

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2008
XVII**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
455
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XVII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2008 № 455

СОДЕРЖАНИЕ

- 1815-1834 О некоторых закономерностях онтогенетического развития поведения птиц в связи с проблемой эволюции функций нервной системы. А. Н. ПРОМПТОВ
- 1835-1837 Кукушка *Cuculus canorus* – гнездовой паразит обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* под Новосибирском. Н. Н. БАЛАЦКИЙ
- 1837-1839 Камышница *Gallinula chloropus* и вяхирь *Columba palumbus* – новые гнездящиеся птицы города Ташкента. М. Г. МИТРОПОЛЬСКИЙ
-

Редактор и издатель А. В. Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Санкт-Петербург 199034 Россия

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XVII
Express-issue

2008 № 455

CONTENTS

- 1815-1834 On some regularities in development of bird behaviour in the context of evolution of brain function. A. N. PROMPTOV
- 1835-1837 The cuckoo *Cuculus canorus* – brood parasite of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* near Novosibirsk. N. N. BALATSKY
- 1837-1839 The common moorhen *Gallinula chloropus* and wood pigeon *Columba palumbus* – new breeding birds of Tashkent city, Uzbekistan.
M. G. MITROPOLSKY
-

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

О некоторых закономерностях онтогенетического развития поведения птиц в связи с проблемой эволюции функций нервной системы

А.Н.Промптов

*Второе издание. Первая публикация в 1948**

Поведение живого организма как целостная система функционально адаптированных и координированных актов, необходимых для осуществления биологически важных отправлений (пищевого, самоохрнительного, сексуального характера), в своём индивидуальном формировании у молодых особей обнаруживает закономерности, правильное понимание и эволюционное объяснение которых возможно лишь при комплексном изучении как физиологического механизма явлений, так (неразрывно с этим) и их экологического значения и биологической регуляции.

Для освещения такой постановки вопроса необходимо предварительно привести два-три примера, характеризующих поведение взрослых птиц и взятых из личных наблюдений и опытов, проведённых сотни раз.

Зимней пищей большого пёстрого дятла *Dendrocopos major* являются почти исключительно семена хвойных деревьев, особенно ели. Для доставания их из-под чешуек шишки дятел применяет так называемую «кузницу», или «станок». Таким станком большею частью бывает какой-нибудь пенёк с глубокими и широкими трещинами сверху. Отрвав с еловой вершины шишку с семенами, дятел приносит её в клюве на пенёк и засаживает стоймя в подходящую щель (чешуйками кверху). Укрепив её, он меткими ударами клюва разбивает чешуйки и достаёт семена. Обработав таким образом всю шишку (или ту сторону её, которая выдаётся из станка), он летит за следующей. Принеся шишку на станок, дятел кладёт её на лапы, быстрым движением клюва выдёргивает использованную из щели в на её место всаживает новую. Такая обработка шишек длится до насыщения. Держась зимой оседло на одном участке леса, дятел изо дня в день пользуется одним и тем же пнём и за несколько месяцев около такой «кузницы» накапливается целая горка разбитых шишек. Если регулярно проводить наблюдения

* Промптов А.Н. 1948. О некоторых закономерностях онтогенетического развития поведения птиц в связи с проблемой эволюции функций нервной системы // *Журн. общ. биол.* 9, 2: 145-163.

над поведением птицы на таком «станке», или «кузнице», то нетрудно убедиться в очень большой стереотипности движений, из которых складывается вся кормёжка. Всегда дятел приносит шишку в клюве; обработав её, он никогда не выдёргивает её тотчас же, а летит за следующей и, уже принеся её, выбрасывает старую также очень стереотипным, ловким движением клюва. Всё поведение птицы, направленное к удовлетворению её голода, как бы согласовано в единую, очень стереотипную последовательность актов – в определённый, в данном случае пищевой биоконкомплекс активности, слагающийся как из определённых локомоций, так и из характерных статокинетических координаций. Детальные наблюдения показывают и несомненное значение конституциональных, морфологических особенностей и явное участие индивидуального опыта, тренировки в осуществлении движений, составляющих биоконкомплекс активности.

Другой пример касается особенностей питания щеглов *Carduelis carduelis*. Эти птицы зимой кормятся семенами репейника и чертополоха, ловко прицепляясь к верхушкам этих растений. Доставка семян производится рядом очень характерных движений шеи и клюва (раздвигание головки репейника), а вылущивание каждого семечка – быстрыми и столь же специфическими движениями челюстной мускулатуры и языка. И у этих птиц можно наблюдать характерную видовую стереотипию пищевого биоконкомплекса активности, в которой нетрудно заметить черты, указанные в предыдущем примере.

Последний пример возьмём из лабораторных условий (хотя это же можно наблюдать и в природе). Самке какого-нибудь вьюрка, например чижа *Spinus spinus*, находящейся в состоянии гнездостроительной активности, мы даём клочок ваты или мха. Она захватывает его клювом и далее можно наблюдать стереотипное поведение, совершенно закономерно развёртывающееся вплоть до некоторого, как бы завершающего акта: с ватой в клюве самка перескакивает с ветки на ветку и затем, очень характерными движениями – прижав вату одной лапкой, начинает расщипывать её на тонкие клочки. Распушив таким образом свою находку и заметно возбудившись при этом, самка перепархивает с ней ещё 2-3 раза из одного угла вольера в другой и затем стремительно летит к месту строящегося гнезда. Сложив внутрь принесённый материал и сев в гнездо, самка клювом перебирает принесённое, вплетая в стенки и поправляя неровно выступающие части. Затем, порывисто прижимаясь к гнезду, она в течение 1-2 с проделывает довольно сложную, но очень стереотипную координацию движений: придавливает грудкой, шеей и клювом края гнезда, несколько раздвигает крылья, расширяет хвост и царапает под собой лапками, поворачиваясь в чашке гнезда и как бы формуя её своим телом. Проделав такую «формовку», самка выскакивает из гнезда, и вы видите, насколько переме-

нилось её поведение. Птица явно «успокоилась», она может теперь полететь на кормушку или водопойку, начать чиститься или проявить любую другую активность, и только найдя новый клочок строительного материала, схватит его и снова повторит только что описанный биокомплекс активности, всегда завершающийся как бы «насыщающим» птицу рефлексорным актом формовки гнезда (подробнее см.: Промптов 1945).

Приведённые примеры показывают, что поведение птиц в биологически различные моменты характеризуется известной связностью (коннекцией) актов, как бы объединённых в различные биокомплексы активности. В этих биокомплексах оказываются тесно сцепленными и даже объединёнными как врождённые, видовые компоненты (безусловные рефлексоры), так и индивидуально приобретённые (условные и ситуационно-тренированные). Завершающим звеном «биокомплекса» всегда оказывается безусловный рефлекс или координация их, биологически характеризующая весь биокомплекс (как пищевой, гнездо-строительный и т.д.).

Физиологическая природа «биокомплекса» может быть очень сложна и неоднородна (Промптов 1946), но для своего нормального (в природных условиях), т.е. биологически полноценного значения биокомплекс должен представлять собою чётко слаженную систему, единую «композицию» движений, тонко адаптированную к экологическим условиям, характерным для данного вида. Иначе «биокомплекс» не будет подкрепляться надлежащим образом и, следовательно, не сможет активироваться до конца.

Биокомплексы активности, складываясь физиологически как нервные механизмы тончайшего «уравновешивания» организма со средой (в смысле И.П.Павлова), в биологической своей целостности отражают, вместе с тем, и эволюционное адаптационное наследие каждого вида и характерные индивидуальные особенности онтогенеза, влияющие на поведение взрослой птицы. Вот на этом мы и хотим остановиться в данной статье.

Момент вылупления птенцов как важнейший фактор в онтогенетическом формировании поведения

В своём обобщающем докладе «Эволюционный принцип в применении к физиологии центральной нервной системы» Л.А.Орбели (1941, опубликован в 1945 г.) отметил и подчеркнул большое значение ранних постнатальных стадий развития животных в формировании их дальнейшего поведения.

