чаще (17%), чем у взрослых (7,5%). В Южном Приморье антитела найдены у фазана *Phasianus colchicus*, черноголовой чайки *Larus melanoccephalus*, скалистого голубя *Columba ru-jet*, сороки *Pica pica*, серой цапли.

При исследовании птиц во время весенних миграций антитела найдены только однажды у чибиса (0,15%), во время гнездового периода не обнаружены вообще. Все положительные результаты получены во время осенних перелетов. В принципе весенний занос вируса ЯЭ птицами на юг Приморья возможен частично, из Таиланда, где циркуляция вируса продолжается круглогодично. Но могут быть и другие механизмы перезимовывания вируса. Существование в одних и тех же прибрежных биоценозах этих видов клещей, комаров *A. togoi* и хозяев тех и других кровососов — морских птиц — может обеспечить резервацию вируса в зимнее время в клещах, активизацию эпизоотического процесса в летне-осенний период за счет комаров *A. togoi* и дальнейший разнос вируса птицами во время кормовых кочевок.

Основную роль в прокормлении клещей играют птицы нижнего яруса леса: дрозды, коньки, древесная трясогузка, овсянка и др. При адаптации вируса ЯЭ к этим видам клещей также может быть обеспечено его перезимовывание.

Лихорадка Западного Нила

Вирус Западного Нила впервые изолирован из клещей *Hyalomma plubeum* (= *H. marginatum marginatum*) летом 1963 г. в Астраханской области. К 1975 г. вирус изолирован от иксодовых и аргассовых клещей, комаров, птиц и грызунов в Астраханской области, Азербайджане. Судя по данным серологического обследования людей и животных, циркуляция вируса происходит практически везде в пределах прогнозируемого ареала комариных арбовирусов в Евразии.

В развитии эпизоотии среди животных и эпидемических вспышек среди людей основную роль играют комары. По данным исследований, проведенных в дельте Волги, основное значение в циркуляции вируса в природных очагах, приуроченных к колониям птиц, имеют *Culex modestus*, *Mansonia richiardi* и *Aedes vexans*. Первые два вида являются орнитофильными. В населенных пунктах передача инфекции, вероятно, осуществляется *Culex pipiens*, питающимися главным образом на домашних и синантропных птицах. В условиях колоний птиц в юго-восточном Азербайджане основным переносчиком вируса служит орнитофильный вид *C. modestus*. Из птиц в циркуляцию вируса, по данным серологического изучения в Астраханском заповеднике, включаются 56 видов из 121 обследованного. При обследовании около 400 птиц вирус изолирован от каравайки *Plegadis falcinellus* и от вороны *Corvus corone*. На озере Сары-Су в Азербайджане вирус изолирован от выпи.

В южной Украине антитела весной выявлены у водоплавающих и лесных птиц (11 — 13%), в гнездовом периоде. У полевого комплекса (12,5%), а осенью — у лесных птиц (15—9%).

В дельтах рек Кубани и Терека основную роль в циркуляции вируса играют голенастые, лысухи, некоторые виды пластинчатоклювых. По результатам работы в юго-восточном Азербайджане, где было обследовано 748 птиц 59 видов, наиболее велика роль в циркуляции вируса кваквы *Ncticorax ncticorsx*, желтой цапли *Ardeola ralloides* и малой белой цапли *Egretta garzett* (8—9%). Антитела также обнаружены у ходулочника *Himantopus himantopus*, каравайки *Plegadis falcinellus*, малого баклан *Phalacrocorax pygmeus*, лысухи *Fulica atra*, чомги *Podiceps cristatus*, обыкновенной крачки. Циркуляция вируса наблюдала не каждый год, что согласуется с данными, полученными в дельте Роны во Франции.

Наряду с этим, вероятно, осуществляется регулярный занос вируса из Африки во время весенних миграций птиц водно-околоводного комплекса, прежде всего, голенастых. Об этом, в частности, свидетельствуют данные об идентичности антигенных свойств штаммов вируса, изолированных в Азербайджане и в Африке. При обследовании методом иммунофлуоресценции видов птиц, летевших весной из Африки на Северный Кавказ, положительный результат обнаружен в 2,5%.

Эти данные служат хорошей основой для предположения о регулярном заносе вируса на территорию страны во время весенних миграций с образованием сезонных очагов вируса, связанных с птицами и комарами. В условиях, позволяющих адаптироваться занесенным вирусам к местным видам иксодовых и аргасовых клещей, возникают стойкие, но не проявляющие себя эпидемические очаги. При разлете птиц с мест гнездований в циркуляцию вируса включаются комары. Это обеспечивает широкую диссеминацию вируса по территории, включение в циркуляцию других видов диких, а затем и домашних животных. А это создает угрозу возникновения заражения и заболеваемости среди людей в населенных пунктах.

Лихорадка Синдбис

Вирус Синдбис (антигенная группа А, альфавирусы) впервые изолирован в 1968 г. от птенца желтой цапли в юго-восточном Азербайджане. Судя по серологическим данным, ареал вируса лежит несколько южнее ареала вируса Западного Нила и охватывает южные районы европейской части, Закавказье и Среднюю Азию. По результатам работы в дельте Волги, в циркуляцию вируса включаются только птицы водно-околоводного комплекса, особенно веслоногие (18%), голенастые (15%), пластинчатоклювые (14%). Антитела найдены у 24 видов. Очаги приурочены исключительно к приморской части дельты. Перенос вируса в этих условиях осуществляется комарами *Mansonia richiardi*. Сезон активности — середина июля — август. Напряженность очага меняется от года к году. В дельте Кубани анти-

тела найдены у 8 видов птиц водно-околоводного комплекса, при наибольшей иммунной прослойке среди крякв *Anas platyrhynchos* и рыжей цапли *Ardea purpurea*. Антитела найдены в единичных случаях у скворца и галки в Чуйской долине в Киргизии.

Вирус, вероятно, регулярно заносится на территорию с весенними мигрантами и в благоприятных в температурном и экологическом отношении районах образуются сезонные очаги.

Другие арбовирусы

В колонии голенастых птиц в юго-восточном Азербайджане в 1964 г. от орнитофильных комаров *Culex modestus* был изолирован новый для науки вирус Кзыл-Агач (антигенная группа А, альфавирусы, *Togaviridae*). Вирус имеет одностороннюю антигенную связь с вирусом Синдбис. Сыворотка вируса Кзыл-Агач не реагирует с антигеном вируса Синдбис" в реакциях связывания комплемента и нейтрализации. В то же время сыворотка вируса Синдбис реагирует с антигеном Кзыл-Агач практически до гомологичного титра. Значение вируса для патологии неясно. Судя по экологической обстановке, в которой были собраны материалы для изоляции, вирус тесно связан с птицами.

Вирус Семлики (антигенная группа А, альфавирусы, *Togaviridae*) изолирован в 1964 г. в Зайсанской котловине Восточно-Казахстанской области из комаров *Anopheles hyrcanus* и от желтой трясогузки *Motacilla flava*, на Дальнем Востоке в 1971 г. из комаров *Aedes vexans*, а затем из *Culex pipiens*. Антитела к вирусу в Зайсанской котловине установлены у 8 видов птиц (розовый скворец *Sturnus roseus*, белоглазый нырок *Aythya nyroca*, озерная чайка *Larus ridibundus*, черношейная *Podiceps nigricollis* и серощекая *P. griseigena* погани, морской зуек *Charadrius alexandrinus*, травник, круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus*). Весьма вероятна роль птиц в заносе вируса в Казахстан из Африки.

В этом разделе следует упомянуть вирус mosquitoной лихорадки типа Неаполь, передаваемой москитами *Phlebotomus papatasi*. Вспышки заболевания отмечены в Закавказье, Крыму, Молдавии и Средней Азии. Антитела к вирусу у людей и грызунов найдены в Туркмении, Узбекистане. Вирус не связан с птицами. При экспериментальном заражении получены отрицательные результаты.

Природные очаги передаваемых иксодовыми клещами арбовирусов на юге умеренного пояса и в субтропиках

В пределах прогнозируемого в Евразии ареала комариных арбовирусов расположены также активные природные очаги арбови-русов, передаваемых иксодовыми и аргасовыми клещами. К началу 1975 г. из клещей изолированы вирусы Западного Нила, японского энцефалита и др.

Вирус Баку связан с довольно широким кругом видов птиц, относящихся к систематически далеким группам, объединяющим признаком которых является образование моно- или поливидовых гнездовых, в которых паразитируют два близких вида аргасовых клещей *O. scapensis* и *O. coniceps*. Однако один штамм вируса изолирован в Азербайджане из *Hyalomma plumbeum* (обследовано в этом месте около 900 клещей), собранных с коров. В Туркмении антитела к вирусу обнаружены в крови сельскохозяйственных животных. Эти факты, вероятно, связаны с включением в циркуляцию комаров. Экспериментальным путем

доказана возможность репликации вируса в комарах *Aedes aegypti*. Антигенная монолитность штаммов, изолированных в далеких и экологически различных частях ареала, поднимав вопрос о путях межпопуляционного обмена вируса.

Крымская геморрагическая лихорадка (Bunyaviridae)

Этиология Крымской геморрагической лихорадки из группы КГЛ-Конго изучена в 1944—1946 гг. в Крыму комплексной экспедицией во главе с М. И. Чумаковым. Природные очаги инфекции выявлены в Крымской, Луганской, Астраханской и Ростовской областях, Краснодарском и Ставропольском краях, Армении, Азербайджане, Болгарии, Югославии, Румынии, Нигерии, Заире, Пакистане. Переносчиками вируса являются, по крайней мере 7 видов иксодовых клещей, паразитирующих на домашних и диких млекопитающих на птицах. По материалам работы в предгорьях Чаткальского хребта в Киргизии нимфы и личинки *H. plumbeum* доминировали в сборах клещей с птиц. Особенно высокая заклещевленность отмечена среди сизоворонок *Coracias garrulus*, хохлатых жаворонков *Galerida cristata*, полевых воробьев *Passer montanus* и сорок *Pica pica*. Вероятно, именно в очагах этого типа происходит основная циркуляция вируса КГЛ, а в синантропные и полусинантропные очаги вирус заносится во время перегонов скота. Три штамма вирус были изолированы от предмагинальных стадий *H. plumbeum*, собранных с мигрирующих птиц: хохлатого жаворонка и полевого воробья.

Представительный материал по роли птиц в прокормлении иксодовых клещей собран в 1968—1971 гг. в зоне очагов КГЛ на юге Таджикистана. При обследовании около 1300 птиц 51 видов клещей 5 видов, главным образом премагинальные стадии, собрано с птиц 17 видов клещей. Из них 85% сборов относились к *Hyalomma plumbeum iranicum* при индексе обилия на сороке *Pica pica* — 11, черной вороне 8—9, стервятнике *Neophron percnopterus*, кеклике *Alectoris graeca* и луговом луке *Circus pygargus* — 3—5, клещи также отмечены на сапсане *Falco peregrinus*, пустельге *F. tinnunculus*, канюке *Buteo buteo*, курганнике *B. rufinus*, граче *Corvus frugilegus*, домовом воробье *Passer domesticus*, клушице *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, сизом (*Columba livia*) и буром (*C. evermanni*) голубях, альпийской галке *Graculus graculus*, сизоворонке *Coracias garrulus*. Клещи *Haemaphysalis punctata* найдены на поползне *Sitta europaea*, золотистой щурке *Merops apiaster*, черной вороне, сороке и альпийской галке (индекс обилия 0,01 — 0,4); *Haem. sulcata* — на майне *Acridotheres tristis*, домовом воробье, малой горлице *Streptopelia senegalensis*, золотистой щурке *Merops apiaster* (единичные экземпляры); *Dermacentor marginatus* — на альпийской галке и клушице (единичные экземпляры)). Основная масса клещей паразитирует в этих условиях на птицах в июне — августе. Эти данные следует учитывать при дальнейшем изучении заноса вируса КГЛ птицами.

Природные очаги передаваемых иксодовыми клещами арбовирусов в средней части умеренного пояса

Условные границы зоны этих очагов соответствуют границе ареала основных переносчиков вируса клещевого энцефалита клещей *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus*. Зона расположена к северу от северной границы распространения комариных арбовирусов и включает природные очаги вирусов клещевого энцефалита (КЭ), Омской геморрагической лихорадки (ОГЛ) и Негиши (все из комплекса клещевого энцефалита, флявивирусы). Северная граница расположена в средне-таежной зоне и определяется изотермой суммы эффективных температур, $t^{\circ} > 10^{\circ} = 1200^{\circ}$. Кроме того, из клещей *I. persulcatus* в Кемеровской

области изолирован вирус Кемерово (орбивирусы), а на Дальнем Востоке—вирус Сихоте-Алинь из группы энцефаломиокардита (пикорнавирусы).

Клещевой энцефалит

Роль птиц в экологии вируса КЭ отмечена уже в первые годы изучения инфекции на Дальнем Востоке. Значение птиц в экологии вируса достаточно полно отражено в книге «Птицы и инфекционная патология человека» [Павловский, Токаревич, 1966]. Птицы прокармливают значительные количества преимагинальных форм *I. persulcatus*, *I. ricinus*, *Haem. concinna*, *H. japonica*, являющихся переносчиками вируса. Однако главное место в этом процессе имеют мышевидные грызуны. Исследователи отмечают, что роль птиц в прокормлении клещей— переносчиков вируса возрастает на территориях с высокой численностью клещей и в годы депрессии мышевидных грызунов. Однако по материалам Тюменской области в годы депрессии мелких млекопитающих роль птиц в прокормлении клещей не повышалась. По данным вирусологического и серологического обследования около 600 птиц в южном Сихоте-Алине в Приморском крае 36 видов из 40 обследованных принимают участие в циркуляции вируса. Заклещевленность дроздов, овсянок, пятнистого конька составила 20—70% при индексе обилия 0,1—8,4. Большую часть сборов составили нимфы. Наибольшая численность клещей на птицах установлена в июне — августе.

Обследование на клещеносительство птиц в некоторых районах на юге Приморского края показало, что доминирующими видами (82% всех сборов) являются *Haem. concinna* и *Haem. japonica*. *A. concinna* обнаружен на 13 видах птиц, из которых наибольшее значение имеют фазан *Phasianus colchicus*, серый скворец *Spodiopsar cineraceus*, перепел *Coturnix coturnix*, сорока *Pica pica*, овсянки, особенно красноухая *Amberiza cioides*. *H. japonica* прокармливается на 11 видах птиц, в основном на фазане, сороке, овсянках и сером скворце.

На протяжении всего ареала вируса и основного переносчика клеща *I. persulcatus* птицы играют существенную роль в циркуляции возбудителя и его разное по территории во время кочевок и отчасти сезонных миграций. Основное значение, вероятно, имеют птенцы-слетки, так как к этому периоду у них исчезают из крови материнские антитела. Установлена возможность передачи вируса у птиц трансвариальным путем. Птицы могут обеспечивать циркуляцию вируса непосредственно в населенных пунктах и даже в крупных городах, как это было установлено в Иркутске и Хабаровске. Это происходит в результате заноса клещей и циркуляции вируса в гнездах голубей и воробьев, по-видимому, с участием гамазовых клещей.

Этот механизм может объяснить факты изоляции вируса от птиц в зимнее время. Однако здесь следует иметь в виду и возможность хронической инфекции. У экспериментально зараженных птиц (чечеток *Acanthis flammea* и воробьев *Passer domesticus*) персистенция вируса с периодическими обострениями наблюдалась на протяжении нескольких месяцев. При экспериментальном внутримозговом заражении оказались восприимчивыми коноплянки, чечетки, чижи, щеглы. При подкожном заражении черного дрозда, фазана, большой синицы, канюка, пустельги, лысухи, краквы, а также домашних уток и кур отмечена малая восприимчивость. У чечеток при подкожном заражении развивается либо острое заболевание с высокой гибелью птиц, либо персистирующая инфекция, при которой вирус месяцами выделяется с фекалиями. У домовых воробьев инфекция, как правило, носит персистирующий латентный характер с выделением вируса с фекалиями на протяжении двух месяцев. Значительная частота, с которой наблюдается персистирующая инфекция у птиц, зараженных вирусом КЭ, свидетельствует о древности и постоянстве связей некоторых видов птиц с вирусом.

Омская геморрагическая лихорадка

Вирус ОГЛ из комплекса КЭ впервые выделен и изучен в 1947 г. Болезнь встречается в ряде районов Омской и Новосибирской областей — в зоне северной лесостепи с широкой сетью озер. Основным переносчиком являются клещи *Dermacentor pictus*. Заражение человека может происходить не только трансмиссивным путем, но и при контакте с больными животными, аэрозольным и алиментарным путем (через еду и воду). Вирус в летнее время может сохраняться в естественных водоемах в течение 18—20 ч в количествах, достаточных для алиментарного заражения восприимчивых позвоночных, в том числе и птиц. Экспериментально установлена возможность алиментарного заражения личинок комаров *Aedes beklemishevi* с последующей трансстадиальной передачей вируса по ходу метаморфоза вплоть до имаго. Окрыленные зараженные комары могут заражать птиц. Вероятно, этим путем осуществляется заражение грачей в Барабинской степи в Новосибирской области. Антитела к вирусу ОГЛ у грачей выявлены в 14%, а из мозга одной птицы изолирован штамм вируса. При подкожном экспериментальном заражении грачей развивалась вирусемия продолжительностью 1—14 дней с титрами вируса 0,25—2,0 lg БД 50/0,01 мм.

В очагах инфекции антитела к вирусу обнаружены у 16 видов птиц. Наиболее часто антитела выявляются в сыворотках колониальных птиц, гнездовья которых расположены в непосредственной близости от мест выплода комаров. Помимо грачей, наиболее высокая иммунная прослойка обнаружена у озерных чаек. Вирус ОГЛ изолирован от тетеревики *Accipiter gentilis*, грача *Corvus frugilegus*, озерной чайки *Larus ridibundus* и речной крачки *Sterna hirundo*. При экспериментальном заражении озерных чаек у части птиц развивается острая инфекция со смертельным исходом. Большая часть птиц переболевает бессимптомно с невысокой вирусемией. Алиментарное заражение ушастой совы *Asio otus* вызывает острую инфекцию, а у шилохвосты *Anas acuta*, красноголового нырка *Aythya ferina*, пустельги *Falco tinnunculus*, кобчика *F. vespertinus*, болотного луны *Circus aeruginosus* — латентную инфекцию. Связь вируса с птицами также, вероятно, осуществляется с участием гамазовых клещей *Haemoliaelaps casalis*, населяющих дупла и норы с гнездами береговых ласточек, скворцов, воробьев и др.

Вирус был изолирован из клещей этого вида, собранных в Омской области в норах береговой ласточки. В эксперименте установлена возможность трансстадиальной и трансвариальной передачи вируса этими клещами. Нельзя исключить возможность заноса ласточками вируса на места зимовок в Африке.

Вирус Негиши

В Загорском районе Московской области из клещей *Ixodes ricinus* изолирован вирус Негиши из комплекса КЭ, впервые изолированный в Японии в 1948 г. из ликвора больного энцефалитом.

Вирус Сихоте-Алинь

Вирус Сихоте-Алинь из группы энцефаломиокардита (*Picor-naviridae*) изолирован из клещей *Ixodes persulcatus*, собранных с дикого кабана *Sus scrofa* в предгорьях Сихоте-Алиня в Приморском крае. Вирус имеет одностороннюю антигенную связь с вирусом Менго из группы энцефаломиокардита. В отличие от вируса энцефаломиокардита вирус Сихоте-Алинь непатогенен для взрослых белых мышей, сирийских хомячков, морских свинок и куриных эмбрионов, не вызывает цитопатического действия в культурах тканей, относительно хорошо (снижение титров на 21g) переносит лиофилизацию, не обладает гемагглютинирующей активностью, быстро инактивируется при 60°, размер — менее 25

нм. Эти различия позволяют расценивать вирус Сихоте-Алинь в качестве нового представителя группы энцефаломиокардита. Описана изоляция вируса энцефаломиокардита от комаров *Taeniorhynchus fuscopennatus* в Уганде и в Индии от лесных грызунов и голодных нимф *Ixodes petauristae* и *Haemaphysalis spinigera*. Близкие вирусы изолированы в Казахстане и в Туркмении.

