

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2007
XVI**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
360
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м X V I

Экспресс-выпуск • Express-issue

2007 № 360

СОДЕРЖАНИЕ

- 691-725 Пространственно-ориентированное поведение птиц. В.В.ИВАНИЦКИЙ
- 725-726 Северная бормотушка *Hippolais caligata* в окрестностях Ухты. К.К.ДЕМЕТРИАДЕС
- 726-727 Первые регистрации на гнездовании бородатой неясыти *Strix nebulosa* в Окском заповеднике. В.П.ИВАНЧЕВ, Н.Н.НИКОЛАЕВ, В.В.ЛАВРОВСКИЙ
-

Редактор и издатель А.В.Бардин

Кафедра зоологии позвоночных

Биолого-почвенный факультет

Санкт-Петербургский университет

Санкт-Петербург 199034 Россия

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X V I
E x p r e s s - i s s u e

2007 № 360

C O N T E N T S

-
- 691-725 Space-related behaviour in birds.
V.V.IVANITSKII
- 725-726 The booted warbler *Hippolais icterina*
under Uhta. K.K.DEMETRIADES
- 726-727 First nesting records of the Lapland owl
Strix nebulosa in the Oka State Reserve.
V.P.IVANCHEV, N.N.NIKOLAEV,
V.V.LAVROVSKY
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Пространственно-ориентированное поведение птиц

В.В.Иваницкий

*Второе издание. Первая публикация в 1998**

Манера освоения жизненного пространства принадлежит к числу важнейших характеристик любого вида живых организмов. Многообразие и специфика форм использования пространства птицами предопределены их важнейшими биологическими особенностями и традиционно представляют собой объект пристального внимания орнитологов. Впервые взгляд на использование пространства птицами, как на особый и целостный объект исследования, был высказан русским орнитологом Н.А.Гладковым (1960). Он убедительно показал, что поведение – во всей многогранности и биологической значимости этого феномена – является тем центральным звеном, вокруг которого формируется система использования пространства птицами, включающая в себя подсистемы ориентации, локомоции, индивидуализации среды, социально обусловленных традиций и т.п. Выступая против переоценки локомоторных способностей в экологии и биогеографии, Гладков приводит множество примеров удивительного консерватизма пространственных связей птиц, их ярко выраженного стремления к концентрации разных проявлений своей жизнедеятельности на строго определённых, локальных участках.

Одна из первых попыток дать развёрнутую модель описания использования пространства птицами принадлежит Г.А.Носкову, А.В.Бардину и С.П.Резвому (1975). Основное внимание эти авторы уделили типологии сезонных перемещений, их экологической обусловленности и эволюции. Введено понятие пространства жизнедеятельности, которое разделяется на фрагменты, соответствующие тем или иным биологически обусловленным отрезкам годового цикла. Часть пространства жизнедеятельности особи, где в течение данного периода протекает вся её суточная активность, названа участком обитания, а внутри него могут быть выделены особые зоны, используемые птицей для добывания корма, водопоя, ночёвки и т.д. Тем самым, была впервые показана возможность достаточно целостного, иерархического описания всей системы использования пространства птицами.

* Иваницкий В.В. 1998. Пространственно-ориентированное поведение птиц // *Орнитология* 28: 6-24.

Шаг в этом направлении предприняли также П.Уосер и Р.Уайли (Wasser, Wiley 1979), сосредоточившие основное внимание на описании функциональной структуры пространства активности животных. Авторы предлагают различать налегающие друг на друга, но всё же вполне автономные «поле активности», «поле агрессивности» и «поле изоляции». «Поле» П.Уосер и Р.Уайли называют множество распределённых в двухмерном пространстве точек, соответствующих тем или иным проявлениям активности особи. Подробное описание поля активности позволяет вскрыть неравномерность утилизации данного участка местности, поле изоляции характеризует степень монополизации пространства, поле агрессивности – вероятность соответствующих реакций в разных точках пространства. Авторы вводят полезное понятие «базы операций» – некоторой фиксированной в пространстве точки, представляющей собой постоянный центр активности особи на данном отрезке времени, куда она время от времени возвращается (гнездо, место отдыха, ночёвка и т.д.).

Мы попытались дать дальнейшее развитие этому, как нам кажется, весьма перспективному иерархическому подходу, уделив основное внимание этологическим аспектам восприятия и использования птицами заселяемой ими местности или любой другой среды обитания (Иваницкий 1989). Во избежание путаницы, возникшей в отечественной орнитологической литературе вследствие широкого использования преокупированного термина «территориальное поведение», имеющего строго определённый смысл (Howard 1920), для обозначения всего многообразия пространственных отношений со средой обитания у птиц мы предложили употреблять термин «пространственно-ориентированное поведение», куда отнесли и миграционное поведение, и способы использования постоянных участков обитания, и – в какой-то мере – собственно территориальное поведение, которое представляет собой не что иное, как комплекс сугубо социальных реакций, приуроченных к определённым фрагментам местности. Возможность иерархического, сквозного описания разных уровней организации пространственно-ориентированного поведения представляется нам ключевым моментом, позволяющим согласовать друг с другом структурные, функциональные и экологические аспекты индивидуального пространства птиц.

В монографии Л.В.Соколова (1991) детально рассматриваются разнообразные проявления постоянства и изменчивости пространственных связей птиц и даётся комплексный анализ относительно высоких уровней организации индивидуального пространства разных видов, соответствующих по времени главным подразделениям годового цикла. В книге содержится исчерпывающий анализ явлений филопатрии и гнездового консерватизма, индивидуального постоянства мест зимо-

вок и пролёта. Поэтому основную задачу предлагаемого обзора мы видели в том, чтобы проанализировать пространственно-ориентированное поведение птиц на более низких уровнях его интеграции. В центре нашего внимания будет поведение птиц, в течение более или менее длительного времени использующих постоянный участок местности.

Мы выделяем при этом два способа организации индивидуального пространства (Иваницкий 1989, 1990), которые отличаются друг от друга особенностями взаимного расположения на местности основных функциональных центров и зон, где сосредоточены главные формы жизнедеятельности особи (ток, гнездование, сбор корма, дневной отдых и ночёвка). Часто все центры и зоны располагаются рядом друг с другом и сливаются в единую структуру, образуя компактный участок обитания. В других случаях центры и зоны расположены изолированно друг от друга среди местности, не подлежащей регулярной утилизации иначе как при перелётах особи из одного знакомого фрагмента в другой. По сравнению с предыдущим вариантом это более сложный способ использования местности, который, по нашему мнению, имеет мало общего с традиционным участком обитания. Скорее его можно рассматривать как совокупность разных участков обитания одной особи.

Так, по наблюдениям А.В.Бардина (1990), зимующие большие синицы *Parus major* в Псковской области часто имеют по два одновременно используемых участка: в лесу и в городе. Диаметр лесных участков не превышает 500 м, городских – 300 м. Расстояние между участками, принадлежащими одной особи, варьирует от 1.2 до 4 км. Между участками птицы никогда не задерживаются. Зимой синицы перемещаются из леса в город и обратно почти ежедневно, причём отмечается многолетнее индивидуальное постоянство как городских, так и лесных участков (до 4-5 лет). Это наиболее простой пример индивидуального пространства суточного масштаба, состоящего из изолированных в пространстве фрагментов. В других случаях, с масштабом времени в пределах годового цикла, расстояние между ними может исчисляться многими тысячами километров, как это хорошо известно для многих перелётных птиц, из года в год занимающих постоянные участки и для размножения, и для зимовки (Соколов 1993).

Структура индивидуального пространства и территориальное поведение

В последние годы получен ряд экспериментальных подтверждений того, что фактор «знакомства с территорией» оказывает на птиц настолько сильное физиологическое воздействие, что способен эффективно тормозить миграционное поведение и стимулировать переход к оседлости (Sniegowski *et al.* 1988; Nolan, Ketterson 1990). Интересен вопрос о том, сколько времени необходимо, чтобы у птицы установилась

прочная связь с определённой территорией, выражающаяся, помимо всего прочего, в готовности защищать её от притязаний других особей?

Хорошо известно, что победителем в борьбе за территорию обычно становится тот, кто занял её первым. Однако здесь имеются исключения. Например, из 328 прослеженных попыток гнездования у домового крапивника *Troglodytes aedon* в 31 случае в ходе одного репродуктивного цикла сменился самец, а в 10 – самка. Как полагает автор, главная причина изменений состава пар заключается в насильственном изгнании или даже убийстве владельцев территорий бродячими особями. Возникающие при этом конфликты очень продолжительны и сопровождаются длительными и ожесточёнными драками, которые в целом очень редки в ходе повседневных пограничных стычек между соседями. Агрессия интервента неизменно направлена на особь своего пола, после изгнания которой пришелец (самец или самка) вполне успешно образует пару с оставшимся партнёром, разрушает прежнюю кладку или убивает птенцов, и вскоре новая пара приступает к повторному раунду размножения (Freed 1986).

Насильственное смещение размножающихся особей в соседних группах представляет собой распространённую стратегию перехода в репродуктивный статус особей-помощников у коммунально гнездящихся видов. Нередко для этого формируются своеобразные коалиции однополых особей – обычно братьев или сестёр из одной группы, которые время от времени совершают рейды по соседним территориям с целью поиска вакансий или насильственного устранения резидентов (Koenig 1981).

Дж.Кребс (Krebs 1982) провёл специальные эксперименты по изучению влияния времени пребывания самцов большой синицы на гнездовой территории на степень решительности их действий по её охране от претендентов. Для этого первоначальных владельцев территорий отлавливали и содержали в клетках, а за это время их участки занимали другие птицы из так называемого «популяционного резерва», которые принимались осваивать территорию и защищать её от соседей как свою собственную. Затем выпускали на волю первого владельца и наблюдали за тем, как он пытался вернуть свой участок. Как правило, взаимодействия соперников отличались крайней ожесточённостью. Интенсивность конфликтов, оцениваемая по их продолжительности, числу драк, насыщенности демонстративным поведением и вокализацией, увеличивалась прямо пропорционально времени, проведённому вторгшейся птицей на захваченной территории, но лишь до 24 ч, после чего остаётся постоянной. Вероятность того, что участок в конце концов останется у нового хозяина, прямо пропорциональна времени его нахождения на территории и достигает 90% при 100-часовом пребывании в роли хозяина. В то же время вероятность восстановления в пра-

вах первоначального хозяина не зависела от времени его принудительной изоляции – исход спора зависит от того, насколько с территорией освоился новый самец.

Интересные результаты на этот счёт были получены при изучении территориального поведения краснокрылого трупяла *Agelaius phoeniceus* в Северной Америке. Этот вид гнездится аморфными колониями, достигающими, однако, большой численности. Ярко выраженная территориальность сочетается с массовой полигинией гаремного типа. Мы сопоставим результаты двух исследований с применением уже описанной методики временного устранения самцов-резидентов с занимаемых ими территорий, выполненных в Онтарио, Канада (Eckert, Weatherhead 1987), и в Колумбии, США (Beletsky, Orians 1987).

В обеих популяциях освободившиеся в ходе репродуктивного цикла территории быстро обретали новых хозяев. В Колумбии это происходило нередко уже в течение 30 мин с момента отлова резидента, и все 55 освобождённых территорий оказались занятыми уже на следующее утро. В Онтарио из 41 освобождённой территории к следующему утру было занято 35 (85%). Вместе с тем, заметные межпопуляционные отличия найдены в составе замещающих самцов. В Онтарио преобладали новые самцы, причём во всех случаях конфигурация занимаемых ими территорий сохранялась прежней. В Колумбии освободившиеся территории в 32 случаях были целиком захвачены одним из соседних самцов, 11 территорий поделили два соседних самца и лишь 12 участков досталось новым самцам. После передержки по 7-49 ч выпущенные на волю резиденты сразу же возвращались к своим территориям и вступали в ожесточённые конфликты с новыми самцами, утвердившимися здесь за время их отсутствия. Первая стычка продолжается от нескольких секунд до 20 мин, и в ходе её резиденту удалось вернуть территорию и изгнать интервента в 25% случаев. Однако со временем практически все резиденты вытесняют захватчиков со своих территорий: из 55 временно устранённых самцов 10 восстановили свои права на территорию за 10 мин, 24 самца – в течение первых суток, 5 – через 48 ч и 10 – спустя 10-12 дней после выпуска. Соседние самцы уступали захваченные пространства легче, чем вновь прибывшие. В отличие от синиц, у трупялов не обнаружено зависимости стойкости интервентов от времени их пребывания на территориях.