«Все животные формы могут быть разделены на две большие группы: представители одной проделывают внутрияйцевое или внутриутробное развитие до такой степени полно, что родятся и начинают под-

вергаться действию внешней среды уже почти вполне сформированными, тогда как у представителей другой группы это онтогенетическое развитие даже врождённых, наследственных форм поведения выносятся во времени далеко за пределы внутрияйцевого или внутриматочного развития. Ясно, что вторая категория животных оказывается с биологической точки зрения, с одной стороны, в более трудных условиях, а с другой, в условиях гораздо более выгодных. Если животные первой группы достигают такого уровня развития, что у них все наследственно фиксированные деятельности вполне сформированы и вполне готовы к тому времени, когда они родятся на свет, и они могут сразу начать самостоятельное существование, — в этом большая выгода, потому что такое животное сравнительно мало подвержено различным вредным условиям среды. Но тем самым это животное не может сильно прогрессировать в своём дальнейшем развитии; между тем как животное, которое рождается с не вполне сформированной нервной системой, хотя и оказывается на первых порах жизни инвалидным, требующим посторонней помощи, родительской помощи, но, вместе с тем, обладает возможностью подставить свои ещё развивающиеся наследственные, врождённые формы поведения и деятельности под влияние агентов окружающей среды и таким образом создать внутри нервной системы определённый переплёт между врождённой и приобретёнными формами деятельности и в значительной степени модифицировать или маскировать врождённые формы поведения».

В классе птиц мы находим представителей обеих характеризованных выше групп.

Так называемые «выводковые» птицы, например куриные, гусиные или кулики, вылупляются зрячими и слышащими и на такой стадии развития нервной системы и нервно-мышечных координаций, что в первый же день могут самостоятельно передвигаться (бегать или плавать) и принимать пищу (клевать и активно захватывать её клювом).

Представители другой группы, так называемые «птенцовые» (например, голуби, совы, все воробьиные) вылупляются на такой стадии общего развития, что оказываются совершенно беспомощными, ещё долго остаются в гнезде, где и выкармливаются родителями. Они появляются из яйца слепыми и с закрытым слуховым проходом, пуховой покров у них слабее или почти отсутствует, терморегуляция очень несовершенна и координации движений внутри гнезда устанавливаются у них лишь постепенно, в последующие дни после вылупления.

Между указанными двумя группами существуют переходные формы, обнаруживающие как бы различные «сдвиги» момента вылупления как в сторону «выводковости», так и «птенцовости» (см. ниже).

Всё это — общеизвестные факты, давно вошедшие в учебники. Но если подойти к ним со специальной целью выяснения — какое же зна-

чение в дальнейшем формировании поведения имеет такое, как бы «задержанное» или «ускоренное» вылупление, т.е. столь неодинаковое по стадиям онтогенеза включение развивающейся нервной системы в общий «поток» биологических, средовых воздействий, то мы обнаруживаем интереснейшие и далеко ведущие закономерности, особенно чётко выступающие при экспериментальном изучении.

О некоторых из этих закономерностей и будет сообщено ниже с неизбежной – по размерам статьи – краткостью и схематичностью.

Предварительно необходимо сделать, как нам кажется, вполне оправданное терминологическое нововведение. Дело в том, что названия «выводковые» и «птенцовые» птицы (в вышеуказанном смысле) и особенно термины «выводковость» или «птенцовость» (в смысле переходных степеней) надо признать очень неудачными. Эта старинная терминология, введённая в орнитологическую литературу ещё более ста лет назад, может вносить даже словесную путаницу, так как выводки бывают и у «птенцовых» птиц, а каждую молодую птицу нередко называют «птенцом» (даже у «выводковых»). Кроме того, тройная тавтология – «птенцы птенцовых птиц» – очень громоздка и неудобна. Иногда применяющееся для «птенцовых» название «гнездари» также нельзя признать удачным. Предложенные Г.А.Васильевым (1941) названия – «нанадультные» (выводковые) и «дисадультные» (птенцовые), несомненно лучше, но всё же неудачны в их прямом (переводном) значении, так как обозначают лишь как бы статическое сравнение птенца со взрослым организмом, не отмечая момента рождения. В связи с этим становится неудобным применение такой терминологии для переходных форм (например, с различной «степенью дисадультности»).

Нам кажется, что для более точного и удобного обозначения данной особенности развития необходимо подчеркнуть как раз сравнительную, динамическую её сторону, а именно: смещение момента рождения (соотв. вылупления) в онтогенезе в сторону его ускорения. Принимая во внимание этот, самый существенный момент, мы предлагаем птенцовых птиц называть «незрелорождающимися» или «незреловылупляющимися» (имматуронатными), а выводковых – «зрелорождающимися» (матуронатными), при рассмотрении же переходных особенностей развития – говорить о различных степенях «незрелорождённости» или имматуронатности птенцов. Во всём многообразии класса птиц мы находим именно различно выраженную незрелорождённость (в специфических адаптивных вариациях, о которых ниже), а не схематичное разделение на две обособленные группы.

Из современных птиц наиболее незрелорождающимися являются воробьиные *Passeres*, а наиболее зрелорождающимися (вполне матуронатными) – куриные *Galli*. Между ними располагаются переходные степени незрелорождённости.

В общих чертах степень незрелорождённости определяется моментом рождения или вылупления из яйца, имеющим место на разных стадиях онтогенетического развития особи. Но в этом отношении, при детальном рассмотрении развития представителей различных отрядов птиц, обнаруживаются особенности, указывающие и на различные скорости и сдвиги (гетерохронии) в формировании некоторых функциональных координаций, особенно таких, которые имеют важное биологическое значение для данной группы или вида птиц (см. ниже).

В отношении формирования поведения организма во внешней среде, момент вылупления существен, в первую очередь, конечно, тем, что с ним включается сложное многообразное влияние биологических факторов, общий поток раздражителей, попадающих на нервную систему. Включение важнейших афферентных систем (зрения, слуха) у сильно выраженных незрелорождающихся птиц не совпадает с вылуплением (они вылупляются слепыми), но всё же момент самого вылупления является достаточно сильным качественным скачком развития, хотя бы в отношении изменения условий функционирования проприоцептивной афферентации. Птенец, заключённый в яйце накануне вылупления, и птенец, свободно шевелящийся в гнезде – это, несомненно, две ступени развития, разделённые качественным скачком. Установлен также и ряд других физиологических явлений, качественно характеризующих начало постнатального периода (например, связанных с дыханием).

Момент вылупления птенца, совпадающий с включением влияния на его развитие биологических факторов, мы можем назвать «натальным биостартом». С натального биостарта начинается как функциональное проявление, так и дальнейшее формирование двигательных координаций и затем актов, из которых складывается поведение особи.

На основании изложенных выше общих соображений мы должны ожидать, что ранний биостарт (у незрелорождающихся птиц) должен оказывать существенное влияние на формирование поведения особи, так как развивающаяся нервная система на более ранней стадии оказывается подвергнутой многообразным средовым влияниям, по отношению к которым организм должен вырабатывать известное «уравновешивание».

Так это и оказывается фактически.

Формирование двигательных координаций в раннем постнатальном периоде развития птенцов

Рассматривая вылупление из яйца и первые моменты постнатальной жизни птенцов, мы можем, прежде всего, отметить специфическую координацию, свойственную всем птицам. Это – движения, совершаемые во время вылупления. Помощь со стороны родителей минимальна

(как правило, она отсутствует), и, разбив скорлупу надклювным «яйцевым зубом», птенец бурной двигательной реакцией (в несколько вспышек её) освобождается из яйца. При этом большое значение имеют экстензорные движения конечностей и, главное, разгибательные, опистотонические движения шеи и тела, в результате чего разламывается скорлупа надклюнутого яйца.