ПРИРОДНЫЕ ОЧАГИ ПЕРЕДАВАЕМЫХ ИКСОДОВЫМИ КЛЕЩАМИ АРБОВИРУСОВ НА ПТИЧЬИХ БАЗАРАХ СЕВЕРА УМЕРЕННОГО ПОЯСА И В СУБАРКТИКЕ

Предпосылки существования природных очагов арбовирусов в высоких широтах

На внутренней континентальной территории страны к северу от границы ареала клещей *Ixodes persulcatus* иксодовые клещи отсутствуют. Очень короток теплый сезон с эффективными для репликации вирусов температурами. Поэтому комары, несмотря на огромную численность, как правило, не могут обеспечить циркуляцию вирусов. При некоторых обстоятельствах комары включаются, вероятно, в функционирование сезонных очагов. Эта возможность появляется прежде всего при способности некоторых вирусов к трансвариальной передаче у комаров. Именно так, по-видимому, обстоит дело с некоторыми вирусами групп Калифорния и Буньямвера. Вирус зайцев-беляков неоднократно изолирован на Юконе и на Аляске из комаров *Aedes canadensis* и *A. communis*. Изоляция вируса от личинок комаров свидетельствует либо о трансвариальной передаче вируса, либо об алиментарном заражении личинок в местах их выплода. Вирус Нортвей (близок или идентичен вирусу Батаи) из группы Буньямвера изолирован в юго-восточной и центральной частях Аляски от домашних кроликов и комаров родов *Aedes* и *Culiseta*. Существование природных очагов этих или аналогичных в экологическом отношении арбовирусов на северных территориях Евразии вполне возможно.

На прибрежных и островных территориях севера умеренной зоны Субарктики и Арктики расположены огромные гнездовые скопления морских колониальных птиц. Облигатными паразитами этих птиц являются два вида иксодовых клещей *Ixodes* (*Ceratixodes*) *putus* (*I. uriae*) и *I. signatus*. *I. putus* паразитирует на 17 видах птиц северного и 16 видах птиц южного полушария

. Клещи обнаружены в северном полушарии на 6 видах чистиковых — тонкоклювой *Uria aalge* и толстоклювой *U. lomvia* кайрах, гагарке *Alga torda*, топорке *Lunda cirrhata*, тупике *Fratercula arctica*, обыкновенном чистике *Cephus grylle*; 5 видах чайковых — моевке *Rissa trida-ctyla*, серебристой чайке *Larus argentatus*, морской чайке *L. mar-inus*, бургомистре *L. hyperboreus*, полярной крачке *Sterna paradis-aeae*; 5 видах веслоногих — берингийском *Phalacrocorax pelagi-cus*, хохлатом *P. aristotelis*, большом *P. carbo* и краснолицее *P. urile* бакланах и северной олуше *Sula bassana*; 1 виде труб-коносых — глупыше *Fulmaris glacialis*. Все виды, кроме олуши гнездятся в СССР. В южном полушарии клещи найдены на 4 видах пингвинов — королевском *Aptenodytes patagonica*, Магеллановом *Spheniscus magellanicus*, златсхохлом *Eudyptes chrys olophus*, малом *Eudyptula minor*; 5 видах трубконосых — антарктической китовой птице *Pachyptila desolata*, буллеровом *Diomedea edea bulleri exulans*, чернобровом *D. melanophris*, светлоспинном *Phaethon palpebrata* и странствующем альбатросе; 5 видах веслоногих — белолицем *Phalacrocorax fuscescens*, кергеленско *P. verrucosus* и голубоглазом *P. atriceps* бакланах, георгиевском *Pelecanoides georgicus* и кергеленском *P. exsul* нырковых буре вестниках. Однако основное значение в прокормлении *I. putus* имеют чистиковые птицы в северном и пингины в южном полушариях. В южном полушарии клещи распространены на мысе Горн и Огненной Земле в Южной Америке (Аргентина), на юге Африки (ЮАР), на южном острове Новой Зеландии, в Тасмании, на приантарктических островах (Кергелен, Антиподов Маккуори, Тристан-да-Кунья, Марион, Кэмпбелл, Херд и др.) на южном побережье Австралии, на Земле Виктории в Антарктике. В северном полушарии ареал охватывает север Европы (Великобритания, Франция, Ирландия, Нор

вегия, Финляндия, Исландия), побережье Гренландии, территории к северу от 45° с. ш. в США и Канаде.

В России клещи *I. putus* распространены на островах Баренцева моря — Новой Земле, Харлов, Кувшнь, на северном побережье Кольского полуострова, на Курильских островах, островах Сахалин, Тюлений, Монерон в Охотском море, на Командорских островах. По нашим данным, клещи так же обнаружены на о-ве Ионы в Охотском море и на юго-восточном побережье Чукотки. Таким образом, в пределах страны ареал *I. putus* охватывает прибрежные и островные территории на севере умеренной зоны (острова Охотского моря, Курильские острова) и Субарктику (Командорские острова, юго-восточное побережье Чукотки, острова Баренцева моря).

Ареал *I. signatus* значительно уже ареала *I. putus* и включает о-в Хоккайдо и север о-ва Хонсю (Япония), Алеутские острова и побережье Калифорнии. В России клещи найдены на островах Римского-Корсакова в Японском море, на о-ве Тюлений в Охотском море, на Курильских островах. Огромная зараженность птиц обнаружена нами на Командорских островах.

I. signatus — облигатный паразит бакланов берингийского *Phalacrocorax pelagicus*, краснолицего *P. urile*, большого *F. bo*, уссурийского *P. filamentosus*. Единичных клещей находят глупышах *Fulmarus glacialis*, кайрах, чернохвостых чайках *Larus crassirostris* в Японии и на тюленях на Алеутских островах. Таким образом, ареал вида расположен в северной части умеренного пояса, доходя на севере до границы с Субарктикой (Командорские острова).

Механизм адаптации арбовирусов к высоким широтам

Рассмотрим теперь адаптационные механизмы, определяющие существование активных членистоногих арбовирусов в высоких широтах. Прежде всего это высокая численность и плотность популяций клещей *I. putus* и их основных хозяев — кайр (северное полушарие) и пингвинов (южное полушарие). Встречаемость *I. putus* на взрослых кайрах составляет 10—42%, достигая 100% на птенцах. Одновременно на птице прокармливаются от единиц до сотен, в единичных случаях до 1000 клещей. Это обеспечивает активный обмен вирусами между птицами и клещами.

Длительный цикл метаморфоза *I. putus* (от 1—2 лет в умеренных широтах до 6—8 лет в Субарктике) обеспечивает накопление суммы эффективных температур, необходимой для завершения внутреннего инкубационного периода вирусов в клещах. Сохранение вирусов в период диапаузы клещей обеспечивает перезимо-ывание. Активный период клещей в Субарктике ограничивается 1 месяцем. В течение остального времени клещи находятся в подстилке, в расщелинах скал на глубине 10—40 см. Численность клещей на всех фазах метаморфоза достигает 20 тысяч на 1 кг подстилки. В этих условиях t° редко опускается ниже минус 5°, которая является губительной для всех фаз метаморфоза, за исключением яиц. Развитие клещей происходит при 7° и выше (максимальная t° в местах обитания клещей 12°—18°). Указанные обстоятельства обеспечивают сохранение популяций клещей к адаптированных к ним вирусов в суровых климатических условиях Субарктики. Способность некоторых клещевых вирусов (Тюлений, Сахалин, Залива Терпения) к биологической трансмиссии комарами может вызывать диссеминацию вируса на прилегающие районы материка в период с благоприятными температурами. Такие факты установлены на Кольском полуострове и на севере Хабаровского края в отношении вируса Тюлений.

Некоторые бактериальные природноочаговые инфекции птичьих базаров

На птичьих базарах северной части Дальнего Востока параллельно с обследованием на арбовирусы проводилась изоляция возбудителей бактериальных природноочаговых инфекций.

Из клещей *I. putus*, собранных на о-ве Тюлений, изолированы эризипелотрикссы, причем зараженность достигала среди самок и самцов 1 : 20, нимф — 1 : 300, личинок — 1 : 500. У людей, посещавших о-в Тюлений, отмечена зараженность эризипелотриксами с возникновением эризипелоидных поражений на руках. На о-ве Ионы культуры эризипелотрикссов удалось выделить из почвы птичьих базаров, где также были изолированы культуры псевдотуберкулеза, псевдомоноза и пастереллеза. Все перечисленные культуры, а также энтеропатогенные кишечные палочки на о-ве Тюлений и о-ве Ионы изолированы от ластоногих: котиков *Callorhinus ursinus*, сивучей *Eumetopias jubala* и нерп *Phoca vitulina*.

В условиях северных островных биоценозов ограниченный видовой состав сочетается с высокой плотностью популяций. Причем это справедливо не только для позвоночных и членистоногих, но также для вирусов и бактерий. Еще требуют своего изучения смешанные вирусно-вирусные, бактериально-бактериальные инфекции, возникновение которых неминуемо при столь высоком уровне циркуляции возбудителей. Наиболее оптимальные условия для возникновения эпизоотии среди птиц и ластоногих возникают в период вывода молодняка. Именно в этот период систематически отмечаются заболевания, часто сопровождающиеся гибелью животных. В этом процессе, возможно, принимают участие и миксовирусы, в частности, ортомиксовирусы — возбудители гриппа (см. гл. 3). Вероятно, во время миграций животных происходит перемещение и возбудителей. При этом возникает эстафетная их передача в результате контактов популяций разных видов животных.

РОЛЬ ПТИЦ В ЭКОЛОГИИ ВИРУСОВ ГРИППА

Связь между вирусами гриппа человека и животных

Вирусы гриппа относятся к семейству *Orthomyxoviridae*, которое включает 3 рода: вирусы гриппа А, В и С. Семейство характеризуется следующими основными свойствами: вирусы содержат рибонуклеиновую кислоту с молекулярным весом 2-10⁶ дальтон, нуклеокапсид имеет спиральную симметрию с диаметром 9 нм, вирион диаметром 80—120 нм имеет липидсодержащую оболочку. Внутренний антиген (рибонуклеопротеид, S-антиген) является родоспецифичным. На поверхности оболочки вируса располагаются два внешних антигена — гликопротеиды гемагглютинин (Н) и нейраминидаза (N), обладающие видоспецифичными антигенными свойствами.

Грипп — наиболее распространенное инфекционное заболевание людей. До 60% всех случаев заболевания вирусными инфекциями людей (а в эпидемические периоды до 95%) вызываются вирусами гриппа. Экономический ущерб, обусловленный гриппозными эпидемиями, огромен. Например, в США в 1963, 1966 и 1969 гг. он достигал 1,7—3,9 миллиардов долларов в год. Вирус гриппа С вызывает спорадические случаи или небольшие вспышки. Известен только один антигенный вариант вируса. Вирус гриппа В вызывает относительно медленно распространяющиеся эпидемии, которые появляются обычно раз в 3—4 года. Известны 2 антигенных варианта.

Вирус гриппа А вызывает массовые пандемии, возникающие через каждые 10—15 лет. В промежутках наблюдаются эпидемии. В период между пандемиями происходит постепенное изменение антигенных свойств поверхностных антигенов — антигенный дрейф. В основе этого

явления, вероятно, лежит мутационный процесс с дальнейшей селекцией мутантов с широкой экологической пластичностью под влиянием популяционного иммунитета населения. Этот процесс может также быть объяснен и результатом рекомбинаций.

Пандемии, как правило, связаны с полным изменением свойств одного или обоих поверхностных антигенов (антигенный скачок). С конца прошлого столетия произошло, по всей вероятности, 7 таких изменений. Судя по серологическим данным обследования пожилых людей, есть основания для предположения о циркуляции во время пандемии гриппа 1889—1890 гг. вируса, близкого к А/Гонконг/68 (H3 N₂), или вируса, антигенно родственного вирусу А/лошадь/Майами/63 (Neq2 Neq2), впервые изолированному от больных лошадей в США в 1963 г., или вирусу с гемагглютинином 7-го птичьего типа.

Опять-таки по косвенным данным серологического обследования было предположено, что эпидемия 1918—1919 гг. («испанка»), унесшая более 20 миллионов жизней, была вызвана вирусом, близким к вирусу А/свинья/Айова/30, изолированному в 1930 г. от свиней (Hsw1 N1). Вирус, вероятно, попал в популяции свиней от человека в период пандемии с дальнейшей автономной циркуляцией. Было показано, что свиньи могут заражаться вирусом при поедании земляных червей *Heladrilus foetidus* H. caliginosus, *Octolasmus lacteum*, *Lumbricus terrestris*, к которым вирус попадает с яйцами круглых червей *Metastrongylus elongatus*, *Choerostongylus pudendotectus*, паразитирующих в легких свиней. Вирус 1918—1919 гг. отличался от предшествующего и по гемагглютининому и по нейраминидазе.

В последующие годы вирус этого типа продолжал активно циркулировать среди свиней, особенно в США. В Чехии и США было выявлено несколько случаев заболевания людей имевших контакт с больными животными. Большую тревогу вызвал эпизод в военном лагере рекрутов в Форте-Дике, где в феврале 1976 г. наблюдалась вспышка гриппа, вызванная одновременной циркуляцией свиного типа вируса А/Нью-Джерси/1976 (Hsw1 N1) и эпидемического вируса А/Виктория/ (H3 N2). Свиной вирус в этой ситуации передавался от больных людей здоровым. В одном случае заболевание закончилось смертью. Последующий ход событий показал, что циркулировавшие в этот период штаммы свиного вируса не обладали эпидемической потенцией. Тем не менее, в США было принято решение проведения вакцинации против свиного вируса всего населения страны. В ряде других стран было принято решение о производстве необходимого количества убитой вакцины с последующим решением вопроса о начале иммунизации населения в зависимости от эпидемиологической ситуации.

Несмотря на то, что осенью 1976 г. в США были дополнительно выявлены 3 случая заболевания людей гриппом свиного типа к началу 1977 г. не появилось данных, свидетельствующих приобретении этим вирусом эпидемической потенции. Одна нельзя исключить появления такой возможности в будущем.

Следующая смена одного из поверхностных антигенов (гемагглютинина) произошла в 1933 г., когда от человека был впервые выделен и изучен вирус гриппа А/Пуэрто-Рико/33 (H1 N1). Е) через 13 лет вновь произошла смена гемагглютинина при ее ранившейся прежней нейраминидазе. Вирус А1 (А/М/4 (H1 N1) циркулировал с 1947 по 1956 г. Однако вирусы с гемагглютинином Hsw1, H1 и H1 теперь принято относить к одному антигенному комплексу, куда входят также вирусы с 5-м птичьим типом гемагглютинина. Нейраминидаза ряда птичьих вирусов сходна с нейраминидазой вирусов лошадиного происхождения- Neq1—чума кур/Голландия/27, курица/ФРГ/49, Neq2—перепел/Италия/65, индюк/Канада/63, утка/Украина/63. Изучение антигенных взаимоотношений в реакции двойной диффузионной преципитации в агаре выявило родство между гемагглютинином вирусов человеческого и птичьего происхождения: H1 и H1 — с гемагглютинином птичьего 5-го типа, H2 — с гемагглютинином вирусов утка/ФРГ/73, утка/ГДР/74, утка/Приморье/76, H3 — с гемагглютинином 7-го птичьего (Hav7) и 2-го лошадиного типов (Neq2). И так, оба

поверхностных антигена вирусов гриппа человеческого и птичьего происхождения в ряде случаев обладают в той или иной степени выраженным родством. Все эти данные свидетельствуют о существовании экологических связей между этими вирусами. А теперь вернемся к обсуждению вопроса о происхождении новых вариантов вирусов гриппа человека.

Одна из гипотез предполагает прямой мутационный процесс, наподобие того, что наблюдается при антигенном дрейфе. В пользу этой точки зрения говорят факты циклического изменения антигенных свойств через определенные интервалы времени, когда очень велико антигенное разнообразие отдельных штаммов, отличающихся от исходного вируса. Однако скачкообразное изменение свойств поверхностных антигенов должно быть связано с множественными изменениями в последовательности оснований РНК, кодирующих свойства гемагглютиниона и нейраминидазы. Но такие существенные изменения не могут быть вызваны одиночными мутациями.

Другая возможность — это прямой переход вирусов гриппа животного происхождения в человеческую популяцию. Большое антигенное разнообразие вирусов гриппа животных наряду с фактами антигенного родства между некоторыми вирусами человека и животных свидетельствует о принципиальной возможности такого рода развития событий. В частности, высказывались предположения о существовании животного резервуара вирусов гриппа в Китае и в Центральной Азии. Однако пока отсутствуют фактические доказательства прямого перехода вирусов гриппа от животных к человеку.

Третья гипотеза, завоевавшая в последние годы наибольшее признание, предполагает появление новых антигенных вариантов в результате рекомбинации (гибридизации) между вирусами человеческого и животного происхождения. Фрагментарная структура генома вирусов гриппа определяет высокую частоту рекомбинационного процесса, на 2 порядка превышающую то, что известно для вирусов с несегментированным геномом.

Впервые рекомбинация между вирусами гриппа была показана Барнетом (Burnet) с сотрудниками. Частота рекомбинаций для разных генетических маркеров различна, что объясняется механизмами: 1) случайная сортировка полных сегментов рНК, дающих высокую частоту рекомбинаций; 2) истинная рекомбинация между гомологичными сегментами РНК, дающая низкую частоту рекомбинаций. Антигенные рекомбинанты со свойствами обоих родительских вирусов, в том числе человеческого и животного происхождения, получены неоднократно *in vitro*. В частности рекомбинанты получены при одновременном заражении куриных эмбрионов вирусами А2 сингапурской разновидности (H2 N2) и куриной чумы (Hav1 Neq1), а также вирусами куриной чумы и гонконгской разновидности (H3 N2), изолированными от человека и кур, и вирусами А/крачка/Южная Африка/61 (Hav5 Nav2) и гонконгской разновидности. Появление антигенных рекомбинантов показано и в экспериментах *in vivo* на свиньях с вирусами куриной чумы (Hav1 Neq1) и свиного гриппа (Hsw1 N1), а также на индюках, одновременно заражаемых вирусами чумы птиц и гриппа индюков (Hav6 N2). Антигенные гибриды появляются в легких у некоторых птиц на следующий день после заражения. Гибриды были генетически стабильны и обладали широким спектром биологической активности. Рекомбинанты могли в некоторых случаях передаваться от больных птиц здоровым, поддерживая «миниэпидемию».

Таким образом, образование антигенных гибридов вирусов гриппа человеческого и животного, в частности птичьего, происхождения, в лабораторных условиях *in vitro* и *in vivo* воспроизведено многократно. Если этот процесс с такой же легкостью происходит в природных условиях, то возникновение пандемических вирусов с новым набором поверхностных антигенов путей обмена генофонда между вирусными популяциями человека животных вполне закономерно. Во всяком случае, имеются веские указания именно на такое происхождение последнего эпидемического гонконгского типа вируса (H3 N2). Пептидное картирование

показало, что аминокислотные последовательности полипептидов гемагглютининов вирусов H3N2 и предшествовавшего ему H2N2 резко различаются. С другой стороны, полипептиды легких цепей гемагглютининов гонконгского вируса, утиного вируса ука/Украина/63 (Hav7 Neq2) и лошадиного вируса лошадь/Май; ми/63 (Neq2 Neq2) имели почти идентичные аминокислотные последовательности [Laver, Webster, 1973]. В соответствии с этими данными происхождение пандемического гонконгского вируса объясняется рекомбинацией между старым пандемическим азиатским вирусом, от которого была унаследовала нейраминидаза (N2), и вирусом, сходным по гемагглюнину с утиным вирусом Hav7 Neq2 или лошадиным вирусом Neq2 Neq2.

Позднее были получены дополнительные биохимические доказательства того, что гонконгский вирус произошел не в результате мутации азиатского вируса, а как продукт рекомбинации между этим вирусом (H2N2') и вирусами, сходными 2-м типом вируса гриппа лошадей и 7-м типом птичьего вируса гриппа. На концах тяжелой цепи гемагглютинаина у вирусов Гонконг (H3N2), лошадь/Майами/63 (Neq2 Neq2) и утка/Украина/63 (Hav7 Neq2) нет молекулы аспаргиновой кислоты, тогда как у других исследованных вирусов, включая азиатский (H2N2), она присутствует.

Изложенные факты и гипотезы обуславливают настоятельную необходимость изучения генофонда вирусов гриппа в природе.

Впервые вирус гриппа А был изолирован в 1902 г. от кур в Италии. Это произошло за 35 лет до изоляции первых штаммов от людей. Доказано большое антигенное разнообразие циркулирующих среди птиц вирусов гриппа. Одни из них имеют антигены, родственные вирусам человеческого происхождения, другие — вирусам лошадиного происхождения, третья полностью самостоятельны в антигенном отношении. Заболеваемость гриппом зарегистрирована среди кур, уток, индюков, японских перепелов, куропаток, голубей, чаек, крачек и других видов диких птиц. Патогенность разных вирусов гриппа неодинакова для различных видов птиц. Заболевание может протекать от выраженных эпизоотии, сопровождающихся высокой смертностью, до отдельных случаев со слабо выраженной клинической картиной.

