



Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XVIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2009 № 458

## СОДЕРЖАНИЕ

---

- 59-74 Сравнительный анализ поведения близких видов животных. В. В. ИВАНЦКИЙ
- 74-75 Инвазии московки *Parus ater* в Европе: анализ гипотезы А.Н.Формозова. Д. В. КАРЕЛИН, А. И. АЗОВСКИЙ
- 76-82 Кормовые ассоциации скворца *Sturnus vulgaris* с пасущимися копытными. А. Г. РЕЗАНОВ, А. А. РЕЗАНОВ
- 82-84 Сравнение энергетических расходов на миграцию и зимовку у птиц. В. Р. ДОЛЬНИК
- 84-85 К экологии пустынного воробья *Passer simplex*. Г. П. ТРЕТЬЯКОВ
- 86-87 О находках филина *Bubo bubo* в песках Сундукли. Э. Р. ФОТТЕЛЕР
- 

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

Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology  
*Published from 1992*

Volume XVIII  
Express-issue

2009 № 458

## CONTENTS

---

- 59-71 A comparative analysis of behaviour of close related species. V. V. IVANITSKII
- 74-75 Invasions of the coal tit *Parus ater*: verification of the Formosov's hypothesis.  
D. V. KARELIN, A. I. AZOVSKY
- 76-82 Feeding associations of starlings *Sturnus vulgaris* with grazing ungulates.  
A. G. REZANOV, A. A. REZANOV
- 82-84 The comparison of energy costs of migration and wintering.  
V. R. DOL'NIK
- 84-85 To the desert sparrow *Passer simplex* ecology.  
G. P. TRETIAKOV
- 86-87 The Eurasian eagle-owl *Bubo bubo* in Sunducli sands.  
E. R. FOTTELER
- 

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

## Сравнительный анализ поведения близких видов животных

В.В.Иваницкий

*Второе издание. Первая публикация в 1986\**

Деятельность учёных, специализирующихся в какой-либо области, всегда испытывает на себе влияние событий, происходящих в параллельно развивающихся соседних областях науки. Эти контакты почти всегда носят двусторонний характер, поскольку развитие представлений и появление новых идей в каждой данной области часто оказывает глубокое влияние и на другие отрасли научных исследований. Особенно глубокие и разнообразные контакты вот уже на протяжении многих десятилетий связывают этологию, экологию и теорию эволюции.

При всём многообразии контактов между этими науками можно выделить одну область исследований, которая как губка впитывает в себя новые идеи, периодически возникающие в среде экологов, этологов и эволюционистов. Речь идёт о сравнительном изучении поведения близких видов животных. Это, безусловно, не самостоятельная наука, а лишь весьма популярное в среде современных этологов направление, которое можно охарактеризовать как некоторую конкретную научную деятельность, протекающую в рамках фиксированной исследовательской программы с использованием близких видов в качестве удобной модели.

Что такое «исследовательская программа»? Это понятие составляет основное ядро теоретической концепции развития науки, которую с конца 1960-х годов развивал методолог и историк науки Имре Лакатос (1978). По его представлениям, каждая исследовательская программа включает в себя совокупность теоретических предпосылок и определяемые этими предпосылками приёмы работы с эмпирическим материалом. Плодотворность каждой программы и её привлекательность для исследователей тем выше, чем больше возможностей содержат исходные теоретические построения для дальнейшего теоретического развития программы, чем более стимулирующее влияние оказывает она на эмпирические исследования.

После того, как синтетическая теория эволюции утвердилась в качестве доминирующей в биологии эволюционной доктрины, а процессы

---

\* Иваницкий В.В. 1986. Сравнительный анализ поведения близких видов животных // *Методы исследования в экологии и этологии*. Пушчино: 141-156.

микроэволюции оказались в центре внимания исследователей-биологов, резко возрос интерес к сравнительному изучению близких видов. Тем не менее, само понятие «близкие виды» весьма неопределённо. Если бегло просмотреть достаточно большую подборку работ по интересующей нас теме, то окажется, что в большинстве случаев исследователи считают «близкими» конгенеричные виды; достаточно часто рассматриваются представители разных (обычно тоже близких) родов, принадлежащих одному семейству, значительно реже речь идёт о представителях разных семейств. Таким образом, единообразия в таксономической трактовке близких видов нет. К тому же приходится считаться не только с тем, что в природе существуют «первично-близкие» виды, сходство которых обусловлено общностью их происхождения, но и с тем, что во многих случаях нам приходится иметь дело с «вторично-близкими» видами, возникающими в результате конвергенции. Наше отношение к последним в решающей степени будет определяться тем, какие задачи стоят перед нами в процессе исследования. Точно так же, разные программы исследований предъявляют разные требования к степени филогенетической близости видов, привлекаемых в качестве модели для решения возникающих в рамках данной программы задач. В целом же понятие «близкие виды» – чисто рабочее, интуитивное, строго определить его невозможно, да по-видимому и не нужно.

В этом сообщении я рассмотрю те основные исследовательские программы, которые, тесно взаимодействуя друг с другом и активно ассимилируя идеи, возникающие в соседних областях биологии, в разное время формировались в сфере сравнительного изучения поведения близких видов животных.

### *Филогенетическая программа*

Элементы сравнительного подхода к изучению поведения животных существовали с самых давних времён. Это вполне понятно, ибо сравнение – основа всякой науки. Неудивительно поэтому, что уже Аристотель сравнивал свои впечатления об «умственном» развитии разных видов животных, о чём может свидетельствовать следующая цитата: «Овца – есть самое глупое из четвероногих. Из всех диких животных, слон – есть самое послушное и легче всего делающееся ручным. В нём заметен ум и его можно выучить многому..., чувства его очень тонки, а понятливостью превосходит он всех животных». Отсюда видно, что проблемы, связанные с близкими видами, Аристотеля не занимали, хотя сравнительный анализ в цитированном высказывании, безусловно, есть. Перед нами – квинтэссенция антропоцентризма, где главным объектом для сравнения выступает человек.

Великий французский натуралист Жорж Бюффон, по-видимому, одним из первых выдвинул и обосновал тезис о том, что при рассмот-

рении различий между видами «изучение их умственных свойств не менее важно, чем изучение свойств органических». Впервые была высказана идея о том, что принципы научного исследования биологических объектов, принятые в сравнительной анатомии и морфологии, могут быть с успехом использованы и при изучении поведения животных. Однако до того, чтобы эта идея воплотилась в конкретную исследовательскую программу, было ещё очень далеко. И только после появления теории Дарвина, возродившей эволюционизм на принципиально новой основе, сложились необходимые предпосылки для появления такой программы.

Последние десятилетия XIX века были периодом расцвета сравнительной анатомии и морфологии. Появилось понятие гомологии, основой всей эволюционной морфологии стали филогенетические исследования. Основным методом работы стало изучение переходов между низко- и высокоорганизованными гомологичными органами животных. Активно разрабатывались принципы филогенетической реконструкции истории эволюционного развития самых разных групп животных, закладывались основы их классификации. Вполне понятно, что впечатляющие успехи, достигнутые в этой области, нашли сочувствие и понимание в среде тех немногих пока биологов, которые посвятили себя изучению поведения животных.

В их числе был наш соотечественник Владимир Александрович Вагнер (1913). Его работы по сравнительному изучению гнездостроительного поведения пауков, по существу, заложили теоретический фундамент филогенетической программы изучения поведения. Он считал, что основной задачей такой программы является изучение филогенетической преемственности между инстинктами у представителей более или менее близких по своему происхождению животных и постоянно подчёркивал, что такой сравнительный подход может дать очень многое для понимания «истинной природы психической деятельности животных». В своём общем заключении о филогенетическом методе исследования поведения Вагнер писал, что; «...инстинкты животных [разных видов – *В.И.*] не изолированы друг от друга, хотя по отношению ко многим из них мы в настоящее время не можем указать полного ряда переходных форм. Каждая черта, каждая частность сложного инстинкта может быть прослежена в генетически связанных между собой представителях родственных видов животных». Ныне для нас это совершенно очевидно и кажется едва ли не общим местом, однако достаточно мельком пролистать страницы книг Вагнера, наполненные острой полемикой со сторонниками антропоцентризма, чтобы оценить истинное новаторство этого учёного, в работах которого сформулированы принципы гомологии поведенческих актов, а также детально проанализированы аналогии, столь широко распространённые

в поведении животных самых разных таксономических групп. Наконец, Вагнер сумел создать очень простой формализованный аппарат, с помощью которого полученные при изучении поведения данные могли быть использованы для целей систематики.

В центре внимания В.А.Вагнера находилось, однако, не само по себе поведение как некоторый непрерывный во времени процесс, а его конечный результат, воплощённый в разнообразных постройках животных, будь то соты общественных насекомых, норки пауков или гнёзда птиц. Вполне очевидно, что все эти сооружения представляют собой некоторую морфологическую структуру, поэтому применение методов анализа, принятых в сравнительной морфологии, здесь как бы напрашивается само собой. Иное дело – непрерывный во времени поток поведения, континуальная природа которого очень затрудняет выделение в нём элементарных единиц, доступных для анализа. Возможно именно поэтому внимание исследователей в первую очередь привлекли те движения животных, которые чем-то резко выделялись из общей канвы поведения. Это, прежде всего, разнообразные формы демонстративного поведения, особенно хорошо выраженные у птиц. Орнитологи Чарльз Уитмен в США и Оскар Хейнрот в Германии работали практически одновременно с В.А.Вагнером, но их интересы были сосредоточены как раз на демонстративном поведении разных видов птиц. Позднее Конрад Лоренц также на материалах изучения демонстративного поведения детально разработал принципы гомологизации поведенческих актов.