Нам приходилось наблюдать вылупление у очень многих видов воробьиных птиц и в природных, и в лабораторных условиях, вылупление и у представителей нескольких других отрядов (голубей, дневных хищников, куриных, уток, кукушек и др.), и можно констатировать, что в отношении двигательных координаций вылупляющегося птенца наблюдается очень мало различий. Несомненно, что движения, механически необходимые для освобождения от скорлупы, являются эволюционно очень древней координацией, унаследованной всеми современными птицами от своего рептилиеобразного предка. Вариации в скорости вылупления, по-видимому, зависят главным образом от силы готового эмбриона (в индивидуальном смысле). Интересно, что матуронатные (выводковые), способные в первый же день не только твёрдо стоять на ножках, но и хорошо бегать или плавать, вылупляются не быстрее, чем имматуронатные (птенцовые), которые ещё долго после вылупления не могут овладеть своим передвижением в пространстве. Координации, необходимые для вылупления, очевидно, не очень зависят от стадии общего развития. Этот механизм «готов» как раз к критическому моменту его использования. Поразительно быстро, в несколько минут, вылупляются кукушата (личные наблюдения). Даже птенчики самых мелких певчих птиц вылупляются почти моментально. Так, например, однажды у меня на ладони (!) из совершенно неповреждённого яйца в 1-1.5 мин (по часам) благополучно вылупилась пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus*. По-видимому, несколько замедленно происходит вылупление у некоторых дневных хищников (Дементьев 1940).

Сравнительно-физиологическое изучение раннего постнатального периода развития птенцов очень различных степеней незрелорождённости вскрывает ряд глубоких особенностей, обсуждение которых увело бы нас слишком далеко от основной задачи. Отметим лишь одно важное различие, а именно – значительно более позднее начало функционирования щитовидной железы у незрелорождающихся птиц по сравнению со зрелорождающимися. Так, по данным Войткевича (1935), у голубят щитовидная железа становится активной лишь на 5-й день после вылупления, тогда как у цыплят она активна уже с 11-12-го дня эмбрионального периода. Эти возрастные особенности эндокринного баланса имеют отношение и к терморегуляции, и к перообразованию, и к обмену веществ, а тем самым и к формированию поведения в раз-

ных группах. Наиболее интересные закономерности обнаруживаются в отношении формирования двигательных координаций. У вылупляющихся более зрелыми выводковых установочные реакции (в смысле: Magnus 1924) складываются уже через несколько часов после появления на свет, а двигательные – тотчас же вслед за ними. Эту быстроту «созревания» сенсомоторных актов, конечно, следует поставить в связь с ранним, совпадающим с натальным биостартом, включением важнейших афферентных систем – зрительного и слухового рецепторов. По новейшим экспериментальным данным (Образцова 1945) и эволюционно-физиологическим взглядам Орбели, онтогенетическое формирование координационных отношений и специализация рефлекторных актов неразрывно связаны со включением и функциональным влиянием ведущих афферентных систем развивающегося организма.

Ранняя «самостоятельность» цыплят домашней курицы широко известна. Ещё сильнее она выражена у диких куриных. Так, например, по наблюдениям Тугаринова и Козловой (1945), цыплёнок таджикского фазана вылупляется из яйца в 2-3 мин и в первые моменты своего «свободного» существования проделывает самые разнообразные движения – ползёт, падает, кувырывается на спину и т.п., но эти обобщённые и неуравновешенные движения быстро затормаживаются и координируются, и далее, в течение первых двух часов, фазанёнок сидит на плюснах и гузке, согнув лапки в кулачки. Затем он встаёт на пальцы и сразу же начинает бегать, проявляя очень большую подвижность. На 3-й день он уже планирует с небольшой высоты и может немного вспархивать. Быстро появляется большая разборчивость в пище и особая серия стереотипных движений при её поедании (осторожно подходит к саранче со стороны головы, обходя иногда кругом, быстро клюёт, отсекая крылья и ноги и заглатывает головой вперёд).

У многих выводковых (матуронатных) уже в день вылупления чётко проявляется замечательная и очень специфичная реакция «затаивания» при тревоге, причём всё поведение птенцов тонко согласовано с поведением матери, «отводящей» врага от выводка. По нашим наблюдениям, например над рябчиками *Tetrastes bonasia* и некоторыми куликами, затаившийся птенец лежит совершенно неподвижно, всегда в характерной позе и даже совсем на виду, но его нелегко обнаружить благодаря покровительственной окраске пуха.

Зрелорождающиеся птенцы видов, биологически связанных с водоёмами, способны плавать и даже нырять уже через несколько часов после вылупления.

Таким образом, у зрелорождающихся форм мы наблюдаем даже как будто «запаздывание» натального биостарта, иногда настолько существенное, что функциональное созревание врождённых нервно-мышечных координаций, в биологической обстановке приобретающих

значение определённых инстинктивных актов, осуществляется буквально «*in statu nascendi*» особи, и в дальнейшем они крайне стереотипно и консервативно пускаются в ход при определённых ситуационных раздражителях.

Остановимся теперь на развитии функций клюва у маторонатных видов и групп. Давно установлено (Л.Морган 1899; и др.) и экспериментально изучено (Bird 1925, 1926), что рефлекс клевания является у цыплёнка врождённым, но данная координация всё же подвергается некоторой индивидуальной тренировке, сводящейся, главным образом, к выработке известной меткости в схватывании добычи, особенно при её подвижности. Но выработавшись в птенцовом возрасте, эта двигательная стереотипия шейной и челюстной мускулатуры остаётся уже на всю жизнь в тех же «координационных рамках». Даже включение клюва как эктосоматического органа (Северцов 1939) в другие биокомплексы активности, например агрессивно-оборонительного или гнездостроительного характера, почти ничего не меняет в «клевательной» или «хватательной» координации этой скелетно-мышечной системы. Все зрелорождающиеся птицы обладают ограниченной индивидуальной пластичностью функционального использования клюва. Своеобразная функция клюва в питании утиных птиц не является исключением, так как базируется, главным образом, на морфологической адаптации и, кроме того, сводится в значительной степени к пассивной роли процеживателя. Сенсорная роль клюва в связи с осязательными окончаниями нервов у некоторых специализированных видов много выше двигательной и вообще можно сказать, что у зрелорождающихся (выводковых) птиц слабая пластичность двигательных координаций клюва почти всегда сочетается с высокой морфологической специализацией, замечательно вооружающей птицу в природной обстановке, но делающей её почти совершенно беспомощной в изменённой ситуации, когда требуется некоторая перестройка координационных отношений. Это очень существенно отметить для дальнейшего сравнения с незрелорождающимися формами.

Иначе происходит птенцовое развитие у видов, вылупляющихся на более ранней стадии развития нервной системы.

Наиболее интересны в этом отношении воробьиные птицы, являющиеся уже в течение многих лет материалом нашего личного изучения как в отношении развития птенцов (Промптов 1925, 1946), так и в отношении гнездостроительной активности (Промптов 1925-1926, 1945). Под наблюдением были сотни птенцов почти всех видов воробьиных птиц европейской части СССР. Координации, необходимые для вылупления из яйца, мы отметили выше. Вылупившийся птенец в случайной позе лежит на дне гнезда или совершает самые неопределённые, хаотически генерализованные движения. У него отсутствуют

установочные реакции, он слепой (глаза покрыты кожей) и с закрытым слуховым проходом. Однако на тактильные раздражения он отвечает пищевой реакцией – открыванием клюва и писком. Головка ещё не держится, и птенец открывает клюв, даже лёжа на спине. Но на фоне беспорядочных движений пищевая реакция выступает, несомненно, как уже сложившаяся координация. Это становится ещё более заметным позднее, когда укрепляются установочные реакции, птенец принимает определённую сидячую позу и тянет клюв и шею вверх и в сторону кормящего родителя. При этом у ряда видов обнаруживаются характерные ритмические движения поднятой на вытянутой шее головы, особенно ясно выраженные, например, в семействе славок *Sylviidae* в виде очень частых трясущих или колебательных движений. Groebbels (1927), а также Lorenz (1937) не без оснований рассматривают их как двигательные адаптации, возбуждающие инстинкты кормления у родителей.