Домашние животные, в том числе и птицы, могут служить резервуаром вирусов в межэпидемическом периоде. В популяциях некоторых домашних животных, как это показано на многих примерах, могут более длительное время, чем в человеческих коллективах, сохраняться те или иные варианты эпидемических вирусов. Развивающаяся тенденция к созданию очень крупных хозяйств однопородных животных с быстрой сменой генераций увеличивает эту возможность. Сейчас уже нет сомнений в возможности перехода эпидемических штаммов на собак, коров, свиней, кур с последующей автономной в ряде случаев циркуляцией вируса среди домашних животных. Обратный переход пока нет оснований считать установленным, за исключением вируса гриппа свиней (Hsw1 N1). Генофонд вирусов гриппа А, циркулирующих среди домашних животных достаточно богат. Экспериментально показано, что он может быть использован для рекомбинации с эпидемическими вирусами. Неясен источник формирования и пополнения этой части генофонда вирусов гриппа. Вполне вероятно, что это происходит за счет генофонда вирусов, циркулирующих среди диких животных. В этом случае домашние животные служили бы местом для обмена генофондом между вирусами людей и диких животных.

Огромное разнообразие экологических групп диких животных служит основанием для предположения о богатстве генофонда вирусов гриппа, циркулирующих в природных биоценозах. Относительно быстрая смена генераций у животных в сочетании с большим разнообразием географических и экологических группировок определяет не столь выраженное, как среди человеческих контингентов, давление коллективного иммунитета на старые штаммы. Поэтому в разных экологических нишах старые штаммы, в том числе и эпидемические, могут длительное время циркулировать наряду с циркулирующими новыми штаммами, возникающими вследствие появления мутантов и рекомбинантов с высокой экологической пластичностью.

Среди диких животных особая роль в этих процессах, вероятно, принадлежит птицам. В эволюционном плане это один из древнейших резервуаров 'вирусов. Плотность популяций многих видов очень высока, что является условием развития эпизоотии. Некоторые виды являются синантропными, тесно контактируя с человеческим жильем и домашними животными. В местах зимовок и на путях миграций осуществляются контакты между различными видами, экологически и географически изолированными друг от друга в период гнездования. В эти периоды может происходить обмен вирусами или их рекомбинантами, циркулирующими в различных экосистемах. Стрессовые реакции, возникающие у птиц во время длительных перелетов и смены климатических условий, могут приводить к обострению хронической инфекции. В эти же периоды, вероятно, происходит активизация рекомбинационного процесса.

Исследования по проблеме экологии вирусов гриппа проводились в СССР особенно активно с 1970 г. Комплексная программа координировалась Национальным комитетом по изучению вирусов, экологически связанных с птицами, и Центром по экологии вирусов (Институт вирусологии им. Д. И. Ивановского АМН СССР). Программа предусматривала изучение: 1) генофонда циркулирующих в природе вирусных популяций; 2) географических и экологических закономерностей распространения вирусов гриппа; 3) связи между эпизоотиями и эпидемиями; 4) тенденции к изменчивости вирусов в природных биоценозах.

Особое место в этой программе отведено восточной части Азиатского континента, в частности тихоокеанскому побережью. Это объясняется тем, что в западной части бассейна Тихого океана имеется сочетание ряда важных экологических особенностей: 1) огромные скопления в северной и южной частях бассейна Тихого океана морских птиц, причем некоторые из них во время миграций осуществляют регулярные контакты между орнитофауной северного и южного полушарий; 2) миграционные пути птиц, гнездящихся на севере восточной части континента; 3) скопление на зимовках в странах юго-восточной Азии также птиц, гнездящихся в других районах Евразии; 4) наличие на зимовках и путях миграций птиц районов с высокой плотностью популяций людей и животных.

Перечисленные обстоятельства могут способствовать интенсивной циркуляции вирусов среди диких биоценозов, разносу вирусов по громадной территории с включением в циркуляцию видов-хозяев из других экосистем, процессу рекомбинации между вирусами, принадлежащими одной или нескольким экосистемам, обмену вирусами между дикими и синантропными биоценозами. Сочетание этих особенностей может объяснить факты развития эпидемий за счет появления вирусов с новыми типами гемагглютинина и нейраминидазы из стран юго-восточной Азии. Новые вирусы или исходные вирусы, 'послужившие для их формирования, могли быть занесены в юго-восточную Азию из других районов бассейна Тихого океана, в частности из северо-западной его части. По мнению Фукуми [Fukumi] в экваториально-тропических районах (зоны резервуара вируса) существуют разнообразные экологические ниши, позволяющие эпидемическим вирусам гриппа циркулировать на протяжении круглого года. Из этих районов занос вируса осуществляется на территории умеренного климатического пояса (эпидемические зоны).

Другой район, заслуживающий первоочередного внимания, расположен на территории Казахстана и в Средней Азии. Через эти территории также пролегают миграционные пути огромного количества птиц, гнездящихся на территории Западной Сибири, Казахстана и Средней Азии, а зимующих в странах, расположенных на юго-востоке и юге Азии.

Обмен вирусами между странами Африки и Средней Азии, с одной стороны, и европейской частью и Кавказом, с другой, возможен благодаря существующим путям миграции птиц. Представляет интерес обследование и на севере европейской части страны птиц, которые осуществляют регулярные контакты с популяциями морских птиц, расположенных в других районах Арктики и Субарктики.

От диких птиц в природе и содержащихся в неволе изолированы следующие 16 вирусов гриппа:

- 1) H2 Nav2 с гемагглютинином человеческого азиатского вируса и 2-м птичьим типом нейраминидазы,
- 2) H3 N2, т. е. гонконгский человеческий вирус в его разных антигенных вариантах,
- 3) Nav1 Nav3, т. е. серотипа вируса А/индюк/Англия/63,
- 4) Nav3 Neq2 без соответствующего аналога среди вирусов домашних птиц,
- 5) Nav3 Nav6 без соответствующего аналога среди вирусов домашних птиц,
- 6) Nav4 Neq2 без соответствующего аналога среди вирусов домашних птиц,
- 7) Nav4 Nav1, т. е. серотипа вируса А/утка/ Чехословакия/56,
- 8) Nav4 Nav2 без соответствующего аналога среди вирусов домашних птиц,
- 9) Nav5 Nav2, т. е. с гемагглютинином серотипа А/курица/Шотландия/59 и оригинальным типом нейраминидазы,
- 10) Nav6 N1, т. е. серотипа вируса утка /ФРГ/68,
- 11) Nav6 N2, т. е. 6-го птичьего серотипа с современным типом нейраминидазы эпидемических вирусов,
- 12) Nav0 Nav1 без соответствующего аналога среди вирусов домашних птиц,
- 13) Nav6 Nav5 с гемагглютинином 6-го птичьего типа и оригинальным типом нейраминидазы,
- 14) Nav7 Neq2, т. е. серотипа А/утка/Украина/63 — и одного из возможных предшественников гонконгского вируса,
- 15) Nav7 Nav1 — без соответствующего аналога среди вирусов домашних птиц,
- 16) Nav7 Nav2 — без соответствующих аналогов среди вирусов птиц

Связи птиц с ДРУГИМИ ВИРУСАМИ

К настоящему времени накоплен значительный материал о роли птиц в циркуляции парагриппозных вирусов, ретровирусов (вызывают лейкозы), пикорнавирусов (вызывают энтеровирусные инфекции), аденовирусов и коронавирусов (вызывают гриппоподобные инфекции), вирусов герпеса, вирусов оспы и некоторых других. В эти семейства входят многие вирусы, вызывающие эпидемические вспышки. Однако имеются очень скудные данные о роли в патологии человека вирусов, ответственных за возникновение эпизоотии среди птиц. В связи с большим ветеринарным значением многих вирусных инфекций основные данные получены по заболеваемости домашних птиц. Обследование диких птиц, как правило, не проводилось. Поэтому можно лишь предполагать, что среди диких птиц эти инфекции также распространены.

Вирус Ньюкаслской болезни и другие вирусы семейства Paramyxoviridae

В семейство Paramyxoviridae входят вирусы с полиморфным строением вирионов с диаметром 100—300 нм, спиральным типом симметрии, нуклеокапсидом 18 нм в диаметре, с содержащей гемагглютинин, нейраминидазу и гемолизин оболочкой, с одонитчатой рибонуклеиновой кислотой, не имеющие общего группового антигена. В семейство входят вирусы 3 родов — парамиксовирусы, морбилливирусы и пневмовирусы. К роду парамиксовирусов относятся парамиксовирусы 1-го типа (изолированы от человека, свиньи, мыши), 2-го типа (человек, обезьяны), 3-го типа (человек, крупный рогатый скот), 4-го типа (человек), Юкейпа (птицы), парамиксовирус индюков (птицы), Ньюкаслской болезни (птицы, человек), паротита (человек)-К роду морбилливирусов относятся вирусы кори (человек), чумы рогатого скота (крупный рогатый скот, буйволы), чумы мелкого рогатого скота (овцы, козы), чумы собак (собаки). К роду пневмовирусов относятся респираторно-синтициальный вирус (человек,

шимпанзе) и вирус пневмонии мышей (мыши). Птицы — основной резервуар вируса Ньюкаслской болезни и вирусов из антигенной группы Юкейпа.

Ньюкаслская болезнь (псевдочума птиц, азиатская чума, болезнь Раникхет, болезнь Филарет, пневмоэнцефалит) впервые описана (Kranefeld) у кур на о-ве Ява в Индонезии в 1926 г. Описание в этом же году вспышки в г. Ньюкасл в Англии с доказательствами вирусной этиологии заболевания приведено Дойлем (Doyle), который дал название Ньюкаслской болезни. Болезнь широко распространена на всех континентах. В СССР впервые появилась в 1941—1945 гг. на территории Украины, Белоруссии, Молдавии. В первых сообщениях заболевание описывалось как чума птиц и лишь позднее установлена истинная природа заболевания. Установлено антигенное родство штаммов вируса, изолированных на разных континентах. Возможны заболевания людей.

Клиника. Инкубационный период обычно 2—5 дней, нередко --5—9 и иногда 12 дней. Течение болезни зависит от вирулентных свойств штамма вируса и от вида, возраста и иммунобиологического состояния птиц.

Наблюдавшееся ранее острое течение (1—4 дня) болезни с четкой клиникой теперь регистрируется редко. В последние годы преобладают атипичные формы болезни. Характерно сочетание признаков поражения нервной системы, желудочно-кишечного тракта и дыхательных путей. У заболевших птиц появляется вялость, угнетение, малоподвижность, нарастающие со временем. Перед смертью наступает коматозное состояние. В ротовой и носовой полости кур скапливается слизь, затрудняющая дыхание. Птицы кашляют, чихают. Дыхание тяжелое, хрипящее, kloкочущее. Часто куры дышат с открытым клювом и издают «каркающие» звуки. Ранним и постоянным признаком является понос с водянистыми желтовато-зеленовато-белыми испражнениями с неприятным запахом. В ряде случаев развивается конъюнктивит. При подостром течении (7—10 дней) и при хроническом (2—3 недели) часты признаки поражения нервной системы с повышением возбудимости, судорогами, парезами, параличами крыльев, хвоста, ног. При остром и подостром течении болезни большинство кур погибает. Иногда возникает молниеносная форма, когда птицы погибают в течение 1—3 часов. Может быть бессимптомное течение, особенно у взрослых) птиц, протекающее без каких-либо клинических явлений, но со сопровождающееся выделением возбудителя во внешнюю среду. При вскрытии погибших птиц обнаруживаются множественные очаги некроза и геморрагии в органах и тканях алиментарного респираторного трактов, интерстициальная пневмония, ЦНС — очаговые геморрагии и картина менингоэнцефалита. У индеек обычно появляются одностороннее или двустороннее поражения конечностей и другие.

Ретровирусы птиц

Семейство ретровирусов (Retroviridae — РНК-содержащие онкохелеродные вирусы) состоит из трех подсемейств: Onkovirinae — РНК-содержащие онкохелеродные вирусы, Spumavirinae — пенообразующие вирусы, Lentivirinae — вирусы группы висна. В подсемейство Onkovirinae входят вирусы 4 родов: онковирусы С, онковирусы В, онковирусы D и онковирусы R. Онковирусы С подразделяются на подроды онковирусов млекопитающих, рептилий и птиц. Онковирусы птиц широко распространены в птицеводческих хозяйствах всего мира. Эти вирусы обладают всеми типичными признаками онковирусов типа С: 1) вирион размером около 100 нм имеет характерную для вирионов типа С морфологию и биофизические свойства; 2) вирионная РНК состоит из крупномолекулярного (70 S) и низкомолекулярного (4S) компонентов; 3) вирион содержит РНК-зависимую ДНК-полимеразу (обратную транскриптазу).

Все ретровирусы птиц обладают общим группоспецифическим внутренним антигеном, и их обратная транскриптаза сходна в антигенном отношении. Исключение составляет вирус ретикулоэндотелиоза птиц, отличающийся и по внутреннему антигену и по обратной транскриптазе.

Классификация ретровирусов птиц основана на их патологическом эффекте или на особенностях наружной оболочки вириона.

По принятой в настоящее время классификации (1975) РНК-содержащие опухолеродные вирусы птиц относятся к подроду типа С, включающего:

1. Вирусы лейкоза и саркомы кур:

- а) подгруппа А: Раус ассоциированный вирус типа 1 (RAV—1), штамм Прага вируса-А саркомы Рауса (PRRSV—А);
- б) подгруппа В: Раус ассоциированный вирус типа 2 (RAV—2);
штамм Прага вируса-В саркомы Рауса (PRRSV—В);
- в) подгруппа С: Раус ассоциированный вирус типа 49 (RAV—49).
штамм Прага вируса-С саркомы Рауса (PR RSV—С);
- г) подгруппа D: Раус ассоциированный вирус типа 50 (RAV—50),
Шмидт-Раппин штамм вируса-Д саркомы Рауса (SRPSV—D);
- д) подгруппа Е: Раус ассоциированный вирус типа—60 (RAV—60)
Шмидт-Раппин вирус-Е — саркомы Рауса (SR RSV—Е).

2. Вирус птичьего ретикулоэндотелиоза, штаммы:

- а) индюшинный штамм Т вируса ретикулоэндотелиоза, О) вирус некроза селезенки уток,
- в) вирус инфекционный анемии уток,
- г) синцитиальный вирус кур.

По патогенности эти вирусы делят на две группы — вирусы сарком (например, вирус саркомы Рауса) и вирусы лейкозов. Среди последних различают вирусы миелобластоза, эритробластоза и лимфоидного лейкоза. Вирусы сарком обладают способностью малигнизировать различные клетки (фибробласты, эпителиальные клетки) *in vitro* и *in vivo*. Вирусы миелобластоза и эритробластоза малигнизируют клетки миелоидного и эритроидного ряда *in vivo* и *in vitro*. Вирусы лимфоидного лейкоза малигнизируют клетки лимфоидного ряда *in vivo*. Следует отметить, что вирусы миелобластоза и эритробластоза наряду с основной формой лейкоза могут вызывать и все другие формы этого заболевания.

С позиций вирусолога более оправдана классификация ретровирусов птиц, основанная на особенностях наружной оболочки вируса. Выделяют три феномена, определяемые наружной оболочкой вириона: 1) спектр чувствительных клеток (по чувствительности к разным ретровирусам выделяют несколько фенотипов клеток кур: А, ВЕ, АВ, Е, АЕ, АВСЕ и др.; используются и клетки других птиц — японских перепелок, фазанов); 2) специфическая интерференция (клетки, зараженные данным онковирусом, нечувствительны

к вирусу саркомы Рауса, имеющему ту же наружную оболочку); 3) поведение в реакции нейтрализации. Первые два феномена позволяют в настоящее время выделить не менее пяти подгрупп ретровирусов птиц (А, В, С, D, Е). Реакция нейтрализации, выявляя разницу между подгруппами, позволяет дифференцировать вирусы и внутри подгрупп (особенно в подгруппе А). Вирусы с одинаковой патогенностью могут принадлежать и к разным подгруппам. Патогенность определяется вирусным геномом, а оболочка вириона отвечает за проникновение вирусного генома в клетку.

В настоящее время установлено, что все куры содержат в каждой клетке генетическую информацию ретровирусов подгруппы Е в виде ДНК-Провируса. Этот эндогенный вирус может быть активирован и получен в инфекционной форме. Вирусы других подгрупп являются экзогенными и распространяются вертикально и горизонтально подобно другим вирусным агентам. Особенно широко распространены в инфекционной форме вирусы подгруппы А. Другие виды птиц также заражены вирусами лейкоза, хотя и в меньшей степени, чем куры. Чувствительность птиц к ретровирусам той или иной подгруппы генетически детерминирована.

Некоторые штаммы вируса саркомы Рауса, вирусов миелобластома и эритробластома птиц являются дефектными, они неспособны размножаться в отсутствие вируса-помощника, роль которого выполняет обычно вирус лимфоидного лейкоза. Вирус-помощник предоставляет дефектному вирусу гликопротеид оболочки и определяет принадлежность дефектного вируса к той или иной подгруппе. Смена вируса-помощника меняет свойства наружной оболочки дефектного патогенного вириона. Штаммы вируса с одинаковым геномом, но разными наружными оболочками вириона называются псевдотипами.

Индикация ретровирусов птии (особенно не способных трансформировать фибробласты) сложна и может проводиться только в специализированных лабораториях. Она основана на методе специфической интерференции, на обнаружении группо-специфического вирусного антигена в зараженных клетках. Может использоваться электронная микроскопия, обратнo-транскриптазная реакция и метод, основанный на включении НЖ-уридина в структуры, подобные вирионам онкорнавирусов по биофизическим параметрам.

Чтобы избежать контаминации лабораторных штаммов вирусов «спонтанными» ретровирусами кур, необходимо использовать так называемые «безлейкозные» куриные эмбрионы из специальных хозяйств. Такие эмбрионы не содержат ретровирусов в инфекционной форме, но, конечно, содержат генетический материал ретровирусов подгруппы Е и иногда те или иные структурные ретровирусные белки.

Первые сообщения о лейкозе птиц относятся к 1886, 1895, в России — к 1908 г. Первые доказательства вирусной природы возбудителя получены в 1908 г. Болезнь обычно проявляется спорадически и может протекать в острой, подострой, хронической и бессимптомной формах. Развитие патологического процесса (прежде всего в костном мозге, затем в периферической крови) наступает задолго до появления первых клинических симптомов. Заражаемость во многом определяется генотипом. При обследовании, например, отечественных линий кур на чувствительность к вирусу миелобластома восприимчивость обнаружена от 46 до 90%. Цыплята более восприимчивы. Гибель наблюдается главным образом в 6—12 месяцев, но может быть и в 2—3 месяца. Куры болеют чаще петухов. Инкубационный период 10—60 дней. Клинические симптомы появляются часто за 2—3 дня до гибели и выражаются в нарастающей анемии, сонливости, потере аппетита. На вскрытии — резкое увеличение печени, селезенки, массы костного мозга с изменением цвета и консистенции. Средств специфической профилактики не существует.

Помимо кур, ряд штаммов саркомы Рауса вызывает образование опухолей у японских перепелов при экспериментальном заражении. Серологические обследования 20 воробьев, 3 голубей и 100 японских перепелов дали отрицательные результаты. Несмотря на то, что эпизоотии наблюдаются главным образом в куриных хозяйствах, лейкозы установлены у индеек, цесарок, фазанов, голубей, попугаев, канареек, аистов, перепелов, журавлей, чаек, страусов, зябликов, орлов, лебедей, гусей и уток. Вероятно, эта группа вирусов может поражать любые виды птиц.

Пикорнавирусы птиц

К семейству Picornaviridae относятся наиболее мелкие (20-30 нм) РНК-содержащие (однонитчатая), не имеющие липидной оболочки вирусы. В семейство Picornaviridae входят: 1) род энтеровирусов — энтеровирусы человека (вирусы полиомиелита, Коксаки А и В, ЕСНО) и животных (энтеровирусы обезьян, крупного рогатого скота, свиней, мышей, кошек, птиц). вирус Нодамура и вирусы энцефаломиекардита, вирусы насекомых; 2) род риновирусов — риновирусы и вирус ящура; 3) род кальцивирусов — вирусы везикулярной энантемы свиней и морских львов, респираторного заболевания кошек. У птиц из пикорнавирусов обнаружены энтеровирусы: кишечный цитоплазматический сиротский вирус птиц, вирусы энцефаломиеелита кур, гепатита уток. Обсуждается вопрос о возможности участия птиц в заносе вируса ящура.

Кишечный цитопатогенный сиротский вирус птиц

ПСАО (enteric cytopathogenic avian orphans)—CELO (chick embryo lethal orphans)

Вирус выделяется из кишечника главным образом здоровых кур. Разные штаммы антигенно не отличаются один от другого. Индикация проводится на культуре почеч куриных эмбрионов и на куриных эмбрионах, среди которых вирус вызывает гибель в 50%. К этому вирусу одно время ошибочно относили вирус, изолированный из органов кур, зараженных лимфоматозом и впоследствии оказавшийся аденовирусом.