Таким образом, самая первая программа исследований, возникшая при сравнительном изучении поведения животных, как в момент своего зарождения, так и в дальнейшем развитии опиралась на теоретический фундамент, основу которого составляли две идеи. Первая – это идея видоспецифичного, инстинктивного поведения, родившаяся как эмпирическое обобщение наблюдений, а затем ставшая основой классической этологии. Вторая – заимствованная из сравнительной морфологии идея гомологии. Выбор объектов для изучения в рамках этой программы в существенной степени определяется общностью их происхождения от единого предка, однако здесь нет особенно жёстких требований к степени филогенетической близости анализируемых видов. Многие особенности поведения весьма консервативны в процессе эволюции, что даёт возможность использовать их при установлении таксономических отношений между разными родами и даже семействами.

Что же всё-таки побудило этологов сосредоточить своё внимание на поведении именно «близких» видов? Причины этого лежат как внутри самой науки о поведении, так и за её пределами. Я начну с последних.

## *Биоэкологическая программа*

Первый импульс пришёл из экологии, а именно из той её области, в которой рассматриваются взаимоотношения разных видов в природных сообществах. К началу 1930-х годов, когда зоологи только начинали разрабатывать основы науки о поведении животных в естественной среде обитания, экология была уже достаточно высокоразвитой наукой. Работы Вито Вольтера (1976) и Альфреда Лотки (Lotka 1956) к этому времени уже заложили прочный фундамент математической экологии. Уравнения конкуренции, разработанные этими математиками, стали мощным стимулом полевой и экспериментальной работы многих исследователей, в ряду которых видное место занимает наш соотечественник Георгий Францевич Гаузе (1934). В цикле экспериментальных работ, проведённых в лаборатории экологии Биологического факультета Московского университета в начале 1930-х годов, ему удалось установить, что виды со сходной экологией не могут длительное время сосуществовать друг с другом. Этот фундаментальный результат с неизбежностью подводил к выводу о том, что чем ближе по своим биологическим признакам сосуществующие виды, тем больше оснований взяться за их изучение.

Взялись – и здорово! И то невероятное количество работ по экологической изоляции симпатрических видов, разделению экологических ниш, которое ежемесячно появляется на страницах многих научных журналов – это в какой-то степени следствие событий, происходивших почти полвека назад.

В числе первых пропагандистов экспериментальных результатов, полученных Г.Ф.Гаузе, выступил английский орнитолог Дэвид Лэк, который в начале 1930-х годов, то есть почти одновременно с Гаузе, начал работы по изучению экологической изоляции птиц Британских островов. В нашей стране аналогичные исследования проводил Александр Николаевич Промптов, опубликовавший работу по экологической изоляции близких видов птиц в 1934 году.

Уже в самых первых работах этого направления было обращено внимание на то, что экологическая изоляция симпатрических видов часто достигается на уровне тонких поведенческих различий. Выбор биотопа, особенности использования субстрата, дальность перемещений за кормом, ритм использования пищевых ресурсов – все эти биологические особенности, уменьшающие межвидовую конкуренцию, в конечном итоге базируются на врождённых или же усвоенных в течение жизни поведенческих навыках. Примером исследования, выполненного в рамках этого направления, может служить работа Роберта Мак-Артура о дифференцированном использовании крон елей разными видами американских древесных славков *Parulidae*, которая цитируется обычно во всех учебниках экологии. Таким образом, рождён-



ная в недрах математической экологии идея межвидовой конкуренции стала мощным стимулом для этологов и породила новую программу исследований.

К началу 1950-х годов эта идея уже настолько хорошо была усвоена этологами, что они, исходя уже из собственных наблюдений, сформулировали новую идею, которая в значительной степени повлияла на дальнейшее развитие экологического и поведенческого подходов к изучению комплексов близких симпатрических видов. В 1951 году вышла статья английского орнитолога К.Симмонса (Simmons 1951), а ещё через год – статья его соотечественника мирмиколога М.Брайана (Brian 1952), где они впервые высказали мысль о том, что поведенческие отношения между особями близких видов, обитающими бок о бок, могут оказывать важное влияние на численность и плотность смешанных популяций животных, а следовательно, могут в какой-то степени регулировать межвидовую конкуренцию. Через 4 года в своей обобщающей статье М.Брайан (Brian 1956) предложил различать косвенные формы взаимного влияния видов друг на друга в процессе эксплуатации общих ресурсов (он назвал это эксплуатационной конкуренцией) и прямое влияние посредством агрессивного поведения (интерференционная конкуренция). Эти идеи, как я уже говорил, имели широкий резонанс в экологии, а в настоящее время их значение ещё более возросло, что можно объяснить растущим негативизмом экологов по отношению к гипотезе пищевой (т.е. эксплуатационной) конкуренции.

Но оставим биоценологию экологам, и посмотрим, какие возможности открылись перед этологами в сфере изучения поведения близких видов после работ К.Симмонса и М.Брайана. Своеобразие этого направления состоит в том, что здесь специфика поведения каждого вида проявляется и изучается не изолированно, а как бы в процессе взаимодействия особей одного вида с особями других, обычно родственных видов. Проведено очень большое число исследований этого плана, причём в настоящее время эта программа очень популярна среди зоологов, особенно орнитологов, ихтиологов и териологов, а также энтомологов, изучающих общественных насекомых.

Какие же основные результаты достигнуты в этой области? Прежде всего обнаружено, что межвидовые социальные отношения распространены очень широко, крайне разнообразны и зачастую отличаются большой сложностью. Во многих сообществах с высоким видовым разнообразием складывается некоторая интегральная «надвидовая» социальная организация, охватывающая целый ряд близких видов, причём межвидовые поведенческие связи не менее, а возможно и более существенны, особенно в плане поддержания пространственной структуры многовидового сообщества, чем связи внутривидовые.

Сделан важный вывод об асимметрии поведенческих отношений между близкими видами. Суть принципа асимметрии состоит в том, что из двух взаимодействующих видов один всегда занимает доминирующее положение. Проявляется доминирование по-разному в зависимости от типа отношений в сообществе. Однако чаще всего – это непосредственное доминирование, то есть превосходство в агрессивных стычках, в ходе которых виды формируют линейную иерархию: доминант – субдоминант 1-го порядка – субдоминант 2-го порядка и т.д.

Возникает вопрос: какие же особенности поведения данного вида возводят его в ранг доминанта, а какие – низводят до уровня аутсайдеров? Этот вопрос решается путём сравнительного анализа поведения взаимодействующих видов, что я попытаюсь проиллюстрировать на примере своей работы со смешанными популяциями каменок (род *Oenanthe*) – мелких воробьиных птиц, населяющих сухие предгорья (Иваницкий 1980, 1982).

Проще всего было предположить, что ранг вида в межвидовой иерархии коррелирует с уровнем его внутривидовой агрессивности. Такая корреляция была получена: виды-доминанты характеризуются более жёсткими формами межвидовых территориальных отношений. Их территория крупнее, границы между соседними территориями чётко выражены и активно патрулируются хозяевами. Пограничные конфликты самцов происходят чаще и продолжаются в среднем дольше, а также чаще заканчиваются драками. У субдоминантов все эти территориальные и агрессивные отношения выражены в более мягкой форме.

Далее я предположил, что аналогичные корреляции ранга существуют и со степенью экспрессивности поведения данного вида – то есть с разнообразием и интенсивностью демонстративного поведения в ходе внутривидовых территориальных конфликтов. Такая корреляция также была получена: у доминантов поведение оказалось более экспрессивным, а у субдоминантов оно было мало выразительно. Вместе с тем, когда я более детально проанализировал поведение одного из доминантов при внутривидовых конфликтах, то выяснилось, что экспрессивность и агрессивность контролируются разными причинными факторами и проявляются в ходе конфликта относительно независимо.

Как уже говорилось, каменки населяют открытые местообитания с хорошим обзором, поэтому частота нападений доминантов на субдоминантов в смешанных популяциях этих птиц может быть очень большой. Это дало возможность предположить, что особи вида-субдоминанта, которые подвергаются постоянным преследованиям, должны быть более терпимы к разным дискомфортным ситуациям, чем доминанты. Чтобы проверить это предположение, я стал подходить к гнёздам разных видов каменок в разгар выкармливания птенцов, на-

блюдая при этом за тревожным поведением родителей. Результаты в целом соответствовали исходному предположению: доминанты вели себя крайне беспокойно (интенсивная неупорядоченная локомоторная активность, вокализация, демонстративные позы и полёты) и избегали кормить птенцов при виде стоящего неподалёку от гнезда человека. Субдоминанты вели себя намного спокойнее и обнаружили более высокую толерантность к присутствию наблюдателя.