Очень ранней координацией, имеющей помимо физиологического и биологически-тренировочное значение, являются движения, предшествующие дефекации. Даже очень слабые птенцы, с трудомдвигающиеся в гнезде, при интероцептивной стимуляции, предшествующей дефекации (Groebbels 1927), совершают сложный, хорошо координированный акт, заключающийся в повёртывании всего тела гузкой к краю гнезда и несколько вверх. Замечательно, что у дуплогнездников, у которых самка, принимающая кал птенца в свой клюв, появляется сверху, а не сбоку, эта дефекационная поза несколько иная, чем у открытогнездящихся видов. Так, например, по нашим наблюдениям, птенец большой синицы *Parus major*, испражняясь, поднимает гузку совершенно вверх, упираясь при этом ногами в гнездо в крайне своеобразной, как бы перекувырнутой позе. После дефекации она быстро сменяется нормальным сидячим положением. Эта двигательная координация очень стереотипна и является, несомненно, в своей основе безусловнорефлекторной, но должна иметь и известное тренировочное значение. Дефекационную координацию по её чёткости и мышечной комплексности можно сравнить лишь с замечательной способностью маленьких кукушат выбрасывать других птенцов, яйца и вообще любые предметы из гнезда. На этом явлении необходимо несколько остановиться, так как оно может служить хорошим примером очень раннего формирования и функционального использования сложной нервно-мышечной координации, имеющей важнейшее биологическое значение в жизни вида.

По нашим наблюдениям и опытам (Промптов, Лукина 1940), птенец кукушки *Cuculus canorus* уже с возраста 7-8 ч (ещё совершенно голый и слепой) способен выбросить из гнезда даже вдвое более тяжёлого птенца-хозяина. Мы не имеем возможности привести здесь описа-

ние всего хода выкидывания (см. указанную выше работу и серию фотографий в ней) и отметим лишь, что при начале этого акта беспомощно копошащийся в гнезде, кажущийся очень слабым кукушонок как бы преобразуется и, принимая определённое положение всего тела, совершает последовательную цепь движений, совершенно закономерно приводящих к тому, что сосед-птенчик быстро оказывается за бортом гнезда. При бывающих всё же неудачах, вслед за коротким периодом успокоения, реакция повторяется. Если во время неё кукушонка быстро взять в руку, то можно почувствовать напряжение всей мускулатуры, участвующей в совершающейся работе. Сравнивая поведение кукушонка во время выкидываний и в промежутках между ними, получаешь впечатление, что этот врождённый и высококоординированный акт в своём онтогенетическом формировании как бы «забегает вперёд», функционально созревает раньше, чем обычные локомоторные реакции птенца, совершенствующиеся тренировкой очень постепенно и в связи с улучшением слуховой и зрительной рецепции. Это, несомненно, пример адаптивной гетерохронии, связанной с высокой незрелорождённостью (эмбриональный период у кукушек равен только 11 суткам, тогда как у мелких воробьиных птиц он обычно на 2-3 суток длиннее).

Таким образом, у незрелорождающихся птиц, с ускоренным биостартом, ранний период постнатального развития характеризуется адаптивными гетерохрониями в созревании врождённых координационных отношений, обеспечивающих осуществление актов важного физиологического и биологического значения (приёма пищи, дефекации или, например, такой специальной реакции, как «выкидывание» у кукушат). У зрелорождающихся же форм созревание двигательных «механизмов» к моменту вылупления, в связи с одновременно включающимся функциональным влиянием ведущих афферентных систем и большей зрелостью центральных отделов нервной системы, обеспечивает быстрое установление общего поведения на основе биологически полноценных врождённых (инстинктивных) реакций. Но, вместе с тем, самый чувствительный период индивидуально-тренировочного модифицирования и относительной перестройки врождённых координационных отношений у них оказывается сокращённым.

Имматуронатные виды, обладающие при вылуплении меньшим количеством рано сложившихся врождённых координаций, обеспечивающих отправление важнейших жизненных функций, отстают в отношении общего развития двигательных реакций, индивидуально-тренировочное формирование которых проходит при иных отношениях как с развивающейся рецепцией, так и с центральной нервной системой.

В связи с этим интересно рассмотреть развитие функций клюва у

незрелорождающихся птенцов. Активное клевание пищи, проявляющееся, например, у цыплёнка уже в первый же день после вылупления, у незрелорождающихся воробьиных проявляется лишь после выхода их из гнезда, т.е. не ранее двухнедельного возраста. До этого момента, в ответ на кормовой раздражитель (например, условный звуковой) они отвечают широким раскрытием клюва, связанным с этим трепетанием крыльями и голосовой реакцией. Эта координация вырабатывается в первые же часы после вылупления и далее претерпевает закономерные возрастные изменения (Groebbels 1937; Васильев 1941). По нашим опытам, тактильное раздражение углов рта вызывает рефлекторное раскрытие крыла соответствующей стороны, и можно думать, что и само открывание клюва проприоцептивно стимулирует трепетание крыльев у птенцов. Такая птенцовая пищевая реакция оказывается антагонистичной с активным клеванием, появляющимся в определённом возрасте, когда можно наблюдать, как при введении пинцета с кормом в раскрытый рот птенца последний пятится или отскакивает назад, выталкивая пинцет, а через мгновение сам активно склёвывает с него предлагаемую пищу. Таким образом, можно считать, что пассивное раскрытие клюва (Sperrreaktion – Holzapfel 1939) и активное склёвывание являются возрастными последовательными стадиями пищевой реакции и заключительными рефлекторными звеньями пищевого биокомплекса активности на разных возрастных этапах индивидуального развития. Если провести сравнение с маторонатными, то возраст появления и развития активной клевательной реакции (например, у воробья *Passer domesticus* 12-15 дней) приблизительно соответствует возрасту однодневного цыплёнка. Цыплёнок начинает свою жизнь во внешней среде сразу с той стадии, которой у воробья предшествует довольно длинный период пассивного принятия пищи от родителей. Но какая разница в отношении пищевых условнорефлекторных связей, уже сложившихся у того и у другого к моменту первых подкрепляемых клевков! Незрелорождающийся птенец к этому времени уже «овладеет» своим клювом настолько, что, помимо схватывания или примитивного расклёвывания (как это делает и большинство выводковых), он уже способен применить клюв и для сложных манипуляций извлечения корма из закрытых мест (например, семян из стручков, орехов) или разрывания крупной добычи на части. Цыплёнок же при первых клевках промахивается, а затем ещё не раз роняет схваченную пищу, не координируя движения в биологически-изменчивых повторных случаях.

Кроме того, незрелорождающиеся птицы расширяют функции клюва и за пределы пищевого биокомплекса активности. Эта мультифункциональность или поликинетичность клюва биологически имеет громадное значение.

Здесь мы подошли к самому интересному вопросу – о связи птенцовой тренировки движений клюва (и отчасти ног) с гнездостроительными способностями у незрелорождающихся форм. Согласно развиваемой точке зрения, эта связь должна существовать, и мы, действительно, её обнаруживаем.

Птенцовая тренировка клюва и гнездостроительные способности

Можно предполагать, что зрелорождённость и функциональное формирование координаций «клевания» и «хватания» клювом тотчас же вслед за натальным биостартом, без предварительного периода развития, свойственного незрелорождающимся формам, являются основной причиной очень ограниченной пластичности биологического использования клюва у ряда видов. И в прямой зависимости от этого стоит факт более низких способностей гнездостроения у зрелорождающихся птиц. У громадного большинства их гнёзда располагаются на земле и представляют собою значительно менее «искусные» сооружения, чем у незрелорождающихся птиц. Таким образом, общее биологическое положение старых орнитологов о том, что чем более зрелыми и самостоятельными вылупляются птенцы, тем ниже гнездостроительные способности вида, приобретает новое, более глубокое обоснование.