Вирус энцефаломиеелита кур

Заболевание цыплят, сопровождающееся тремором головы и шеи, обнаружил впервые в 1930 г. Джонс (Jones) в штате Массачусетс, США, и описал его под названием «эпидемический тремор» (дрожание). В 1932 г. им был выделен вирус. К 1950 г. заболевание зарегистрировано в 36 штатах США. Заболевание также установлено в Новой Зеландии, Австралии, Англии, Швеции, ФРГ и ряде других стран. В СССР болезнь регистрируется с 1946 г., когда эпизоотии возникли среди цыплят, выведенных из импортных яиц. Изоляции вируса проводится в культуре клеток почеч цыплят недельного возраста. В диагностических целях рекомендуется использовать прямой метод иммунофлуоресценции. В 50%-ном глицерине с pH 7,2 вирус сохраняется до 2 месяцев при комнатной температуре. Инкубационный период 5—40 дней, чаще 6—10 дней. Клиническая картина выражается симптомами поражения центральной нервной системы: сонливость, вялость, птицы приседают и с трудом поднимаются, тремор головы и шеи, расстройство координации движения, парезы крыльев и конечностей. Восприимчивы к инфекции цыплята в возрасте до 6 недель, но главным образом в возрасте 6—20 дней. Заболевают 0,2—50% цыплят с 50—80% гибели среди заболевших. Описаны случаи атипично протекающего заболевания, а также эпизоотии среди гусят. Выражена сезонность заболевания. В США эпизоотии возникают в основном в апреле и сентябре, в Англии — с сентября по февраль. При экспериментальном заражении оказались чувствительны птенцы голубей, уток, индюков, цесарок и фазанов. У взрослых кур клинических признаков болезни не установлено, но они, вероятно,

переболевают бессимптомно хронической формой инфекции. Причем в этот период куры несут инфицированные яйца. Это один из наиболее вероятных путей заражения цыплят.

Вирус ящура

Вирус ящура, стоящий по своим свойствам ближе не к энтеро-, а к риновирусам, высоко контагиозен для парнокопытных, особенно для крупного рогатого скота и свиней. Известны 7 антигенных вариантов вируса. При контакте с больными животными, а также при употреблении в пищу мяса, прошедшего недостаточную термическую обработку, и сырого молока возможно заражение людей. Заражение животных происходит контактно-алиментарным путем. Вирус выделяется во внешнюю среду со слюной изо рта и носа.

В литературе обсуждается вопрос о возможной роли некоторых синантропных видов птиц (скворцов, воробьев, голубей, галок, ворон) в разnose инфекции по территории. Во время эпизоотии ящура в 1965—1967 гг. на Украине проведено наблюдение за синантропными видами птиц на территориях Харьковской, Луганской, Одесской и Ивано-Франковской областей. В 7 неблагополучных пунктах было обследовано 857 птиц, из них 265 скворцов, 387 воробьев, 46 сорок, 25 галок, 88 ворон и 46 голубей. Был изолирован ряд штаммов ящура, не отличающихся от эпизоотических. Возбудитель сохранялся на поверхности тела около суток. По мнению авторов, эти виды птиц, особенно скворцы во время миграций, могут разносить вирус на десятки километров. При экспериментальном заражении наблюдаются афтозные поражения у диких уток, цыплят, гусей, индюков.

Вирусный гепатит утят

Вирусный гепатит утят является остро протекающей болезнью с поражением кишечника и высокой смертностью. Известен только один серотип вируса. Изоляция вируса проводится в клетках почек ГУСИНЫХ эмбрионов и перевиваемой культуре клеток почек теленка. Вирус сохраняется в 50%-ном глицерине с рН 7,2 до 2 лет при 1° минус 4°. Одностороннюю антигенную связь с вирусами имеет возбудитель вирусного гепатита индюков, протекающий главным образом как инаппарантная инфекция.

Эпизоотии развиваются среди утят в возрасте от 2 до 25 дней, по чаще среди 6—12-дневных. Восприимчивы не только домашние утята, но и утята крякв. Инкубационный период чаще 2—6 дней, но может быть и более длительным. Продолжительность болезни от нескольких часов до 2 недель и более при хроническом течении. Больные утята угнетены, дрожат, собираются в группы, стоят с полузакрытыми глазами, иногда засыпают, опуская голову. Наблюдается опухание 'пальцевых и плюсневых суставов. Характерен водянистый с фибринозными пленками или примесью крови понос. Перед смертью изо рта птиц вытекает водянистая жидкость. Отход по разным данным от 5 до 100%. Неблагоприятные климатические условия обостряют течение и увеличивают смертность. Инфекция распространяется с кормом и водой. В экспериментальных условиях возможно заражение оральным, подкожным, внутримышечным, интраназальным и аэрогенным путями. Утята старше 1—2-месячного возраста, как правило, переболевают бессимптомно, хронической формой болезни с длительным периодом выделения вируса. Вирус содержится в яйцах, отложенных зараженными птицами. Куры и утки невосприимчивы к вирусу.

Итоги производственного испытания живой вакцины из аттспуированного штамма при внутримышечном введении показали защиту 85—95% вакцинированных гусят.

Аденовирусы птиц

К семейству Adenoviridae относятся вирусы икосаэдрического типа симметрии размером 70—90 нм, не имеющие оболочки, содержащие двунитчатую ДНК. Известно около 80 серотипов, причем не выявлено общих антигенов для аденовирусов млекопитающих и птиц. Семейство делится на два рода: мастаденовирусы (аденовирусы человека — 35 серотипов, обезьян — ~3 серотипа, крупного рогатого скота — 7 или больше серотипов, овец и свиней — 4 серотипа, собак — 2 серотипа) и авиаденовирусы (кур — 8—10 серотипов, гусей — серотипа, вирус бронхита перепелов).

Впервые от птиц аденовирус был изолирован в процессе культивирования вируса птичьего куриного лимфоматоза. Позже изолирован во Франции, Японии, США. Обычно вирус обнаруживается как примесь к вирусам птичьих лейкозов. Вирус не отличается по морфологии от других аденовирусов, однако не имеет с ними антигенных связей. Судя по находкам антител, вирус широко распространен среди кур. Однако антитела не были обнаружены у других 17 обследованных видов птиц. Значение вируса в патологии не выяснено. Заражение цыплят первых дней жизни в трахею сопровождается на протяжении 2 недель выделением вируса с фекалиями. Не выявлена патогенность ни одного из 9 известных аденовирусов кур. Однако недавно описан гепатит (inclusion body hepatitis) у кур, вызываемый аденовирусом. Вирус геморрагического энтерита индюков, наносящий значительный экономический ущерб, судя по данным электронной микроскопии, относится к аденоподобным. Аденовирусы изолированы от перепела с клинической картиной болезни, а также от гусей.

Коронавирусы птиц

К семейству Coronaviridae относятся сферические РНК-содержащие вирусы размером 80—130 нм, с липидсодержащей оболочкой, имеющей булавовидные выступы, образующие «солнечную корону». В группу входят вирусы 1) инфекционного бронхита птиц, 2) голубого гребня индюков, 3) изолированные от людей с острыми респираторными заболеваниями, 4) мышинного гепатита, 5) инфекционного гастроэнтерита свиней, 6) корона-вирус свиней (штамм 67 N), 7) коронавируса крыс, 8) корона-вирус собак, 9) вирус диареи новорожденных телят. У птиц коронавирусы вызывают заболевание синего гребня индюков, инфекционный бронхит кур.

Инфекционный бронхит кур

Вирус изолирован в 1936 г.. Инфекционный бронхит птиц — острое заболевание, сопровождающееся расстройством дыхания у цыплят и нарушением репродуктивной активности у кур, впервые описано в 1931 г. в США. Заболевание широко распространено и странах Европы, Африки, Азии, Америки, в Австралии. Определено не менее 15 серотипов вируса: Массачусетс, Коннектикут, Айова-97, Айова-609, Грей, Холт, Брисбен и др.

Отечественные штаммы относятся к 2 серотипам — Массачусетс и Коннектикут-

Изоляцию вируса проводят на куриных эмбрионах, часть из которых гибнет в результате заражения. В трупах погибших цыплят вирус быстро инактивируется. В питьевой воде вирус при комнатной температуре сохраняется 11 часов, а в 50%-ном растворе глицерина pH 7,2 при 4° до 80 дней. Солнечные лучи при 36--38° инактивируют вирус через 3 часа. В весенне-летние месяцы вирус теряет биологическую активность на теневой поверхности через 3—11 дней.

Болеют куры всех возрастов, но наиболее восприимчивы цыплята в возрасте 16—22 недель. При естественной инфекции инкубационный период составляет 18—36 часов. У больных цыплят затруднено дыхание, имеются трахеальные хрипы, кашель, насморк, иногда слезотечение, конъюнктивит, опухание инфраорбитальных синусов. Продолжительность заболевания от 5 дней до 2 недель. У взрослых кур резко нарушается репродуктивная функция. Вирус может локализоваться в эпителиальных клетках яйцевода, что приводит к изменению скорлупы и уменьшению веса яиц. Эти формы заболевания могут протекать хронически.

При экспериментальном аэрозольном заражении японских перепелов вирус удавалось изолировать из трахеи. У зараженных птиц наблюдалась потеря яйценоскости до 40 дней. Для профилактики заболевания разработаны убитые и живые вакцины. Убитые вакцины не предупреждают респираторную форму болезни у цыплят, но защищают кур-несушек от снижения яйценоскости. Живые вакцины обеспечивают более напряженный и длительный иммунитет, но обладают остаточной патогенностью.

Вирусы герпеса птиц

К семейству *Herpesviridae* относятся сферической формы вирусы диаметром 150—220 нм, с икосаэдрическим типом симметрии капсида, с оболочкой, содержащие двухнитчатую ДНК. В семейство входят вирусы герпеса человека (вирусы ветрянки, Эпштейн-Барра, цитомегаловирус 1- и 2-го типов, простого герпеса), герпеса обезьян (вирус В и другие), свиней (псевдобешенство), крупного рогатого скота (инфекционного ринотрахеита, злокачественной катаральной лихорадки), герпеса лошадей (аборта лошадей, ринопневмонии), герпеса собак, герпеса кошек (ринотрахеита), герпеса овец (легочного аденоматоза), герпеса грызунов (цитомегаловирусы), инфекционного ларинготрахеита птиц, болезни Марека, герпеса индюков, цитомегалии обезьян, опухоли Люке лягушки, герпеса рептилий, герпеса рыб. Среди птиц циркулируют вирусы болезни Марека и инфекционного ларинготрахеита птиц, чумы уток вирусы герпеса индюков, голубей, бакланов.

Болезнь Марека

Болезнь Марека (нейролимфоматоз)—хронически протекающая болезнь птиц с поражением главным образом периферических нервных стволов. Впервые описана Мареком в Венгрии в 1907 г. Затем было установлено, что, помимо поражения нервной системы, изменения цвета радужной оболочки и деформации зрачка, примерно у 10% кур развиваются висцеральные лимфоидные опухоли. Поэтому заболевание было названо нейролимфоматозом. По сходству цитологических изменений заболевание ошибочно было отнесено к группе лимфоидных лейкозов. И лишь в начале 60-х годов выделено на этиологической основе в самостоятельное заболевание—болезнь Марека. Заболевание приносит большой экономический ущерб, особенно в крупных птицеводческих хозяйствах..

При классической форме болезни инкубационный период от 14 дней до 2—3 месяцев. Поражается периферическая и центральная нервная система с парезами и параличами ног, крыльев, шеи, хвоста. Часто наблюдается изменение цвета радужной оболочки («сероглазие») и деформация зрачка. Отход достигает 10—35% заболевших. Заболевает около 10% популяции. Восприимчивость связана с генотипом популяции. Часто наблюдается хроническое бессимптомное течение без видимых клинических признаков.

Инкубационный период при острой форме от 14 дней до 2—3 месяцев. Поражается птица в возрасте 4—22 недель, реже — в более старшем возрасте. Начало эпизоотии внезапное и сопровождается высокой заболеваемостью и смертностью. Заболевание сопровождается образованием множественных опухолей во внутренних органах. Меньшее

число-птиц—с признаками поражения нервной системы. Основная; смертность наблюдается через 1—2,5 месяца после начала эпизоотии.

Возбудитель выделяется во внешнюю среду с истечениями из клюва, с эпидермисом перьевых фолликулов и с фекалиями, где он сохраняется до 6 недель. Заражение происходит аэрогенный и алиментарным путем.

Для изоляции вируса могут быть использованы куриные эмбрионы, культуры фибробластов и почек куриных и утиных эмбрионов. Для профилактики заболевания применяется живая, приготовленная из штамма М—24/72, изолированного от внешне здоровой индейки. Защитный эффект вакцинации — до 90%.

В естественных условиях к вирусу наиболее чувствительны куры. Известны данные о переболевании болезнью Марека индюков, перепелов, куропаток, фазанов, уток, лебедей. Указывается на возможность передачи вируса домашним птицам от диких, в частности от перепелов.

Чума уток

Среди домашних и диких водоплавающих птиц распространена чума уток (вирусный энтерит уток), вызываемая герпес-вирусом. Естественная заболеваемость установлена у уток *Anas mbripes*, *A. platyrhynchos*, *Bucephala alpestris*, *Aythya morila* и других видов, лебедей *Cygnus olor*, канадских гусей *Branta ca nadensis*.

Заболеваемость чаще регистрируется в марте—июне, совпадая с периодом весенних миграций птиц на север. При экспериментальном заражении к вирусу чувствительны однодневные утята кряквы. Эпизоотии среди домашних птиц часто ассоциируются с местами обитания диких водоплавающих птиц.

Инфекционный ларинготрахеит птиц

Впервые заболевание описано в 1923 г. Вирус, впервые изолированный в 1930 г., в 1936 г. был отнесен к группе герпеса. Вирус хорошо размножается в куриных эмбрионах, в клетках легкого и почек куриного эмбриона сохраняется при 37° — 2—12 часов, 55° — 10 минут, 60° — 2 минуты, а в суспензии при 20° — около 100 дней, при 8—10° — около 200 дней, в трахее убитой птицы при 8—10° — около года, в помещениях птичников — 6 суток, в воде — 1 сутки, в помете — 15 часов.

Болеют куры всех возрастов, наиболее чувствительны цыплята в возрасте 60—100 дней. При хроническом процессе возбудитель может выделяться больной птицей до 2 лет. Заражение аэрогенное через корм и воду. Инкубационный период — 3—5 дней. При сверхостром течении — внезапная вспышка с гибелью 60% птиц. При остром течении смертность до 10—15%. При хроническом процессе все симптомы выражены стерто (кашель, конъюнктивит, хрипы и затрудненное дыхание).

Для профилактики используются живые и убитые вакцины; с лечебной целью применяют ингаляцию растворов йода.

Описана вызванная вирусом герпеса эпизоотия среди голубей, сопровождающаяся 10%-ной летальностью. Клинически заболевание сопровождалось конъюнктивитом, ринитом, фарингитом, диареей. Естественная инфекция наблюдалась у филинов *Bubo bubo*, ушастой совы *Asio otus*, белой совы *Nyctea scandiaca*. Чувствительность к

экспериментальному заражению выявлена у домового *Athene noctua* и мохноногого сыча *Aegolius funereus*, пустельги *Falco tinnunculus*, но не у серой неясыти *Strix aluco* и сипухи *Tyto alba*; Вирус изолирован от мертвых попугаев (болезнь попугаев Пачеко) [Simpson et al., 1975; и др.].

В 1973—1975 гг. описано заболевание Inclusion body соколов с высокой смертностью, длительностью течения 1—3 дня, диарреей, дегенерацией ядрышка в ядрах клеток в разных тканях (печень, селезенка, костный мозг, стенка кишечника). Возбудитель — герпесвирус. К этой же группе инфекций, вероятно, относится гепатоспленит сов и болезнь Пачеко попугаев. Заболевание наблюдалось среди *Falco mexicanus*, *F. rusticolis*, *F. chingera* и *F. peregrinus*. Экспериментальная инфекция воспроизведена у хищников *F. sparverius*, *F. columbarius*, *Buteo swainsoni*, *Accipiter cooperi*, *A. striatus*, *Bubo virginianus*, *Otus asio*, *Nyctea scandiaca*, лысухи *Fulica atra*, цапель *Butorides virescens*, попугаев *Amazona ocrocephala*, горлиц *Streptopelia risoria*, уток *Cairina moschata*. Герпесвирусная инфекция выявлена у голубей. Вирус герпеса изолирован от баклана *Phalacrocorax melanoleucos*.

Вирусы оспы птиц

В семейство *Poxviridae* входят вирусы размером 300X200-100 нм сложной структуры с сердцевинной и латеральными телами, липидсодержащей оболочкой, двухнитчатой ДНК. В семейство входят вирусы 6 родов: ортопоксвирусы (вирусы вакцины, вариолы, алястрима, оспы коров, экстремелии, оспы кроликов, оспы обезьян, оспы буйволов, оспы верблюдов), парапоксвирусы (язвенного дерматоза овец, папулезного стоматита коров), лепорипоксвирусы (вирусы миксомы, вирусы фибромы кроликов, зайцев и белок), каприпоксвирусы (вирусы оспы овец, коз), авипоксвирусы (вирусы оспы индюков, канареек, перепелов, воробьев, скворцов) и энтомопоксвирусы (вирусы оспы насекомых). Они вызывают натуральную оспу человека, оспу других позвоночных (вирусы осповакцины, коровьей оспы, оспы кроликов, экстремелии, оспы птиц, миксомы-фибромы кроликов и белок, оспы свиней, оспы овец, стоматита крупного рогатого скота, контагиозного моллюска, опухолей обезьян/оспу насекомых (жуков, бабочек, двукрылых, прямокрылых)

Среди птиц (авипоксвирусы) циркулируют вирусы оспы кур, голубей, канареек, индеек, диких птиц. Первые сведения об оспе относятся к концу XVIII столетия. Вирусная природа заболевания выяснена в начале XX в. Существуют по крайней мере 4 различающиеся по биологическим и антигенным свойствам вируса: оспы кур, голубей, канареек и диких птиц. Вирусы оспы кур также делятся на 2 варианта — монопатогенные (патогенны только для кур) и бипатогенные (патогенные для кур и голубей). Японские перепела чувствительны к экспериментальному заражению вирусом оспы кур. Вирус голубей патогенен для голубей и кур. Вирус канареек высокопатогенен для канареек и слабопатогенен для кур и голубей. Вирус оспы индеек близок к бипатогенным штаммам вируса оспы кур. Своеобразен вирус Юнко (*Junko*), изолированный от диких птиц. Вирус оспы изолирован также от траурного голубя, дятла *Colaptes auratus*. Естественная инфекция с летальным исходом наблюдалась в природе у зимняка *Buteo lagopus* в северо-восточной части Дакоты, США. Заражение ямайского канюка *B. jamaicensis* привело к появлению характерных для оспы поражений. Смертность голубей во время эпизоотии варьирует от 0 до 35%. У филина *Bubo virginianus* клинические явления отсутствовали. Естественная инфекция описана более чем у 60 видов диких птиц. Куриные штаммы непатогенны для диких птиц. В отличие от домашних уток и гусей дикие водоплавающие нечувствительны к заражению.

Изоляцию вируса производят на куриных эмбрионах. Вирус сохраняется при 37° до 8 дней, в воде при 56°—30 минут, при 0° в тканевой суспензии до 3 месяцев, в 50%-

ном глицерине рН 7,2 при 0°—20 месяцев, при 7—8 месяцев, в сухом эпителии при 0—6° — до 8 лет, при 18—22D—6 месяцев.

Заболевание возникает во все сезоны, но чаще и тяжелее в осенне-зимний период. Более восприимчивы молодняк и птицы декоративных пород. Человек не болеет. К некоторым штаммам вируса оспы кур восприимчивы поросята.

Паффиноз — заболевание малых буревестников *Puffinus puffinus* и серебристых чаек *Larus argentatus*, сопровождающееся образованием везикул на коже ног, конъюнктивитом. Подобное заболевание описано среди сизых *Larus canus* и озерных *L. ridibundus* чаек, а также среди *L. delawarensis*. Изолированным вирусом удалось заразить уток и голубей.

Реовирусы птиц

К семейству *Reoviridae* относятся вирусы размером около 70 нм, содержащие двухнитчатую РНК, имеющие внутренний и внешний капсиды с икосэдральным типом симметрии, обладающие сродством к дыхательному и пищеварительному трактам (*respiratory-enteric-orphans*). Семейство включает 3 рода (реовирусы, орбивирусы, ротавирусы). К ротавирусам относятся возбудители диареи детей, диареи телят Небраски, эпизоотической диареи мышей. К орбивирусам — вирусы антигенной группы Кемерово и ряд других, описанные в главах 1 и 2, посвященных арбовирусам. Для рода реовирусов известны 3 серотипа, встречающиеся как у людей, так и у многих позвоночных животных: реовирусы обезьян, собак, птиц, вирус залива Нельсона. Реовирусы относятся к числу наиболее распространенных в природе вирусов. Большинство домашних и диких животных имеет к ним антитела. Реовирусы изолированы, помимо человека, от собак, свиней, обезьян (РЕО-1), шимпанзе (РЕО-2), мышей, макак (РЕО-1 и 2), кенгуруваллаби, марсупиалов *Setonix brachyurus*, коров (РЕО-1, 2, 3), овец и комаров (РЕО-3).