Таким образом, стратегия вида в его отношениях с близкородственными видами определяется главным образом особенностями его внутривидового поведения, врождённым и приобретённым нормам реагирования. Вместе с тем, нельзя исключить возможности того, что сами эти нормы реагирования испытывают модифицирующее воздействие со стороны других видов. Поясню на примере всё тех же каменок: как уже говорилось, субдоминанты отличаются малоэкспрессивным, монотонным поведением, бурные всплески эмоций во взаимоотношениях брачных партнёров или территориальных конкурентов происходят обычно редко. И тем не менее, даже эти редкие всплески интенсивных демонстраций и социальной активности субдоминантов практически всегда навлекают на последних агрессию со стороны доминантов. Следовательно, присутствие доминантов можно рассматривать как фактор, способствующий снижению экспрессивности поведения субдоминантов.

Разумеется, рассмотренные здесь явления отнюдь не исчерпывают всего разнообразия тематики биоценологической программы. В рамках последней наибольшей популярностью пользуются работы, анализирующие влияние межвидовых поведенческих отношений на структуру, численность и плотность смешанных популяций близких видов и оставшиеся за пределами нашего рассмотрения. Имеет смысл, однако, подчеркнуть одну особенность, свойственную всем работам данной программы. Это, безусловно, отчётливая ориентация авторов на поиски самых разнообразных поведенческих контактов между особями близких видов, подспудное стремление рассматривать их как составные части единой надорганизменной, многовидовой социальной системы. Изучаются именно межвидовые контакты и все те обстоятельства, которые данным контактам благоприятствуют.

### *Программа изолирующих механизмов*

Эту программу можно в известной степени рассматривать как альтернативу предыдущей, ибо она нацелена на поиск и изучение тех факторов, которые препятствуют социальным контактам между особями симпатрических видов. Главным заказчиком на эти исследования, проводимые этологами, стала зародившаяся в 1920-х годах синтетическая теория эволюции и её неотъемлемое составное звено – био-

логическая концепция вида. Как пишет Эрнст Майр (1968), представления о виде как о совокупности популяций, репродуктивно изолированных от других таких совокупностей, существовали уже в начале XX века, однако сам термин «изолирующие механизмы» был впервые использован Ф.Добржанским в 1937 году в его классическом труде «Генетика и происхождение видов», где изолирующим механизмам посвящена целая глава. Появился новый, мощный стимул для сравнительного изучения поведения близкородственных видов. Теперь исследователей интересовали механизмы образования и поддержания брачных уз, поведенческие взаимодействия, предшествующие копуляции. Иными словами, развитие концепции изолирующих механизмов настоятельно требовало изучения разнообразных аспектов социального поведения и в особенности – способов коммуникации у животных.

Вместе с тем, появление огромного числа работ по сравнительному анализу брачного поведения близких видов в 1950-х годах едва ли можно объяснить только лишь заказом на изучение изолирующих механизмов, который был получен этологами от эволюционистов. Вне всякого сомнения, здесь сыграло свою роль и традиционное тяготение этологов к исследованиям социального поведения животных, которое, в сущности, и послужило тем эмпирическим базисом, на котором был разработан концептуальный аппарат классической этологии. Ко времени выхода в свет книги Добржанского уже были опубликованы первые работы К.Лоренца и Н.Тинбергена; молодая наука этология быстро привлекла к себе симпатии зоологов, в ней формировались все новые точки роста. В начале 1950-х создание классической этологии – целостной системы знаний о поведении животных – было завершено. Таким образом, «бум изолирующих механизмов» в 1950-1960-х вполне понятен, закономерен и обусловлен в равной мере как насущными нуждами синтетической теории эволюции, так и внутренними потребностями развития этологической концепции поведения.

В качестве примера изучения факторов изоляции в смешанных популяциях близкородственных видов я позволю себе на материале собственных исследований проанализировать одну хрестоматийную ситуацию – она приводится почти во всех учебниках по теории эволюции. Речь пойдёт о взаимоотношениях двух видов воробьёв – испанского *Passer hispaniolensis* и домового *P. domesticus* (Майр 1968; Панов, Раджабли 1972; Иваницкий 1985). Ареал первого относительно узкой лентой протянулся от Средиземноморья к предгорьям Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Почти на всём его протяжении испанский воробей симпатричен с домовым воробьём. Интенсивная гибридизация между этими видами происходит лишь в некоторых районах Средиземноморья, тогда как из других мест известны лишь единичные гиб-

ридные особи. На большей части своего ареала испанский воробей является типичным мигрирующим видом, лишь в западной части ареала имеются отдельные оседлые популяции.

Домовый воробей довольно чётко распадается на два аллопатричных таксона младшего ранга – подвида или вида (единой точки зрения на этот счёт не существует). «Домовый» воробей в собственном смысле слова живёт примерно на 3/4 Евразийского континента и интродуцирован в Северную и Южную Америку. Индийский воробей *P. indicus* – более светлая и мелкая форма, занимает юго-восточный угол Евразии. Домовый воробей – облигатный синантроп, который повсеместно ведёт полностью оседлый образ жизни. Индийский воробей на юге своего ареала в Индии, Пакистане и Бирме характеризуется теми же биологическими особенностями. Вместе с тем северные популяции этого вида, населяющие Среднюю Азию, совершают регулярные миграции, а гнездятся обычно вдали от поселений человека. В оседлых популяциях все три вида имеют длительный сезон размножения, успевают выкормить по 3-4 выводка в год. В Средней Азии перелётные индийские и испанские воробьи имеют короткий сезон размножения и обычно моноцикличны, хотя в некоторых районах испанские воробьи имеют два цикла размножения в год.

Домовый и индийский воробьи имеют очень узкие зоны симпатрии в юго-западном Копетдаге и в юго-восточном Казахстане. Между этими формами существует чёткая экологическая изоляция и они лишь изредка гибридизируют друг с другом. Вместе с тем экологическая изоляция между индийским и испанским воробьями совершенно отсутствует: они часто гнездятся бок о бок в многочисленных смешанных колониях, где расстояние между гнёздами этих видов часто не превышает нескольких сантиметров. Тем не менее, гибриды между ними встречаются крайне редко, что позволяет предполагать наличие этологических различий, блокирующих образование смешанных пар.

Как же образуются брачные пары у испанского и индийского воробья? У обоих видов оно идёт по обычной для большинства воробьиных птиц схеме: самец занимает территорию – некоторый участок кроны объёмом несколько кубических метров и защищает его от других самцов. Затем самец начинает рекламировать свою территорию с помощью пения и демонстративного поведения, привлекая самку.

Резкие различия в поведении испанских и индийских воробьёв заметны уже на той стадии, когда холостые самцы занимают и осваивают свои территории. Размеры последних варьируют в очень широких пределах и видовых различий здесь почти нет, но вот используется территория по-разному. Самец индийского воробья довольно равномерно использует весь объём участка кроны, включённого в его территорию, перемещаясь от одной развилки ветвей к другой. При таких переме-

щениях он часто встречается с соседними самцами, что ведёт к пограничным конфликтам с взаимными демонстрациями, а иногда и к дракам. Для холостого самца испанского воробья прежде всего важна та единственная развилка, которую он избрал для сооружения гнезда, и где он проводит бóльшую часть времени пребывания в колонии; остальное время он проводит, сидя рядом с этим местом. Самец редко посещает другие развилки, расположенные поблизости и включённые в охраняемое им пространство, однако активно охраняет их от других самцов испанского и индийского воробьёв. Взаимодействия между соседними самцами испанского воробья полностью отсутствуют. Самец испанского воробья, заняв территорию, сразу же начинает строить гнездо, тогда как индийские воробьи никогда так не поступают.

Теперь об образовании пар. В целом здесь сохраняются особенности, присущие этим видам на предыдущей стадии репродуктивного цикла. У индийского воробья партнёры равномерно перемещаются по всей территории, у испанского взаимодействие сконцентрировано вокруг одной развилки, где может находиться уже наполовину выстроенное гнездо. Самка индийского воробья, попав на территорию самца, прежде всего стремится ознакомиться с ней: много перемещается и поминутно конфликтует с соседними самками или весьма благосклонно принимает ухаживания соседних самцов. Самец, образующий пару, демонстрирует разные позы, перемещаясь от одной развилки к другой, часто сближается с самкой и демонстрирует перед ней. Уже через несколько минут в ряде случаев самец начинает предпринимать попытки к спариванию, и нередко оно происходит уже в день образования пары.

При образовании пары у испанского воробья все устремления и самца и самки сосредоточены непосредственно на гнезде, в результате чего возникает жёсткая конкуренция между партнёрами за право находиться в этом убежище. Доминирует при этом неизменно самка, часто она очень агрессивна: если самец долго не сходит с гнезда, она сильно бьёт его клювом, а когда он продолжает упорствовать, то самка берёт его за зашеек и буквально выбрасывает из гнезда, тут же устремляясь туда сама. Самец немедленно возвращается и начинает ползать с интенсивными демонстрациями вокруг сидящей в гнезде самки, но решительных действий они никогда не предпринимает, а ждёт, когда самка освободит гнездо – с тем, чтобы немедленно забраться туда самому.

Когда самка индийского воробья улетает на кормёжку или покидает территорию по другой надобности, самец, с которым она образует пару, обычно сопровождает её, хотя тут же теряет среди сотен других птиц. Самец испанского воробья, наоборот, никогда не сопровождает улетающую самку, а сразу же залезает в гнездо и начинает теребить

гнездовой материал. В результате формируется правильный ритм чередования партнёров на гнезде, что, в частности, препятствует расширению гнездового материала другими воробьями. Воровство гнездового материала – проблема, создающая определённые трудности для индийских воробьёв, у которых гнездо часто остаётся без присмотра.