Крайняя зрелорождённость в настоящее время представлена у австралийских сорных кур, или большеногов *Megaropidae*, птенцы которых выходят из яйца настолько зрелыми, что почти сразу же могут подлётывать и живут самостоятельно, не нуждаясь в помощи родителей. И мы видим у большеногов даже отсутствие насиживания, а гнездостроительная активность сводится лишь к насыпанию (главным образом при помощи ног) куч, в которые они закапывают яйца (Мензбир 1909; Ashby 1929).

В данной связи явлений интересную особенность мы находим у другого представителя куриных – гоацина *Opisthocomus hoazin**. Эти южноамериканские птицы устраивают гнёзда на ветвях деревьев и кустов, большей частью близко от воды или над водой. Материалом служат ветви (бобовника и других растений), довольно прочно сплетённые между собой. Каковы же вылупляющиеся птенцы? Они – зрячие, с рыжеватым пухом и очень подвижные. При тревоге даже только что вылупившиеся птенцы расползаются из гнезда «на четвереньках» и хватаясь клювом за ветви. Цепкое передвижение облегчается наличием подвижных коготков на рудиментарных 1-м и 2-м пальцах крыла (эти коготки и сама замечательная координация исчезают во взрослом

* Современные систематики относят гоацина на правах отдельного подотряда к отряду Cuculiformes или же выделяют в отдельный отряд – *ред.*

состоянии). Если же вспугнутый птенец падает в воду, то он оказывается способным плавать и даже нырять. Таким образом, в данном случае мы видим на ранней постнатальной стадии уже высокоразвитые специфические координации, несомненно обладающие и адаптационной пластичностью, которая неизбежно должна сопутствовать лазанью при помощи клюва. Эта птенцовая тренировка в дальнейшем у взрослых птиц, вероятно, используется при укреплении материала гнезда.

Конечно, наземное расположение гнёзд у громадного большинства матуронатных птиц является адаптивной особенностью размножения и эволюционным результатом взаимной согласованности его отдельных процессов, и нам могли бы справедливо указать, что иначе эти виды и не способны успешно выращивать своё потомство. Иначе говоря, здесь, может быть, дело не только в недостатке координационного богатства или функциональной пластичности клюва. Но если мы будем в нашем обзоре подвигаться от типичных матуронатных групп (например куриных, куликов) к высоко имматуронатным воробьиным, то заметим явную связь функциональной пластичности клюва с гнездостроительными способностями. Так, например, гнёзда чаек (отряд *Lari*), располагаемые у большинства видов на земле, представляют собою довольно плотную постройку из стеблей болотных растений, которые птицы собирают, приносят в клюве и вплетают в плоский лоточек. По наблюдениям Скребицкого (1936, 1939), речные чайки *Larus ridibundus* продолжают приносить строительный материал и в гнездо с уже отложенными яйцами и подсовывают его под них при помощи клюва. Гнездо настолько компактно, что в эксперименте его можно передвинуть на другое место или даже поднять на подставку. Обращаясь к птенцам чаек, мы видим следующее: они вылупляются зрячими, в пуху, но ещё несколько дней находятся в гнезде, укрепляя свои двигательные координации и получая корм от родителей. Функция активного клевания (схватывания корма) у них развивается не сразу после вылупления. Ей предшествует «попрошайничество», сопровождающееся характерными «поклонами» перед взрослыми птицами и писком (личные наблюдения), но, параллельно с этой ювенальной реакцией, птенцы, разбежавшиеся из гнезда, начинают применять свой клюв и активно, тренируя координации, пригодные к разным ситуациям. В этот период, вероятно, и закладываются навыки, применяющиеся позднее при гнездостроении.

У дневных хищных птиц (отряд *Accipitres*) гнёзда не отличаются сложностью, строительный материал мало дифференцирован (большой частью ветви и прутья), но укрепление их на деревьях (у многих видов) требует известной ловкости в работе клювом. Птенцы же хищников рождаются зрячими, в пуху, но двигательны беспомощными, хотя очень быстро научаются активно хватать пищу, приносимую родите-

лями, и заглатывают иногда очень крупные куски её. Клюв как орган разрывания добычи начинает функционировать рано, но движения его довольно стереотипны. Таким образом, дневные хищники – незрелорождающиеся формы, но с ускоренным созреванием клювовых адультиных координаций и зрительной рецепции. И по биологическим причинам у них мало поводов к развитию большой пластичности движений, связанных с различным употреблением клюва.

У веслоногих *Steganopodes*, например у большого баклана *Phalacrocorax carbo*, птенцы незрелорождающиеся – вылупляются голыми и слепыми, первые дни двигательны беспомощны, долго находятся в гнезде на попечении родителей. Кормление происходит очень своеобразно (Сушкина 1932). Взрослая птица делает отрываемые движения и затем надевает свою широко раскрытую глотку на голову птенца, который в таком положении и заглатывает корм (рыбу). При этом способе кормления, конечно, требующем быстрого взаимного приспособления движений взрослой птицы и птенца, всё же активное функционирование не получает большой стимуляции. Но позднее, с оставлением гнезда, пластичность использования клюва (благодаря также длинной и гибкой шее) достигает у бакланят довольно высокого развития. Птенцы хорошо плавают и ныряют, активно преследуя и схватывая добычу. Гнёзда бакланов, расположенные иногда довольно высоко на деревьях, построены из хорошо переплетённых прутьев, укрепляемых птицами при помощи клюва. Гнёзда их лучше гнёзд хищников.

Широко известно, что наиболее искусно выстроенные гнёзда принадлежат воробьиным птицам. Первоклассные строители – африканские ткачики *Ploceidae*, азиатские славки-портнихи *Sutoria*, южноамериканские печники *Furnarius*, европейские и среднеазиатские ремезы *Remiz pendulinus*, а также и широко распространённые в нашей природе зяблики *Fringilla coelebs*, иволги *Oriolus oriolus*, долгохвостые синицы *Aegithalos caudatus*, крапивники *Troglodytes troglodytes* – все они принадлежат к этому отряду, замечательному не только своей численностью (около 6000 видов), но и широкой экологической радиацией. Это птицы с наиболее высоко развитым головным мозгом, способные к быстрой выработке условнорефлекторных связей (Баяндуров 1945; Промптов 1940, 1946). Прочность их гнёзд, тонкая отделка и вообще вся архитектура являются результатом работы, главным образом, клюва, конечно, в неразрывной связи с общими двигательными координациями строящей птицы (Friedmann 1922). В одной из предыдущих работ (Промптов 1945) мы дали подробное описание гнездостроения у нескольких видов вьюрков *Fringillidae* и славок *Sylviidae* и показали значение обычной двигательной тренировки в гнездостроительной активности. Эта тренировка начинается и особенно эффективна в птенцовом периоде, в пору формирования первых самостоятельных

кормодобывательных биокомплексов активности. Период пребывания в гнезде и получения корма от родителей не проходит бесследно для птенца, вылупляющегося с ещё развивающейся нервной системой. Наоборот, в этот период она получает очень большую нагрузку, всё время воспринимая и дифференцируя новые раздражители, формируя новые приспособительные реакции, новые координации, по мере созревания зрительной и слуховой афферентации. К моменту оставления гнезда арсенал временных связей у имматуронатных птиц достигает большой сложности, и далее, уже на его основе, начинается формирование видовых биокомплексов активности при участии родителей, за которыми птенцы некоторое время следуют во всех их жизненных перипетиях. И сопоставив способы использования клюва при добывании корма у разных видов с характером сооружаемых ими гнёзд, мы обнаруживаем ясную связь. Её можно было бы проследить подробно по отдельным семействам и даже видам воробьиных птиц, но за недостатком места ограничимся сейчас несколькими примерами. Зерноядные виды и семейства (вьюрков, ткачиков), обладающие большим разнообразием координаций клюва (и шеи), выявляющихся в их характерных (природных) пищевых биокомплексах активности, строят, как правило, очень хорошие, прочные, а у некоторых даже вызывающие удивление гнёзда (например, ткачи). Но работа птицы при постройке гнезда покажется не такой уж «загадочно инстинктивной», если знать и видеть, как эта же птица ловко расщипывает стручки, семена, почки деревьев и другие свои природные кормовые растения, чтобы беспрепятственно добыть скрытую пищу. Птица приучается это делать ещё птенцом, она тренируется на ветвях, подвешиваясь во всевозможных позах и калейдоскопически меняя движения. Вся эта тренировка будет использована в своё время в гнездостроительной активности. Наши специально поставленные опыты показали, что даже у канареек *Serinus canarius*, не отличающихся высокими гнездостроительными способностями, длительная двигательная тренировка молодых самок с 1-1,5-месячного возраста и до начала гнездостроения на разнообразно расположенных и сменяющихся ветвях и при расщипывании стручков китайской капусты (при доставании семян из них) оказывает заметное влияние на постройку гнезда на таких же ветвях. Нетренированные канарейки иногда даже не в состоянии сделать (укрепить) гнездо на ветвях.