Реовирусы, изолированные от птиц, образуют особую подгруппу, куда входит штамм, выделенный в ФРГ (Krauss и Uberschar), группа штаммов пяти серологических типов из Японии, вирус Краули из Канады, штамм из Австралии, вирус инфекционного бурсита. Австралийский вирус изолирован от клинически здоровых кур, вызывает при экспериментальном заражении в 3—5% смерть у однодневных цыплят. Вирус Краули изолирован из респираторного тракта курицы с хроническим респираторным заболеванием. При экспериментальном интратрахеальном заражении вирус вызывает заболевание с легкими респираторными симптомами, а также может активизировать латентную микоплазменную инфекцию. В отличие от реовирусов млекопитающих вирус не вызывает гемагглютинации эритроцитов, патогенен для мышей-сосунков.

Вирусный артрит — широко распространенная болезнь кур с поражением синовиальных мембран. Путь передачи контактный. Персистенция вируса наблюдается до 289 дней. Инкубация 9—13 дней.

В 1958 г. в США зарегистрирована болезнь цыплят с диареей и дегенеративными изменениями в почках — инфекционный нефроз, или болезнь Гамборо (инфекционный бурсит). Болеют цыплята в возрасте 10—60 дней, чаще 1 месяца, взрослые куры болеют редко. Заболевание зарегистрировано также в Австралии, Канаде и других странах. При остром течении погибает 75—90% молодняка и 10—15% более старшего возраста. Ведущим клиническим симптомом является диарея. Заражение при контакте, через корм и воду. Этиологическим агентом инфекционного бурсита кур, судя по морфологическим признакам, является реовирус.

Бешенство

К семейству *Rhabdoviridae* относят вирусы пулевидной формы, 180x75 нм диаметром, со спиральным типом симметрии нуклеокапсида 18 нм диаметром, с внешней оболочкой, содержащей гемагглютинины, с РНК с молекулярным весом 5 млн. дальтон, цитоплазматическим типом репликации. Семейство состоит из 2 родов: 1) *Vesiculovirus* — вирусы везикулярного стоматита и сходные с ними (вирусы 'позвоночных, насекомых и растений), 2) *Lyssavirus* — вирусы группы бешенства (вирусы позвоночных).

В эпизоотологии и эпидемиологии бешенства птицы не имеют большого значения. Тем не менее, описаны случаи заболевания людей, поклеванных петухом и гусем. Экспериментально показана возможность заражения кур, индюков, гусей, уток, голубей, фазанов, ястребов, соколов. Клинически заболевание у птиц проявляется далеко не всегда. После возникновения клинических явлений птицы могут выздоравливать. Вирус не всегда обнаруживается в слюнных железах.

Парвовирусы птиц

К семейству *Parvoviridae* относятся ДНК-содержащие (однонитчатая) вирусы размеров 18—26 нм с икосаэдральным типом симметрии. Семейство состоит из трех родов: парвовирусы, аденоассоциированные вирусы, денсовирусы. Вирус острого небактериального гастроэнтерита у человека, по всей видимости, относится к парвовирусам. К роду парвовирусов относится возбудитель гепатита гусей. Известны также изолированные от птиц аденоассоциированные вирусы.

Неклассифицированные вирусы птиц

К их числу относятся возбудители гепатитов уток и индюков..

связи птиц с орнитозом

На территории СССР орнитоз впервые установлен в 1948 г. во время вспышки атипичной пневмонии в убойном цехе Братцевской птицефабрики: были изолированы штаммы орнитоза от больных людей, от товарных уток (по внешнему виду здоровых), а затем и от разных голубей, включая домашних, во время семейных вспышек среди населения. С 1951 г. были изолированы штаммы от попугаев и яванских воробьев (рисовок), завезенных из Южной Америки. От волнистых попугайчиков и канареек был выделен возбудитель, когда в питомнике этих птиц была вспышка орнитоза среди персонала. От разных видов диких птиц (главным образом водолюбивых) были выделены штаммы возбудителя орнитоза — в местах гнездовья и на зимовке, где были установлены природные и вторичные очаги инфекции. В настоящее время на территории нашей страны орнитоз выявлен примерно у 70 видов птиц. Вспышки орнитоза зарегистрированы в коллективах голубеводов и в их семьях; известно также значительное число sporadических заболеваний, при этом источником заражения служили главным образом обитающие в городах сизые и домашние голуби. Орнитоз — инфекция с природной очаговостью и профессиональным характером заболеваний.

Инфекционные частицы или элементарные тельца возбудителя орнитоза, как и других видов хламидий, имеют округлую форму, размер 250—350 нм в диаметре, локализуются в макрофагах и клетках ретикуло-эндотелиальной ткани. Межклеточная локализация частиц возможна после их выхода из разрушенной клетки. В легочной ткани зараженных животных элементарные тельца можно обнаружить в эпителии альвеол и в просвете мелких бронх и бронхиол в клетках десквамированного эпителия. Элементарные частицы обладают инфекционными свойствами, антигенно-активны, устойчивы при хранении,

устойчивы к антибиотикам *in vitro*, способны проникать в чувствительную клетку путем фагоцитоза, где и проходят свой уникальный цикл развития (в вакуоли, не подвергаясь действию лизосомных ферментов).

Для всех видов птиц характерна более выраженная чувствительность птенцов и неполовозрелых особей к этому возбудителю. Более низкая восприимчивость взрослых птиц может быть связана с перенесенной ранее инфекцией. Но устойчивость взрослой птицы, четко определяемая и в эксперименте, не является абсолютной. Известны виды, у которых орнитоз с начала заболевания протекает в латентной форме (какаду, волнистые попугайчики), но и у этих видов в условиях, снижающих общую резистентность организма (транспортировка, охлаждение, недостаточность солнечного света, и др.), течение орнитоза принимает генерализованную форму. В то же время такой вид, как яванские воробьи (*Munia oryzivora*), в любом возрасте очень чувствительны к возбудителю орнитоза и погибают в 90—95% случаев, поэтому их используют в качестве «индикатора» инфекции в птичниках, особенно в питомниках волнистых попугайчиков.

Клиническое проявление орнитоза патоморфологические показатели у птиц разных видов сходны как при естественной, так и при экспериментальной инфекции. Инкубационный период при орнитозе у птиц может продолжаться от нескольких дней до двух-трех месяцев и более. Заболевание проявляется в нарастающей адинамии и в отказе от корма. Птица чаще сидит или стоит с закрытыми глазами, голова и крылья опущены, оперение загрязнено. Развивается диаррея (серо-зеленые выделения). Из носовых отверстий выделяется слизь, развивается конъюнктивит со слезоточением, в результате вокруг глаз образуются темные круги из мокрых перьев, так называемые «очки».

Заболевание может длиться 2—3 недели, но отсутствие внешних признаков болезни не свидетельствует о выздоровлении. В большинстве случаев половозрелые птицы не погибают, но среди молодняка гибель достигает 30—50% — чаще на 5—10-й день болезни. Известна так называемая «молниеносная смерть» — особенно среди попугаев, голубей и других птиц в результате разрыва капсулы сильно увеличенной селезенки и кровотечения в брюшную полость. Возбудитель локализуется в паренхиматозных органах (селезенка, печень) и выделяется с содержимым кишечника. И, хотя в крови таких птиц циркулируют специфические антитела, возбудитель может быть выделен из их органов, причем значительно легче, чем из органов птиц, в крови которых отсутствуют специфические антитела.

При патологоанатомическом вскрытии у птиц, больных орнитозом, отмечают главным образом изменения в органах брюшной полости: гиперемия кишечника, фибринозные наслоения на висцеральной плевре и на перикарде. Печень увеличена, с бледными очагами, закругленными краями, часто «рыхлая». Селезенка увеличена в 1,5—2 раза, темная, с набухшей, растянутой капсулой.

У птиц с латентно протекающей инфекцией на вскрытии видна из патологоанатомических признаков лишь увеличенная селезенка, реже гиперемия кишечника или изменения печени. В селезенке и печени обнаруживается возбудитель, однако выделить его можно также из неувеличенной селезенки.

В естественных условиях домашние утки могут инфицироваться при контакте с больными голубями, чайками и другими птицами. У половозрелых уток редко наблюдается клинически выраженная форма орнитоза, но длительное время они остаются «носителями», при этом в крови присутствуют комплементфиксирующие антитела. Латентная инфекция среди уток широко распространена. В неблагополучных хозяйствах до 30% птиц бывают поражены орнитозом; внешне мало отличаясь от здоровых, они обычно служат источником инфекции. В

период эпизоотии орнитоза среди утят 2—3-недельного возраста отмечается значительная гибель. При экспериментальном заражении утят штаммами разного происхождения (выделенными не только от уток, но и от голубей, попугаев и др.) у них развивается инфекция в острой или латентной форме. Возбудитель может быть выделен из органов (печень, селезенка) уток, больных острой, латентной формой и переболевших орнитозом.

Естественное инфицирование кур орнитозом и тем более острая форма инфекции наблюдаются реже, чем у других видов домашних птиц, а гибель описана главным образом среди цыплят. Экспериментально инфекцию у кур можно вызвать при разных способах заражения (включая алиментарный и интратрахеальный). При алиментарном способе заражения половозрелых птиц обычно инфекция клинически не проявляется, но из органов возбудитель реизолируется.

Среди домашних птиц индейки наиболее восприимчивы к возбудителю орнитоза как в естественных, так и в экспериментальных условиях. Значительная гибель их также отмечается среди молодняка, но и среди половозрелых птиц часто наблюдается острая форма инфекции и затем длительное носительство. Индейки служат источником наиболее тяжелой формы орнитоза (США) среди лиц, занятых уходом и особенно убоем и обработкой (индеек) на птицефабриках.

Таким образом, орнитоз птиц — это кишечная инфекция с характерным поражением органов брюшной полости с выделением возбудителя во внешнюю среду с экскрементами и реже с носовой слизью. Возможно инфицирование птиц и аэрогенным путем. Очевидно, в полевых условиях инфицирование птиц может происходить одновременно этими (двумя) путями. Но наиболее чувствительными являются клетки кишечника и паренхиматозных органов, где и происходит первичная локализация и накопление инфекционного агента. Вторичная локализация возможна и в органах дыхания, но в значительно меньшей степени и, главным образом, при клинически выраженной тяжелой форме болезни. При латентной инфекции возбудитель годами сохраняется в органах брюшной полости — именно эти птицы и служат основными хранителями возбудителя.

В настоящее время орнитоз выявлен более чем у 130 видов птиц из 19 отрядов 28 семейств, т. е. все виды могут служить источником инфекции. Большинство указанных видов имеет широкий ареал, а виды, относящиеся к «тропическим», завозятся почти во все страны. В питомниках и в природе среди волнистых попугайчиков (*Melopsittacus undulatus*) широко распространена латентная форма пситтакоза. В США важнейшим источником пситтакоза являются волнистые попугайчики. При лабораторном обследовании птиц, купленных в магазинах и у частных лиц, возбудитель орнитоза был изолирован у 119 из 190 попугайчиков, а при обследовании птицевладельцев у 33 человек из 48 обнаружены были антитела и симптомы перенесенной инфекции.

Широкая торговля волнистыми попугайчиками (особенно в Европе) способствовала инфицированию и других видов птиц в общих птичниках. Именно поэтому в Англии законодательством по борьбе с пситтакозом запрещается содержать волнистых попугайчиков в общем помещении с другими птицами. В одной из стран Западной Европы за 6 лет было официально зарегистрировано 365 случаев пситтакоза в результате заражения от волнистых попугайчиков, при этом смертность достигала 20%.

Среди разных видов птиц восприимчивость к возбудителю орнитоза неодинакова. В 1938 г. в лесах Южной Америки была массовая гибель попугаев king parrot и grimson rasella, виды наименее чувствительных попугаев оставались здоровыми. Разную степень чувствительности (пород) наблюдали и среди голубей; в Южной Австралии почтовые голуби более чем в 50% случаев были поражены орнитозом, а индийские и хохлатые на той же территории не были инфицированы. Слабо инфицированы были здесь и домашние птицы.

Насколько широко может быть рассеяна инфекция с участием птиц одного отряда (попугаев) при отсутствии ветеринарного контроля, свидетельствует эпидемия пситтакоза 1929—30 гг., охватившая двенадцать стран Европы и Америки.

Заболевания начались (в 1929 г.) в Кордове (Аргентина), а затем их регистрировали по пути следования торговцев попугаями. Завоз больных попугаев вызвал, очевидно, рассеивание инфекции и среди других видов птиц в местных питомниках и птичниках. Этим можно объяснить почти синхронные заболевания среди людей, вспыхнувшие в 34 городах стран Европы и Америки. Случаи пситтакоза или отдельные эпидемические вспышки были описаны и раньше, начиная с 1877 г.; все они также были связаны с попугаями, содержание которых с декоративной целью было весьма распространено.

Сравнительно крупная вспышка была в 1892 г. в Париже после завоза через Буэнос-Айрес партии зараженных попугаев из бразильских лесов. Очевидно, эпидемию 1929—1930 гг. можно считать результатом кульминации в распространении инфекции среди птиц при полном отсутствии карантина и специальных санитарных мероприятий.

Стойкость очагов этой инфекции в природе и в птицеводствах объясняется механизмом сохранения и распространения возбудителя среди птиц. Острое течение инфекции и значительная гибель (до 30—50%) наблюдается обычно среди молодняка до 6—8-месячного возраста. У большинства выздоровевших птиц длительное время остается латентная инфекция, возбудитель локализуется в паренхиматозных органах и периодически выделяется с экскрементами. От таких латентно-инфицированных самок в гнездах заражаются птенцы, которые затем в общей стае инфицируют здоровый молодняк, и весь процесс повторяется вновь. Обострение латентной инфекции у самок приводит к генерализованной инфекции и интенсивному выделению возбудителя во внешнюю среду (с экскрементами и носовой слизью), что более выражено в период яйцекладки, но особенно при высиживании птенцов.

Такой механизм инфицирования является закономерным не только для диких, но и для домашних птиц. Большая чувствительность к инфекции и высокая зараженность молодняка, а также его роль в инфицировании человека впервые была доказана во время эпидемических вспышек так называемой «атипичной пневмонии» среди населения на Фарерских островах. Источником инфекции были птенцы глупыша.

Виды птиц, более резистентные к орнитозу, являются как бы «хранителями» этого возбудителя, а виды высокочувствительные служат своеобразным «индикатором» инфекции. Так, рисовки, или яванские воробьи (*Munia erythrorhynchos*) — не только птенцы, но и половозрелые особи заболевают и погибают в 90—95% случаев. Поэтому этих птиц многие птицеводы специально содержат в питомниках попугаев для обнаружения носителей инфекции.

В настоящее время почти во всех странах установлены карантинные мероприятия, касающиеся главным образом импорта попугаев и других видов «тропических» птиц, которые включают и лечение птиц в пути антибиотиками. В результате опасность распространения орнитоза от этих видов значительно снижена. Периодически заболеваемость пситтакозом повышается, как это наблюдалось в ФРГ в 1972—1973 гг., в результате нарушения «карантинных» правил. Но заболеваемость орнитозом в результате инфицирования от домашних птиц и голубей не снижается во всех странах, и периодически отмечают вспышки в коллективах птицеобрабатывающих предприятий.

В природе резервуаром этой инфекции, или «хранителем»-возбудителя, являются дикие птицы — массовые виды, ведущие колониальный образ жизни и главным образом птицы водолюбивые.

Учитывая большое число видов птиц — возможных источников инфекции, их широкое распространение, а также возможность заноса возбудителя по пути миграции на территории весьма отдаленные от природных и эндемичных очагов инфекции, следует считать орнитоз потенциально опасной инфекцией.

Примером могут служить вспышки и вторичные очаги орнитоза, которые возникли в птицеводствах Завидовского района через год после их организации на берегу Волги, вблизи от гнездовий диких уток и колоний чаек.

Заболевание человека орнитозом в результате заражения от голубей впервые было описано Майером (Mayer) в 1941 г., когда из шести заболевших один умер. Тогда же Майер писал, что «многочисленные голубятни представляют собой резервуар возбудителя орнитоза значительно больший, чем все питомники попугаев вместе взятые». Для больших городов это определение остается правильным и до настоящего времени, а зараженность голубей (особенно сизых) в отдельные годы достигает высоких цифр (60—80%).

Источником инфекции (при этом болезнь протекает нередко в тяжелой форме) являются в основном домашние птицы. Среди рабочих консервных заводов по обработке индеек (США) во время вспышек орнитоза летальность достигала 15%, а выделенный от индеек штамм возбудителя оказался более вирулентным, чем многие штаммы, выделенные от попугаев. Рядом зарубежных авторов описаны случайные заражения орнитозом от диких птиц: так, заболели двое детей, подобранных труп иволги, и трое взрослых, делавших чучело этой птицы. Заболевание молодой женщины окончилось летально. Заболел человек, подобранный больную чайку. Описано тяжелое заболевание в результате поклевки совы. Источником инфекции служили также фазаны. Но самая тяжелая вспышка орнитоза — в штате Луизиана, которая была описана как «пневмония Луизиана», возникла вследствие заражения (в семье охотника) от белой цапли, а все последующие случаи заболеваний были контактными: из 19 заболевших умерло 8 человек.

Зараженность чаек орнитозом была описана многими авторами. На восточном Мурманском побережье в районе птичьих базаров (острова Айновы, Харлов, Кувшин) зараженность орнитозом была выявлена у 18% морских и серебристых чаек; было показано, что чайки осуществляли занос инфекции на птичьи базары в колонии моевок и кайр.

Распространение орнитоза водными птицами может иметь большое эпидемиологическое значение, особенно на территориях зимовок, гнездовий и линьки, где возможен контакт дикой птицы с домашней и формирование вторичных очагов орнитоза. Мы провели обследование диких уток и цапель в районе зимовок на Каспии (Кызылагач), а затем на Волге в районе их гнездовий. На Каспии была установлена зараженность орнитозом кряквы, шилохвосты, гоголя и малой белой цапли. Из этого района, как известно, значительная часть водоплавающих мигрирует на гнездовья по Волжскому водному пути, где в отдельных районах наблюдается их скопление. Одним из наиболее крупных районов гнездовья является Шошинский плес (Калининская обл.), где приурочены пути пролета 69 видов водоплавающих и связанных с водой, из них 46 видов птиц остаются на гнездовьях. Изучение в этом районе зараженности водных птиц представляло интерес еще и потому, что здесь на берегу Волги были организованы два крупных птицеводства («Завидово» и «Красный Луч») с миллионным поголовьем уток. Уже через год в этих хозяйствах возникла вспышка, во время которой переболело 30% птичников утиных ферм. В этом районе у 18 и 22 гнездящихся видов водных птиц в 24% были выявлены специфические антитела, а у чаек ближайших колоний в 32% случаев. Возбудитель орнитоза был изолирован от кряквы, чирка и от домашнего утенка. В соответствии с биофенологическими данными в этом районе контакт диких водоплавающих и чаек с домашними утками мог происходить в период прилета с начала апреля, затем после вывода птенцов — в июле и вплоть до отлета (в октябре). В

период валовых 'пролетов дикой птицы — весной и осенью — огромные стаи останавливаются на кормежку в непосредственной близости от домашних уток, откуда инфекция была занесена затем с домашними утками на мясокомбинат в г. Калинин и на птицекомбинат г. Москвы.

Далекie пути миграции диких птиц способствуют заносу инфекции на территории, весьма отдаленные от очагов инфекции.

В местах зимовок и особенно гнездовий птицы не только контактируют с видами, прилетающими из эндемичных очагов орнитоза, но и образуют с ними общие колонии. Например, серебристая чайка в нашей стране на Мурманском побережье образует общие колонии с клушей (*Larus fuscus* L.) и глупышами (*Fulmarus glacialis*), а на Фарерских островах и в Исландии — с буревестниками (*Puffinus puffinus*), которые неоднократно служили источниками инфекции во время вспышек орнитоза на Фарерских островах, в Исландии и Гренландии, где местное население питается мясом птенцов этих птиц. В Англии, Ирландии, на Шотландских и Оркнейских островах от всех этих видов неоднократно выделяли возбудители орнитоза. На этих островах во время эпизоотии орнитоза в 1947—1950 гг. была высокая летальность среди глупышей, зараженность птенцов достигала 70%, а от клуш, гнездящихся в этих местах, также был изолирован возбудитель.