Резюмируем теперь основные различия в поведении этих видов при образовании пар. У индийского воробья отчётливо доминирует тенденция к социальным взаимодействиям, что ведёт к постоянным конфликтам на границе территорий, которые сами по себе обладают большой привлекательностью. Всё это ведёт к относительно равномерному использованию гнездовой территории в процессе образования пары, что снижает напряжённость во взаимоотношениях партнёров. У испанского воробья в ходе образования пары существует только один центр активности партнёров – одна-единственная развилка, которую стремятся занять и самец, и самка, что порождает напряжённую конкуренцию между ними и повышает напряжённость взаимодействия.

В числе других различий прежде всего бросается в глаза, что поведение испанских воробьёв намного более экспрессивно. Демонстрации холостого самца при появлении вблизи самки часто бывают столь интенсивны, что он вываливается из своей развилки. Есть определённые различия и в позах, однако они не столь заметны.

Таким образом, в смешанных колониях на деревьях при одинаковых условиях гнездования брачное поведение испанских и индийских воробьёв различается настолько резко, что вероятность образования гибридной пары, видимо, очень мала. Учитывая, что поведение домовых и индийских воробьёв практически одинаково, трудно представить себе, в силу каких причин домовые и испанские воробьи свободно гибридизируют в некоторых районах Средиземноморья.

В качестве гипотезы можно предложить следующее. Во-первых, как уже отмечалось, экологическая изоляция между этими формами в Средиземноморье отсутствует: оба вида тяготеют к антропогенному ландшафту и могут считаться настоящими синантропами. Во-вторых, в некоторых районах Средиземноморья оба вида оседлы, а в оседлых популяциях образование пар крайне растянуто во времени и начинается по существу после завершения линьки в начале осени (абортивный цикл). Далее в течение всей зимы в тёплые солнечные дни воробьи навещают свои территории, причём самцы и самки независимо друг от друга. Демонстративные реакции в это время практически отсутствуют. Образование пар в таких популяциях – это, прежде всего, процесс длительного формирования связей особей с определёнными убежищами, которые используются для ночёвок и гнездования. Можно думать, что все перечисленные особенности существенно облегчают образование смешанных пар. В-третьих, испанские и домовые воробьи

в Средиземноморье обычно гнездятся в закрытых убежищах: под крышами домов, в норках глинистых обрывов и т.д. А между тем, как удалось выяснить на примере индийских воробьёв, поведение и ход образования пары при открытом гнездовании на деревьях существенно отличается от того, что можно наблюдать у того же вида, но при закрытом гнездовании, скажем, в норах на обрыве. В последнем случае у каждого самца с самого начала по существу уже есть «гнездо», которое само по себе обладает большой притягательной силой. Почти всё время самец сидит у входа в нору, почти не используя ближайшие окрестности гнезда. Образование пары в таком случае происходит более напряжённо, чем на дереве, так как активность обоих партнёров концентрируется непосредственно на гнезде – точнее, на отверстии норы, куда каждый из партнёров стремится пролезть, в результате чего по минутно возникают стычки между ними. При этом поведение индийских воробьёв (равно как и домовых при тех же условиях гнездования) очень напоминает поведение испанских воробьёв, что также можно считать предпосылкой гибридизации в Средиземноморье, где оба вида часто гнездятся в закрытых убежищах.

Таким образом, степень сходства репродуктивного поведения этих близкородственных видов воробьёв (домового, индийского и испанского) в существенной степени зависит от условий гнездования. Максимальная степень этологических различий и, следовательно, самая надёжная репродуктивная изоляция, достигается при открытом гнездовании в кронах деревьев, высокой плотности колоний и высокой интенсивности социальных процессов, что в конечном итоге обусловлено синхронностью гнездования и поздним прилётом на места гнездовий. И наоборот, при гнездовании в норах или щелях в условиях растянутого во времени, полициклического сезона размножения наблюдается отчётливая этологическая конвергенция, что можно рассматривать как одну из причин гибридизации между домовым и испанским воробьём. Отсюда следует, что традиционное разделение механизмов изоляции на этологические и экологические по крайней мере в данном конкретном случае едва ли можно признать целесообразным. Репродуктивная изоляция симпатрических популяций воробьёв в Средней Азии есть следствие всего комплекса морфо-биологических различий видов, накопленных в период независимой дивергенции в аллопатрических популяциях. Чисто экологические факторы изоляции (различия в биотопах и фенологии у домового и индийского воробья) при последующем установлении симпатрии могут оказаться столь же эффективны в качестве факторов изоляции, что и «чисто этологические» различия (индийский и испанский воробьи).



## *Социо-этологическая программа*

В отличие от предыдущей программы, здесь основное внимание уделяется не индивидуальному поведению особей в процессе разнообразных социальных взаимодействий, а закономерностям распределения этих взаимодействий, выступающих в роли элементарных единиц анализа, во времени и пространстве. Это распределение рассматривается как целостная система, особым образом организованная и наделённая видоспецифичными свойствами – её обычно называют социальной организацией.

Рабочие принципы программы сравнительного изучения социальной организации близких видов животных в начале 1960-х годов были провозглашены американским орнитологом Гордоном Ориансом (Orians 1961) и его британским коллегой Джоном Круком (Crook 1964), которые предложили рассматривать социальную организацию как интегральную адаптацию к оптимальному использованию среды обитания. Эта идея вполне соответствовала доминирующим в 1950-х годах представлениям экологов, согласно которым основными факторами, лимитирующими численность природных популяций животных, являются количество пищи, деятельность хищников и другие внешние по отношению к популяции факторы. Видным пропагандистом этих представлений был упоминавшийся уже Д.Лэк, под руководством которого, в частности, начиналась научная деятельность Крука. В соответствии с этими представлениями был разработан главный методологический приём, принятый в работах этого направления: формулировались гипотезы о связи тех или иных черт социальной организации (территориальности, стайности, колониальности и т.д.) с некоторыми экологическими переменными (обилие пищи, её распределение, деятельность хищников и т.д.), а затем эти гипотезы проверялись на примере той или иной группы близкородственных видов. Во главу угла был поставлен вопрос о существовании корреляций между особенностями социальной организации и факторами внешней среды.

Вместе с тем примерно в то же время происходила консолидация иных теоретических воззрений. Как известно, в начале 1950-х годов Д.Читти и Д.Кристиан разработали свою теорию регуляции численности популяций мышевидных грызунов, где подчёркивали роль внутренних, в том числе и поведенческих факторов. Важно было выявить общие принципы, лежащие в основе регуляции демографических параметров популяции – задача сложная и трудоёмкая, требующая длительных исследований. Не удивительно поэтому, что внимание исследователей привлекали немногие, хорошо изученные модельные объекты, к которым применялись методы углублённого структурно-функционального анализа.

Таким образом, в начале 1960-х годов структурно-функциональный

и сравнительный подходы к анализу социальной организации животных развивались относительно независимо друг от друга, а в некотором смысле находились и в антагонистических отношениях, которые усугубились после выхода в свет в 1962 году книги Уин-Эдвардса, где идея о регуляторных функциях социального поведения нашла своё наиболее полное воплощение. Однако несмотря на изначальный антагонизм, к концу 1960-х годов появилась реальная возможность синтеза двух направлений в рамках единой исследовательской программы, сформулированной Дж.Круком (Crook 1970). В её основе лежат представления о популяции как о саморегулирующейся социодемографической системе с лабильной организацией, которая базируется не только на генетически детерминированных, врождённых реакциях индивидов, но и на усвоенных в процессе социального опыта поведенческих стереотипах. Примером исследования, демонстрирующего плодотворность и перспективность «социодемографической программы», может служить работа М.Е.Гаузер (1983) по сравнительному изучению социальной организации и механизмов регуляции численности в популяциях двух видов крачек.

#### Литература

- Вагнер В.А. 1913. *Биологические основания сравнительной психологии*. Т. 2. *Инстинкт и разум*. СПб.: 1-428.
- Вольтерра В. 1976. *Математическая теория борьбы за существование*. М.: 1-285.
- Гаузе Г.Ф. 1934. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях // *Зоол. журн.* **14**, 2: 243-270.
- Гаузер М.Е. 1983. *Этологическая структура популяций и успех размножения у чайковых птиц с различными типами колониального гнездования (на примере *Sterna hirundo*, *St. sandvicensis*, *Larus genei*)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 1-26.
- Иваницкий В.В. 1980. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (*Oenanthe*, *Turdidae*, *Passeriformes*). 2. Поведенческие аспекты сосуществования близких видов // *Зоол. журн.* **59**, 5: 739-749.
- Иваницкий В.В. 1982. Этологические аспекты межвидовых отношений близких видов животных // *Зоол. журн.* **61**, 10: 1461-1471.
- Иваницкий В.В. 1985. Социальная организация и демонстративное поведение испанских (*Passer hispaniolensis*) и индийских (*P. indicus*) воробьёв // *Зоол. журн.* **64**, 8: 1213-1223.
- Лакатос И. 1978. История науки и её рациональные реконструкции // *Структура и развитие науки*. М.: 203-270.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-592.
- Панов Е.Н., Раджабли С.И. 1972. Взаимоотношения домового воробья (*Passer domesticus*) и черногрудого воробья (*P. hispaniolensis*) в Таджикистане и возможные механизмы изоляции // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, **2**: 263-276.
- Brian M.V. 1952. The structure of a dense natural ant population // *J. Anim. Ecol.* **21**: 12-24.