Таким образом, инстинктивная склонность вьюрков к расщипыванию почек, обдиранию коры, размочаливанию луба и тому подобным действиям, приводя к соответствующей тренировке всей мускулатуры в системе пищевого биокомплекса активности, оказывается биологически очень важной и при переключении в другой биокомплекс – гнездостроительной активности. Конечно, при этом имеет существенное зна-

чение и морфологическое строение клюва – у вьюрков конического, с сильной челюстной мускулатурой. Но это – лишь необходимая основа для приспособительной тренировки.

Что же мы находим в других семействах воробьиных птиц?

Виды, лишь схватывающие корм клювом, чтобы тотчас же проглотить его (мелкие семена, мягких насекомых и т.п.), строят довольно примитивные гнёзда. Наземные птицы, и кормящиеся, и гнездящиеся на земле, например жаворонки, коньки, овсянки, более примитивны в гнездостроении, чем лесные виды, гнездящиеся на ветвях деревьев и на них же собирающие корм. Здесь уже сказывается большая пластичность двигательных координаций, биологически более необходимых древесной птице, чем наземной. При этом для гнездостроения приобретают большее значение и координации ног. Экологически очень разнообразное семейство дроздовых *Turdidae* может доставить много примеров такого рода (Промптов 1937). Семейство синиц *Paridae*, большинство представителей которого обладает высокой способностью раздалбливать и расщипывать древесный субстрат в поисках пищи, а также разбивать клювом (держа лапками) твёрдые семена, орехи и т.п., в отношении гнездостроительных способностей также обнаруживает интересные параллели. Некоторые виды сами выдалбливают себе дупла клювом в гнилых деревьях (например, хохлатая синица *Parus cristatus*); другие, гнездящиеся в готовых укрытиях, носят туда обильный строительный материал и вяют из него как бы войлочную глубокую чашку (большая синица; см. Промптов, Лукина 1938); свободно же гнездящиеся, как, например, ремез, способны сделать замечательное, плотно сотканное из растительного пуха кошелеобразное гнездо, висящее на ветвях. Хорошее закрытое гнездо строит и крапивник, умеющий в корнях деревьев находить и доставать своим тонким пинцетообразным клювом мелких насекомых и пауков.

Этими примерами мы здесь ограничиваемся. Но и их вполне достаточно для иллюстрации правильности общего положения о том, что разнообразные координации эктосоматических органов (особенно клюва и ног), укрепившиеся а период наибольшей пластичности и восприимчивости нервной системы – в птенцовом возрасте – позднее приобретают новое биологическое значение при использовании их в иных биоконтекстах активности (например, в гнездостроительном). О физиологическом механизме такого «переключения» (его «этажах» и т.п.), ещё недостаточно изложенном, мы сейчас воздержимся высказывать какие-нибудь предположения.

В заключение два замечания. Во-первых, о том, что ранний постнатальный период у незрелорождающихся птиц, характерный большой пластичностью («впечатляемостью») развивающейся нервной системы, имеет большое биологическое значение для последующей жизни

особи ещё и в отношении формирования имитационных координаций или имитационной перестройки уже имеющихся координационных систем, особенно в голосовой имитации (при формировании пения у певчих птиц). Но этот вопрос должен быть предметом уже особого обсуждения. Во-вторых, в связи со всеми вышеизложенными данными хочется указать, что они имеют отношение к изучению доместикационных влияний на дикие или уже давно одомашненные виды. Выключение формирования природных, видовых биоконплексов активности в течение многих поколений и воспитание у молодых животных искусственных (и очень ограниченных) комплексов реагирования накладывают глубокий отпечаток на нервную систему и всё поведение одомашненной особи, а в эволюционном плане, по-видимому, приводят к некоторой дезинтеграции функциональных отношений (Шмальгаузен 1938). Мы имеем в виду изучаемые нами особенности нервной системы обыкновенной канарейки *Serinus canarius*, разводимой в клеточных условиях уже в течение нескольких столетий. В результате сложились – вялый «темперамент», замедленное и часто неадекватное реагирование на внезапные раздражители, ослабление пищевой поисковой активности и наметился некоторый «разлад» в репродуктивном комплексе активности. В силу всех этих особенностей своей нервной системы (несомненно, отсутствовавший в такой степени у диких предков канарейки) домашняя канарейка как имматуронатная форма теперь совершенно не могла бы существовать ни в каких условиях дикой природы. Этот вопрос разрабатывается далее.

Выводы

Сопоставление особенностей биоконплексов активности взрослых птиц – пищедобывательного, гнездостроительного – с особенностями птенцового развития у разных групп показывает, что ранний постнатальный период имеет очень различное значение в формировании характерного поведения особи.

У птенцовых (незрелорождающихся) птиц, вылупляющихся на более ранней стадии развития нервной системы и рецепции, имеются более благоприятные условия для развития и укрепления индивидуально приобретённых реакций, чем у вылупляющихся на более зрелой стадии выводковых (зрелорождающихся) птиц, которые, однако, обладают высокой способностью очень быстрого проявления биологически ценных врождённых реакций.

Эти различия птенцового развития в отношении двигательной тренировки клюва и функционально связанных с ним частей тела имеют большое значение для формирования характерных видовых пищедобывательных биоконплексов активности, более богатых двигательными

ми координациями у незрелорождающихся птиц, чем у зрелорождающихся.

Сложившиеся у незрелорождающихся птиц индивидуально приобретённые (тренированные) координационные отношения в движениях клюва используются птицами и при их гнездостроительной активности. Вследствие этого виды, характеризующиеся незрелорождённостью птенцов и поликинетичностью клюва, строят более совершенные гнёзда по сравнению со зрелорождающимися, обладающими гораздо меньшей пластичностью движений клюва.

Большой фактический материал из класса птиц подтверждает и развивает положение Л.А.Орбели о том, что в процессе онтогенетического развития ранний постнатальный период оказывается как бы «чувствительной фазой», наиболее жадно воспринимающей влияния, имеющие большое значение для дальнейшего формирования поведения особи.

Литература

- Баяндуров Б.И. 1945. Условные рефлексy у певчих птиц // *Тр. каф. норм. физиол. Томск. мед. ин-та* 5: 117-169.
- Васильев Г.А. 1941. *Физиологический анализ некоторых форм птенцового поведения*. Дис. (рукопись).
- Войткевич А.А. 1935. О некоторых закономерностях развития тиреоидного аппарата у высших позвоночных // *Тр. Науч.-исслед. ин-та эксперим. морфогенеза Моск. ун-та* 3: 169-214.
- Дементьев Г.П. 1940. *Птицы*. М.: 1-856 (Руководство по зоологии. Т. 6).
- Мензбир М.А. 1904-1909. *Птицы*. М.: 1-5: I-XIII, 1-1231.
- Морган Л. 1899. *Привычка и инстинкт*. СПб.
- Образцова Г.А. 1946. *Развитие вестибулярной функции в онтогенезе*. Дис. (рукопись).
- Орбели Л.А. 1938. *Лекции по физиологии нервной системы*. М.
- Орбели Л.А. 1945. *Лекции по вопросам высшей нервной деятельности*. М.
- Павлов И.П. 1938. *Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных*. М.
- Промптов А.Н. 1925а. Скворечник для наблюдений над гнездованием певчих птиц // *Живая природа* 13: 196-197.
- Промптов А.Н. 1925б. Большая синица. (Летние биологические наблюдения) // *Живая природа* 16/17: 233-234.
- Промптов А.Н. 1925в. Очерки по биологии певчих птиц. 1. Зяблик // *Естествознание в школе* 8, 3: 33-41.
- Промптов А.Н. 1925г. Очерки по биологии певчих птиц. 2. Овсянка // *Естествознание в школе* 8, 4: 33-41.
- Промптов А.Н. 1926. Очерки по биологии певчих птиц. Пеночки // *Естествознание в школе* 9, 1: 32-41.
- Промптов А.Н. 1937. *Птицы в природе: Руководство для определения и изучения птиц в природных условиях*. М.: 1-380.