На территории российского Севера, в районе заповедника «Семь островов» (в Мурманской области) орнитоз был установлен у кайры и моевки, с которыми серебристые чайки контактируют на птичьих базарах, образуя смешанные колонии, при этом показана роль чаек в заносе инфекции. Таким образом, «обмен» возбудителем может быть двусторонним и многократным. Возможно, в формирование природных очагов орнитоза, кроме птиц, включаются также грызуны. Нельзя полностью исключить участие и эктопаразитов птиц, а также эктопаразитов, общих для грызунов и птиц. Описано выделение возбудителя орнитоза от краснотелковых клещей, собранных с глупышей в районе эпизоотии, от клещей, собранных с индеек, больных орнитозом, и от куриных пухоедов. Несмотря на то, что авторы не установили накопление и сохраняемость возбудителя в организме клещей, эти данные заслуживают внимания. В 1970—1971 гг. в нашей лаборатории экспериментально было установлено, что аргасо-йе клещи (*Argas persicus*, *O. coniceps*), паразитирующие на птицах, восприимчивы к возбудителю орнитоза при заражении парэнтерально и при кормлении (на зараженных куриных эмбрионах). Возбудитель накапливался и сохранялся в организме клещей в течение 6 месяцев (срок наблюдения). Зараженные клещи при кормлении на цыплятах передавали им инфекцию. Роль эктопаразитов грызунов, восприимчивых к орнитозу, не изучалась. В плане исследований природных очагов орнитоза имеет значение и изучение роли хищных птиц, способствующих, возможно, рассеиванию инфекции среди грызунов за счет контактов и обмена эктопаразитами. Из хищников орнитоз был установлен у камышового луны в юго-восточном Азербайджане. Следует иметь в виду и возможность «смешанной» инфекции или сочетанных очагов. Так, от утки кряквы (Калининская обл.) и от тонкоклювой кайры (Мурманская обл.) изолированы штаммы, содержащие возбудителей орнитоза и клещевого энцефалита. Инфицирование человека от птиц происходит путем прямого переноса возбудителя от больных или павших птиц при соприкосновении с ними; путем не прямой передачи — через воздух — инфицированных пылевых частиц, пуха или капель носового секрета, экскремента. Поскольку заболеваемость орнитозом обусловлена контактом с больной птицей — источником инфекции и условиями деятельности человека (забой и обработка; товарной птицы, уход за птицами в хозяйстве, содержание птиц дома, охота и т. д.) сезонность заболеваний может быть несколько различной. Инфицирование от голубей происходит в холодное время года, но чаще — ранней весной, в феврале-марте во время вышлода птенцов, когда самку с выводком переносят в теплое помещение. У попугаев вышлод птенцов в декабре когда и возможно инфицирование людей. При этом переболевший молодняк остается до 6—8-месячного возраста потенциально опасным как

источник инфекции. Поэтому в карантинных правилах США запрещается завоз попугаев моложе 8 месяцев: В хозяйствах домашних птиц эпизоотии орнитоза возникают период массового разведения молодняка.

СВЯЗИ ПТИЦ С БАКТЕРИАЛЬНЫМИ БОЛЕЗНЯМИ

Эпидемиология располагает многочисленными сведениями о широких экологических связях бактерий и спирохет с птицами. Это подтверждается как фактами естественного носительства птицами ряда микроорганизмов, так и наличием в сыворотках птиц антител к ним. Несмотря на это, роль птиц в эпидемиологии ряда бактериальных зоонозов дискуссионна, так как основным и массивным источником инфекции являются дикие и домашние млекопитающие. В настоящей главе рассмотрены материалы, касающиеся экологических связей возбудителей бактериальной природы и лептоспир с птицами. Вовлечение птиц в эпизоотический процесс происходит двумя путями. Первый путь — через паразитирование кровососущих членистоногих, общих для птиц и млекопитающих, — резервуара возбудителя. Птицы являются прокормителями многих видов иксодовых клещей и таким образом могут способствовать не только поддержанию очага, но и диссеминации возбудителя в природе, перенося инфицированного переносчика на большие расстояния. Второй путь — алиментарное заражение в результате контакта с больными животными и их выделениями.

Сальмонеллезы

Сальмонеллезы — клинически сходные острые инфекционные болезни людей, млекопитающих животных и птиц, характеризующиеся поражением кишечного тракта и вызываемые бактериями рода *Salmonella*.

В настоящее время род *Salmonella* представлен примерно 1200 серологическими типами. Это короткие грамотрицательные палочки с закругленными концами, факультативные аэробы, спор и капсул не образуют. Сальмонеллез вызывается *S. typhi* *murium*, а также *S. dublin*, *S. anatum*, *S. enteritidis*, *S. gartneri*, *S. gallinarum* и др. (130 серотипов). Сальмонеллезом болеет преимущественно молодняк водоплавающих птиц и кур. Широкое распространение среди домашних и диких птиц имеет аризоноз, вызываемый *Arizona hinshawii*, описаны заболевания людей.

Возбудитель сальмонеллеза чрезвычайно устойчив к неблагоприятным факторам внешней среды: выживает в помете птиц от 90 до 210 дней, на предметах внешней среды — до 3,5 месяцев, в почве — до 120 дней, на загрязненной скорлупе в инкубаторе — до 24 дней, в замороженных тушках птиц до 2—3 лет.

Источником сальмонелл могут быть грызуны, сельскохозяйственные животные, птицы. В естественных условиях к сальмонеллезу наиболее восприимчивы птенцы уток, гусей и голубей возрастом до 2,5 месяцев. Цыплята болеют реже. На одной из больших птицефабрик показано, что куры заражены сальмонеллезом в 4,7%. Пути заражения птиц — алиментарный, аэрогенный и трансвариальный.

Туляремия

Туляремия — острая инфекционная болезнь с разнообразным клиническим течением (бубонная, абдоминальная, легочная и другие формы). Возбудитель заболевания — *Francisella tularensis*. Известны три географические расы возбудителя — неоарктическая, голарктическая и среднеазиатская. Возбудитель туляремии обладает полиадаптивными свойствами и паразитирует у широкого круга животных, передается человеку. Способен длительно сохраняться во внешней среде, особенно при низких температурах. Наиболее

устойчив к воздействию внешних условий микроб голарктической расы, который сохраняется в речной воде — до 9 месяцев, во льду — до 10,5 месяцев, в зерне и соломе — 6 месяцев, в замороженных трупах павших грызунов — 6 месяцев. В естественных условиях туляремийный микроб обнаружен в воде ручьев и колодцев, на соломе и т. п. Туляремия — хорошо изученный зооноз, данные о котором обобщены в монографиях и руководствах. Основным резервуар инфекции в естественных условиях — грызуны и зайцеобразные. Оценка участия птиц в эпизоотическом процессе при туляремии противоречива.

Как отмечает К. А. Дорофеев [1971], к туляремии восприимчивы птицы многих видов. Однако из мировой литературы известна естественная зараженность только 15 видов птиц: коршуна *Milvus korshun*, голубя *Columbia sp.*, глухаря *Tetrao urogallus*, рябчика *Tetrastes bonasia*, перепела *Coturni: coturnix*, водяной курочки *Gallinula chloropsis*, коростеля *Cre: cregg*, крачки обыкновенной *Sterna hirundo*, речной чайки *Larus: ridibundus* и домашней курицы; в Канаде: воротничкового рябчика *Bonasa umbellus*, *Colinus coturnix*, фазана *Pediacetes phasianellus*, степного тетерева *Centrocercus urophasianus*, филин *Bubo virginianus*, чайки *Larus pipixcan*. Восприимчивость и инфекционная чувствительность птиц к туляремии изучены недостаточно. Воробьи, сороки, вороны куры малочувствительны к подкожному и алиментарному заражению. Не удалось заразить туляремией филина *Bubo Virginianus* и сипа белоголового *Gyps fulvus* путем скармливания тушек погибших от туляремии животных, а также перепела и кеклика *Alectoris graeca* через укус инфицированных комаров. При заражении большими дозами были успешно инфицированы цесарки и куропатки, у которых развивалось смертельное заболевание, но куры, индейки, утки, гуси, голуби и перепелки были устойчивы к заражению.

Некоторые авторы при заражении массивными дозами наблюдали гибель воротничкового рябчика и перепелки и устойчивость кур, фазанов и голубей. Куриные и воробьиные сохраняют возбудителя от 26 до 60 дней.

В естественных условиях туляремия у птиц изучена мало. В США было высказано предположение, что туляремийная инфекция может явиться причиной колебания численности промысловых птиц — воротничкового рябчика и фазана. В результате обследования бактерионосительство было установлено у 3% внешне здоровых птиц.

На основании анализа вспышек туляремии многие исследователи приходят к выводу, что зараженность туляремийным микробом птиц наблюдается в эндемических очагах инфекции, где протекает эпизоотия среди грызунов. Так, установлена зараженность коростеля *Срег срег*, крачки обыкновенной *Sterna hirundo* и перепела в очаге туляремии во время эпизоотии среди водяных полевок. Описано заболевание туляремией у кур в условиях эпизоотии среди полевок и домовых мышей. Пути заражения птиц туляремией — алиментарный, контактный через поврежденную кожу и слизистые оболочки и трансмиссивный. Из них наиболее трудно подтвердить последний, однако, например, в одном из эндемичных очагов в Белоруссии отмечена одновременная зараженность туляремией водяных курочек и клещей *D. pictus*, в США — кур и клещей *Hyalomma circumborina*.

Н. Г. Олсуфьев и Т. Н. Дунаева [1970] считают, что вовлечение птиц в эпизоотический процесс, как рыб и земноводных, носит случайный характер и не оказывает влияния на поддержание очаговости туляремии. Г. Я. Синай и И. М. Раппопорт полагали, что несмотря на то, что птицы болеют туляремией редко, они могут переносить возбудителя на большие расстояния, в том числе переносить и инфицированных клещей.

В пользу мнения о диссеминации туляремийной инфекции птицами свидетельствуют данные последних лет об участии хищных птиц в этом процессе. Хищные птицы туляремией не болеют и отвечают на заражение только образованием антител. В условиях эксперимента

очищение зоба и желудка от микроба происходит в течение суток. Однако, питаясь избирательно большими грызунами и отрывая непереващенные остатки зверьков из зоба, они тем самым могут рассеивать инфекцию по территории. Как показали В. П. Доброхотов и И. С. Мещерякова, туляремийный микроб выживает в отрывке (погадке) после почти суточного пребывания в зобе птицы. Применяв реакцию нейтрализации антител, позволяющую обнаруживать живые и убитые микробные клетки и специфический антиген, удалось показать, что хищные птицы во время эпизоотии среди грызунов вовлекаются в эпизоотический процесс при туляремии.

В лабораторных условиях разработан метод выявления туляремийного возбудителя или его антигена в погадках хищных птиц (обыкновенного канюка *Buteo buteo*, обыкновенной пустельги *Falco tinnunculus* и чеглока *F. subbuteo*). После кормления птиц инфицированными белыми мышами титр в погадках, исследованных в реакции нейтрализации антител, был равен 1 :8— 1:256.

Исследование погадок в полевых условиях показало широкое вовлечение хищных птиц в эпизоотический процесс. Так, погадки канюка-зимняка *B. lagopus* содержали туляремийный антиген в 27% (Московская обл.). При обследовании очагов туляремии в Тульской обл. в 1969—71 гг. было собрано 1490 погадок мохноногих канюков и антиген туляремийного микроба обнаружен в 173 погадках из 11 районов области. В Новосибирской и Омской областях установлено наличие антигена туляремийного микроба в погадках канюков, сов, луней, пустельги, чеглока, кобчика, грачей, ворон, галок. В год, предшествующий эпизоотии, положительные результаты в погадках были найдены в 2,8%, а во время разлитой эпизоотии — в 21,1%. В очаге Ставропольского края было исследовано 3111 погадок хищных птиц, среди которых было 2,7% положительных. На основании приведенных данных можно заключить, что вовлечение птиц, в частности хищных, в эпизоотический процесс при туляремии гораздо шире, чем предполагали ранее.

Чума

Основной резервуар возбудителя чумы в природных условиях — дикие грызуны семейств беличьих, хомякообразных и мышей, а переносчики возбудителя — многие виды блох этих животных.

Вопрос о роли птиц в эпизоотическом процессе при чуме или вообще не ставится, или решается отрицательно. Но, по мнению Е. Н. Павловского и К. Н. Токаревича [1966], вовлечение птиц в эпизоотический процесс может происходить двоякими путями — через блох или в результате поедания птицами больных грызунов в очагах. Эта точка зрения находит подтверждение. Имеются единичные сведения о выделении чумного микроба от птичьих блох. Культура чумного микроба выделена в Калифорнии в очаге чумы от птичьих блох *Echidnophaga gallinacea*, снятых с нездающейся в норах совы *Speotyto cunicularia*. Тот же вид, и птичьих блох обнаружен на сусликах. Вопрос о переносе блох птицами был поставлен в 1936 г. А. М. Сергеевым. Он указал, на каменке *Oenanthe oenanthe* были найдены блохи диких грызунов, содержавшие чумного микроба. Каменка устраивает гнезда на земле, в старых норах грызунов, в камнях, сложенных у дорог вблизи жилья.

Предполагается потенциальная возможность переноса чумного микроба хищными птицами. Имеется описание вспышки чумы у людей, во время которой возникло 27 летальных случаев легочной формы болезни, в которой, по-видимому, была повинна хищная птица. Заболевшая первой женщина посетила покинутую землянку, в дымоходе которой находилось гнездо хищной птицы. Вокруг гнезда были найдены остатки грызунов, у которых бактериологически установлена чумная эпизоотия. В дальнейшем роль хищных птиц в диссеминации антигена чумного микроба, а возможно, и живого возбудителя, показана при

исследовании погадок. В результате пятилетнего изучения природных очагов чумы в Горном Алтае в 1970—1974 гг. В. Г. Климов с сотрудниками исследовали 2408 погадок хищных птиц, в 0,4% которых была выявлена фракция 1 чумного микроба. Там же у 1,05% каменки-плюсуны были найдены антитела к возбудителю чумы. В цикле полевых и экспериментальных исследований была показана существенная роль каменки *Oenanthe isabellina* в сохранении и распространении чумного микроба. В Туве и Монголии были обследованы погадки сокола-балобана в РПГА с чумным антительным эритроцитарным диагностикумом и РНА с антигенным эритро-цитарным диагностикумом. Обнаружено 3 положительных погадки из 3974 обследованных. В Туркмении найдено 22 положительных погадки хищных птиц из 3974 исследованных. По-прежнему, как и при туляремии, исследование погадок хищных птиц является демонстративным методом, подтверждающим немаловажную роль хищных птиц в рассеивании чумного микроба.

Для окончательного определения роли хищных птиц в эпизоотическом процессе при чуме необходимы исследования по срокам выживаемости чумного микроба в погадках.

Бруцеллез

Возбудитель бруцеллеза — мелкие неподвижные грамотрицательные бактерии *Brucella melitensis*, *Br. abortus* и *Br. suis* хорошо сохраняются во внешней среде при относительно низких температурах, выживают в почве, в выделениях животных. Бруцеллы сохраняются в молоке до 10—40 дней, в шерсти — до 3—4 месяцев, в почве — до 100 дней, в воде — до 150 дней.

Источник бруцеллезной инфекции в природе — больные животные, выделяющие бруцелл с молоком-, мочой, испражнениями, выделениями из родовых путей. Огромное количество возбудителя содержится в абортанном плоде, околоплодной жидкости, плаценте.

Наиболее опасен для человека бруцеллез козье-овечьего типа. Возбудитель бруцеллеза крупного рогатого скота менее заразителен для человека и заболевания им единичны. К бруцеллезу восприимчивы также многие дикие млекопитающие и птицы, они заражаются бруцеллами всех трех видов. Высокая инфицирующая способность бруцелл и их выживаемость во внешней среде способствуют диссеминации бруцеллеза в природу.

Бруцеллез у птиц установлен главным образом в хозяйствах, где имелись больные сельскохозяйственные животные. Такие данные известны из ряда стран Европы и из США и касаются в основном домашних и синантропных птиц. Была серологически установлена зараженность воробьев, отловленных на ферме, где имелись больные бруцеллезом коровы. Бактериологически и серологически установлена зараженность бруцеллезом серой вороны и грача. В эксперименте показана восприимчивость к бруцеллезу кур, цесарок, индеек, голубей, фазанов, гусей, уток, голубей, зябликов и певчих дроздов. Больные бруцеллезом куры выделяют бруцеллы до 3 дней. Обнаружены бруцеллы в помете кур в условиях эксперимента. Бруцеллы, выделяемые экспериментально зараженными курами и голубями, оставались вирулентными.

Описаны случаи заражения людей от птиц. Кларк (Clark) считает воробьев возможным источником бруцеллеза в Англии. Л. С. Курицкая описала заболевания бруцеллезом у работников птицефермы. При серологическом обследовании персонала установлено 8% положительно реагирующих.

Псевдотуберкулез

Псевдотуберкулез в его эпидемической форме — острое инфекционное заболевание с циклическим течением, характеризующееся лихорадкой, интоксикацией, скарлатиноподобной сыпью и симптомами поражения желудочно-кишечного тракта, печени и суставов. Возбудитель — *Yersinia pseudotuberculosis* — грамотрицательная палочка с закругленными концами, растет на скошенном агаре. Возбудитель псевдотуберкулеза способен длительно сохраняться во внешней среде, а при особенно благоприятных условиях температуры и влажности — размножаться и накапливаться. Размножается при $+4—16^{\circ}$ и комнатной температуре в речной и водопроводной воде. Резервуаром возбудителя в природе являются грызуны. На Дальнем Востоке псевдотуберкулез установлен у 13 видов грызунов — серой и черной крысы, домового, лесной и полевой мыши, восточной красной и красно-серой полевки, ондатры, белки, бурундука и др., у некоторых насекомоядных, хищных.

Вспышки заболеваний людей наблюдаются во время одноименной эпизоотии у грызунов. Путь передачи — алиментарный, через пищевые продукты, загрязненные выделениями больных грызунов. После описания болезни и выделения возбудителя псевдотуберкулез установлен в Сибири, в некоторых районах европейской части страны, а также в Монголии. Птицы заражаются псевдотуберкулезом алиментарным и контактным путем от больных птиц или грызунов. К возбудителю псевдотуберкулеза восприимчивы воробьи и канарейки, куры, голуби, индейки, лебеди, тулканы и другие (более 44 видов). В естественных условиях псевдотуберкулез наблюдается у цыплят, кур, индеек, голубей, фазанов, канареек, лебедей, уток, тулканов, черных дроздов, японских синиц и ряда других птиц. На Дальнем Востоке псевдотуберкулез описан у 20 видов птиц, в том числе у городской и береговой ласточек, дрозда, вороны, орлана. На северо-западе Монголии в 1973 г. описаны эпизоотии в популяции городской ласточки. Выделены штаммы возбудителя от птиц и их эктопаразитов, а также от домовых мышей. Заболеваний людей не отмечено, хотя ранее они имели место. Штаммы от птиц, эктопаразитов и мышей были идентичны выделенным от людей. Разлитые эпизоотии псевдотуберкулеза описаны среди популяции городской ласточки в Хабаровске.

Листерияоз

Листерияоз — острое инфекционное заболевание млекопитающих и птиц, характеризующееся поражением центральной нервной системы и явлениями септицемии. Заболевания людей носят профессиональный характер, возбудитель передается им алиментарным путем через молоко или в результате контакта с больными животными при уходе за ними. Возбудитель заболевания — *Listeria monocytogenes* — полиморфная грамположительная палочка с закругленными концами, обладающая слабой подвижностью. Растет на обычных питательных средах. Чрезвычайно устойчива во внешней среде, способна размножаться в мертвых тканях при низкой температуре. Выживает в почве до 1 года, в воде — 75 дней, в отрубях, овсе при $+15—20^{\circ}$ до 118 дней, в мясе — костной муке — до 134 дней, на пухе и пере — до 75 дней, на поверхности яиц — 91 день, в помете птиц — 161 день, на стенах помещений — 209 дней. Источник инфекции в природных условиях — дикие млекопитающие, в основном грызуны, и птицы. Заражение происходит аэрогенным, алиментарным путем и через поврежденную кожу и слизистые оболочки. Листерияозом болеют куры, утки, индейки, голуби, канарейки, попугаи. Описаны как спорадические заболевания, так и эпизоотии. Значительная энзоотия листерияоза наблюдалась среди гусей в Новосибирской области, в результате которой погибло почти все поголовье. Идентичные штаммы выделены от обыкновенной и водяной полевки.

Пятнистая лихорадка Скалистых гор

Пятнистая лихорадка Скалистых гор — остролихорадочное заболевание различной тяжести, вызываемое *Rickettsia rickettsii*. Протекает с сыпью и без первичного аффекта. Характеризуется высокой летальностью, достигающей 66%. Заболевание было описано в 1890 г. в США в штате Орегон местным врачом. Возбудитель из крови больного и из клещей выделен в 1906 г. Риккетсом (*Ricketts*) в штате Монтана. Около двух десятилетий считали, что пятнистая лихорадка распространена только в северо-западных районах США. В настоящее время ее регистрируют во всех штатах, кроме Мэн и Вермонт. Распространена она также в Канаде, Мексике, Колумбии, Бразилии. Пятнистая лихорадка Скалистых гор — облигатно-трансмиссивная природно-очаговая инфекция. Основным источником и переносчиком возбудителя — иксодовые клещи родов *Dermacentor*, *Haemaphysalis*, *Ixodes*, *Amblyomma*, *Rhipicephalus*.