- Brian M.V. 1956. Exploitation and interference in interspecies competition // *J. Anim. Ecol.* **25**: 339-347.
- Crook J.H. 1964. The evolution of social organization and visual communication in the weaverbirds Ploceidae // *Behaviour*. Suppl. **10**: 1-178.
- Crook J.H. 1970. Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology // *Anim. Behav.* **18**: 197-209.
- Lotka A.J. 1956. *Elements of mathematical biology*. New York: 1-465.
- Orians G.H. 1961. The ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems // *Ecol. Monogr.* **31**: 285-312.
- Simmons K.E. 1951. Interspecific territorialism // *Ibis* **93**, 3: 407-413.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 458: 74-75

## **Инвазии москочки *Parus ater* в Европе: анализ гипотезы А.Н.Формозова**

Д.В.Карелин, А.И.Азовский

*Второе издание. Первая публикация в 1986\**

А.Н.Формозов (1965) впервые обратил внимание на то, что массовым выселениям москочек *Parus ater*, трофически тесно связанных с семенами ели, предшествуют годы с обильным плодоношением этой породы. Для проверки гипотезы был проведён корреляционный анализ с временным сдвигом для недифференцированных на «инвазионные» и «неинвазионные» годы данных по отловам москочек на Куршской косе (1965-1976 гг.) и на стационаре Папе Латвийской ССР (1967-1985 гг.). Обе точки отловов располагаются на побережье Балтийского моря на одних мощных миграционных путях. Использовался также массив данных Всесоюзной лесосеменной станции по урожайности ели (шишки, оценка в баллах Капера на 1 августа) за 1965-1985 годы по 22 административным областям, охватывающим пояс хвойных и смешанных лесов европейской части СССР. Достоверность данных по урожайности ели подтверждается единообразием динамики плодоношения в соседствующих областях: наблюдалась корреляция между степенью сходства динамики урожаев попарно взятых областей и расстоянием между их геометрическими центрами ( $r = +0.519$ ;  $P = 0.05$ ). Дисперсия урожаев в отдельные годы незначительна. Рассчитанный по этим дан-

---

\* Карелин Д.В., Азовский А.И. 1986. Инвазии москочки в Европе: анализ гипотезы А.Н.Формозова // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 1: 284-285.

ным коэффициент корреляции между численностью москотов на пролёте и средним по областям урожаем, взвешенным по площади, оказался наилучшим после исключения 4 областей с худшей частной корреляцией ( $r = +0.63$ ;  $P = 0.05$ ). Основной вклад даёт группа северотаёжных областей. Корреляция с урожаем в инвазионный год была всегда слабой и отрицательной, корреляция с позапрошлым годом отсутствует. В целом можно говорить об устойчивой умеренной положительной связи численности мигрирующих москотов с прошлогодним урожаем ели. Однако сам А.Н.Формозов с позиций взглядов Д.Лэка (1954) ошибочно рассматривал в качестве «пускового» фактора инвазии, наряду с высокой осенней плотностью птиц, недостаток пищи. С этих позиций трудно объяснить отсутствие у москотов, участвующих в инвазионных перемещениях, связей с характерными для них кормовыми биотопами и их нормальные, по сравнению с типичными мигрантами, жировые запасы (Дольник 1975). Рассматриваемая Формозовым, лучшая в сравнении с москотовкой, способность к запасанию корма у буроголовой гаички *Parus montanus* может объяснить лишь отсутствие у последней инвазий в годы бескормицы. Иначе следует согласиться с тем, что инвазии благоприятны для отлетающих птиц, большая часть из которых гибнет.

Более приемлемым, на наш взгляд, выглядит объяснение этого явления через фактор плотности. При достижении некоторого порога осенней плотности после благоприятных для размножения лет возникают необратимые изменения внутреннего состояния птиц, приводящие к ломке стереотипов поведения и нарастающему массовому отлёту. Объективные флуктуации, маскирующие связь инвазии москотов с плодоношением ели, обусловлены главным образом погодными условиями. Сухая и тёплая погода с небольшим количеством осадков весной и летом благоприятствует вызреванию семян в шишках и способствует увеличению плотности альтернативных кормов (беспозвоночные). Осенью тот же набор условий делает доступными семена в шишках для москотов. Зимой низкая температура влияет на плотность зимующих беспозвоночных в кронах деревьев, а обильные осадки могут сделать недоступными или смывать запасы корма, сделанные москотками в периферийных частях крон. Это требует дальнейшего исследования с использованием множественного корреляционного анализа с привлечением метеорологических данных для лет, предшествующих инвазиям.



## Кормовые ассоциации скворца *Sturnus vulgaris* с пасущимися копытными

А.Г.Резанов, А.А.Резанов

Кафедра биологии животных и растений, Московский городской педагогический университет, ул. Чечулина, д. 1, Москва, 119004, Россия. E-mail: RezanovAG@cbf.mgpu.ru

Поступила в редакцию 3 декабря 2008

Кормовые ассоциации скворцов *Sturnus vulgaris* с пасущимися копытными встречаются на обширном пространстве ареала вида в Европе (Холодковский, Силантьев 1901; Формозов 1981; Шнитников 1957; Птушенко, Иноземцев 1968; Луговой 1975; Richards *et al.* 1978; Strojny 1979; Gromadzki 1980; Cramp *et al.* 1994; Резанов 1998а; Плешак 1999; Källander 2004), Азии (Кокшайский, Мустафаев 1968; Мустафаев 1968; Гаврилов 1974; Резанов 1998а), Африке (Dean, MacDonald 1981; Bridgeford 1985). Некоторые из указанных работ специально посвящены взаимоотношениям скворцов с этими млекопитающими (Кокшайский, Мустафаев 1968; Strojny 1979; Dean, MacDonald 1981; Резанов 1998а; Плешак 1999; Källander 2004).

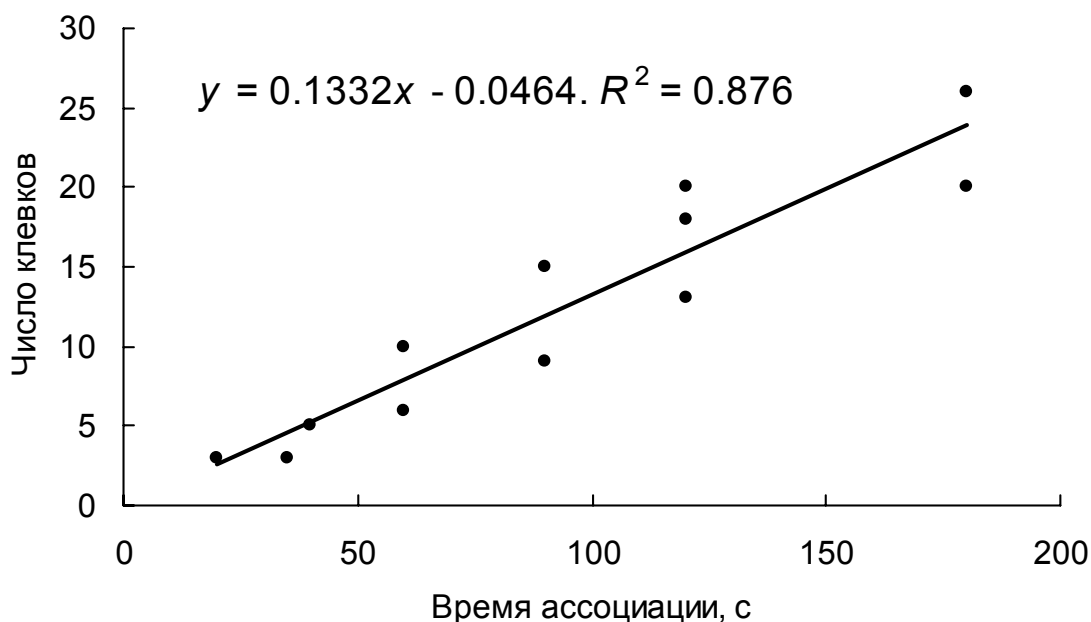
Основным материалом для настоящей публикации послужили материалы, собранные в конце мая – первой декаде июня 2007-2008 гг. в Московской области (Полевшино, Истринский р-н) на территории биостанции МГПУ. Здесь на небольшой лужайке паслись на привязи одна-две коровы (число их варьировало по дням) и телёнок. Возле них периодически кормилась пара скворцов, гнездящаяся в дуплистой липе на краю лужайки, и белые трясогузки *Motacilla alba* (вероятно, птицы, гнездящиеся под крышей хозяйственной постройки вблизи лужайки). В ветреную погоду, когда возле коров не было мух и слепней, скворцы и трясогузки не прилетали к коровам и кормились в стороне на лугу. Наиболее стойкая кормовая ассоциация скворцов с коровами возникала в период, непосредственно предшествующий вылету птенцов из гнёзд, когда молодым требовалось наибольшее количество корма. До этого, в конце мая, птицы-родители летали за кормом за пределы биостанции на обширный (площадью 1-2 км<sup>2</sup>) суходольный луг, как минимум за несколько сотен метров от гнёзд.

В конце мая – начале июня 2007 г. с телёнком и коровами кормилась, видимо, только одна гнездовая пара скворцов. Чаще всего возле коров одновременно можно было видеть только одну птицу.