- Промптов А.Н. 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // *Докл. АН СССР*. Нов. сер. **27**, 2: 171-175.
- Промптов А.Н. 1945. Физиологический анализ инстинкта гнездостроения у птиц // *Изв. АН СССР*. Сер. биол. 1: 1-26.
- Промптов А.Н. 1946. Об условно-рефлекторных компонентах в инстинктивной деятельности птиц // *Физиол. журн. СССР* **32**, 1.
- Промптов А.Н., Лукина Е.В. 1938. Опыты по изучению биологии и питания большой синицы (*Parus major* L.) в гнездовой период // *Зоол. журн.* **17**, 5: 777-782 [2-е изд.: Промптов А.Н., Лукина Е.В. 2008. Опыты по изучению биологии и питания большой синицы *Parus major* в гнездовой период // *Рус. орнитол. журн.* **17** (454): 1787-1793].
- Промптов А.Н., Лукина Е.В. 1940. О биологических взаимоотношениях кукушки и некоторых видов птиц, её воспитателей // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **49**, 5/6: 82-96.
- Северцов А.Н. 1939. *Морфологические закономерности эволюции*. М.; Л.
- Скребицкий Г.А. 1936. Отношение чайки к гнезду, яйцам и птенцам // *Рефлексы, инстинкты и навыки*. М., **2**: 139-174.
- Скребицкий Г.А. 1939. Изучение поведения птиц в период гнездования // *Науч.-метод. зап. Ком. по заповедникам* **3**: 49-64.
- Сушкина А.П. 1932. *Некоторые данные по биологии баклана в связи с его вредом для рыбного хозяйства*. Астрахань: 1-31 (Тр. Астраханского заповедника).
- Тугаринов А.Я., Козлова Е.В. 1945. Таджикский фазан // *Изв. Тадж. фил. АН СССР* **6**: 7-35.
- Шмальгаузен И.И. 1938. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. М.; Л.
- Ashby E. 1929. Notes on the unique methods of nidification of the Australian malleefowl // *Auk* **46**.
- Bird C. 1925. The relative importance of maturation and habit in the development of an instinct // *J. Gener. Psychol.* **32**.
- Bird C. 1926. The effect of maturation upon the pecking instinct of chicks // *J. Gener. Psychol.* **33**.
- Friedman H. 1922. The weaving of the red-billed weaver bird in captivity // *Sci. Contr. New York Zool. Soc.* **2**, 16.
- Groebbels F. 1927. Zur Physiologie der Sperr- und Entleerungsreflexen der Vögel // *Pflüg. Arch.* **216**.
- Groebbels F. 1932-1937. *Der Vogel*. Berlin, **1**, **2**.
- Holzapfel M. 1939. Analyse des Sperrens und Pichens in der Entwicklung des Stars. Ein Beitrag zum Instinktprobleme // *J. Ornithol.* **4**.
- Lorenz K. 1937. The companion in the bird's world // *Auk* **54**, 3.
- Lorenz K. 1938. Ueber den Begriff der Instinkthandlung // *Folia Biotheoretica*. Ser. B. **11**.
- Magnus R. 1924. *Körperstellung*. Berlin.



Кукушка *Cuculus canorus* – гнездовой паразит обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* под Новосибирском

Н.Н. Балацкий

Новосибирский государственный краеведческий музей,
Вокзальная магистраль, д. 11, Новосибирск, 630004, Россия

Поступила в редакцию 22 ноября 2008

Популяции обыкновенной кукушки *Cuculus canorus*, паразитирующей в гнёздах обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus*, известны для Восточной Европы (Мальчевский 1987), а на территории Сибири не отмечены (Кисленко, Наумов 1967). При проведении орнитологических исследований в июне-июле 1991 года на территории Караканского бора, расположенного на правом берегу Обского водохранилища (с. Бурмистрово, Искитимский р-н, Новосибирская обл.), нами обнаружено гнездо горихвостки со свежей кладкой яиц, в которой лежало яйцо кукушки. Ранее в этом районе Караканского бора нами отмечены два вида-паразита: глухая кукушка *Cuculus saturatus*, паразитирующая в гнёздах теньковки *Phylloscopus collybita*, и обыкновенная кукушка, паразитирующая исключительно в гнёздах садовой камышовки *Acrocephalus dumetorum* (Балацкий 1988, 1991). Рисунок и окраска скорлупы яиц названных видов-паразитов соответствовали таковым яиц основных видов-воспитателей.

Найденное нами гнездо горихвостки располагалось в старом дупле большого пёстроного дятла *Dendrocopos major* на высоте 1.7 м в невысоком берёзовом пне. В нижнем боку полости дупла несколько лет назад мы проделали для наблюдений прямоугольное отверстие 5×7 см, которым пользовалась не только горихвостка, но и воспользовалась самка кукушки при подкладке своего яйца. Размеры гнезда, мм: ширина гнезда 120, диаметр лотка 50, высота гнезда 58, глубина лотка 48. Гнездо и кладка коллектированы 27 июня 1991. Размеры яиц, мм: горихвостки – 17.5×14.0, 17.0×13.5, 18.2×14.0, 17.7×14.0, 17.9×13.9; кукушки – 23.7×17.2. Масса скорлупы яйца кукушки 0.270 г. Эта кладка у горихвостки была второй, а птенцов из первой кладки опекал и кормил самец. Горихвостка не бросила дупло и 5 июля уже насиживала на скудной подстилке новую кладку из 3 яиц.

В Караканском бору яйца в кладках горихвосток имеют несколько необычную для этого вида окраску фона, напоминающую бледную окраску скорлупы яиц мухоловки-пеструшки. С привязкой к эталонам

колеров (Крауклис 1986) фон скорлупы свежих яиц горихвостки голубовато-зеленоватый (34). Яйцо кукушки имело более насыщенный голубовато-зелёный (134) фон скорлупы, по которому распределён заметный рисунок из красно-коричневых (110) пятнышек, преимущественно в виде рыхлого венчика у тупого конца. Цвет желтка яиц горихвостки оранжевый (75), а яйца кукушки – оранжево-жёлтый (76).

Оологический анализ окраски скорлупы обнаруженного яйца кукушки показал следующее. Распределение интенсивности окраски фона по поверхности скорлупы напоминало таковое у яиц кукушек, подкладывающих свои яйца в гнёзда соловья-красношейки *Luscinia calliope* в Сибири (Кисленко, Наумов 1967; Балацкий 1990), но это яйцо хорошо отличалось наличием заметного рисунка. Хорошо заметный рисунок на скорлупе яиц не наблюдался у кукушек экологической расы соловья-красношейки, хотя имеется на скорлупе яиц кукушек экологической расы черногрудой красношейки *Luscinia pectoralis* в Заилийском Алатау. Соловей-красношейка в Караканском бору, в районе села Бурмистрово, в настоящее время имеет низкую численность, которая на протяжении последних лет ещё более снизилась. В нескольких обнаруженных здесь гнёздах красношейки яйца или птенцы кукушки нами не были найдены.