В ходе детальных исследований территориального поведения пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* обнаружено, что старые самцы, возвращающиеся по весне на свои прошлогодние территории, успешно изгоняют отсюда ранее вселившихся самцов-первогодков (в 13 из 14 случаев), причём по крайней мере 4 молодых самца прибыли в гнездовой район и поселились на чужих территориях задолго до появления их прошлогодних хозяев (4, 4, 9 и 10 дней). Уже после окончательного

прилёта самцов, сразу же после завершения формирования популяции, проведены опыты по описанной выше схеме. Оказалось, что все временно устранённые со своих территорий старые самцы, застав после возвращения на них новичков, успешно их изгоняют и в полном объёме восстанавливают свои права на территорию. В то же время молодые самцы-первогодки в аналогичной ситуации не способны изгнать пришельцев и вынуждены искать новые территории (Jakobsson 1987).

Таким образом, большой социальный опыт и долгосрочное знакомство с территорией позволяют старым птицам, возвращающимся к местам размножения, безусловно доминировать в территориальной конкуренции с молодыми птицами, занимающими свои первые гнездовые территории, даже в тех относительно редких случаях, когда молодёжь занимает участки прежде ветеранов. Важно, что поведение молодых самцов от момента их вселения на территорию и до изгнания резидентом несёт в себе все атрибуты территориального поведения данного вида (пение, токовые полёты, пограничные конфликты с соседями). Интересно, что хотя молодые особи неизменно вытесняются старыми и вынуждены занимать новую территорию иногда довольно далеко от первоначальной, на следующий год они могут вновь вернуться именно на ту территорию, откуда год назад их прогнали, и успешно здесь загнездиться, потому что вероятность возвращения прежнего владельца у живущих недолго воробьиных птиц крайне мала (Prato 1982).

Возможно, что в конкуренции за территорию помимо индивидуального опыта играют роль и физические возможности самцов. По крайней мере, у пеночки-веснички было обнаружено, что в предпочитаемых местообитаниях (лиственные и смешанные леса) преобладают относительно более крупные самцы, тогда как в субоптимальных биотопах (хвойные леса) – более мелкие. Оказалось также, что в лиственных лесах степень территориального консерватизма самцов, измеряемая по расстоянию между геометрическими центрами их территорий в разные годы, достоверно выше у более крупных особей. Хотя случаи дальней гнездовой дисперсии (т.е. смены территорий) в данной популяции отмечались редко, автор полагает, что они предпринимаются либо самыми крупными самцами, внедряющимися из субоптимальных в оптимальные местообитания, либо, наоборот, самыми мелкими птицами, которые вытесняются в обратном направлении (Tiainen 1982, 1983).

Степень монополизации пространства в границах гнездовых территорий

Вопрос о том, в какой мере территориальное поведение владельцев участков ограничивает доступ прочих особей на защищаемое пространство, представляется особенно важным в свете теоретических дискуссий о биологических функциях территориальности, её роли в

регуляции потребления пищевых ресурсов, социо-сексуальной изоляции пар и лимитирующего значения на популяционном уровне (Панов 1983; Рябицев 1993).

Уместно упомянуть широко распространённую точку зрения о существовании двух основных вариантов популяционных отношений у животных. С одной стороны, это классическая форма территориализма, подразумевающая исключительный доступ хозяев участка ко всем имеющимся в его пределах ресурсам и их безусловное верховенство на своём участке по отношению к возможным претендентам в форме активного вытеснения последних за пределы территории. С другой стороны, это система социального доминирования, когда один и тот же участок используют множество особей, взаимоотношения которых, в том числе и доступ к ресурсам, организованы на основе того или иного социального регламента (линейная иерархия в простейшем случае). Однако в реальных ситуациях взаимоотношения особей зачастую выглядят более сложно из-за сочетания основных свойств классической территориальности и классического доминирования.

Получены доказательства своеобразного социального ранжирования соседствующих друг с другом пар в гнездовых колониях птиц, притом, что каждая пара защищает определённую территорию. Эпизодические демонстрации таких отношений отмечены в колониях белых гусей *Chen caerulescens* (Харитонов 1988). У озёрных чаек *Larus ridibundus* отношения доминирования-подчинения отмечены между 10-15% соседних пар. Суть доминирования состоит в том, что из двух пар с примыкающими территориями одна имеет возможность беспрепятственно перемещаться по соседней территории, тогда как владельцы последней доступа к соседям не имеют. Интересно, что доминантами обычно становятся те пары, которые вселяются позже субдоминантов. К тому же доминанты размножаются менее успешно, чем субдоминанты (Харитонов 1989). Довольно сложная система социального ранжирования между соседствующими самцами обнаружена в колониях больших конюгов *Aethia cristatella* (Зубакин 1990).

Хорошо известно, что у многих птиц степень жёсткости территориальных запретов максимальна на самых первых этапах формирования гнездовых поселений, после чего постепенно уменьшается, создавая предпосылки совместного использования пространства к моменту выкармливания птенцов. Иногда резкое падение территориальной активности и агрессивного поведения происходит уже сразу после образования пары, благодаря чему с небольшим разрывом во времени на одном и том же участке могут поселиться несколько пар, как это наблюдается, например, у тростниковых камышевок *Acrocephalus scirpaceus* (Borowiec 1992).

Накапливается всё больше наблюдений, свидетельствующих о том,

что в определённых условиях даже в период пика социальной активности и наиболее ярко выраженного территориализма птицы располагают значительными возможностями проникать и подолгу находиться на чужих территориях. Например, с помощью различных методик прослеживания родственных отношений в популяциях птиц («дактилоскопия» ДНК, морфометрия и т.д.) удалось обнаружить широкое распространение внебрачных копуляций у птиц, которые по характеру своей социальной организации представляют собой классический образец моногамных отношений. В результате адюльтера часть птенцов в выводках не являются потомками тех самцов, которые заботятся об их благополучии наравне с собственными отпрысками. Тем самым, внебрачные копуляции могут быть эффективным способом повышения итоговой приспособленности самцов (т.е. числа потомков, несущих их гены). Это побуждает самцов, особенно после того, как их собственные самки приступают к насиживанию, предпринимать «тайные» рейды по соседним территориям в поисках сексуальных контактов с чужими самками (Иваницкий 1978; Birkhead, Biggins 1987).

Интересные результаты получены в уже упомянутом исследовании территорий и участков обитания у зябликов *Fringilla coelebs* с помощью биотелеметрии. Рекламируемые территории самцов этого вида, как считают авторы, вполне удовлетворительно аппроксимируются многоугольниками, описанными вокруг песенных постов, регулярно используемых самцами с большим индивидуальным постоянством. В то же время, участки обитания самцов значительно превосходят по площади рекламируемые и охраняемые ими территории. Вне последних самцы проводят почти половину дневного времени, часто удаляясь на расстояние более 300 м от своих ближайших песенных постов. Весьма неожиданным оказалось то, что самцы, перемещаясь по своему участку обитания, широко используют не только нейтральные (ничейные) пространства, но и рекламируемые территории соседних самцов, подолгу оставаясь в их пределах, благодаря тому, что густая растительность существенно ограничивает визуальные контакты в лесных местообитаниях, где ведущим является акустический канал коммуникаций (Hanski, Haila 1988).

Ещё в середине 1960-х годов, в эпоху расцвета популяционной экологии, были получены убедительные экспериментальные подтверждения существования во многих популяциях птиц так называемого «популяционного резерва» — особого контингента половозрелых особей, не имеющих собственных гнездовых территорий и поэтому не принимающих участия в размножении. Речь идёт о половозрелых особях, потенциально способных к репродукции. Именно они уже в ходе репродуктивного сезона занимают вакантные территории, освободившиеся в силу гибели владельца или же его экспериментального уст-

ранения. К сожалению, до сих пор мы крайне мало знаем о структуре этого популяционного резерва – своеобразной «теневой» части популяции, численность которой в ряде случаев может быть весьма значительной, судя по той быстроте, с которой раз за разом занимаются освободившиеся территории.

Изучение социальной организации зонотрихии *Zonotrichia capensis* в Коста-Рике может служить хорошим примером весьма детального анализа структуры «теневой» части популяции. Это моногамный вид с круглогодичным размножением. Брачные пары отличаются высоким постоянством и в течение всего года защищают свои территории площадью от 0.05 до 0.4 га (в среднем 0.17 га). Почти 50% популяции не принадлежит к контингенту размножающихся особей, живущих парами на своих территориях. В то же время каждая особь, входящая в «популяционный резерв», живёт на строго постоянном участке обитания, где обычно доминирует по отношению к другим неразмножающимся особям того же пола. При этом пространственная структура «теневой» популяции соответствует структуре «базовой» популяции: самки из резерва, как правило, держатся в пределах одной из территорий размножающихся особей, тогда как участок «резервного» самца охватывает 3-4 гнездовые территории. «Популяционный резерв» в данном случае состоит почти исключительно из молодых особей, занимавших подчинённое положение по отношению к хозяевам совместно обитаемых территорий, но быстро замещавших последних в случае их гибели или экспериментального устранения (Smith 1978).

На протяжении всего периода размножения на гнездовых территориях желтоглазого юнко *Junco phaeotus* в паутинные сети регулярно попадают посторонние особи, среди которых резко преобладают самцы (87.2%). Большинство их составляют кочующие птицы (54.6%); 11.4% приходится на долю местных особей, не имеющих собственных территорий и не участвующих в размножении. Наконец, в 35.0% всех случаев на чужих территориях попадают в сети самцы с соседних территорий (Leary, Sullivan 1991).

Наблюдения за полициклической (2-3 выводка за сезон) популяцией другого территориального вида – каменки-плясуньи *Oenanthe isabellina* на юге Туркмении выявили существование своеобразного контингента особей, не имеющих собственных территорий, но живущих на постоянных участках, включающих обычно 3-4 примыкающие друг к другу гнездовые территории размножающихся пар. Центры активности и пути перемещений этих особей приурочены к периферийным зонам и стыкам соседних территорий. Показано, что по крайней мере некоторые из этих особей – холостые самки. Их присутствие иногда в течение нескольких недель порождает череду разнообразных социальных взаимодействий, оказывающих мощное стимулирующее влияние на

самцов-резидентов. В итоге некоторым из этих самок удаётся приступить к размножению в роли дополнительных самок и в полигамных трио. Интересно, что в моноциклической популяции этого же вида в горных районах Тувы ни дополнительных особей, ни полигинии не обнаружено (Иваницкий 1981б, 1986).

Зимующая популяция североамериканского лесного дрозда *Hylocichla mustelina* примерно наполовину состоит из оседло живущих на постоянных местах территориальных резидентов и бродячих особей. При гибели резидента территория быстро занимает новый хозяин. Хотя эксперименты с провокацией территориальных конфликтов показали заметное снижение уровня агрессивности владельцев территории, авторы считают всё же, что в изученной популяции существует конкуренция за территории, в результате которой часть особей не имеет возможности монополизировать пригодный участок и вынуждена вести бродячий образ жизни (Winker *et al.* 1990).

В значительно более очевидной форме присутствует «популяционный резерв» в популяциях многих тропических птиц с весьма сложными социальными структурами, в основе которых лежит так называемое кооперативное, или коммунальное, размножение. Особи, не принимающие непосредственного участия в размножении, выполняют многообразные функции помощников, ассистируя размножающимся особям в постройке гнёзд, защите территорий и заботе о птенцах. Одновременно эти же помощники служат главным источником пополнения репродуктивного контингента. Недавно был опубликован сборник, вмещающий детальное описание почти двух десятков подобных социальных систем у птиц (Stacey, Koenig 1990). Для нас представляется важным то обстоятельство, что во всех этих случаях «теневая» часть популяции, представители которой обычно характеризуются скрытным образом жизни и редко попадаются на глаза в ходе исследований, по существу, отсутствует, ибо весь «популяционный резерв» включён в «базовую» часть популяции и легко выявляется в ходе обследования.