У клещей установлена трансвариальная и трансфазовая передача инфекции. Человек заражается в результате присасывания естественно инфицированного клеща. Основные переносчики возбудителя пятнистой лихорадки Скалистых гор — клещи *D. andersoni*, *D. variabilis*, *A. maculatum*, *Rh. sanguineus*. Болеют люди всех возрастов и обоих полов. Заболевания наблюдаются весной вслед за пиком численности переносчиков.

Дополнительный резервуар возбудителя в природе — некоторые млекопитающие (мелкие грызуны и зайцеобразные). В циркуляцию возбудителя вовлекаются и другие прокормители разных фаз клещей. Для половозрелых клещей это олени, коровы, лошади, собаки.

Роль птиц в циркуляции возбудителя пятнистой лихорадки Скалистых гор неясна. Многие виды птиц участвуют в прокормлении одного из переносчиков возбудителя пятнистой лихорадки в юго-восточных штатах США и в Мексике — *A. americanum*. Это — перепела, индейки и некоторые домашние птицы. Другой вид, очень широко распространенный от Аляски до Аргентины — *H. leporis-palustris* — также в стадии личинок и нимф кормится на птицах, особенно на куриных и воробьиных. Некоторые виды птиц обильно заклещевлены. По данным некоторых американских авторов, показатель заклещевленности куропатки равен 905, а на некоторых особях вида находили до 12 000 личинок нимф *H. leporis-palustris*. Эти факты свидетельствуют о том, что птицы могут вовлекаться в циркуляцию *R. rickettsii* в природных очагах. Это предположение доказано еще недостаточно, но уже имеется ряд исследований о наличии у птиц в природных очагах антител к *R. rickettsii*.

Проведен специальный опыт заражения нескольких видов птиц с целью изучения их восприимчивости к *R. rickettsii*, а также возможности антителиобразования к этому возбудителю. *R. rickettsii* (штамм R) были заражены следующие виды птиц: *F. sparverius*, *B. jamaicensis*, полевой лунь *Circus cyaneus*, ворон *C. corax*, сорока *P. pisca*, сизый голубь *C. livia*, обыкновенный фазан *Ph. colchicus* и цыплята породы леггорн. Предварительное титрование взвеси риккетсий на голубях выявило показатель инфекционной фазы для них. Сорок голубей обследованы на 1, 2, 4 и 6-й неделе после заражения. Для этого в биопробах на морских свинках были исследованы сердце, легкие, печень, селезенка, почки и мозг. Риккетсий были обнаружены во всех тканях на 1-й неделе и во всех, за исключением сердца и легких, на 2-й неделе. Все пробы, взятые на 4-й и 6-й неделе, были отрицательными.

Риккетсиemia у птиц была исследована на цыплятах. Пять пятимесячных цыплят были заражены *R. rickettsii* в дозе 10^6 ELD₅₀ и затем проверены на риккетсиению в течение 14 дней с 48-часовыми интервалами. Риккетсий были выделены из крови первого цыпленка на 6, 8 и 10-й дни, от второго — на 6-й день, от третьего — на 8-й день и от четвертого — на 10-й день. От пятого цыпленка выделить риккетсий не удалось. У шестимесячных фазанов

риккетсиемия была отмечена на 6 и 10-й дни в результате заражения в дозе 10^* и более ELD_{50} . У взрослых 30-месячных фазанов в результате заражения в дозе 10^* ELD_{50} риккетсиемия была на 4, 6, 10, 12, 14 и 16-й, а в дозе 10^6 — на 4, 6, 8, 10, 11-й дни после заражения.

У голубей риккетсиемия (от дозы 10^7 ELD_{50}) была на 2, 4, 6, 10, 12, 14 и 16-й дни после заражения. Ни один из исследованных видов птиц, кроме голубей, не формировал комплемент-связывающих антител. У большинства голубей антитела в титрах 1 :32 и 1 :28 начали определяться на 2-й неделе после заражения. Максимальный титр 1 :256 был найден между 3-й и 5-й неделями после заражения. Антитела у части голубей не определялись уже на 6-й неделе, у некоторых голубей они были и после 12-й недели. Один голубь оставался серопозитивным до 25-й недели. Антитела были также обнаружены у одного полевого луня в титре 1 : 16 и 1 :32 на 2-й и 3-й неделе.

Таким образом, показано, что такие виды птиц, как цыплята, голуби, фазаны восприимчивы к пятнистой лихорадке Скалистых гор, у них наблюдается персистенция риккетсий в течение 2—3 недель, однако антитела, как правило, вырабатываются только у голубей. Подобные наблюдения с указанием на то, что птицы при отсутствии антител могут быть носителями риккетсий, сделаны при лихорадке Ку. Полученные факты должны

приниматься во внимание при изучении роли птиц в экологии пятнистой лихорадки Скалистых гор.

Однако известны также данные, не подтверждающие участия птиц в циркуляции возбудителя пятнистой лихорадки. Так, в водочных районах США распространение заболеваний не совпадает с находками клещей на птицах. Кроме того, серологически установлена высокая зараженность клещей *H. leporis-palustris* "(24 пробы из 72) и *I. dentatus* (5 проб из 40), снятых с птиц в районах на Атлантическом побережье, где пятнистой лихорадки не отмечено. В то же время в другом районе, где показатель заболеваемости пятнистой лихорадкой относительно высок, не удалось выделить возбудителя от тех же видов клещей, паразитирующих на птицах.

Клещевой риккетсиоз (клещевой сыпной тиф Северной Азии)

Клещевой риккетсиоз — облигатно трансмиссивное природно-очаговое заболевание, вызываемое *R. sibirica*. Источник и переносчик инфекции — иксодовые клещи родов *Dermacentor*, *Haemaphysalis*, *Ixodes*, *Rhipicephalus*. Естественным резервуаром возбудителя являются главным образом мелкие млекопитающие. — прокормители иксодовых клещей.

Клещевой риккетсиоз распространен в Армении, Азербайджане, Туркмении, Казахстане, Киргизии, Алтайском, Красноярском, Хабаровском и Приморском краях, Новосибирской, Кемеровской, Омской областях, а также в Монголии, Пакистане, центральной и восточной частях Европы. Диссеминация возбудителя в природе определяется пищевыми связями иксодовых клещей. Многие виды птиц, как и мелкие млекопитающие — носители возбудителя в природе, являются прокормителями клещей.

В Приморском крае (среднее течение р. Уссури) обследованы птицы 35 видов птиц, из которых 15 были прокормителями личиночных и нимфальных фаз развития клещей *D. silvarum* и *H. consinna*. Наиболее заклещевлены птицы, кормящиеся на земле и кустарниках — овсянки, сорокопуты. Однако авторы подчеркнули, что в этих же очагах грызуны заклещевлены в 4,6 раза больше, чем птицы. Серологические исследования в РСК экстрактов из органов (селезенка и печень) и настоя из сердца 226 птиц показали, что 3% проб из внутренних органов и 5,3% проб из сердца реагировали положительно с *R. sibirica*.

Из них 2% проб были взяты от овсянок разных видов. Обнаружены антитела к возбудителю клещевого риккетсиоза у турухтана и обыкновенной кряквы в Ямало-Ненецком автономном округе. При изучении природных очагов клещевого риккетсиоза в Тюменской области найдено, что большее число серопозитивных птиц приходится на подзону осиново-березовых лесов. На севере области в зоне тундры авторы связывают находки антител у диких млекопитающих с перелетными птицами, которые могут заносить в безиксодную зону клещей.

Возможное участие птиц в эпизоотическом процессе при клещевом сыпном тифе подтверждено при успешном экспериментальном заражении голубей. Но наиболее убедительным доказательством участия птиц в циркуляции возбудителя клещевого риккетсиоза было выделение штаммов риккетсий из партии тигровых сорокопутов и от 36 личинок и нимф *H. consinna*, собранных с седоголовых овсянок. Штаммы были идентичны между собой и штаммам, выделенным от больного человека. Приведенный материал свидетельствует о возможном участии птиц в эпизоотическом процессе при клещевом риккетсиозе.

Лихорадка КУ

Лихорадка КУ — остролихорадочная болезнь с многообразными формами клинического проявления, вызываемая *Coxiella burnetii*. В настоящее время известна повсеместно. Возбудитель лихорадки КУ отличается высокой устойчивостью к различным воздействиям внешней среды — температуре, влажности, солнечной радиации; выживает в молоке до 150 дней, в различных выделениях животных, почве, сене, соломе, хлопке, шерсти — от нескольких недель до нескольких месяцев, в фекалиях клещей — до года.

Лихорадка КУ характеризуется природной очаговостью. Благодаря полиадаптивным способностям возбудителя он приспособлен более чем к 40 видам иксодовых и других клещей и свыше 70 видам диких млекопитающих и птиц. Природные очаги лихорадки КУ с древних времен стали основой формирования ан-тропургических очагов, где основным источником инфекции являются коровы, овцы, козы, свиньи, лошади, верблюды и другие сельскохозяйственные животные. Птицы, как дикие, так и домашние, при наличии множественных источников инфекции и благодаря биологическим свойствам возбудителя широко вовлекаются в эпизоотический процесс при лихорадке КУ.

Сведения об участии птиц в эпизоотическом процессе при лихорадке КУ имеются и по другим территориям. В Чехии наличие комплементсвязывающих антител установлено в сыворотках кур, гусей, уток, голубей, индеек, а штаммы риккетсий выделены от обыкновенной горихвостки, белой трясогузки, голубя, ласточки. В Италии комплементсвязывающие антитела к возбудителю лихорадки КУ найдены у голубя. В США в северной Калифорнии антитела найдены в сыворотках у 13% из 307 птиц, обитающих вблизи овцеводческих хозяйств и относящихся к следующим видам: *Cathartes aura*, *Buteo jamaicensis*, *Falco sparverius*, *Columba livia*, *Aphelocoma coerulescens*, *Corvus corax*.

Восприимчивость и чувствительность птиц (гусей, уток, голубей, кур, попугаев, воробьев) к лихорадке КУ показана рядом авторов и в эксперименте. При этом у воробьев риккетсий выделяли из селезенки, почек и испражнений через 32 дня, у кур из селезенки на 14-й день, из почек — на 28-й день и из крови — на 86-й день после заражения.

В наших опытах (И. В. Тарасевич и С. М. Кулагин) были получены противоположные данные: развитие инфекции у кур наблюдать не удалось. Было установлено быстрое очищение организма кур от риккетсий: из крови и почек риккетсии не выделяли уже через 24 часа, из селезенки — через 2 суток после заражения. Как правило, комплементсвязывающие антитела не образовывались, однако показано образование в сыворотках кур неполных антител.

Степень вовлечения птиц в циркуляцию возбудителя лихорадки КУ в природных условиях зависит от многих обстоятельств. С одной стороны, можно отметить, что большинство положительных данных о выделении возбудителя лихорадки КУ от птиц были получены в природных очагах инфекции, где возбудитель одновременно выделяли от широкого круга диких и домашних животных. Но с другой стороны, известны неоднократные поиски естественной зараженности птиц в эндемических очагах инфекции, которые не увенчались успехом. Некоторые чехословацкие исследователи выделили риккетсии только у 3 видов птиц из 17 исследованных в Чехии. Н. И. Федорова с сотрудниками при исследовании 90 голубей в эндемическом очаге в Туркмении не смогли выделить возбудителя. Т. А. Бектемиров с сотрудниками выделили риккетсии от жаворонков и сорокопутов-жуланов в Крыму. В результате пятилетнего исследования очага лихорадки КУ в районе Соленого озера в США, где были выделены штаммы риккетсии от сельскохозяйственных животных и 15 видов диких млекопитающих, получены отрицательные данные по птицам (233 сыворотки и 266 биопроб).

Данные о зараженности *S. burneti* эктопаразитов гнезд птиц свидетельствуют о том, что птицы играют определенную роль в диссеминации возбудителя. Так, известна естественная зараженность клещей *I. lividus* и *H. megaventralis* из гнезд береговой ласточки в Кустанайской обл. и эктопаразитов ласточек *Ornit-liomya biloba* в ЧССР. Птичьи клещи *Dermanyssus gallinae* оказались восприимчивы к заражению возбудителем лихорадки КУ. Штаммы возбудителя были выделены от гамазовых клещей *D. passerinus* и *Stedtonyssus viator* (эктопаразитов воробьев) и аргасовых клещей *Argas reilexus*.

Таким образом, в результате 20-летнего изучения роли птиц в экологии возбудителя лихорадки КУ об этом трудно сделать определенный вывод. Одни авторы (Babudieri) предполагают, что голуби могут явиться источником инфекции для людей. Другие (Raska et Syrucek), а также Derrick, подразделив птиц на экологические категории, делают вывод о значении перелетных птиц (ласточка, обыкновенная горихвостка, белая трясогузка) в эпидемиологии лихорадки КУ. Syrucek et Sobeslavsky, несмотря на доказанную ими трансвариальную передачу *S. burneti* у кур, очень осторожно оценивают свои результаты. Они предполагают, что птицы являются одним из звеньев широко разветвленного эпизоотического процесса.

Ботулизм

Ботулизм — остро протекающая интоксикация, вызываемая *Clostridium botulinum*, *S. botulinum* — спорообразующий анаэроб, широко распространенный в природе, носителями его являются различные сельскохозяйственные животные, грызуны, пти-Цы. Они обсеменяют почву, растительные продукты (солому, фураж, зерно). *S. botulinum*, особенно его споры, чрезвычайно устойчивы к воздействию внешних условий. В воде после уборки трупов павших водоплавающих птиц он сохраняется до 17 дней, в зерне — месяцами. Тем самым создаются условия для заражения здоровых млекопитающих и птиц. Птицы по частоте обнаружения этого микроба стоят на первом месте по сравнению с млекопитающими.

Поедая инфицированный корм, птицы становятся носителями *S. botulinum*. Но, попадая в пищеварительный тракт, бактерии, как правило, не могут вызвать заболевание, так как не находят соответствующих условий для токсинообразования. Однако имеются сведения, что токсин может образоваться в зобе птицы. Болезнь у птиц возникает в результате поедания корма, содержащего достаточное количество токсина, обычно это бывают подмоченные, загнивающие, подвергающиеся самонагреванию продукты.

К ботулизму восприимчивы куры, утки, гуси, лебеди, индейки. В США, Канаде ботулизм отмечен у 36 видов птиц, среди которых сокол, чайка, цапля, черный дрозд. В то же время есть виды, невосприимчивые к ботулизму. Ястреб невосприимчив к 300 тыс.

минимальных смертельных доз токсина для морской свинки. Там же описаны вспышки ботулизма среди кур, уток. От так называемой «западной болезни диких уток» в 30-е годы в США и Канаде погибли десятки и сотни тысяч птиц. Высказано предположение, что ботулизму присуще явление природной очаговости, поскольку массовые вспышки ботулизма среди диких птиц наблюдаются ежегодно в одних и тех же районах США, Канады, Уругвая, где имеются мелкие стоячие болота и прокармливаются тысячи птиц. В воде таких болот, изобилующих растительными остатками, гниющими водорослями, имеется щелочная реакция, и в результате гниения поглощается кислород, что создает благоприятные условия для токсинообразования.

Лептоспирозы

Лептоспирозы — группа заболеваний с природной очаговостью, вызываемых возбудителем *Leptospira interrogans*. Известно более 100 серологических типов патогенных лептоспир, объединенных в 17 серологических групп. Источником лептоспирозной инфекции в природе являются дикие млекопитающие — главным образом грызуны семейств хомякообразных и мышей, некоторые виды хищных и сумчатых. Основным источником инфекции для человека служат домашние животные — свиньи, крупный рогатый скот и собаки. Путь передачи инфекции — водный, так как лептоспиры, обитая в извитых канальцах почек и выделяясь с мочой, обсеменяют воду пресных водоемов, реже — почву, растительность. При этом лептоспиры выживают в воде рек, прудов и озер 5—10 дней (рН 7,5—7,0) в сырой почве — до 3 дней.

Природные очаги лептоспирозов приурочены к болотам, поймам рек и озер, сырым лесам и т. д. Птицы вовлекаются в эпизоотический процесс при лептоспирозах: домашние — заражаясь от сельскохозяйственных животных, и дикие (в основном водоплавающие) — через воду водоемов, инфицированных больными грызунами. Как правило, серологический тип лептоспир, выделяемых от птиц, совпадает с таковыми у основного источника инфекции в исследуемом очаге.

Отмечены вспышки лептоспироза у кур в хозяйствах, где имелся больной скот. У кур, гусей, уток и индеек в таких хозяйствах отмечена положительная реакция агглютинации и лизиса (РАЛ) в 5—10%. Антитела к лептоспирам серотипа *Ромона* обнаружены у гусей в Приморском крае, где были заболевания рогатого скота и свиней лептоспирозом той же серологической группы.

Исследования диких птиц показали, что они, как и домашние птицы, заражаются лептоспирозами. Причастность птиц к эпизоотологии лептоспирозов подтверждается фактами выделения культур возбудителей.

В эксперименте показана восприимчивость к лептоспирозной инфекции у молодых гусиных, воробьиных, голенастых с выделением возбудителя с испражнениями в течение 1—3 месяцев. Многими авторами отмечено, что в условиях эксперимента взрослые птицы устойчивы к заражению. Отмечена устойчивость к заражению у хищных птиц: полевого луны и пустельги, канюка, что объясняется высокой кислотностью желудочного сока.

Некоторые другие бактериальные инфекции

Псевдомониаз. Возбудитель *Pseudomonas aeruginosa* изолирован от канюка *Buteo rufofuscus* и орла *Hieraaetus dubius* [Keymer, 1972].

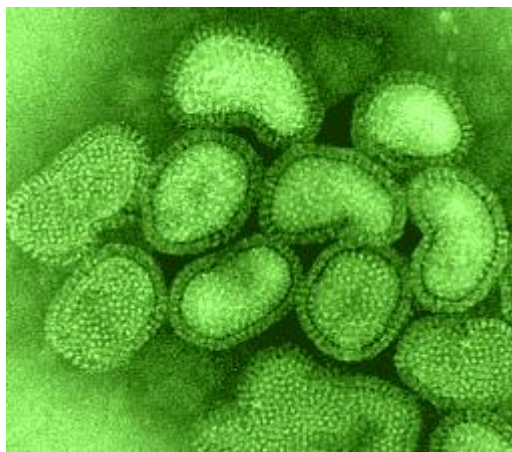
Колибациллез. Кишечная палочка *Escherichia coli*, обычный комменсал желудочно-кишечного тракта позвоночных, изолирована как от домашних, так и от диких птиц — зимняка

Buteo la-gopus и совы *Strix aluco* [Keymer, 1972]. У кур может вызывать септицемию, хроническое заболевание респираторного тракта и сальпингит. У человека нередко вызывает гастроэнтериты.

Аризоноз. Возбудитель — *Arizona hinshewii*, близкий к другим сальмонеллам, вызывает эпизоотии среди кур со смертностью до 50%, широко распространен в природе.

Пастереллез. Возбудители псевдотуберкулеза индюков, куриной холеры *Pasteurella multocida* и инфекционного серозита уток *P. anatipestifer*, *P. septica* изолированы от сов *Tyto alba*, *Strix aluco* [Keymer, 1972]. Птичья холера известна с 1782 г. Среди диких птиц впервые описана на оз. Накуру в Кении в 1940 г. (у египетских гусей *Alopochen aegyptiacus* и *Plectropterus gam-bensis*), у них наблюдалась 40%-ная смертность. Описана передача домашним гусям и курам инфекции в период миграций диких уток через Голландию. Зарегистрированы тяжелые эпизоотии (около 40 тыс.) водоплавающих птиц (буревестники, лысухи, гуси, утки). У людей заболевание может протекать в виде раневой инфекции, после заноса возбудителя при укусе инфицированным животным, хронической инфекции нижних отделов респираторного тракта, а также цистита, пиелонефрита и др. *P. multocida* широко распространена среди домашних и диких животных, от которых легко может быть изолирована из трахеальных смывов и из фекалий.

Туберкулез. Возбудитель *Mycobacterium avium* более распространен среди кур, а также диких птиц в северном умеренном поясе. Заболевание выявлено среди скворцов, лесных голубей, воробьев, фазанов, чаек, уток, сов, гусей, лебедей, орлов, ястребов, куропаток. Описано заболевание попугаев человеческим туберкулезом. Зарегистрировано около 100 случаев заражения людей птичьим туберкулезом, из них более 20 случаев с летальным исходом. *M. avium* найден также у многих видов домашних и диких млекопитающих.



связи птиц с ТОКСОПЛАЗМОЗОМ

Возбудителем токсоплазмоза является *Toxoplasma gondii*. Половая стадия паразита, относящегося к простейшим, развивается в тонком отделе кишечника кошек. При поедании цист и ооцист в тонком отделе кишечника' дефинитивного хозяина — домашних или разных видов диких кошек — развивается шизогония, а в дальнейшем гаметогония и в результате образуются ооцисты, которые выделяются вместе с фекалиями во внешнюю среду, где после споруляции они становятся инвазионными. Промежуточными хозяевами могут быть многие виды млекопитающих и птиц, как домашних так и диких, у которых во внутренних органах развиваются бесполовые стадии паразита — эндоzoиты и цистозоиты. У млекопитающих и птиц токсоплазмы являются обычными паразитами. Особое значение имеют разные представители хищных млекопитающих, особенно кошек, в том числе домашние кошки.