Таким образом, можно предположить, что происходит становление новой экологической расы *C. canorus*, паразитирующей на *Ph. phoenicurus* в северной части Караканского бора. Генезис новой популяции вида-паразита стал возможен при стечении двух обстоятельств: неуклонного снижения численности бывшего основного вида-воспитателя (соловья-красношейки) и наличия нового подходящего воспитателя (горихвостки), принявшего в свои гнёзда близкие по окраске скорлупы яйца кукушки. Горихвостка равномерно и с относительно заметной численностью населяет Караканский бор. Часто гнездится в местах, удобных для паразитирования кукушки, и имеет в сезон 2-3 кладки. Переход популяции кукушки экологической расы соловья-красношейки к паразитированию в гнёзда других обычных здесь видов птиц, например, лесного конька *Anthus trivialis*, садовой камышовки, славки-завирушки *Sylvia curruca*, садовой славки *Sylvia borin*, зелёной пересмешки *Hippolais icterina*, был бы обречен на неудачу, так как зеленоватые яйца кукушки названные виды в свои гнёзда не принимают. В гнёздах обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus*, как известно, такие яйца кукушки успешно высидываются хозяевами, но кукушата потом погибают по причине неподходящего рациона. Дальнейшие наблюдения помогут полнее представить наблюдаемый в природе процесс становления новой для Сибири экологической расы обыкновенной кукушки.

Литература

- Балацкий Н.Н. 1988. Обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus* L.) – экологические расы садовой камышовки (*Acrocephalus dumetorum* Blyth.) и черноголового чекана (*Saxicola torquata* L.) под Новосибирском // *Биол. науки* 4: 57-61.
- Балацкий Н.Н. 1990. Экологическая раса обыкновенной кукушки – гнездового паразита соловья-красношейки в Сибири // *Биол. науки* 4: 37-44.
- Балацкий Н.Н. 1991. Глухая кукушка и теньковка в Новосибирской области // *Биол. науки* 5: 56-62.
- Кисленко Г.С., Наумов Р.Л. 1967. Паразитизм и экологические расы обыкновенной и глухой кукушек в Азиатской части СССР // *Орнитология* 8: 79-97.
- Мальчевский А.С. 1987. Кукушка и её воспитатели. Л.: 1-264.
- Крауклис В.К. 1986. Альбом колеров. Л.: 1-130.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 455: 1837-1839

Камышница *Gallinula chloropus* и вяхирь *Columba palumbus* – новые гнездящиеся птицы города Ташкента

М.Г.Митропольский

Госбиоконтроль Госкомприроды Республики Узбекистан,
улица Чоштепинская, 21-а, 100149, Ташкент, Узбекистан. E-mail: max_raptors@list.ru

Поступила в редакцию 25 декабря 2008

Изучение птиц города Ташкента, начатое ещё Н.А.Зарудным, насчитывает более чем 100-летнюю историю. За этот период гнездовая орнитофауна города существенно изменялась, что выражается как в исчезновении некоторых видов, так и в появлении в черте города новых гнездящихся птиц. В последние годы в Ташкенте появились на гнездовании ещё два новых вида: камышница и вяхирь. Причины их вселения различны: для камышницы – улучшение экологического состояния городских водоёмов, для вяхиря – общий процесс синантропизации вида в Средней Азии.

Камышница *Gallinula chloropus* в настоящее время встречается в Ташкенте круглый год. Однако говорить об оседлости вида, по-видимому, нельзя, т.к. во время миграций, возможно, происходит взаимное замещение гнездящихся и прилетающих на зимовку птиц.

В литературе сведений о статусе камышницы в Ташкенте практически нет. З.Л.Сатаева (1937) и Р.Н.Мекленбурцев (1982а,б) камышницу для города вообще не указывают, однако уже А.Н.Аюпов (1989)

отнёс камышницу к категории пролётно-зимующих видов Ташкента. В конце 1990-х годов, наряду со встречами в зимний и миграционный периоды, нами собран материал о появлении камышницы в городе на гнездовании. Гнездящиеся птицы отмечались на городских каналах – Каракамыш, Джана-арык, Бозсу и Салар.

Впервые две гнездящиеся пары камышниц были отмечены 25 апреля 1999 и одна пара – 16 мая 1999 на старом русле реки Каракамыш, сильно заросшем тростником и практически не посещаемом человеком. В этот же год в окрестностях города 13 июня нами отмечалось спаривание птиц, а в августе в этом районе вместе с взрослыми держались и молодые птицы. В 2002 году гнездование камышниц наблюдалось в Ботаническом саду Ташкента, расположенном в центре города. На небольшом пруду, который, в отличие от остальных прудов сада, на зиму не спускают, 12 мая 2002 была отмечена семья камышниц из 2 взрослых птиц и 3 пуховых птенцов. 26 мая и 16 июня выводок оставался на пруду, а все три птенца к июню уже значительно подросли и стали практически самостоятельными. 17 августа на этом же пруду вновь отмечены 2 взрослые и 3 молодые камышницы. Предположительно, это второй выводок. Камышницы встречались на территории Ботанического сада до октября включительно. В последующие годы гнездование камышницы в Ботаническом саду успешно продолжалось. Причем, в 2005 году на этом озере гнезилось 2 пары: 24 июня отмечены 1 взрослая и 4 пуховичка, 24 июля – 2 взрослые с 3 молодыми и 2 взрослые с 4 пуховичками.

Зимой во время морозов пруд полностью замерзает, и камышницы на нём не встречаются. Предполагали, что они перемещались на соседний незамерзающий канал Салар. Однако, по наблюдениям в аномально суровую зиму 2007/08 г., после наступления оттепелей с конца февраля до 22 марта камышницы на пруду не отмечены.

За последние годы гнездование камышниц констатировано и в других частях города. Так, летом 2005-2008 годов камышницы отмечались на заводях реки Бозсу в районе Кукчи (массив старого города), а также в июне-июле 2007-2008 на русле канала Салар в Сергелийском районе города.

Появление камышницы на гнездовании в Ташкенте мы связываем с улучшением экологического состояния городских водоёмов. За последнее время здесь закрыли ряд сбросных сооружений с заводов и технических предприятий, что позволило восстановиться прибрежной растительности водоёмов и кормовым ресурсам. Как показали наблюдения, камышница на городских водоёмах является одним из главных индикаторов состояния прибрежной и тростниковой растительности; её присутствие связано с наличием чистой, богатой кормовыми ресурсами воды (М.Митропольский 2007).

Туркестанский вяхирь *Columba palumbus casiotis* Bonaparte, 1854 ранее отмечался в районе Ташкента только на пролёте, но в последние 5-6 лет появилась оседлая группировка вяхирей в Ботаническом саду города.

Впервые вяхирей в гнездовой сезон наблюдал в Ташкенте О.В.Митропольский (устн. сообщ.), отметивший 23 июня 2000 пару этих голубей в Ботаническом саду. В последующем, 16 июня 2002, в Ботаническом саду нами отмечены уже три пары гнездящихся вяхирей, причём самцы активно токовали. В 2003 году мы отмечали вяхиря в Ботаническом саду регулярно, и как показали дальнейшие наблюдения (2004-2008), птицы держатся здесь круглый год, а к осени регулярно попадают и многочисленные выпавшие линные перья.

Синантропизация и расселение по равнинным тугаям туркестанского вяхиря наблюдается в Узбекистане и в других районах. Так, этот голубь стал оседлым видом в тугаях по Сырдарье в границах Ташкентской и Сырдарьинской областей и по реке Заравшан в Самаркандской области.

Литература

- Аюпов А.Н. 1989. Состав и структура населения зимующих птиц Ташкента // *Фауна и экология птиц Узбекистана*. Самарканд: 21-30.
- Мекленбурцев Р.Н. 1982. Население гнездящихся птиц Ташкента и многолетние наблюдения его состава // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **87**, 4: 36-44.
- Мекленбурцев Р.Н. 1982. Пролётные и зимующие птицы Ташкента (по данным многолетних наблюдений) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **87**, 6: 86-93.
- Митропольский М.Г. 2007. Индикаторная роль птиц в крупных городах // *Экологический вестник*. Ташкент, 4: 9-11.