31 мая за 25 мин вечерних наблюдений зафиксировано 5 прилётов на лужайку 1-2 скворцов. Продолжительность разовых кормёжек в ассоциации с коровами доходила до 5-7 мин. За это время отмечено 5 по-

садок скворцов на корову с целью груминга. За одну посадку птице удавалось сделать всего 1 клевок с тела животного, в основном, с крупа, поскольку с головы корова тут же старалась стряхнуть птицу.

1-2 июня (вечерние наблюдения) отмечено 12 прилётов скворцов на лужайку с коровами и кормёжка в ассоциации с ними в течение 1115 с. Продолжительность разовой кормёжки составила  $92.92 \pm 30.10$  (*SE*) с (*lim* 35-180; *SD* = 53.12; *n* = 12; *P* = 0.05). Скворцы собирали корм возле коров с травы. Количество сделанных клевков изменялось пропорционально времени нахождения возле животных (см. рисунок). Почти во всех случаях ассоциация отмечена при слабом ветре; при умеренном ветре и температуре +18-20°C – 1 раз (90 с); в безветрие при +16-18°C – 1 раз (180 с). Во всех остальных случаях температура воздуха была в пределах 13-15°C. По-видимому, у скворцов существовала тенденция ассоциироваться с пасущимися копытными при невысоких температурах, когда активность насекомых на лугу невысока и самостоятельная кормёжка была неэффективной.



Зависимость числа клевков от продолжительности кормовой ассоциации «скворец-корова». Московская область, июнь 2007 (*n* = 12).

2 июня 2008 в ассоциации с одиночной коровой в течение 300 с кормились 3 скворца. Незадолго до них рядом с 2 коровами кормились 3 самца белой трясогузки. Скворцы старались держаться поближе к корове (наиболее назойливых она периодически отпугивала), взлетали «свечкой» на 0.5-1.0 м и схватывали вьющихся поблизости насекомых, склёвывали насекомых с копыт коровы (*n* = 2). Интенсивность кормёжки скворца в ассоциации с коровой составила в среднем 6 клевков за 15 с, что несколько выше, чем при самостоятельной кормёжке:  $4.12 \pm 0.34$  кл./15 с (*lim* 2-7; *SD* = 1.01; *n* = 93; *P* = 0.001). В Швеции также

отмечена более интенсивная кормёжка скворцов именно в ассоциации с пасущимся скотом (Källander 2004).

В целом, по нашим наблюдениям на пастбищной лужайке на биостанции, скворцы использовали следующие кормовые методы: 1) Наземный поиск корма и схватывание насекомых, садящихся на травинки возле пасущихся коров. 2) Разыскивание насекомых у ног и морды коровы и схватывание взлетающих и вьющихся насекомых; птица при этом не взлетает. 3) Подлёты («свечкой») с земли, порхание с «зависаниями» и схватывание насекомых (мухи, слепни), вьющихся у коровы. 4) Подлёты с земли, порхание с «зависаниями» и схватывание насекомых с тела животных – ног, брюха, морды. 5) Подлёты с земли, посадка (на 1-2 с) на круп или голову животного и склёвывание насекомых.

Таблица 1. Сведения по кормовой ассоциации скворца с копытными

Дата	Район	Виды птиц и число особей	Копытные и число их особей	Характер ассоциации
23.01.1975	Азербайджан, Кызыл-Агач	Скворец – 30-40	Лошади – 5	На 1 лошади отмечено до 20 скворцов. Кормовые методы: груминг и схватывание насекомых, выпугиваемых пасущимися лошадьми. Характер ассоциации: факультативный мутуализм, комменсализм
25.01.1975	Азербайджан, Кызыл-Агач	Скворец – 14	Коровы – 5, овцы – 14	На 1 корове отмечено до 11 скворцов. Груминг и схватывание насекомых, выпугиваемых пасущимися коровами и овцами. Факультативный мутуализм, комменсализм
07-08.1976 Периодические наблюдения	Азербайджан, Кызыл-Агач	Скворец – по 10-15. В 1 случае отмечена 1 сорока	Коровы – 1-10	Скворцы: груминг и схватывание насекомых, выпугиваемых пасущимися коровами; факультативный мутуализм, комменсализм. Сорока: груминг; факультативный мутуализм
8.06.1978	Московская обл.	Скворец – 30-50 Серая ворона – 10-15	Коровы и овцы – несколько десятков	Кормёжка на «лепёшках» и добывание вспугиваемых насекомых. Комменсализм
6.07.1990	Псковская обл.	Скворец – 30 Сорока – 1	Коровы – несколько десятков	Кормёжка на «лепёшках» и добывание насекомых, вьющихся над «лепёшками» (броски без взлёта и взлёты). Комменсализм
3.08.1996	Словакия, Провидзе	Скворец – 150	Коровы – 100	Взлёты с земли и воздушная охота за насекомыми, вьющимися над стадом. Факультативный мутуализм

Для сравнения и некоторых обобщений нами также использованы материалы по кормовым ассоциациям скворца, собранные в разные годы в Азербайджане, Московской и Псковской областях и в Словакии (табл. 1). Кормовая ассоциация скворцов с пасущимися копытными отмечена как в период послегнездовых кочёвок (Азербайджан, Псков-

ская обл., Словакия), так и на зимовках в Закавказье (Азербайджан), что, в совокупности с литературными данными, свидетельствует не только о широком географическом распространении данной повадки, но и о её большом значении для птиц на протяжении всего их годового цикла. Вышеизложенное также свидетельствует в пользу видоспецифичности данного поведения скворцов.

Кормовые методы, используемые скворцами во время ассоциации с пасущимися копытными, довольно разнообразны (варианты самостоятельной кормёжки возле животных здесь не рассматриваются): 1) Наземное разыскивание корма и схватывание насекомых, садящихся на травинки возле пасущихся копытных. 2) Груминг пасущихся копытных при нахождении птицы на теле животного. 3) Груминг пасущихся копытных при нахождении птицы на земле – например, при склёвывании насекомых с ног животного. 4) Склёвывание насекомых с помёта копытных животных. 5) Зондирование помёта. 6) Воздушный груминг – скворец взлетает, облетает животное в порхающем полёте с «зависаниями» и склёвывает с животного сидящих на нём насекомых. 7) Груминг – скворец подлетает (иногда просто подпрыгивает) и схватывает насекомое с тела животного. 8) Скворец использует животное в качестве присады и пикирует с него в траву, где после посадки на основной субстрат схватывает добычу. 9) Наземный поиск корма и схватывание (без собственного взлёта) насекомых, вьющихся над помётом или возле пасущегося копытного. 10) Взлёт с земли и схватывание насекомых, вьющихся над животным; часто используется порхающий полёт с «зависаниями». 11) Взлёт с млекопитающего (как с присады) и схватывание вьющихся над ним насекомых; часто используется порхающий полёт с «зависаниями». 12) Воздушная кормёжка насекомыми (мухами, слепнями), вьющимися над пасущимся стадом.

В обобщённом варианте классификация кормовых методов скворца во время пастбищных ассоциаций с пасущимися млекопитающими, представлена в таблице 2.

Причины возникновения кормовых ассоциаций скворца с пасущимися копытными очевидны и в значительной степени раскрываются просто перечислением кормовых методов, используемых скворцами во время таких ассоциаций. Интересно, что Т.В.Плешак (1999) кормовую ассоциацию скворцов с коровами в Витебской области (Белоруссия) связывает с появлением колхозов (конец 1940-х), когда частный скот был собран в стада. Распад ассоциации (после 40 лет функционирования), в свою очередь, был обусловлен прекращением существования колхозов. Видимо, автор рассматривает массовый характер явления ассоциации, поскольку наши наблюдения в Полевшино как раз были сделаны над скотом, находящимся в частном владении – т.е. всего над 1-2 коровами и 1 телёнком. Тем не менее, даже в этой ситуации, кор-



мовая ассоциация скворцов с коровами была достаточно прочной и постоянной. И ещё, заслуживает внимания тот факт, что в Полевшино коровы старались согнать с себя (особенно с головы), садящихся на них не только скворцов, но и совсем «невесомых» белых трясогузок. Возможно, это чисто индивидуальная черта. По этой причине мы не наблюдали продолжительного груминга. Иная ситуация наблюдалась 21 января 1975 в Азербайджане, когда на одной из коров находилось одновременно 11 скворцов (табл. 1).

Таблица 2. Классификация кормовых методов скворца, связанных с пастбищными ассоциациями ( $n = 12$ )

Коды групп кормовых методов	Число кормовых методов в группе	Среда нахождения			Добычи при её взятии
		Фуражира при разыскивании пищи	Фуражира при добывании пищи		
		Во время атаки	При контакте с добычей		
Наземные кормовые методы					
LLLL	5	L	L	L	L
Наземно-воздушно-наземные кормовые методы					
LALL	1	L	A	L	L
LAAL	2	L	A	A	L
Наземно-воздушные кормовые методы					
LLLA	1	L	L	L	A
LAAA	2	L	A	A	A
Воздушные кормовые методы					
AAAA	1	A	A	A	A

Обозначения: L – наземная среда; H – водная среда; A – воздушная среда.