В связи с вопросом о «теневой» части популяции у птиц представляет интерес сообщение о том, что в популяциях большой синицы некоторые пары, не имеющие собственной территории, могут успешно гнездиться в пределах территорий, принадлежащих другим парам. В то же время, некоторые из таких «интервентов» имели собственные территории поодаль от своих гнёзд на чужих территориях. Все «интервенты» были молодыми птицами (первогодки) и размножались позднее хозяев территории. «Интервенты» с собственными территориями размножались успешнее «интервентов» без территорий. Присутствие «интервентов» снижало успешность размножения владельцев территории (Донт 1982). А.Б.Керимов и Н.А.Формозов (1986), изучавшие про-

странственно-этологическую структуру популяции больших синиц в Западном Копетдаге, где этот вид гнездится с чрезвычайно высокой плотностью, отмечают, что территории соседних пар перекрываются, а участки некоторых холостых самцов целиком входят в состав территорий гнездовых пар или состоят из частей территорий соседних пар. В общих зонах, где располагаются песенные посты двух и более самцов, складывается определённая социальная иерархия, влияющая на исход конфликтов и приоритет в использовании песенных постов.

Взаиморасположение центров активности и участков обитания брачных партнёров

Известно, что процесс образования брачных пар у птиц с ярко выраженным территориальным поведением чаще всего сводится к тому, что самка вселяется на заранее занятую самцом территорию, в границах которой в дальнейшем и протекает жизнь супружеской пары. Оба партнёра примерно в равной степени используют всю территорию, избегая пересекать её границы, что в условиях высокой плотности неизбежно влечёт за собой конфликты с соседями. Иногда на территории одного самца поселяются несколько самок, которые либо делят её на субтерритории в случае их взаимного антагонизма, либо используют совместно при доминировании относительно лояльных взаимных отношений. В этом случае самки строят своё индивидуальное пространство прежде всего в соответствии с уже сложившейся пространственной структурой населения самцов. Полное совпадение участков обитания партнёров распространено достаточно широко. В то же время накапливаются сведения о том, что и сам процесс образования пар, и последующее использование пространства партнёрами могут существенно отличаться от приведённой схемы.

Так, у пушистого дятла *Dendrocopos pubescens* и самцы, и самки вне сезона размножения живут, как правило, поодиночке, на охраняемых от всех прочих дятлов, обособленных участках. Образование пары, которое происходит ранней весной, представляет по существу установление социо-сексуальных отношений между соседствующими самцами и самками, которые, однако, на всём протяжении репродуктивного цикла вплоть до выкармливания птенцов сохраняют верность своему участку и игнорируют участок партнёра (Williams 1980). Судя по всему, такая система отношений вообще очень характерна для дятлов (Blume 1961; Симкин 1976; Hogstad 1976).

В оседлой популяции зарянки *Erithacus rubecula* в Великобритании самцы и самки всю осень и зиму живут на обособленных территориях, причём образование пар начинается уже с начала января и достигает пика спустя месяц. В это время все пары формируются именно путём объединения примыкающих друг к другу территорий самцов и

самок, но в отличие от дятлов, после образования пар зарянки довольно равномерно используют объединённую общую территорию. Позднее, с появлением молодых особей (первогодков), начинает преобладать традиционный способ образования пар, проходящий путём вселения одного партнёра на предварительно занятую другим партнёром территорию. Интересно, что у зарянки в изученной популяции выбор территорий в основном осуществляли самки (Harper 1985).

Что же касается собственно взаимоотношений брачных партнёров — их сексуальных контактов и использования пространства, то в последние годы появляется всё больше данных, рисующих картину, не совсем привычную и весьма далёкую от той определённости, которую подразумевают традиционно сложившиеся понятия о территориальности и участках обитания, моногамии, полигамии и промискуитете.

У пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* самцы возвращаются с зимовок первыми и занимают маленькие холостяцкие территории, не соприкасающиеся своими границами, которые начинают интенсивно рекламировать пением и токовыми полётами. Спустя несколько дней прилетают самки, каждая из которых присоединяется к определённому поющему самцу и начинает выбирать место для гнезда. При этом самка не связывает себя границами территории своего партнёра, а резко расширяет пространство, используемое парой в период поиска места для гнезда. Самка, занятая постройкой гнезда, может спариваться как со своим, так и с другими самцами, хотя первоначально выбранный самец и пытается всеми способами не допустить адюльтера. В период откладки яиц и насиживания (только самка) самец возвращается на свою холостяцкую территорию, возобновляет здесь пение и токование и пытается при случае спариваться с запоздавшими на пролёте самками, что нередко ведёт к полигинии (Herman 1971).

Расположение самками гнёзд поодаль от рекламируемых и охраняемых территорий самцов весьма характерно для пеночки-веснички. Например, на Ямале и Приполярном Урале, по наблюдениям В.К.Рябичева (1993), при высоких половодьях пойменные леса, составляющие типичное местообитание весничек, полностью затопляются, что принуждает самок приступить к строительству гнёзд в примыкающей к пойме незатопляемой ерниковой тундре на расстоянии до 300-400 м от территорий самцов, расположенных среди затопляемых пойменных ивняков. Близкая картина получена и при наблюдениях за весничками и таловками *Phylloscopus borealis* на Приполярном Урале С.В.Шутовым (1986), где у обеих пеночек была широко представлена полигиния (до 50% самцов веснички и до 27% самцов таловки имели по две самки). Гнёзда первой и второй самок весничек во всех полигиничных трио располагались или в пределах демонстрируемой территории самца (4 случая) или были удалены (одно или оба) на расстояние от 20

до 65 м (8 случаев). Из 3 обнаруженных случаев полигинии у таловки лишь в одном гнездо первой самки было на демонстрируемой территории самца, в двух других случаях гнёзда были вынесены за её пределы на расстояние от 26 до 125 м.

Ещё более необычная картина взаимного размещения гнёзд и территорий была обнаружена в довольно плотной популяции веснички в Швеции. На участке 400 м здесь располагались территории 10 самцов: 4 из них были холосты, 2 имели по 1, ещё 2 – по 2 и 1 самец – 3 самки. Интересно, что из 12 наёденных здесь гнёзд 7 располагались на территориях соседних, «чужих» самцов, т.е. вне границ территорий тех самцов, с которыми у соответствующих самок сложились устойчивые социо-сексуальные и семейные связи (Arvidson *et al.* 1985). Из 57 гнёзд весничек на Куршской косе в 13 гнёздах птенцов кормили одиночные самки (Ильина 1991). Это можно, на наш взгляд, рассматривать в качестве ещё одного доказательства чрезвычайной лабильности и малой упорядоченности социальных и пространственных отношений в популяциях этого вида, который ещё совсем недавно фигурировал в орнитологической литературе как типичный пример моногамии.

Отчётливая тенденция к пространственной сегрегации токовых территорий самцов и гнездовых участков самок была обнаружена у хоросанской теньковки *Phylloscopus collybitus menzbieri*, заселяющей заросли ксерофитных кустарников в Западном Копетдаге. Гнёзда самок располагались здесь ближе к более увлажнённым днищам ущелий в 80-100 м от песенных постов самцов, приуроченных в основном к верхним частям склонов. Самцы в этой популяции в выкармливании птенцов не участвовали (Марова 1990).

Наблюдения за соловьями *Luscinia luscinia* показали, что самки этого вида активно стремятся к относительной самоизоляции и располагают свои гнёзда на максимальном удалении от песенных постов как соседних, так и собственных самцов (Симкин, Штейнбах 1984).

Зоны сбора корма самцами и самками овсянки *Ammodramus henslowi* пространственно обособлены практически на всех стадиях репродуктивного цикла, исключая лишь период спаривания, когда самец и самка держатся рядом друг с другом. Во время насиживания самки кормятся в ближайших окрестностях гнёзда, а самцы – на периферии территории, где локализованы их песенные посты. С началом выкармливания птенцов самки и самцы используют для сбора корма разные секторы территории (Robins 1971).

В этой связи представляет интерес феномен разделения птенцов выводка между родителями – самцом и самкой, когда каждый из них после вылета птенцов из гнезда опекает только строго определённую часть выводка, причём обе группы придерживаются, как правило, разных частей некогда общей гнездовой территории и обычно не

перемешиваются. Феномен разделения выводков обнаружен у зябликов (Ильина 1976), лапландских подорожников *Calcarius lapponicus* (McLaughlin, Montgomerie 1985), зарянок (Harper 1985a,b). В последнем случае разделение выводков проявлялось более отчётливо при вождении второго выводка по сравнению с первым (или уже после вылета первого выводка, если у данной пары он был единственным). По-видимому, разделение выводка имеет в своей основе усиливающееся отчуждение брачных партнёров после окончания размножения, нарастание их стремления к пространственному обособлению.

Зоны фуражировки в системе индивидуального пространства у птиц

Способность к полёту позволяет птицам использовать ресурсы на значительном удалении от постоянной «базы операций»: ночёвки, гнезда, места дневного отдыха и т.п. Именно в кормовом поведении птиц наиболее ярко проявляются биологические преимущества присущего им способа воздушной локомоции. Приведём несколько примеров протяжённости полётов за кормом у птиц, занятых выкармливанием птенцов.

Дольше и дальше всех летают морские птицы, причём особое положение здесь занимают альбатросы рода *Diomedea*. Во время многодневных полётов за кормом они преодолевают тысячи километров — расстояние, сопоставимое с протяжённостью сезонных миграций многих птиц. Находки окольцованных сероголовых *D. chrysostoma* и странствующих *D. exulans* альбатросов, в гнёздах которых находились птенцы, получены с расстояния, соответственно, 840 и 1200 км от колонии. Сажистый альбатрос *Phoebastria palpebrata* приносил свои птенцам ракообразных, скопления которых в тот момент находились не ближе 100 км. Массовое мечение альбатросов в смешанной колонии на острове Кергелен показало, что *Diomedea melanophrys* кормится в основном в шельфовой зоне и не удаляется далее 470 км от побережий острова, в то время как *D. chrysostoma* и *D. exulans* предпочитают открытый океан, а их максимальное удаление от острова составляло 1850 и 1420 км, соответственно (Weimerskirch *et al.* 1987).

Уникальные наблюдения проведены за странствующими альбатросами с помощью прикреплённых радиопередатчиков с использованием космической связи. Полностью прослежены траектории полётов 5 самцов в период насиживания и 2 полёта 1 самца во время выкармливания птенцов. Инкубация у этого вида длится до 80 сут, а выкармливание птенцов — до 280 сут. Помеченные радиопередатчиками самцы, оставив кладки на попечение своих самок, улетали в море на 24-33 сут. За это время они преодолевали по 5323-15200 км со средней скоростью 49-58 км/ч (до 900 км за сутки). Птицы летят в основном в светлое

время суток, а также в лунные ночи. Зоны высокого давления с отсутствием мощных воздушных потоков становятся своеобразными ловушками, где птицы проводят иногда до 7 сут. Авторы считают, что использование энергии ветра стало ведущей адаптацией трубконосых, которая позволяет этим птицам, гнездящимся на немногих субантарктических островах, утилизировать пищевые ресурсы практически по всему Южному океану (Jouventin, Weimerskirch 1990).

О поразительном совершенстве пространственной ориентации трубконосых свидетельствуют эксперименты по хомингу северных качурок *Oceanodroma leucorhoa*. При перемещении 32 особей на 820 км от гнездовой колонии первая птица вернулась уже через 3 сут, а за 23 дня вернулось 28 птиц со средним временем 7.1 сут. Из 4 птиц, не вернувшихся в год проведения эксперимента, 3 были отмечены в колонии в последующие годы. Максимальная дистанция успешного хоминга для этого вида составляет 4800 км (Pierson *et al.* 1989).

Биотелеметрические наблюдения за колониальными чистиковыми – гагарками *Alca torda*, тонкоклювыми кайрами *Uria aalge* и тупиками *Fratercula arctica* – показали, что эти птицы обычно не удаляются больше 10 км от колоний. Отчётливых видовых отличий в этом отношении не найдено. Не выявлено ни индивидуального постоянства мест кормёжки, ни их закономерной смены (Wanless *et al.* 1989).

Озёрные чайки *Larus ridibundus*, гнездящиеся на озере Энгурес, регулярно летают за кормом на расстояние около 40 км от колонии (максимальное удаление – 65 км) (Виксне, Янауэ 1986).