Заражение человека происходит при поедании мяса животных, содержащих цисты токсоплазм, при попадании в желудочно-кишечный тракт ооцист токсоплазм, а также некоторыми другими путями.

Токсоплазмы обнаружены у 9 отрядов птиц и 11 отрядов млекопитающих. Карини (Carini) впервые обнаружил токсоплазмы у птиц при исследовании голубей, павших от

неизвестной причины. В мазках из печени и селезенки этих птиц им были обнаружены токсоплазмы. В начале 30-х годов у птиц были обнаружены паразиты, напоминающие токсоплазм. Было показано, что у многих птиц имеются, помимо истинных токсоплазм, еще и другие паразиты, которые были отнесены к роду *Atoxoplasma* Garnham (*Lankesterella* Lainson). Эти паразиты широко распространены среди воробьев, чижей, канареек и некоторых других видов птиц. Паразиты, которых в данное время относят к роду *Lankesterella*, впервые были описаны В. Я. Данилевским в 1889 г. у птиц в Харькове под названием «*pseudovermiculi sanguineus*».

Экспериментальные работы в нашей стране по токсоплазмозу птиц были начаты в 1957 г. С. Г. Васиной во время ее исследований развития токсоплазм на эмбрионах кур. Она заражала токсоплазмами (штамм RH.) чижей и чечеток. Эти птицы погибали от токсоплазм, и на месте введения паразитов и во внутренних органах были найдены эти паразиты в больших количествах. Показано также, что эмбрионы кур являются весьма удобной моделью для изучения многих вопросов, связанных с токсоплазмозом. К естественным хозяевам токсоплазм (*Toxoplasma gondii*) можно отнести 11 видов птиц: курица, утка, цесарка, индейка, гусь, голубь, канарейка, ворон (*Corvus brachyrhynchos*), два вида дятлов (*Dryobates himalayensis*, *D. auriceps*) и полевой лунь (*Circus cyaneus*). При исследовании сывороток 1034 диких птиц Кавказа и Закавказья обнаружены анитоксоплазменные комплементсвязывающие антитела у 130 птиц (12,5%), относящихся к 27 видам: серая куропатка *Perdix perdix*, кеклик *Alectoris kakelik*, сизый голубь *Columbia livia*, обыкновенная горлица *Streptopelia turtur*, стрепет *Tetrax tetrax*, авдотка *Burhinus oedicnemus*, колпица *Platalea leucorodia*, серая цапля *Ardea cinerea*, балобан *Falco cherrug*, чеглок *Hypotriorchis subbuteo*, обыкновенная пустельга *F. tinnunculus*, полевой лунь *Circus cyaneus*, черный коршун *Milvus korschun*, стервятник *Neophron percnopterus*, белоголовый сип *Gyps fulvus*, бородач *Gypaetus barbatus*, степной орел *Aquila nipalensis*, малый подорлик *Aquila pomarina*, канюк *Buteo buteo*, болотная сова *Asio flammeus*, обыкновенная неясыть *Strix aluco*, домовый сыч *Athene noctua*, ворон *Corvus corax*, серая ворона *Corvus cornix*, грач *C. frugilegus*, сорока *Pica pica*, каменка-плясунья *Oenanthe isabellina*. Эти данные свидетельствуют о том, что многие птицы, видимо, участвуют в циркуляции токсоплазм в естественных условиях.

При экспериментальном заражении токсоплазмами куриных эмбрионов токсоплазмы переживают в них при 4° около 30 дней, а при комнатной температуре около 15 дней.

При заражении токсоплазмами зародышей кур на 8-й день инкубации у них развивается генерализованная инфекция вследствие гематогенного распространения возбудителей. Характерными являются резко выраженные альтеративные изменения (диссеминированные очаги некроза). Среди снесенных зараженными курами яиц лишь около 2,5% оказались зараженными токсоплазмами. Это обусловлено тем, что взрослые куры малочувствительны к токсоплазмозу — заболевание у них проявляется клинически только при введении большого количества токсоплазм, но и в этом случае они быстро освобождаются от паразитов.

Что такое птичий грипп?⁵³

Вирусы гриппа птиц вместе с другими вирусами составляют семейство Orthomyxoviridae. Грипп – это заболевание, вызываемое любым вирусом гриппа типа А, членом семейства Orthomyxoviridae. Существует три типа вирусов гриппа, различающихся антигенностью: А, В и С. Типы В и С встречаются только у млекопитающих. Вирусы гриппа А встречаются у человека, свиней, лошадей, иногда у других млекопитающих, таких как норки, тюлени и киты, а также у многих видов птиц.

Эти вирусы вызывают серьёзные проблемы у птиц и млекопитающих, в том числе у человека. Вызываемые ими инфекции протекают у птиц со множеством клинических признаков, от субклинических или лёгких заболеваний верхних дыхательных путей до нарушения репродуктивных функций организма и летального исхода.

От птиц было выделено очень большое количество вирусов гриппа, при этом число высокопатогенных вирусов среди них необычайно мало. В тоже время, большое количество вирусов классифицировано как низко– или умереннопатогенные. Вирусы, обычно выделяемые от свободнолетающих птиц, как правило не являются патогенными, особенно для видов, от которых они выделены.

Промышленному птицеводству эта инфекция наносит серьёзный урон, как из-за прямых потерь птицы, так и из-за затрат на профилактику и устранения заболевания в стаях.

В большинстве случаев предсказать масштаб потерь при вспышках гриппа невозможно, так как для этого требуется учёт множества факторов, таких как: биологические свойства вируса, сопутствующие инфекции, стрессовые факторы окружающей среды, возраст и пол птиц и пр.. Уровень заболеваемости и смертности колеблется от 0 до 100%.

Многие виды птиц, домашних или диких, могут оказаться инфицированными вирусами гриппа. При этом вирусы могут вызвать, а могут и не вызвать развитие заболевания.

В отличие от домашних птиц и птиц содержащихся в неволе, свободные птицы обычно не страдают от этой инфекции, хотя она распространена практически повсеместно и её можно выделить в любом уголке земли от водоплавающих и мигрирующих птиц, особенно от уток.

Вирусы гриппа птиц широко распространены по всему миру среди многих домашних птиц, включая индеек, цесарок, кекликов, перепелов, фазанов, гусей и уток, а также среди диких птиц, в том числе у гусей, уток, песочников, песчанок, обыкновенных камнешарок, крачек, лебедей, буревестников, цапель, чистиков, тупиков и чаек. Перелётные птицы, особенно утки, имеют больше вирусов, чем другие дикие птицы. Среди домашних птиц наибольшие проблемы от воздействия этого вируса испытывают индейки и куры.

Дикие птицы являются естественным резервуаром вируса гриппа в природе. Он может служить источником вирусов, как для человека и других млекопитающих, так и для самих птиц. Высокий уровень инфицированности поддерживает и способствует появлению (в следствии мутаций и/или генетических рекомбинаций) новых штаммов вируса, потенциально более патогенных. В выживании вирусов гриппа птиц, важную роль играет огромное генетическое разнообразие их в природе. Вирус гриппа, патогенный для одних видов птиц, не обязательно будет патогенным для других.

⁵³ Валентин Козлитин По материалам: “Diseases of poultry” 10-th edition, edited by B.W. Calnek with H. John Barnes, Charles Beard, Larry R. McDougald, Y.M. Saif. Iowa State University Press, Ames, Iowa USA.

Вирусы гриппа были также выделены от птиц клеточного содержания, в том числе от майн, волнистых попугаев, какаду, ткачиков, выюрьков и ястребов. Этих птиц часто держат на карантине, но значимость инфекции для них до сих пор не ясна.

От воробьиных птиц получено сравнительно небольшое количество вирусов гриппа, особенно в сравнении с размерами популяции этих птиц. Практически во всех таких случаях исследователи предполагают перенос заболевания от домашних птиц к свободноживущим.

Точно определить районы распространения и преобладания вирусов гриппа очень сложно из-за отсутствия целевых глобальных исследований.

Наблюдения за перелётными водоплавающими птицами в Северной Америке показали, что в местах скопления птиц перед началом миграции могут оказаться инфицированными до 60% молодых птиц. После начала миграции степень выделения вируса значительно падает. Передача вируса может легко происходить за счёт выделения большого количества вирусов в помёте, что приводит к заражению воды озёр или прудов.

Участие диких птиц, в частности водоплавающих, в передаче и распространении вируса гриппа приводит к необходимости разработки процедур для исключения контакта популяций домашних и диких птиц.

Если рассматривать заболеваемость и распространение вирусов гриппа среди различных видов птиц, становится ясно, что большая часть вирусов циркулирует по всему миру, поэтому непонятно почему проблемы с вирусами гриппа птиц не принимают ещё больший размах, чем наблюдается сейчас.

Вирусы гриппа А представляют собой оболочковые вирусы, поэтому они достаточно чувствительны к инаktivации липидными растворителями, такими как детергенты (мыло). Инфекционность также быстро уничтожается формалином, в-пропиолактоном, окислителями, разбавленными кислотами, эфиром, дезоксихлоратом натрия, гидроксиламином, додецилсульфатом натрия и ионами аммония. Вирусы гриппа обладают обычной устойчивостью, поэтому инаktivация не представляет никаких трудностей. Они инаktivуются нагреванием, крайними значениями pH, неизотоничными условиями и высушиванием.

В полевых условиях вирусы гриппа часто выделяются в носовых секретах и помёте инфицированных птиц, таким образом, вирусы защищаются присутствием органического материала. Это сильно увеличивает их устойчивость к инаktivации. Поэтому для того чтобы инаktivировать вирус, надо прогреть здание (где содержались инфицированные птицы) до высокой температуры в течении нескольких дней. После этого удаляются органические материалы, включая навоз, а затем поверхности очищаются детергентами. После такой обработки помещение можно дезинфицировать раствором гипохлорита натрия, формалином или другими средствами.

В контроле гриппа особой проблемой является сильно зараженный навоз. Подстилку и навоз надо сложить в кучу и накрыть целлофановой плёнкой, или провести фрезеровку почвы. Необходимо подчеркнуть, что в окружающей среде вирусы гриппа могут сохраняться длительное время (вирус гриппа выделяли из навоза через 105 дней, после вспышки заболевания), особенно в холодных и влажных условиях. Вирусы гриппа выделяли из вод озёр и прудов, где было много водоплавающих птиц, но не только в присутствии птиц. Но до сих пор не известно точно, сколько времени вирус может выживать в природе.

Патогенность вирусов гриппа птиц меняется в широких пределах. Инфекции, вызванные этими вирусами могут быть неочевидными, или приводить к болезни от слабых скоротечных синдромов, до синдромов со 100% заболеваемостью и \или смертностью. Признаки болезни могут быть связаны с верхними дыхательными путями, кишечным или

репродуктивным трактами. Они изменяются в зависимости от вируса, вида птиц, возраста, сопутствующих инфекций, внешних условий и состояния иммунитета хозяина.

Инфицированные птицы выделяют вирус из верхних дыхательных путей, конъюнктивы и с помётом. Вероятная модель передачи вируса включает как прямой, так и косвенный контакт между инфицированными и чувствительными птицами. Непрямой контакт включает аэрозольное (капельное) заражение или инфицирование через заражённые вирусом предметы.

Так как птицы могут выделять с помётом большое количество вирусов, распространение легко осуществляется практически всем, что заражено фекальным материалом, например, самими птицами, млекопитающими, кормом, водой, оборудованием, клетками, одеждой, транспортными средствами и насекомыми. Следовательно, вирусы легко доставляются в другие места людьми и оборудованием, занятыми в производстве, перевозимыми или продаваемыми живыми птицами.

Выделяют четыре категории источников первичного проникновения инфекции в среду домашних птиц:

1) другие	виды	домашней	птицы
2) пойманные		экзотические	птицы
3) дикие			птицы
4) другие животные.			

В первую категорию попадают другие домашние птицы на той же самой или прилегающих территории, например, утки, которые передают вирус курам, а куры индейкам, цесаркам и фазанам. Наверняка, при этом наиболее распространённой является механическая передача.

Во вторую категорию попадают птицы, которые потенциально способны передавать вирус домашним птицам. В тоже время, пока неизвестно, как происходит инфицирование домашних птиц вирусами гриппа от экзотических птиц, находящихся в клетках (вероятно, здесь большую роль играют рынки птиц).

Третья категория - это самый распространённый из рассматриваемых источников инфицирования домашней птицы. Сюда входят дикие, особенно водоплавающие, перелётные птицы. Установлена высокая частота появления вирусов гриппа в помёте уток, для фекально оральной передачи другим птицам источником вирусов может стать помёт, попавший в воду.

Четвертая категория. Существуют доказательства того, что индейки могут заразиться вирусами от свиней. Однако, трудно оценить частоту таких случаев. Предполагается, что вирусы передаются индейкам механически или людьми, инфицированными этим вирусом.

Имеется свидетельство горизонтальной передачи вирусов гриппа (от одной птицы к другой), фактов вертикальной передачи (от птицы к яйцу или наоборот) до сих пор не обнаружено. Тем не менее, необходимо отметить, что вирус может находиться внутри или на яйце, отложенном инфицированной птицей.

Инкубационный период различных болезней, вызванных этими вирусами, может длиться от нескольких часов до трёх дней у отдельных птиц и до 14 дней в стае. Инкубационный период зависит от дозы вируса, маршрута заражения, вида птицы и явности клинических симптомов.

Симптомы болезни чрезвычайно разнообразны и зависят от вида птицы, возраста, пола, сопутствующих инфекций, вируса, факторов окружающей среды и так далее. Симптомы могут отражать нарушения в органах дыхания, кишечном и репродуктивном трактах или в нервной системе.

Наиболее распространёнными симптомами являются резко выраженная депрессия и понижение активности, снижение аппетита, истощение, повышенный инстинкт насиживания у кур и снижение яйценоскости, респираторные признаки от слабых до тяжёлых (кашель, чихание, хрипы и чрезмерное слёзотечение), взъерошенное оперение, отёк на головной и лицевой областях, цианоз (посинение) неоперённой части кожи, нервное расстройство и диарея. Любой из этих признаков может встречаться отдельно или в различных комбинациях.

В некоторых случаях болезнь прогрессирует очень быстро и птиц находят мертвыми, без каких либо предварительных симптомов.

Уровни заболеваемости и смертности также многообразны, как и симптомы. Чаще всего наблюдается высокая заболеваемость и низкая смертность. С другой стороны, в случае высокопатогенных вирусов заболеваемость и смертность могут достигать 100%.

В настоящее время отсутствуют способы специфического практического лечения инфекций, вызванных вирусами гриппа. Для профилактики инфекций эффективны иммуностимулирующие препараты. Основное лечение направлено на поддержание организма, устранение симптомов и недопущение развития вторичной бактериальной инфекции.

Методы профилактики и контроля инфекций, вызванных вирусами гриппа, связаны с предотвращением первоначального внесения вируса и контроля за распространением, если оно всё же произошло.

Наиболее вероятным источником вируса для птиц являются другие инфицированные птицы, поэтому основными средствами профилактики инфицирования домашней птицы вирусами гриппа являются отделение чувствительных птиц от инфицированных особей, а также их секретов и выделений. Нужно снизить вероятность контакта между дикими и домашними птицами. А также соблюдать правила гигиены и карантинирования.

На многих видов птиц применялись вакцина на основе инактивированного вируса гриппа. Эффективность этих вакцин в ослаблении клинических признаков и смертности подтверждена документами. Но птицы чувствительны к вирусам гриппа принадлежащим к любому из 15 подтипов гемагглютинирующих вирусов. Поэтому невозможно заранее предсказать каким из них будут заражены птицы и вакцинация от всех возможных подтипов на практике не применяется. С другой стороны, если вспышка болезни является уже свершившимся фактом и определен подтип вируса, вакцинация может оказаться полезной.

Вирусы гриппа птиц могут играть определённую роль в эволюции человеческих штаммов за счёт внесения в штаммы человека новых генов.

Непосредственной передачи вирусов между птицами и людьми обычно не происходит, но потенциально возможно. При проведении экспериментального инфицирования людей было установлено, что некоторые вирусы гриппа птиц могут быть ограниченно способными к репликации (размножению). Помимо этого существует доказательство, позволяющее говорить о том, что вирусы гриппа птиц, могут инфицировать млекопитающих, в том числе и человека. **Хотя, с другой стороны, сообщения о вирусах гриппа птиц, вызывающих у человека вспышки заболевания, отсутствуют. Поэтому, беспокойство в отношении потенциальной опасности для общественного здравоохранения базируются в основном на косвенных и случайных, а не фактических свидетельствах.** И тем не менее, несмотря на то, что межвидовой обмен этими вирусами может быть несчастным событием, возможность межвидовой передачи вируса нельзя исключить.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЭКЗАМЕНУ

1. Периодические явления в классе Птицы. Регуляция миграционного состояния.
 2. Сигнализация в поведении птиц. Вокализация и ее значение в жизни птиц. Примеры.
 3. Типы миграций у птиц. Примеры из разных систематических групп.
 4. Колониальность у птиц. Примеры
 5. Основные миграционные пути у птиц.
 6. Гнездовой паразитизм у птиц
 7. Навигация и ориентация у мигрирующих птиц.
 8. Процесс смены перьевого покрова у птиц. Возрастные и половые отличия.
 9. Происхождение птиц. Основные гипотезы. Современные представления о происхождении птиц.
 10. Характеристика кладок птиц. Форма и размер кладок. Течение эмбрионального развития. Выводковые и гнездовые птенцы.
 11. Коммунальное и кооперативное гнездование. Помощничество в гнездовой жизни птиц.
 12. Типы и формы птичьих стай и причины формирования определенных типов стай у разных систематических групп птиц.
 13. Питание птиц. Поведенческие адаптации в разных экологических группах птиц по типу питания.
 14. Типы гнезд у птиц. Примеры из различных экологических групп.
 15. Репродуктивный этап в годовом жизненном цикле птиц.
 16. Летовки у птиц. Значение летовок в демографии популяций. Примеры.
 17. Физиологический и гормональный контроль линьки у птиц.
 18. Послегнездовой период в жизненном цикле у птиц.
 19. Полет птиц. Типы строения крыла. Аэродинамика полета.
 20. Птицы как объект биоиндикации.
 21. Водно-солевой обмен и его регуляция. Строение почек. Адаптации водно-солевого обмена к условиям существования у разных групп птиц.
 22. Птицы и авиация.
 23. Особенности строения системы дыхания у птиц. Газообмен. Особенности дыхательной функции крови. Приспособления к нырянию.
 24. Эпизоотическое значение птиц.
 25. Терморегуляция у птиц – химическая, физическая; общие принципы регуляции теплообмена; обратимая гипотермия.
 26. Формы поведения у птиц. Сигнализация. Маркировочное поведение у птиц разных систематических групп
-

РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Ильичев В.Д., Карташов Н.Н., Шилов И.А. Общая орнитология М., «Высшая школа».- 1982.- 460 с.
 2. Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. - М.: Наука, 1975.- 398 с.
 3. Дольник В.Р. Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. С-Пб.:Наука, 1995.(Тр.зоологического ин-та РАН т.179). - 360 с.
 4. Жизнь животных. Т.6 Птицы М., «Просвещение».— 1986
 5. Ильичев В.Д. Локация птиц.— М.: Наука, 1975
 6. Ильичев В.Д. Биоакустика .—М.: Изд-во МГУ, 1972
 7. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе М., 1957.- 390 с.
 8. Молодовский А.В. Эколого-морфологические аспекты построений стайных птиц в полете Н.Новгород, 2000.- 239 с.
 9. Нумеров А.Д. Межвидовой и внутривидовой паразитизм у птиц Воронеж, 2003.- 517 с.
 10. Паевский В.А. Демография птиц Л.: Наука, 1985. – 285 с.
 11. Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций М.:Наука, 1983.- 423 с.
 12. Тихонов А.В. Акустическая сигнализация и экология поведения птиц М.: Изд-во МГУ, 1986
 13. Фауна Мира. Птицы / под ред. В. Д. Ильичева.— М., 1991.- 311 с.
 14. Фесенко Г.В., Бокотей А.А. Анотований список українських наукових назв птахів фауни України. Київ-Львів, 2000.- 44 с.
 15. <http://www.zoometod.narod.ru>
 16. <http://www.birdguide.pl>
 17. <http://www.virtualbirder.com/vbirder>
 18. <http://www.theanimalfiles.com/birds/birds.html>
 19. <http://www.ornithology.com/science.html>
 20. <http://www.e-directory.org/list/Science/Biology/Ecology>
 21. <http://www.nature.ok.ru/biodiversity/pdf/book3.pdf>
-