Значение пастбищных кормовых ассоциаций для птиц трудно переоценить. Биологический смысл кормовых ассоциаций скворца с копытными очевиден. В частности, птицы используют пасущихся животных в качестве присады (отдых, охота), как объекты, привлекающие кровососущих и других насекомых, а также для визуализации добычи. Кроме этого, птицы нередко кормятся, извлекая насекомых из навозных куч. Сопровождающие стадо кровососущие насекомые, а также насекомые, которых привлекает помёт копытных, создают постоянную и быстро возобновляющуюся кормовую базу для птиц (Резанов 1998б). Располагая информацией о времени выпаса и маршрутах «контролируемого» стада, птицы имеют возможность чётко прогнозировать свою активность в пространственно-временном континууме. Этим, вероятно, и объясняется прочность и длительность пастбищных кормовых ассоциаций и их широкое распространение на пространстве ареала у целого ряда видов птиц.

Пастбищная ассоциация скворцов с дикими копытными, видимо, возникла в доисторические (досинантропные) времена, по крайней мере, задолго до возникновения развитого скотоводства (10-15 тыс. лет

назад). Вероятно, по аналогии с естественными (природными) кормовыми ассоциациями возникают и ассоциации птиц с работающей (обычно движущейся) техникой, которая облегчает птицам визуализацию добычи. Создаётся известная ситуация, когда наряду с «новыми» антропогенными кормовыми методами продолжают функционировать «старые», нативные кормовые методы. Таким образом, можно говорить не просто о расширении и сохранении «фонда» кормовых методов, но и о возможности его активного использования на конкретных исторических отрезках времени.

### Литература

- Гаврилов Э.И. 1974. Семейство Скворцовые - Sturnidae // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 5: 15-40.
- Кокшайский Н.В., Мустафаев Г.Т. 1967 (1968). Об ассоциациях птиц с домашними животными в Азербайджане // *Учён. зап. Азерб. ун-та* 4: 73-81.
- Луговой А.Е. 1975. *Птицы Мордовии*. Горький: 1-299.
- Мустафаев Г.Т. 1968. Синантропизация гнездящихся птиц в Кызыл-Агачском заповеднике // *Орнитология* 9: 361-362.
- Плешак Т.В. 1999. Трофическое поведение скворца *Sturnus vulgaris* и его ассоциации с домашними животными // *Рус. орнитол. журн.* 8 (69): 5-7.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. *Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий*. М.: 1-461.
- Резанов А.Г. 1998а. Кормовые ассоциации некоторых воробьинообразных Passeriformes с копытными домашними животными в Липецкой области // *Вопросы естествознания*. Липецк, 6: 95-98.
- Резанов А.Г. 1998б. Кормовая ассоциация береговых ласточек *Riparia riparia* с крупным рогатым скотом: оценка кормовой базы, бюджетов времени и энергии // *Рус. орнитол. журн.* 7 (48): 13-18.
- Формозов А.Н. 1981. Изменение населения животных человеком // А.Н.Формозов. *Проблемы экологии и географии животных*. М.: 5-52.
- Холодковский Н.А., Силантьев А.А. 1901. *Птицы Европы*. СПб.: 1-636.
- Шнитников В.Н. 1957. *Звери и птицы нашей страны*. М.: 1-254.
- Bridgeford P.A. 1985. Feeding associations between birds and mammals in the Skeleton Coast Park // *Madoqua* 14, 2: 185-186.
- Cramp S., Perrins C.M., Brooks D.J. 1994. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol.VIII. Crows to Finches*. Oxford Univ. Press: 1-899.
- Dean W.R.J., MacDonald L.A.W. 1981. A review of African birds feeding in association with mammals // *Ostrich* 52, 3: 135-155.
- Gromadzki M. 1980. Dynamika liczebności i siedliska żerowania szpaków *Sturnus vulgaris* na Zulawach Wiślanych // *Acta ornithol.* 17, 18: 257-269.
- Källander H. 2004. Starlings *Sturnus vulgaris* and cattle – a widespread feeding association // *Ornis svecica* 14, 1/2: 11-20.
- Richards M.W., Green D., Pölking F., Dawson R. 1978. Birds in action // *Brit. Birds* 71, 2: 68-75.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 458: 82-84

## Сравнение энергетических расходов на миграцию и зимовку у птиц

В.Р.Дольник

Второе издание. Первая публикация в 1971\*

С появлением данных о величине энергетических затрат на миграционный полёт птиц возникла возможность сравнить расход энергии на перелёт с мест гнездования на зимовки и обратно с величиной затрат в течение зимы у оседлой птицы тех же размеров.

Средние температуры января на Земле повышаются на 10°C при перемещении на юг на каждые 10° географической широты (1110 км) с 70° до 20° с.ш. Южнее (до 10° ю.ш.) температура существенно не изменяется.

Чтобы сравнивать расход энергии любых птиц независимо от их массы тела, в этом сообщении расход энергии птицей будет выражаться в числе энергий существования  $EE$  – количестве энергии, необходимой птице для обычной жизнедеятельности. В термонеutralной зоне у воробьиных птиц эта величина в 1.65 раза выше энергии стандартного метаболизма и зависит от массы тела  $W$  (г) следующим образом (Kendeigh 1969):

$$EE \text{ (ккал/сут при } 30^\circ\text{C)} = 0.1965 + 0.6210 \lg W.$$

Современные измерения показывают, что расход энергии в полёте у неспециализированных видов в 7 раз выше, чем  $EE$  при 30°C (Raveling, LeFebvre 1967; Дольник 1969). Скорость полёта мигрирующих стай воробьиных птиц, измеренная радаром, в среднем равна 50 км/ч, или 1200 км/сут (Casement 1966). То есть для перемещения на каждые 10° географической широты птице нужно около суток полётного времени, в течение которого она израсходует дополнительную энергию, равную 7  $EE$  при 30°C. Таким образом, расход энергии на перелёт к зимовкам и обратно составит 14  $EE$  на каждые 10° географической широты, лежащие между гнездовой и зимовочной территориями.

---

\* Дольник В.Р. 1971. Сравнение энергетических расходов на миграцию и зимовку у птиц // *Экология* 3: 88-89.

Изменение температуры среды на  $10^\circ$  приводит к увеличению величины  $EE$  на  $0.35EE$  при  $10^\circ\text{C}$  (Kendeigh 1969). Иными словами, количества энергии, которого достаточно птице для жизни в течение 4 зимних суток на данной широте (при температуре  $30^\circ\text{C}$ ), при жизни севернее на  $10^\circ$  широты (при температуре  $20^\circ\text{C}$ ) хватит только на 3 дня. Следовательно, расход энергии на миграцию будет компенсирован у перелётной птицы меньшим расходом её зимой в течение 40 сут ( $14EE/0.35 = 40$ ). Эта величина остаётся постоянной при миграциях на любые расстояния в пределах от  $70$  до  $20^\circ$  с.ш.; при миграции на экватор компенсация наступит через 60 дней; при миграции с  $70^\circ$  с.ш. до  $40^\circ$  ю.ш. на это потребуется 110 дней. Все эти цифры принципиально не отличаются от реальных продолжительностей зимовок.

Таким образом, существенный вывод этих расчётов состоит в том, что перелётные популяции расходуют за год не больше энергии, чем оседлые, и расход продуктивной энергии на миграции соизмерим с расходом энергии существования на теплопродукцию в течение зимы.

Реальные популяции имеют определённые сроки миграций, направление которых не обязательно строго с севера на юг, расход энергии в полёте может быть выше или ниже среднего для птиц, они могут иметь адаптации, направленные к сокращению затрат энергии зимой, и, наконец, реальные температуры на местах гнездования и зимовок могут сильно отличаться от средних для данной географической широты. Поэтому интересно посмотреть соотношение расхода энергии на миграции и зимовку у какого-либо вида с хорошо изученной биоэнергетикой. Зяблики *Fringilla coelebs* Куршской популяции и южной Финляндии наиболее изучены в этом отношении.

У зябликов расход энергии на существование возрастает на 2 ккал/сут при снижении температуры среды на  $10^\circ$  (Дольник, Гаврилов 1969). Эти птицы расходуют 7 ккал на каждые 100 км пути полёта (Дольник, Гаврилов, Езерскас 1967). Куршская популяция отбывает на зимовки не позднее 15 сентября и возвращается на косу около 15 апреля, отсутствуя около 210 дней. Популяция зябликов, гнездящаяся в южной Финляндии, улетает в первых числах сентября и возвращается в конце апреля, отсутствуя в местах гнездования около 240 дней (Дольник 1967). Обе популяции зимуют на юго-западе Франции, где средние январские температуры выше, чем в Финляндии и на Куршской косе соответственно на  $12.5$  и  $9.5^\circ$ . Кратчайший путь на зимовки и обратно составляет для Куршских зябликов 3500 км, а для финских 5000 км. Для преодоления такого пути зябликам необходимо израсходовать соответственно 250 и 350 ккал продуктивной энергии.

Экономия энергии в результате перемещения на более тёплые зимовки составит 1.9 ккал/сут у Куршских зябликов и 2.5 ккал/сут – у финских. Следовательно, расход энергии на миграции для Куршских

зябликов будет компенсирован в течение 131 дня (250/1.9), а для финских – 140 дней. Реальная продолжительность отсутствия на гнездовье несколько больше, но часть её приходится на перелёты (около 60 дней для Куршских и около 80 – для финских), во время которых разница в температурах не столь велика. С учётом этих поправок экономия энергии на более тёплых зимовках у зяблика и энергия, израсходованная на достижение этих зимовок и возвращение, оказываются довольно близкими. Таким образом, миграции не приносят этому виду ни экономии, ни дополнительного расхода энергии по сравнению с оседлым образом жизни.