Серые цапли *Ardea cinerea* обычно не удаляются дальше 5-6 км от колонии, предпочитая кормиться на расстоянии 1-3 км (Vessem, Draulans 1987).

Анализ повреждений посевов пшеницы на полях, примыкающих к колониям испанских воробьёв *Passer hispaniolensis*, показал, что в полосе шириной 300-500 м отмечается почти 100% повреждение, а максимальное расстояние полётов за кормом составляет 1.5 км (Дедкова 1986). Аналогичные наблюдения на полях ячменя показали, что в радиусе 50 м от колонии урожай теряется на 19%, до 150 м – на 9%, до 250 м – на 3.4%. Расчёты бюджетов времени и энергии, необходимых для выкармливания выводков воробьёв зерном, показали, что критическое расстояние полётов за кормом составляет около 250 м (Кашкаров, Зинченко 1986).

У некоторых колониальных птиц возникает групповая или индивидуальная специфика использования кормовых угодий, приводящая подчас к возникновению антагонизма по отношению к другим особям, собирающим корм на данном участке (кормовая территориальность).

В городских популяциях сизых голубей *Columba livia* возникают экологические формы, практикующие разный тип кормового поведе-

ния. Одни голуби кормятся преимущественно на дворовых свалках или контейнерах с мусором, не удаляясь далее 200-400 м от колоний и ночёвок. Другие предпочитают ежедневно летать на расстояние до 15 км в пригородную зону, где кормятся исключительно зерном на комбинатах зернопродуктов. Соотношение особей, практикующих разные стратегии кормёжки, различается в разных колониях. Различия в способах сбора корма связаны с другими важными биологическими особенностями этих групп (обмен веществ, подверженность заболеваниям, хищникам и т.д.) (Ксенц, Москвитин 1983; Ксенц и др. 1990).

При наблюдениях С.П.Харитонов (1983) за озёрными чайками в Московской области было обнаружено, что отдельные особи обычно несколько дней посещают определённое место кормёжки – свалки, окрестности птицефабрик и т.д., после чего перемещаются на другое место. В течение дня одна особь, как правило, избегает менять место кормёжки. На озере Энгурес в Прибалтике озёрные чайки придерживаются из года в год постоянных мест кормёжки, расположенных в 40-65 км от колонии. Кормовые угодья неполовозрелых особей располагаются дальше, чем у размножающихся птиц, самки летают дальше самцов (Виксне, Янаус 1986).

У серебристых чаек *Larus argentatus* привязанность к индивидуальным местам кормёжки формируется у годовалых особей и сохраняется, по крайней мере, 4 года. Величина пространства, регулярно используемого для сбора корма, уменьшается с возрастом, т.е. по мере взросления птицы всё больше привязываются к привычным кормовым угодьям. Гнёзда особей, чьи кормовые участки соприкасаются или перекрываются в одном локальном районе, также располагались по соседству друг с другом. Автор предполагает, что привязанность индивидов к определённому месту кормления может возникать в результате подражания уже кормящимся здесь членам колонии, которая рассматривается им как «центр информации» о локализации пищевых ресурсов (Davis 1975).

Е.И.Хлебосолов (1989) обнаружил, что самцы турухтанов *Philomachus pugnax* имеют защищаемые кормовые территории площадью 3-4 га на расстоянии до 1 км от места коллективного токования. При этом на малых токах встречаются друг с другом, как правило, самцы с соседних территорий, тогда как на крупных токах, приуроченных к хорошо заметным, возвышенным местам, собираются птицы и с более удалённых территорий. При этом далеко не всегда территориальные самцы летают токовать на ближайшее к их территории токовище.

В оседлых популяциях серой цапли взрослые особи зимой постоянно держатся на своих охраняемых кормовых территориях, которые отличаются высоким индивидуальным постоянством из года в год. Интенсивность охраны территорий падает с началом насиживания, но

вновь активизируется с вылуплением птенцов. При этом общее пространство активности, используемое птицами для сбора корма, сокращается: птицы как бы лимитируют свои перемещения границами своих кормовых территорий площадью 0.1-0.4 км². Степень выраженности компактных кормовых территорий и интенсивность их охраны сильнее у взрослых птиц, долго живущих в колонии и хорошо знакомых с её окрестностями. Площадь охраняемых кормовых территорий обратно пропорциональна их расстоянию от колонии (Vessem, Draulans 1987).

Своеобразная форма кормовой территориальности описана у африканской белолобой щурки *Merops bullocoides*. Эти птицы гнездятся в обрывах колониями до нескольких сот особей. Основной репродуктивной единицей является расширенная семейная группа – клан численностью до 16 особей. В колонии бывает до 25 кланов. Клан составляют хорошо обособленные в его пределах брачные пары и примыкающие к ним помощники. Новые брачные союзы (пары) возникают после внедрения самки в клан избранного ею самца. Каждая особь имеет вполне постоянную и используемую много лет кормовую территорию, где она проводит большую часть дня и которую активно защищает от других птиц, не принадлежащих к её клану. Кормовые территории членов клана обычно тесно примыкают друг к другу и нередко широко перекрываются. Щурки ежегодно меняют место колонии, поэтому каждый год кланы оказываются на разном расстоянии от своих кормовых угодий (обычно не более 7 км). Площадь территорий варьирует от 7.4 до 18.7 га, прямо пропорциональна численности клана и обратно пропорциональна количеству удобных присад, где щурки подстерегают свою основную добычу – крупных летающих насекомых. На знакомой территории щурки кормятся значительно более эффективно, чем за её пределами. Требуется 4-6 недель, чтобы новый член клана достиг бы на новом месте средней эффективности кормёжки старожилов (Hegner, Emlen 1987).

Индивидуальные и коллективные ночёвки: суточные ритмы и пространственные связи

Почти треть суток большинство птиц проводят в неактивном состоянии на ночёвках (совы и козодой – на днёвках), которым принадлежит важная роль в суточном ритме и которые занимают важное место в организации внутрипопуляционных отношений. Ночёвка представляет собой один из важнейших функциональных центров индивидуального пространства и составляет неотъемлемую часть пространственно-ориентированного поведения птиц.

Круглосуточные наблюдения за американскими странствующими дроздами *Turdus migratorius* в неволе показали, что у них регулярно возникает беспокойство при наступлении сумерек, когда в природе

дрозды, собравшись в большие стаи, направляются к традиционным местам ночлега. В отличие от хорошо известного миграционного беспокойства, чётко приуроченного к периодам миграций, ночёвочное беспокойство у дроздов проявляется круглогодично. В то же время, как считает автор, между этими видами беспокойства имеется немало общего: 1) в обоих случаях мы имеем дело с проявлениями ритмической организации поведения; 2) в обоих случаях резкая активизация локомоторной активности обусловлена необходимостью преодоления больших расстояний; 3) птицы держатся крупными стаями в противоположность тенденции к обособлению на изолированных территориях в дневные часы в течение сезона размножения; 4) в обоих случаях резко увеличивается возбудимость птиц и их осторожность. В то же время ночёвочное беспокойство в основе своей представляет собой преимущественно поведенческий феномен, не обусловленный глубокими физиологическими перестройками, свойственными миграционному состоянию (Eiserer 1979).

Интересно, что у скворцов *Sturnus vulgaris*, для которых также характерны коллективные ночёвки, нередко удалённые на значительное расстояние от дневных центров активности, ночёвочное беспокойство не отмечено. По мнению автора, вечерний пик активности дроздов отражает мотивационный конфликт между стремлением остаться на своей территории и необходимостью лететь на ночёвку. Что же касается скворцов, то их территориализм сильно редуцирован, и в течение дня на кормёжке птицы часто держатся стаями (Eiserer, Thompson 1989).

Круглосуточные регистрации локомоторной активности больших синиц и лазоревок *Parus caeruleus* в неволе показали, что наряду с утренним пиком, связанным с интенсивной кормёжкой, чётко выражен вечерний пик, уступающий утреннему по продолжительности, но превосходящий его по амплитуде. Вечерний пик исчезает, лишь только в клетку помещают ночёвочное убежище. Автор считает, что вечерний пик локомоции синиц представляет собой специфическое проявление эндогенного циркадного ритма, предназначение которого состоит в поисках места для ночлега (Brensing 1988).

Каролинские гаички *Parus carolinensis* в природе ночуют поодиночке в дуплах деревьев на высоте от 2.6 до 6.0 м. На территории каждой из зимующих стай был явный избыток дупел, пригодных для ночлега. В разные ночи одно и то же дупло могут использовать разные особи, а каждая из них за несколько ночей посещала несколько дупел. Вечером при распадении стаи гаички летят к своим убежищам напрямую и далеко не всегда выбирают ближайшее дупло. Ни одно из используемых для зимних ночёвок убежищ не было занято гаичками под гнездование (Pitts 1976).

Большое многообразие поведения, связанного с ночёвками, их про-

странственной организацией, часто можно наблюдать на примере достаточно компактной группы близкородственных видов. Например, у воробьёв (сем. Passeridae) ночёвочное поведение подвержено широкой видовой, популяционной и сезонной изменчивости, будучи тесно вплетено в общую канву социальных и пространственных отношений, отличающихся у этих птиц необыкновенным разнообразием. В.В.Иваницкий и А.В.Матюхин (1985) выделяют три типа ночёвок воробьёв: 1) индивидуальные, когда особи располагаются на ночь в своих обособленных убежищах поодиночке; 2) коллективные, когда птицы собираются на ночь большими обществами в кронах деревьев или в обширных помещениях типа животноводческих ферм, птицефабрик и т.д.; 3) квазиколлективные, когда птицы проводят ночь поодиночке, в обособленных убежищах, но непосредственно перед ночёвкой держатся большими, возбуждёнными стаями. Наибольшая вариабельность ночёвочного поведения среди 11 изученных в этом отношении видов обнаружена у оседлых домовых *Passer domesticus* и полевых *P. montanus* воробьёв, у которых в ходе годового цикла можно проследить закономерную смену всех указанных типов ночёвки в самых разных типах убежищ. Способы ночёвки у изученных видов воробьёв изменяются в зависимости от типа социальной организации, характера местообитания и степени оседлости.

По наблюдениям Л.В.Соколова (1974), зимний участок полевых воробьёв включает в себя два относительно самостоятельных фрагмента: место ночёвки и кормовые угодья. Взаимное расположение этих фрагментов варьирует у разных особей. При постоянном наличии корма места кормёжки посещаются отдельными особями на протяжении всей зимы. Птицы предпочитают кормиться на расстоянии 0.5-1.0 (до 7) км от места ночёвки. Зимой у полевых воробьёв преобладает квазиколлективный тип ночёвок: непосредственно перед заходом в убежища наблюдается всплеск активности и отчётливое стремление к образованию стай, однако на ночёвку птицы уходят поодиночке или по двое.

Как показали наши наблюдения в одном из московских парков, некоторые полевые воробьи в период осенне-зимних ночёвок сохраняют длительную индивидуальную привязанность к определённым синичникам вопреки многократным отловам. Птицы сохраняют верность не только своему убежищу, но и определённому участку местности вокруг него, в пределах которого они могут ночевать в разных синичниках. Тем не менее, в целом состав изученной здесь популяции воробьёв отличался крайним непостоянством в течение круглого года, а прочная индивидуальная привязанность птиц к убежищам отмечалась скорее как исключение, нежели как общее правило (Иваницкий, Матюхин 1990а). Специфической особенностью структуры зимних популяций

домовых воробьёв является наличие коллективных ночёвок в закрытых помещениях. Как показали наши наблюдения в одном из подмосковных посёлков площадью примерно 1 км², стоящую на окраине животноводческую ферму, где птицы кормились днём и куда многие из них собирались на ночь, зимой посещали практически все воробьи посёлка, причём большинство из них ежедневно летали к ферме на кормёжку на расстояние до 800 м и возвращались обратно к местам ночёвок во дворах. В самое холодное время в разгар зимы численность воробьёв, ночующих на ферме, увеличивается, а постоянство состава представленного здесь контингента уменьшается (Иваницкий, Матюхин 1990б).

Иногда ночёвка служит важнейшим центром пространственной консолидации членов популяции, функционирующим почти круглогодично, как, например, у двух симпатричных видов грифов *Coragyps atratus* и *Cathartes aura*. Все птицы, разлетающиеся днём поодиночке на расстояние до 15-20 км, на ночь слетаются на 2-3 постоянные ночёвки, куда зимой собирались до 800 особей. Летом наряду с этими постоянными массовыми ночёвками отдельные особи время от времени ночуют в других местах (но обычно всего 1-2 ночи), как правило, возле падали или у своих гнёзд (размножающиеся самки ночуют в гнёздах). 90% всех регистраций грифов с радиопередатчиками отмечено в радиусе 10 км от центральной ночёвки (Coleman, Fraser 1989).

Рассматривая положение ночёвок в системе индивидуального пространства птиц, следует отметить, что многие особи видов, ночующих в зимнее время большими группами в традиционных местах, продолжают поддерживать регулярные связи со своими гнездовыми участками на протяжении всей зимы. Детальное исследование связей птиц, участвующих в коллективных ночёвках, с дневными центрами активности было предпринято с помощью радиотелеметрии на примере европейского скворца. Полученные данные позволили несколько по-иному взглянуть на те теоретические концепции и гипотезы, которые в своё время были выдвинуты в области изучения коллективных ночёвок.

Традиционная точка зрения наиболее чётко была сформулирована П.Уитерхейдом (Weaterhead 1983; Weaterhead, Hoysak 1984) в так называемой гипотезе «двух стратегий». Автор отталкивается от известного предположения о том, что коллективные ночёвки функционируют как информационные центры, обеспечивающие получение информации о локализации источников корма путём следования «неуспешных» особей за «успешными» при разлёте с ночёвки. Выдвигая гипотезу «двух стратегий», авторы стремились объяснить структуру ночёвок краснокрылых трупиялов, у которых молодые и взрослые птицы по-разному размещаются в местах коллективной ночёвки. Старые самцы занимают обычно места в центре группы и таким образом лучше за-

щищены от возможных нападений хищников, чем молодые самцы, концентрирующиеся в основном по периферии ночёвочного скопления. Согласно гипотезе, взрослые доминирующие самцы извлекают выгоду из соседства с молодыми птицами, являющимися своеобразным барьером от хищников. Что же касается молодых самцов, то при дефиците корма они могут воспользоваться опытом старых птиц, следуя за ними на места их дневной кормёжки.

Обыкновенные скворцы по типу популяционной структуры в зимний период весьма близки к трупиялам, и в Северной Америке эти птицы нередко кормятся днём смешанными стаями, а ночью собираются в огромных количествах на коллективные ночёвки. Тем не менее, радиотелеметрические наблюдения за скворцами не подтвердили гипотезу «информационного центра». В течение периода наивысшей численности на коллективных ночёвках, от завершения размножения и до начала осенних кочёвок (с июля по ноябрь), скворцы сохраняли высокую индивидуальную привязанность к постоянным дневным центрам активности площадью примерно 1 км², откуда ежедневно улетали на одну из коллективных ночёвок в радиусе 3-12 км. Разные особи отмечались в разные ночи на 2-9 ночёвках. Использование постоянного центра дневной активности, по мнению авторов, повышает осведомлённость птицы о локализации пищевых ресурсов и укрытий от хищников. В то же время скворцы довольно часто меняют места ночёвок. Возвращаясь на ночёвку, птицы на короткое время останавливаются у дополнительных мест кормёжки, которые, как правило, расположены значительно ближе к ночёвке, чем к центру дневной активности. Таким образом, коллективные ночёвки скворцов в пространственном отношении тяготеют к богатым кормовым угольям, где концентрируются вторичные центры активности птиц, посещаемые незадолго до сбора на ночёвку (Caccamase, Fischl 1985; Caccamase, Morrison 1986, 1988; Caccamase 1991).

Длительная привязанность зимующих скворцов к постоянным кормовым участкам обнаружена и в Англии. Большинство встреч меченых особей зарегистрировано в радиусе 400 м от места мечения, причём максимально удалённые регистрации были в большей степени приближены к месту коллективной ночёвки в 10 км от места, где проводили наблюдения и кольцевание (Feare 1980). В то же время, Р.Саммерс и С.Кросс (Summers, Cross 1987) обнаружили довольно высокую подвижность скворцов в период зимовки в плане частой смены и мест ночёвки, и мест кормёжки, что, возможно, объяснялось преобладанием в популяции молодых особей и большим расстоянием между ночёвкой и дневными центрами активности.

Экспериментальные исследования пространственной памяти у птиц

Долгосрочная устойчивость пространственно-ориентированного поведения птиц базируется на их способности запоминать и воспроизводить своё положение в пространстве. В цикле исследований сравнительных аспектов памяти у позвоночных животных И.С.Бериташвили (1975) пришёл к выводу о том, что у птиц впервые в филогенетическом ряду позвоночных появляется долгосрочная образная память, выражающаяся в запоминании местоположения пищи. Если у ящериц и черепах память на однократное зрительное восприятие положения пищи проявлялась в течение 2-2.5 мин, то у кур *Gallus gallus* – уже в течение 5 дней. У собак и кошек после комплексного восприятия пищи с участием вкуса и обоняния в совершенно новой обстановке точная локализация места пищи запоминается в пределах нескольких месяцев. По словам И.С.Бериташвили (1975): «Психика в виде образов-воспоминаний является у высших позвоночных животных ... главным регулятором целесообразного поведения».

Запоминание тех или иных событий, стимулов, явлений животными происходит, прежде всего, в связи с их положением в пространстве. В многочисленных опытах по обучению крыс с использованием широкого спектра стимулов получены убедительные подтверждения того, что эти животные практически в любых ситуациях в первую очередь запоминают локализацию стимула в пространстве. Если положение в пространстве входит в число признаков, используемых в процессе обучения, то последнее протекает быстро и эффективно. Если же в соответствии с планом эксперимента «положение в пространстве» не фигурирует в ряду релевантных признаков, крысы испытывают определённые затруднения и прежде всего пытаются проверить «пространственную гипотезу», т.е. связывают определённый вид стимуляции (например, удар тока) со своим положением в пространстве, и лишь убедившись в бесперспективности выбранной стратегии, переключаются на поиски новых ассоциативных связей в рамках экспериментальной ситуации (Olton, Samuelson 1976; Olton 1977).

Изложенные представления составляют главное содержание топомнезической теории памяти. Недавно Г.Валлотигара и М.Зэнфорлин (Vallotigara, Zanforlin 1989) дали развёрнутый критический анализ этой теории, исходя из результатов своих экспериментов с цыплятами по конкурентному обучению с использованием изменений как внешнего облика стимулов, так и их положения в пространстве. В традиционной ситуации одновременного двоичного выбора стимулов-мишеней с пищевым подкреплением было выявлено, что: 1) птицы реже клевали правильную мишень при изменении её цвета, но в прежнем положении; 2) изменения цвета неправильной (т.е. не дающей подкрепления)

мишени, равно как и изменение цвета обеих мишеней не меняли поведения птиц – цыплята в процессе обучения запоминали не только те характеристики мишеней, которые непосредственно подкреплялись, но и не получавшие специального подкрепления; 3) скорость обучения птиц различению положения (право-лево) и внешних признаков (цвет-размер) мишеней были примерно одинаковы. В то же время авторы считают, что на стадии тренировки цыплята лучше запоминают именно внешний облик мишеней, а не их положение.

И всё же, топомнезия у птиц, по-видимому, весьма распространена. Достаточно сказать, что в период насиживания многие виды воробьиных птиц практически не способны найти свои гнёзда, перемещённые со своего привычного места всего на несколько сантиметров или при малейшем изменении сложного микроландшафта вокруг гнезда (Дерим-Оглу 1964). Правда, с началом выкармливания птенцов особи тех же самых видов приобретают, очевидно, неограниченную способность следовать за своим гнездом при его почти непрерывных перемещениях в пространстве на десятки и на сотни метров (Благосклонов 1977). Время от времени в литературе появляются описания того, как птицы, выкармливающие птенцов, следуют за разнообразными транспортными средствами, на которых по воле случая оказались их гнёзда (Baldauf 1988). Самки волнистых попугайчиков *Melopsittacus undulatus* в вольерах ориентируются, прежде всего, на место расположения гнездового ящика, а не на особенности его внешнего вида, предпочитая чужой ящик на прежнем месте своему ящику, но перемещённому на новое место (Trillmich 1976). Синицы значительно быстрее обучались находить корм, спрятанный в определённых местах, чем корм, положение которого меняли в каждом опыте, но обозначали хорошо заметными значками (см. ниже).

Долгое время полагали, что сизые голуби не способны к точной пространственной памяти. М.Спетч и Ч.Эдвардс (Spetch, Edwards 1986) считают, однако, что отрицательные результаты предыдущих опытов, скорее всего, объясняются неадекватностью используемых экспериментальных процедур и, прежде всего – радиального лабиринта, не имеющего близких аналогов в среде обитания голубей (в отличие, например, от крыс, уверенно действующих в таком лабиринте). В то же время при использовании экологически обоснованной экспериментальной обстановки по типу теста «открытое поле» голуби демонстрируют превосходную пространственную память. Для этого необходимо, чтобы голубь имел возможность видеть сразу все мишени (кормушки с невидимым издала кормом) и свободно перемещаться между ними по воздуху или по полу. Во втором случае птицы лучше запоминали кормушки с кормом.

Птицы способны запоминать не только места локализации пищи, но и время её появления в данном месте. Например, кулики-сороки *Haematopus ostralegus* ежедневно корректируют сроки своего вылета на кормовые угодья на литорали в соответствии с суточными изменениями приливно-отливного цикла (Daan 1981).

Как отмечают Дж.Кребс и Х.Бибак (Krebs, Viebach 1989), возможны два способа формирования пространственно-временной связи появления корма: 1) путём следования по фиксированному маршруту от одного места к другому в строгой последовательности; 2) путём формирования «когнитивной карты», которой можно было бы пользоваться вне зависимости от предыдущего поведения, т.е. маршрута, пройденного до момента появления корма в определённом месте. В опытах с садовыми славками *Sylvia borin* было установлено, что птицы уже на 8-й день обучения с точностью 75% выбирают ту из четырёх комнат, где в данное время обычно находится корм. Если же в определённое время, например, с 9 до 12 ч, птица не имела возможности кормиться в обычной для этого времени комнате, то в течение следующего отрезка времени – с 12 до 15 ч – она кормилась в следующей комнате, где она и должна была кормиться в соответствии с внутренним расписанием (т.е. картой), а не в той комнате, которая была закрыта в урочное время, что можно было бы ожидать, если бы поведение птицы было бы подчинено правилу строгой последовательности действий.

Перспективным объектом для исследований разнообразных аспектов памяти оказались виды птиц, склонные к запасанию корма. В этой области к настоящему времени получены весьма впечатляющие результаты. Как пишет С.Шеттлуэрт (1983): «У птиц, которые прячут семена и впоследствии разыскивают их, феноменальная пространственная память. Представители одного из видов запоминают расположение нескольких тысяч тайников на несколько месяцев».

Запасание пищи распространено у птиц, обитающих в умеренных широтах, где периоды изобилия пищи сменяются периодами её недостатка. Птицы, обладающие способностью к запасанию корма, как правило, используют широкий спектр пищевых ресурсов и разнообразные способы запасаения пищи. Запасание пищи экологически выгодно только в том случае, если запасы гарантированы от поедания другими особями, не принимавшими участия в их создании. Такая гарантия обычно достигается на основе территориальной защиты мест запасаения корма (кладовых) данной особью или группой особей, одновременно использующих одну территорию. Запасание корма наиболее выражено у врановых, синиц, поползней, дятлов, в меньшей степени – у сорокопутов и хищных птиц. Возможность запасаения у последних, а также у всех насекомоядных птиц весьма ограничены тем, что корм быстро теряет свои качества при хранении (высыхает и т.п.).

Синицы-гайчки (подрод *Poecile* рода *Parus*) много времени специально посвящают созданию запасов, а запасённая пища может играть важную роль в зимнем рационе. Пищу прячут в любое время года, даже в период выкармливания птенцов. Согласно подсчётам В.В.Правосудова (1985), одна особь сероголовой гайчки *Parus cinctus* или пухляка *P. montanus* за весну, лето и осень запасает примерно полмиллиона кормовых объектов (преимущественно – семян сосны и ели), что составляет примерно 15 кг. Этого количества вполне достаточно для того, чтобы прожить всю зиму исключительно на собственных запасах.