### Литература

- Дольник В.Р. 1967. Географические различия в сроках и соотношении линьки и осенней миграции у зяблика // *Итоги орнитологических исследований в Прибалтике*. Таллин: 247-255.
- Дольник В.Р. 1969. Биоэнергетика летящей птицы // *Журн. общ. биол.* **30**: 273-291.
- Дольник В.Р., Гаврилов В.М. 1969. Биоэнергетика зяблика // *Орнитология в СССР*. Ашхабад, **2**: 203-207.
- Дольник В.Р., Гаврилов В.М., Езерскас Л.И. 1967. Биоэнергетика естественного миграционного полёта птиц // *Итоги орнитологических исследований в Прибалтике*. Таллин: 230-238.
- Casement M.B. 1966. Migration across the Mediterranean observed by radar // *Ibis* **108**: 461-491.
- Kendeigh S.C. 1969. Tolerance of cold and Bergmann's rule // *Auk* **86**: 13-25.
- Raveling D.C., LeFebvre E.A. 1967. Energy metabolism and theoretical flight range of birds // *Bird-Band.* **38**: 97-113.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 458: 84-85

## К экологии пустынного воробья *Passer simplex*

Г.П.Третьяков

Второе издание. Первая публикация в 1990\*

В пустыне Кызылкум пустынный воробей *Passer simplex* распространён спорадично. На юге в районе станции Ходжадавлет его добывал осенью С.К.Даль (1936). В Центральном Кызылкуме 3 октября 1945 в районе колодца Торткудук встречена стайка из 4-5 птиц, из которой самец добыт И.И.Колесниковым (Захидов 1971). В песках Цент-

---

\* Третьяков Г.П. 1990. К экологии пустынного воробья // *Редкие и малоизученные птицы Средней Азии*. Ташкент: 79-80.

рального и Западного Кызылкума пустынный воробей распространён широко, но спорадично, а гнездование его, подтверждённое находками гнёзд, установлено в районе колодцев Бузаубай, Чабан-Казган, Актакыр, Мулалы (Кривошеев 1956; Гражданкин 1979; Митропольский 1983; Фоттелер, устн. сообщ.; наши данные).

В период гнездования и осенью саксаульные воробьи держатся парами, обособленными одна от другой, зимой небольшими группами в 3-5 птиц, но встречали и пары. Образовавшаяся пара постоянна, по видимому, в течение нескольких сезонов. В песках Центрального Кызылкума в 3 км севернее Тамды 17 декабря 1977 встречена стайка из 4 птиц, которые кормились семенами саксаула, а 19 декабря 1988 там же встречена пара воробьёв – самец и самка. В Западном Кызылкуме пара птиц встречена в районе колодца Коскудук. Птицы склёвывали семена саксаула, при этом самка была более подвижна и всё время подавала голос.

В 5 км юго-западнее Бузаубая 24 апреля 1980 пара саксаульных воробьёв строила гнездо, которое располагалось на саксауле в 2.1 м от земли около гнезда курганника *Buteo rufinus*, а вокруг находились гнёзда индийских воробьёв *Passer indicus*. Гнездо строили обе птицы, но как-то не торопясь. Вплетут в гнездо одну-две соломинки и сидят отдыхают или приводят себя в порядок. Гнездо шарообразной формы и состоит из двух слоёв. Наружный слой, толстый и рыхлый, делается из сухих стебельков трав и тонких веточек саксаула, переплетённых лубяными волокнами. Внутри гнездо выстлано мягкими, размочаленными частями травянистых растений. Там же находился кусочек шерсти и немного перьев.

У этой пары 13 мая 1980 самка насиживала 4 яйца. Яйца пустынного воробья по форме варьируют от округлых до несколько удлинённых. Основной фон скорлупы даже в пределах одной кладки варьирует от белого до светло-кремового. Поверхность густо испещрена пятнами, чёрточками, линиями различной величины. Буровато-коричневые пятна в большей степени сконцентрированы на тупом конце, образуя венчик. Размеры яиц, мм: 19.4×13.6, 18.6×13.4, 18.4×13.3 и 17.9×12.8. Масса ненасиженных яиц 1520-1930 мг.

Самка сидит на яйцах довольно плотно. При осмотре гнезда её взяли в руки, но вела она себя довольно агрессивно, щипалась, вырывалась, а отпущенная сразу улетела далеко. Через несколько минут у гнезда появился самец.

Пустынный воробей *Passer simplex* занесён в Красную книгу Узбекской ССР как малочисленный.



## О находках филина *Vubo vubo* в песках Сундукли

Э.Р.Фоттелер

Второе издание. Первая публикация в 1990\*

Предлагаемые материалы собраны нами в марте-мае 1989 года в песках Сундукли в пределах Узбекистана. Филин *Vubo vubo* – обычная, широко распространённая гнездящаяся птица этого района. Наиболее многочислен в окрестностях озера Денгизкуль: по учёту гнёзд 3 пары на 15 км береговой зоны (от колодца Ахыр – восточная оконечность озера и вдоль северного берега). Для гнездования используется каждый удобный участок – выходы песчаника и скалистые обнажения в верхней части крутых склонов впадины Денгизкуль.

Очень ранний выводок найден 14 марта 1989 в 2 км севернее колодца Ахыр на участке обрывистого восточного берега озера. Лоток гнезда, несмотря на наличие вокруг многих удобных ниш и пустот под нависающими камнями, располагался на крутом песчаном склоне в основании развесистого куста саксаула. В гнезде находились 4 птенца, у которых начали раскрываться пеньки маховых перьев (около 3 недель). Под гнездом, ниже по склону, собрано 18 пар ног лысухи *Fulica atra*, её перья и крылья. Погадки (49 шт.) состояли сплошь из её перьев. Через несколько дней гнездо было разорено, а птенцы погибли.

В то же время на двух гнездовых участках в 5 и 8 км к западу от первого гнезда филины интенсивно кричали ночами, но кладок ещё не было. При повторном посещении 17 и 18 мая 1989 в этих двух гнёздах обнаружено по 3 полностью оперённых птенца. Одно гнездо также располагалось под кустом саксаула на песчаном склоне, второе – под нависающими обломками песчаника в нижней части склона. В остатках пищи обнаружены преимущественно кости краснохвостых песчанок *Meriones erythrorus*, остатки 11 ушастых ежей *Hemiechinus auritus* и 2 зайцев-толаев *Lepus tolai*. Птицы составляли незначительную часть рациона этих пар. Из 116 осмотренных погадок только 9 были с перьями (лысухи – 3, ходулочника *Himantopus himantopus* – 2, других куликов – 4).

На южном берегу Денгизкуля гнездо филина с 3 птенцами (маховые в «кисточках») осмотрено нами 15 апреля 1989. Лоток гнезда был устроен на карнизе небольшого обрыва под нависающим козырьком

---

\* Фоттелер 1990. О находках филина в песках Сундукли // *Редкие и малоизученные птицы Средней Азии*. Ташкент: 131-133.

песчаника с западной стороны высоты Чаш (в 3 км восточнее бугров Самантепа). Все погадки вблизи гнезда были с перьями лысух, сизого голубя *Columba livia* и домового сыча *Athene noctua*. От гнезда до воды было около 1 км. По южному берегу Денгизкуля к востоку от высоты Чаш на 10 км прибрежных саксаульников отмечены 4 одиночные, видимо, неполовозрелые птицы.

Вторым по численности филина районом были окрестности канала с разливами южнее посёлка Зеварда. Здесь на 28 км учёта вдоль канала отмечены 3 одиночные птицы и найдено 1 гнездо с 4 полуоперёнными птенцами (в 16 км к востоку-юго-востоку от пос. Зеварда). Гнездо располагалось на открытом месте в центре крупной котловины в 300 м от берега канала с водой. Вокруг гнезда найдены остатки 12 лысух, 5 чирков-свистунков *Anas crecca* (3 самца и 2 самки), 6 пар ног и крылья ходулочников, из млекопитающих – остатки шкурок 3 ушастых ежей и 2 зайцев-толаев.

Кроме того, гнездо филина обнаружено нами на обрывах впадины Сичанкую (15 км юго-восточнее пос. Уртабулак). Три полностью оперённых птенца сидели на карнизе в каньоне под нависающими обломками песчаника. Осмотреть гнездо не было возможности.

Одиночные филины отмечены нами и в других районах песков Сундукли – в окрестностях посёлка Зекры, в урочище Деухана, южнее горы Исакбаба, у фермы № 1 совхоза «Мубарек». Как правило, все они встречены вблизи водоёмов различного типа (озёра, сбросы, каналы).

Приводимые нами материалы опровергают пессимистические заметки А.К.Сагитова и Н.А.Алланазаровой (1984) о полном исчезновении филина в равнинной части бассейна Зеравшана. Численность его в связи с интенсивным обводнением этой территории, появлением многочисленных каналов и сбросных водоёмов повсеместно увеличивается. Питание околоводными птицами снимает ограничивающее численность этой совы действие природных депрессий численности грызунов, служащих основой его питания в безводной пустыне Кызылкум. Такая полифагия, известная и для других частей ареала филина, способствует стабилизации его популяций в многолетнем аспекте.