Как отмечают А.В.Бардин и М.Ю.Марковец (1990), подробно рассмотревшие экологические аспекты запасаения корма у синиц, существуют две основные точки зрения относительно того, как эти птицы находят спрятанный корм.

Первая из них базируется на представлении о поистине неисчерпаемых возможностях пространственной памяти птиц. Суть этой точки зрения лучше всего передаёт приведённая выше цитата. Подобные представления развиваются, главным образом, орнитологами, предпочитающими строго контролируемые эксперименты в лабораториях (см. ниже).

Второй точки зрения придерживаются в основном исследователи, работающие в полевых условиях. То, что птицы запасают сотни тысяч объектов, причём каждый из них прячут в отдельное место, вызывает естественное сомнение в возможности запоминания всех тайников. При этом существует необходимость помнить и уже использованные запасы. В то же время некоторые факторы облегчают обнаружение спрятанного корма помимо специального, целенаправленного запоминания. Строго оседлый образ жизни запасующих корм синиц, их круглогодичная территориальность и предпочтение определённых зон в кронах деревьев позволяют особям в значительной мере пользоваться собственными запасами. Даже между членами одной стаи, живущими бок о бок на одной территории, существуют выраженные различия в выборе мест кормления и запасаения, что помогает индивидуализировать потребление собственных запасов и без запоминания всех своих тайников, тем более, что запасы корма, размещённого в пределах пространства кормодобывающей активности особей, всегда намного превышает их потребности (Правосудов 1985, 1986).

С помощью опытов в природе по радиоактивному мечению семян подсолнечника и магнитной регистрации доказано, что те же самые особи синиц на самом деле через день-два возвращаются к сделанным ими запасам. Более длительного запоминания доказать не удалось, поскольку в природе запасы быстро расхищаются другими птицами. Это обстоятельство, тем не менее, также удалось использовать для косвенного подтверждения использования синицами собственных за-

пасов. Обнаружив запас синицы, в 10 и 100 см от него экспериментатор размещал такой же корм. Предположили, что при случайном поиске все три «запаса» должны исчезать примерно с одинаковой скоростью. В действительности оказалось, что корм, запасённый самой птицей, исчезает в среднем через 7.7 дневных часов, корм в 10 см от запаса – через 13.5 ч, в 100 см – через 20.4 ч. В 93 случаях из 121 опыта запасённый птицей корм был съеден, в то время как «запас», сделанный экспериментатором и расположенный всего в 10 см, остался нетронутым. Эти опыты обычно трактуются как аргументы в пользу гипотезы жёсткой топомнезической детерминации процессов поиска запасённого корма (Sherry 1989).

В противоположность этому полевые эксперименты, проведённые А.В.Бардиным и М.Ю.Марковцом (1990), симпатизирующими альтернативной гипотезе, показали, что синицы достаточно легко обнаруживают чужие тайники, если они регулярно ищут корм на данном участке леса. Спрятанный экспериментаторами корм быстро расхищался птицами: из 1000 «запасённых» семян подсолнечника через 5 сут остаётся только около 100, через 10 – 60, через месяц – 40, через 3 месяца – 5. Таким образом, у синиц незнание мест расположения запасов не является существенной преградой для их использования, а знание не является гарантией монопольной эксплуатации. Иными словами, была подтверждена точка зрения, согласно которой обнаружение запасов синицами представляет собой преимущественно вероятностный процесс, детерминированный важнейшими особенностями образа жизни видов (оседлость в пределах обособленных участков, социальная организация, индивидуальные предпочтения кормовых субстратов и т.д.).

Перейдём теперь к изложению результатов, полученных в ходе экспериментов в вольерах. Общая схема экспериментальной процедуры в них довольно однообразна. В особом помещении большого объёма (обычно это комната) размещают 10-15 макетов деревьев с просверленными отверстиями (в общей сложности 70-100 штук), в каждом из которых можно спрятать один кормовой объект. В центре комнаты находится столик с кормом (семена конопли или подсолнуха). Затем синице в течение относительно короткого времени (10-20 мин) предоставляли возможность запасти 10-15 объектов, после чего птицу удаляли на несколько часов и вновь запускали в экспериментальную комнату для поисков спрятанного корма. При опытах с врановыми, запасующими корм на земле, делают более крупные отверстия в полу или выставляют небольшие коробочки, заполненные мхом, куда птицы и закапывают корм. Таким образом, принятая в большинстве работ схема экспериментов и по временным и по пространственным параметрам представляет собой чрезвычайно упрощенную модель ситуации в природе, где птицам приходится иметь дело с сотнями тысяч кормовых

объектов, реализуемых в течение недель и месяцев.

Даже в таком относительно небольшом пространстве, как экспериментальная комната, у синиц быстро вырабатываются индивидуальные пространственные стереотипы, выражающиеся в том, что особи предпочитают посещать определённую часть помещения, присаживаться и запасать корм на определённых деревьях и в постоянных отверстиях. Естественно, что именно эти отверстия в первую очередь осматриваются птицей и при поисках корма. Тем не менее, приверженность птиц к определённым элементам интерьера удалось заблокировать с помощью весьма хитроумного приёма. Когда птицы запасали свои обычные порции корма, заполнив ими излюбленные тайники, им тут же предлагали следующую порцию семян. Сразу же выяснилось, что гаички прекрасно помнят о том, что предпочитаемые отверстия заняты и никогда в них не заглядывают. В то же время, семена второй порции птицы прятали обычно в ближайшие отверстия. Иными словами, они сохраняли в значительной степени приверженность к своим пространственным стереотипам, но при этом помнили, что определённые тайники уже заняты (Шеттлуэрт 1983).

В условиях экспериментальной комнаты гаички одинаково хорошо находят и те семена, которые они спрятали сами, и те, которые они видели в других отверстиях (спрятаны экспериментатором) в процессе запасаания. Корм, закрытый прозрачной крышечкой, не привлекал внимания птиц и не запоминался ими, даже если рядом с крышечкой помещали семечки подсолнечника, которые птица могла бы съесть (Sherry, Vaccarino 1989).

Способны ли птицы находить корм, наблюдая за тем, как его запасают другие особи? Опыты с американскими черноголовыми гаичками *Parus atricapillus* дали отрицательный результат. Авторы этой работы считают, что эффективному запоминанию места положения корма должно предшествовать определённое поведение (локомоция, манипуляции с кормом и т.д.) (Baker *et al.* 1988). Вполне возможно, что в относительно краткосрочных опытах в малых помещениях птицы запоминают не только внешний вид экспериментального интерьера, но и последовательность своих ощущений в процессе запасаания корма, связанных с работой вестибулярного аппарата и кинестатических рецепторов. Известно, что у млекопитающих, лишённых возможности пользоваться зрением, сохраняется возможность достаточно эффективной ориентации в относительно небольших по площади экспериментальных помещениях исключительно за счёт вестибулярного аппарата (Бериташвили 1975).

Определённые способности к запоминанию тайников других особей в процессе наблюдений за ними удалось обнаружить у североамериканских кедровок *Nucifraga columbiana* (Vander 1982). Опыты с этим

же видом, проведённые другими авторами, являются, по-видимому, наиболее яркой демонстрацией топомнезических способностей птиц, разыскивающих свои запасы. Эксперименты проводили в вольере площадью примерно 10 м², в полу которой было устроено 180 отверстий, заполненных опилками. В каждом отдельном опыте использовали от 30 до 90 отверстий. Птицы получали доступ к своим тайникам спустя 7-8 дней после их закладки. Результаты экспериментов подтвердили способности кедровок по памяти находить ранее сделанные запасы в условиях довольно сложного выбора (большое число отверстий) и по прошествии долгого времени. Припоминание тайников проявляется неравномерно: одни из них птицы помнят явно лучше, чем другие. Наличие возле тайников дополнительных ориентиров, прежде всего замечаемых человеком, не влияет на их запоминание птицами. Не удалось обнаружить фиксированной последовательности визитов кедровок к своим тайникам, что свидетельствует в пользу наличия у них «когнитивной карты» распределения запасов, которой они пользуются довольно свободно.

О том, что для правильной ориентации такой карты птицы могут пользоваться солнечным компасом, свидетельствуют опыты с другим запасующим представителем врановых – кустарниковой сойкой *Aphe-locoma caerulescens*. Эксперименты проводили в круглой вольере, разделённой на радиальные сегменты. Вначале сойкам позволяли прятать корм, а спустя некоторое время – его отыскивать. Если за время этого перерыва внутренние часы птицы смещали относительно естественного времени, то птицы искали корм не в том сегменте, где прятали, а в том, где он должен был находиться, если бы смещения внутренних часов не произошло. Компасная ориентация по солнцу в данном случае явно преобладала над визуальной ориентацией по ландшафтными ориентирам, видимым из вольеры (Wiltschko, Balda 1989).

Физиологические механизмы пространственной памяти исследованы недостаточно. Как отмечает Л.И.Францевич (1986): «Хорошо известны внешние описания поведения животных на знакомой территории. Неизвестно только, что при этом происходит в голове». Тем не менее, к настоящему времени можно считать достоверно установленным, что пространственная память животных в значительной мере контролируется нейронными структурами гиппокампа. Применяя методику вживлённых электродов с непрерывной регистрацией активности нейронов гиппокампа при перемещениях крыс в лабиринте, Дж. О'Кифи и Л.Найджел (O'Keefe, Nagel 1978) разработали физиологическую модель когнитивной карты. Оказалось, что существует связь между возбуждением определённых нейронов и нахождением животного в определённых частях лабиринта. Некоторые нейроны обладали ярко выраженной пространственной избирательностью и возбуждались

лишь в строго ограниченных участках лабиринта. Поворот лабиринта по отношению к внешним ориентирам не менял специфичности реакций нейронов на идентифицируемые ими участки лабиринта. Как полагают авторы, нейроны гиппокампа, очевидно, участвуют в узнавании места и соотнесении его с когнитивной картой. После разрушения гиппокампа или его центральных связей крысы теряли способность к ориентации в лабиринте, хотя продолжали узнавать помещённые в него объекты, если ранее на них был выработан условный рефлекс.

Что же касается птиц, то уже получены данные об отрицательном влиянии повреждений гиппокампа на хоминг почтовых голубей *Columba livia* (Bingman et al. 1984). Ещё более убедительные свидетельства функциональных связей гиппокампа с пространственной памятью получены на запасающих корм птицах. В опытах с гаичками обнаружено, что повреждение гиппокампа блокирует запоминание собственных тайников, хотя интенсивность запасаения и последующих поисков спрятанного корма остаётся без изменений. В другой серии опытов оперированных и интактных птиц обучали находить корм в определённых местах, обозначенных хорошо заметными ориентирами. При этом повреждение гиппокампа резко снизило скорость и эффективность обучения в тестах на «постоянное место», но не повлияло на эффективность их действий в тесте на «постоянный признак». Таким образом, повреждение гиппокампа отнюдь не стимулирует общий дефицит памяти, потому что оперированные птицы хорошо помнят предметы, маркирующие тайники, но вызывает деградацию именно топомнезических способностей (Sherry, Vaccarino 1989). Следовательно, нейронные структуры гиппокампа контролируют пространственную память птиц в широком диапазоне ситуаций и в какой-то мере, по-видимому, представляют собой универсальный морфо-физиологический базис для всего многообразия их пространственно-ориентированного поведения.

Заключение

Перемещаясь в пространстве, каждая птица формирует своё, строго индивидуальное отношение к определённым участкам местности или её элементам. Персонализация среды обитания состоит в том, что эти участки и элементы начинают восприниматься как знакомые и психологически противопоставляются другим, незнакомым. С точки зрения этолога, наибольший интерес представляют как раз те ситуации, где неоднородность среды генерируется чисто психологическими факторами и никоим образом не сводится к действительной физической или экологической разнокачественности её компонентов.

Фрагментированность индивидуального пространства, его разделение на обособленные, изолированные части, составляет одну из наиболее характерных особенностей пространственно-ориентированного

поведения птиц на всех уровнях. Эффективность транспортных и навигационных средств птиц столь велика, что позволяет им перемещаться между фрагментами при почти полном отчуждении от всего промежуточного пространства, как это имеет место, например, при ночных миграциях. Однако даже если летящая птица видит простирающуюся вокруг местность, приходится учитывать то обстоятельство, что чисто визуальный опыт знакомства с местностью, субстратом или предметом весьма отличается от опыта физического контакта. Вероятно, многим из читателей знакомо чувство потерянности, когда однажды им пришлось впервые выйти из автобуса на остановке, через которую они, возможно, годами ездили на работу.

В этой связи хотелось бы привлечь внимание орнитологов, работающих в области изучения пространственно-ориентированного поведения птиц, к богатым пластам концептуальных разработок и фактических материалов, накопленных психологами, изучающими пространственное поведение человека (проксемика, психология среды, экологическая психология). Основное внимание здесь уделяется тому, как человек бессознательно структурирует среду своего обитания, выделяя в ней территории разного ранга, обозначает своё присутствие на этих территориях, вступает в пространственные отношения с другими людьми, а также стационарными элементами социально-организованной среды обитания (Плюснин 1990). Интересно, что бурное развитие этой области социальной психологии началось примерно 30 лет тому назад с конструктивной ассимиляции таких, казалось бы, чисто зоологических понятий, как индивидуальная дистанция, территориальное поведение, равно как и характерных для этологии методов полевых наблюдений за поведением объектов в их естественной среде обитания. Сейчас, как нам кажется, сложились предпосылки для обратного процесса, что, можно надеяться, будет способствовать обогащению методологического и теоретического арсенала зоологов.

Литература

- Бардин А.В. 1990. Динамика полового и возрастного состава и жировые резервы больших синиц (*Parus major*) в зимний период // *Современная орнитология*. М.: 35-47.
- Бардин А.В., Марковец М.Ю. 1990. Скорость расхищения запасов синиц // *Экология* 6: 48-53.
- Бериташвили И.С. 1975. Психонервная ориентация в пространстве // *Нейрофизиология и нейропсихология*. М.: 572-613.
- Благосклонов К.Н. 1977. Экспериментальный анализ территориального поведения птиц // *Адаптивные особенности и эволюция птиц*. М.: 128-134.
- Виксне Я., Янаус М. 1986. Кормовые полёты озёрной чайки оз. Энгурес // *Орнитология* 17: 31-37.
- Гладков Н.А. 1960. Птицы и пространство // *Орнитология* 3: 7-16.

- Дедкова И.И. 1986. К вопросу о методах оценки вреда, наносимого испанским воробьём посевам озимой пшеницы в южном Казахстане // *Изучение птиц в СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 1: 190-191.
- Дерим-Оглу Е.Н. 1964. Гнездовая территория и территориальное поведение птиц леса // *Тр. Орехово-Зуевского пед. ин-та* 3: 119-157.
- Донт А. 1982. Успех размножения больших синиц в зависимости от территориального статуса // *18-й Междунар. орнитол. конгр.: Тез. докл. и стенод. сообщ.* М.: 75.
- Зубакин В.А. 1990. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги (*Aethia cristatella*) // *Изучение морских колониальных птиц в СССР*. Магадан: 9-13.
- Иваницкий В.В. 1978. Экологические и поведенческие предпосылки полигинии у каменки-плясуньи *Oenanthe isabellina* (Turdidae, Aves) // *Зоол. журн.* 57, 10: 1555-1565.
- Иваницкий В.В. 1981а. О некоторых аспектах организации внутрипопуляционных отношений у воробьиных птиц (Passeriformes) // *Журн. общ. биол.* 43, 5: 708-720.
- Иваницкий В.В. 1981б. Пространственно-этологическая структура популяций каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) в разных частях ареала // *Биол. науки* 7: 53-58.
- Иваницкий В.В. 1986. Структурно-функциональные и филогенетические аспекты репродуктивного поведения каменных воробьёв (*Petronia petronia*) // *Зоол. журн.* 65, 3: 387-397.
- Иваницкий В.В. 1989. Индивидуальное пространство у птиц: структурно-функциональные и филогенетические аспекты // *Зоол. журн.* 68, 4: 83-94.
- Иваницкий В.В. 1990. Политерриториальность и полигиния у птиц: перспективы сравнительно-этологического подхода // *Биол. науки* 8: 62-71.
- Иваницкий В.В., Матюхин А.В. 1985. О роли ночёвок и связанного с ними поведения в организации внутрипопуляционных отношений у разных видов воробьёв // *Теоретические аспекты колониальности у птиц*. М.: 54-59.
- Иваницкий В.В., Матюхин А.В. 1990а. К изучению коллективных ночёвок и структуры популяций домовых воробьёв (*Passer domesticus*) в сельской местности // *Биол. науки* 12: 50-56.
- Иваницкий В.В., Матюхин А.В. 1990б. К популяционной биологии полевых воробьёв (*Passer montanus*) в городских лесопарках // *Зоол. журн.* 69, 4: 78-89.
- Ильина Т.А. 1976. Взаимоотношения в семейной группе зябликов в послегнездовой период // *Материалы 9-й Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 109-110.
- Ильина Т.А. 1991. Поведение выкармливания птенцов и расход энергии на него у самцов и самок пеночки-веснички в паре и у одиночек // *Материалы 10-й Всесоюз. Орнитол. конф.* Минск, 1: 78-79.
- Кашкаров Д.Ю., Зинченко Т.Н. 1986. Проблема зерноядных птиц в Средней Азии и некоторые пути её решения // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 1: 290-291.
- Керимов А.Б., Формозов Н.А. 1986. Пространственная структура поселений и акустические коммуникации большой синицы в западном Копетдаге // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 1: 292-293.
- Ксенц Г.Х., Ксенц А.С., Баранова И.А. 1990. Некоторые эколого-физиологические последствия освоения синантропными сизыми голубями новой стратегии кормодобывания // *Экология* 4: 96-97.

- Ксенц Х.Г., Москвитин С.С. 1983. Этологическая структура синантропных популяций сизого голубя // *Прикладная этология*. М.: 127-129.
- Марова И.М. 1990. К экологии хорасанской теньковки в Копетдаге // *Редкие и малоизученные птицы Средней Азии*. Бухара: 127-128.
- Носков Г.А., Бардин А.В., Резвый С.П. 1975. О терминологии в описании территориального поведения птиц // *Материалы Всесоюз. конф. по миграциям птиц*. М., 1: 59-63.
- Панов Е.Н. 1983. *Поведение животных и этологическая структура популяций*. М.: 1-303.
- Плюснин Ю.М. 1990. *Пространственное поведение человека (методы проксемических исследований)*. Препр. Ин-та ист., филол. И филос. СО АН СССР. Новосибирск: 1-44.
- Правосудов В.В. 1985. Поиск и запасание корма сероголовой гаичкой и пухляком // *Зоол. журн.* **67**, 7: 1036-1043.
- Правосудов В.В. 1986. Индивидуальные различия в поведении сероголовой гаички (*Parus cinctus*) и пухляка (*Parus montanus*) при добывании и запасании корма // *Экология* 4: 60-64.
- Рябицев В.К. 1993. *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-296.
- Симкин Г.Н. 1976. О территориальном и токовом поведении большого пёстрого дятла // *Орнитология* **12**: 149-159.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. 1984. Акустическое поведение и пространственно-этологическая структура поселений восточного соловья // *Орнитология* **19**: 35-145.
- Смогоржевский Л.А. 1966. Ориентация больших синиц в зимний период // *Зоол. журн.* **45**, 1: 34-43.
- Соколов Л.В. 1974. Зимнее территориальное поведение полевого воробья в условиях Ленинградской области // *Вестн. Ленингр. ун-та* 15: 26-31.
- Соколов Л.В. 1991. *Филопатрия и дисперсия птиц*. Л.: 1-230.
- Францевич Л.И. 1986. *Пространственная ориентация животных*. Киев: 1-200.
- Харитонов С.П. 1983. Индивидуальное использование мест кормёжки озёрными чайками (*Larus ridibundus*) // *Зоол. журн.* **62**, 5: 748-754.
- Харитонов С.П. 1988. Этологическая структура локальной группировки в колонии белых гусей (*Chen caerulescens*) // *Зоол. журн.* **67**, 10: 1530-1537.
- Харитонов С.П. 1989. Доминантные отношения между гнездящимися озёрными чайками (*Larus ridibundus*) // *Зоол. журн.* **68**, 7: 110-118.
- Харитонов С.П. 1991. Гнездовой консерватизм и переселения озёрных чаек в пределах колонии и в пределах группы колоний // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, 1: 153-154.
- Хлебосолов Е.И. 1989. Механизмы регулировки плотности гнездования и адаптивное значение токовой структуры турухтана (*Philomachus pugnax*) // *Зоол. журн.* **68**, 3: 77-88.
- Шеттлуэрт С. 1983. Память у птиц, запасующих корм // *В мире науки* 5: 75-79.
- Шутов С.В. 1986. Полигиния пеночки-веснички и пеночки-таловки на приполярном Урале и её роль в поддержании численности // *Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики*. Свердловск: 71-77.
- Arvidson B.E., Eriksson U., Lindel U. 1985 // *Fauna och flora (SVER)*. **80**, 3: 11-120.

- Baker M.C., Stone E., Baker E.N. 1988. Evidence against observational learning in storage and recovery of seeds by Black-capped Chickadees // *Auk* **105**, 3: 492-497.
- Baldauf G. 1988. Eisenbahnvogel // *Falke* **35**, 9: 300-303.
- Beletsky L.D., Orians G.H. 1987. Territoriality among male Red-winged Blackbirds. II. Removal experiments and site dominance // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* **20**, 2: 339-349.
- Bingman V.R., Bagnoli P., Ioale P., Cassini G. 1984. Homing behaviour of pigeon after telencephalic ablations // *Brain, Behav. and Ecol.* **24**: 94-108.
- Birkhead T.R., Biggins J.D. 1987. Reproductive synchrony and extra-pair copulation in birds // *Ethology* **74**, 1/2: 320-334.
- Blume D. 1961. Über die Lebensweise einiger Spechtarten (*Dendrocopos major*, *Picus viridis*, *Dryocopus martius*) // *J. Ornithol.* **102**, Sonderdruck: 1-115.
- Borowiec M. 1992. Breeding ethology and ecology of the Reed Warbler, *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann, 1804) at Militecz, SW Poland // *Acta zool. Cracov.* **32**, 2: 315-350.
- Brensing D. 1988. Schlafplatzsuche bei Kohl- und Blaumeisen (*Parus major*, *P. caeruleus*), ein vorprogrammiertes Aktivitätsverhalten // *Vogelwarte* **34**, 2: 267-275.
- Caccamase D.F. 1991. European starling fidelity to diurnal activity centers: role of foraging substrate quality // *Wilson Bull.* **103**, 1: 13-24.
- Caccamase D.F., Fischl J. 1985. Patterns of association of secondary species in roosts of European Starlings and Common Grackles // *Wilson Bull.* **97**, 2: 173-182.
- Caccamase D.F., Morrison D.W. 1986. Avian communal roosting: implication of diurnal activity centers // *Amer. Natur.* **128**: 191-198.
- Caccamase D.F., Morrison D.W. 1988. Avian communal roosting: a test of the «patch-sitting» hypothesis // *Condor* **90**, 3: 453-458.
- Coleman J.S., Fraser J.D. 1989. Habitat use and home-range of black and turkey vultures // *J. Wildlife Manag.* **53**, 3: 782-792.
- Daan S. 1981. On the timing of foraging flights by oystercatchers *Haematopus ostralegus* on tidal mudflats // *Netherl. J. Sea Res.* **15**, 1: 1-22.
- Davis J.W.F. 1975. Specialisation in feeding location by herring gulls // *J. Anim. Ecol.* **44**, 3: 795-804.
- Eckert Ch., Weatherhead P.J. 1987. Competition for territories in red-winged blackbirds: is resource holding potential realized? // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* **26**, 4: 369-375.
- Eiserer I.A. 1979. Roosting restlessness in captive American robins (*Turdus migratorius*) // *Anim. Learn. Behav.* **7**, 3: 406-412.
- Eiserer I.A., Thompson R.K. 1989. Unlike American robin (*Turdus migratorius*) European starlings (*Sturnus vulgaris*) do not display roost-time restlessness // *Anim. Learn. Behav.* **17**, 2: 243-246.
- Feare C.J. 1980. Local movements of starlings in winter // *Proc. 18th Intern. Ornithol. Congr.* **2**: 1331-1336.
- Freed L.A. 1986. Territory take-over and sexually selected infanticide in tropical house wren // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* **19**, 3: 97-206.
- Hanski I.K., Haila Y. 1988. Singing territories and home-ranges of breeding chaffinches: visual observation vs. radio-tracking // *Ornis fenn.* **65**, 3: 97-103.
- Harper D.G. 1985a. Brood division in robins // *Anim. Behav.* **33**, 2: 466-480.
- Harper D.G. 1985b. Pairing strategies and mate choice in female robins *Erithacus rubecula* // *Anim. Behav.* **33**, 3: 861-875.

- Hegner R.E., Emlen S.T. 1987. Territorial organization of the white-fronted bee-eater in Kenya // *Ethology* **76**, 1: 189-222.
- Herman C. 1971. Evolution de la territorialite dans une population de pouillot siffleurs (*Phylloscopus sibilatrix*) // *Gerfaut* **61**, 1: 43-86.
- Hogstad O. 1976. Interseksuell delind av forplantings territoriet as tretaspett // *Sterna* **15**, 1: 5-10.
- Howard H.E. 1920. *Territory in Bird Life*. London: 1-308.
- Jakobsson S. 1987. *Male behaviour in conflicts over mates and territories*. Stockholm: 1-124.
- Jouventin P.R., Weimerskirch H.S. 1990 // *Nature* **343** (6260): 746-748.
- Koenig W.D. 1981. Space competition in the acorn woodpecker: power struggles in a cooperative breeder // *Anim. Behav.* **29**, 2: 396-409.
- Krebs J.R., Biebach H. 1989. Time-place learning by garden warbler (*Sylvia borin*) // *Ethology* **83**, 3: 248-256.
- Leary J., Sullivan K. 1991 // *Wilson Bull.* **103**, 2: 292-295.
- McLaughlin R.L., Montgomerie R.D. 1985. Brood division by Lapland longspur // *Auk* **102**, 4: 687-695.
- Mikkonen A.V. 1985. Establishment of breeding territories by the chaffinch *Fringilla coelebs* and the brambling *F. montifringilla* in northern Finland // *Ann. zool. fenn.* **22**, 2: 137-156.
- Nolan V., Ketterson E.D. 1990. Effect of long days on molt and autumnal migration state of site-fithful dark-eyed juncos held at their winter sites // *Wilson Bull.* **102**, 3: 469-479.
- O'Keefe J., Nagel L. 1978. *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford.
- Olton D.S., Samuelson R.J. 1976. Remembrance of places passed: spatial memory in rats // *J. Exp. Psychol.* **97**, 116: 97-116.
- Pierson E.C., Huntington Ch.E. Wheelwright N. 1989. Homing experiments with Leach's storm-petrel // *Auk* **106**, 1: 148-150.
- Pitts T.D. 1976. Fall and winter roosting habits of Carolina chickadees // *Wilson Bull.* **88**, 4: 603-610.
- Pratio S.R.D. 1982. Polygamy by willow warbler // *Brit. Birds* **75**, 9: 406-411.
- Robins J.D. 1971. Differential niche utilization in a grassland sparrow // *Ecology* **52**, 6: 1065-1070.
- Sherry D.F. 1989. Food storing in the Paridae // *Wilson Bull.* **101**, 2: 289-304.
- Sherry D.F., Vaccarino A.I. 1989. The hippocampus and memory for food caches in black-capped chickadees // *Behav. Neurosci.* **103**, 3: 308-318.
- Smith S.M. 1978. The «underworld» in territorial sparrow: adaptive strategy for floaters // *Amer. Natur.* **112** (985): 571-582.
- Sniegowski P.D., Ketterson E.D., Nolan Jr. van. 1988. Can experience alter the avian annual cycle? // *Ethology* **79**, 4: 333-341.
- Spetch M., Edwards Ch. 1986. Spatial memory in pigeons (*Columba livia*) in an open-field feeding environment // *J. Compar. Psychol.* **100**, 3: 266-278.
- Stacey P.B., Koenig W.D. (Eds). 1990. *Cooperative Breeding in Birds. Long Term Studies of Ecology and Behaviour*. Cambridge: 1-356.
- Summers R.W., Cross S.J. 1987. Winter movements and habitat use of starlings in Norfolk // *Ring. and. Migr.* **8**: 11-18.
- Tiainen J. 1982. Ecological significance of morphometric variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers // *Ann. zool. fenn.* **19**: 285-295.

- Tiainen J. 1983. Dynamics of a local population of the willow warbler *Phylloscopus trochilus* in southern Finland // *Ornis scand.* **14**, 1: 1-15.
- Trillmich F. 1976. Recognition of the individual nesting box in budgerigars, *Melopsittacus undulatus* // *Z. Tierpsychol.* **42**, 1: 1-11.
- Vallotigara G., Zanforlin M. 1989. Place and object learning in chicks (*Gallus gallus domesticus*) // *J. Compar. Psychol.* **103**, 2: 201-209.
- Vander Wall S.B. 1982. An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker // *Anim. Behav.* **30**, 1: 84-94.
- Vessem J. Van, Draulans D. 1987. Spatial distribution and time budget of radio-tagged grey heron, *Ardea cinerea*, during the breeding season // *J. Zool.* **213**: 507-534.
- Wanless S., Harris M.P., Morris J.A. 1989. A comparison of feeding areas used by individual common murre (*Uria aalge*), razorbills (*Alca torda*), and Atlantic puffin (*Fratercula arctica*) during the breeding season // *Colonial Waterbirds* **13**: 16-24.
- Wasser P.M., Wiley R.H. 1979. Mechanisms and evolution of spacing in animals // *Handbook of Behavioural Neurobiology: Social Behaviour and Communication*. London, **3**: 159-174.
- Weaterhead P.J. 1983. Two principal strategies in avian communal roost // *Amer. Natur.* **121** (996): 237-243.
- Weaterhead P.J., Hoysak D.J. 1984. Dominance structuring of a red-winged blackbird roost // *Auk* **101**, 3: 551-555.
- Weimerskirch H., Bartle J.A., Jouventine P., Stahl J.C. 1987. Foraging ranges and partitioning of feeding zones in three species of southern albatrosses // *Condor* **90**, 2: 214-219.
- Williams J.B. 1980. Intersexual niche partitioning in downy woodpeckers // *Wilson Bull.* **92**, 4: 439-451.
- Wiltschko W., Balda R. 1989. Sun compass orientation in seed-caching jays (*Aphelocoma caerulescens*) // *J. Compar. Physiol.* **164**: 717-721.
- Winker K., Rappole J.H., Ramos M.A. 1990 // *Condor* **92**, 3: 444-460.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск 360: 725-726

Северная бормотушка *Hippolais caligata* в окрестностях Ухты

К.К.Деметриадес

Второе издание. Первая публикация в 1995*

Северная бормотушка *Hippolais caligata* впервые найдена на гнездовье в окрестностях Ухты (~ 63°35' с.ш.) в 1973 году. К середине 1990-х она стала не редким видом. Найдено около десятка гнёзд. Бормотушка

* Деметриадес К.К. 1995. Северная бормотушка в окрестностях Ухты // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 19-20.

распространена спорадично, предпочитает пойменные местообитания — окраины лугов, раскорчёвки, опушки с редкими кустами. Гнёзда устраивает на земле, как правило — в кусте или около, любит обгорелые кусты со свежей густой травой. В тайге не встречается. Возможно, продвижению границы ареала на север способствовало освоение человеком пойм под выгоны и покосы (раскорчёвки, весенние палы).



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск 360: 726-727

Первые регистрации на гнездовании бородатой неясыти *Strix nebulosa* в Окском заповеднике

В.П.Иванчев, Н.Н.Николаев, В.В.Лавровский

Второе издание. Первая публикация в 2003*

Вечером 23 мая 2001 в квартале № 26 Чарусского лесничества, входящего в современную территорию Окского биосферного заповедника, нами встречена бородатая неясыть *Strix nebulosa*. Птица охотилась на поляне у жилого кордона Чарусский, присаживалась на столбы изгороди, конёк крыши сарая, не обращая внимания на стоящих людей. 24 мая в 150 м от опушки средневозрастного сфагново-молиниевыхого березняка с сосной найдено было гнездо этой неясыти. Совы поселились в старой постройке (скорее всего) канюка, располагавшейся на берёзе на высоте 12 м. Находящаяся в гнезде птица почти на 2/3 возвышалась над ним. Она совершенно не обращала внимания на людей и оставалась в гнезде даже после постукивания по стволу дерева. Вероятно, в гнезде были небольшие птенцы, так как один из брачных партнёров постоянно находился в нём, а другой активно носил им добычу. Кстати, гнездо было обнаружено по направлению полёта птицы с кормом. На охоту она вылетала очень рано, когда вечерние сумерки ещё даже не начинали сгущаться. Первые регистрации охотящихся птиц происходили в 30 ч 30 мин (по местному времени). Утром заканчивали охоту поздно, далеко после восхода солнца — последний раз охотящихся птиц отмечали в 7 ч 30 мин.

При повторном посещении гнездового участка 20 июня 2001 в гнезде уже никого не было. На траве под ним отмечено несколько пятен помета, погадок не было. Взрослые птицы или птенцы также не встре-

* Иванчев В.П., Николаев Н.Н., Лавровский В.В. 2003. Первые регистрации на гнездовании бородатой неясыти *Strix nebulosa* в Окском заповеднике // *Тр. Окского заповедника* 22: 644-645.

чены ни в окрестностях гнезда, ни на поляне у кордона, хотя мы два вечера вели наблюдения на месте их предыдущих охот.

Второе гнездо бородатой неясыти обнаружено 30 мая 2002 в кв. 50 Центрального лесничества в берёзово-сосновом разреженном лесу. Оно помещалось на берёзе на высоте приблизительно 13 м в пристволовой развилке сучьев и ранее принадлежало также, скорее всего, канюку. В гнезде находились 2 сильно кричавших птенца-слётка. 5 июня их в гнезде уже не было. На земле под гнездом было несколько капель помёта птенцов и фрагмент погадки из шерсти мышевидных грызунов. Взрослая сова взлетела с земли за 50-60 м от людей и довольно долго сидела на ветке сосны у ствола. При приближении к ней перелетела дальше.

В настоящее время, возможно, происходит расширение гнездового ареала бородатой неясыти в южном направлении: гнёзда и птиц находили в Тверской и Нижегородской областях (Бака, Бака 1998; Николаев 1998). Неоднократно встречали их и в соседней Московской области (Волков и др. 1998). Поэтому встречи птиц этого вида в Рязанской области – в таёжных Клепиковском и Спасском районах – вполне закономерны. Однако в районе Спас-Клепиковских озёр бородатая неясыть впервые была отмечена Э.А.Бекштремом (1927) ещё в 1919-1925 годах. Статус вида тогда им не был установлен. Не исключено, что бородатая неясыть издавна гнездится в Рязанской области, но была встречена только в последние годы в ходе широкомасштабных фаунистических исследований, проводимых орнитологами Окского заповедника. С учётом последних находок бородатую неясыть следует считать редким гнездящимся видом Рязанской области и Окского заповедника.

Литература

- Бакка С.В., Бакка А.И. 1998. Бородатая неясыть в Нижегородской области // *Редкие виды птиц Нечерноземного центра России*. М.: 151-153.
- Бекштрем Э.А. 1927. О фауне зверей и птиц Рязанской Мещеры // *Материалы к изучению флоры и фауны Центрально-пром. обл.* М.: 32-33.
- Волков С.В., Севрюгин А.В., Гринченко О.С., Свиридова Т.В., Смирнова Е.В., Коновалова Т.В. 1998. Современное распространение и численность болотной совы, бородатой и длиннохвостой неясытей в Московской области // *Орнитология* 28: 92-99.
- Николаев В.И. 1998. Новые сведения о редких видах птиц северо-западного Подмосковья // *Редкие виды птиц Нечерноземного центра России*. М.: 107-110.

