

Экспресс-выпуск • Express-issue

2000 № 124

СОДЕРЖАНИЕ

- 3-18** Какие позвонки слагают сложный крестец птиц?
Е.Б.МАЛАШИЧЕВ
- 19-20** Случаи охоты большой синицы *Parus major*
за насекомыми в воздухе. А.Г.РЕЗАНОВ
- 21-22** Охота серой цапли *Ardea cinerea* с присады.
А.Г.РЕЗАНОВ
- 22-23** Орнитологические статьи в “Зоологическом
журнале”. 1999. Том 78. Авторский указатель
-
-

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

T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y

Published from 1992

Express-issue

2000 № 124

CONTENTS

-
-
- 3-18** What kinde of vertebrae compose the synsacrum in birds? Y.B.MALASHICHEV
- 19-20** The records of fly-catching in the great tit *Parus major*. A.G.REZANOV
- 21-22** The hunting of the grey heron *Ardea cinerea* from a perch. A.G.REZANOV
- 22-23** Ornithological articles in the Zoological Journal. 1999. Vol. 78. Author index
-
-

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

Какие позвонки слагают сложный крестец птиц?

Е. Б. Малашичев

Кафедра зоологии позвоночных, Санкт-Петербургский университет,
Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия
E-mail: Yegor@EM1915.spb.edu

Поступила в редакцию 9 ноября 2000

Для позвоночника птиц характерны примечательные черты строения, выделяющие Aves среди других Vertebrata. Одна из них — склонность позвонков к слияниям. Так, грудные позвонки (иногда с последним шейным) могут образовывать самостоятельный блок, называемый нотариумом, или грудной костью *os dorsale*, либо прирастать к другому блоку — сложному крестцу *synsacrum* (Storer 1982). Сложный крестец образован слитыми 10-15 позвонками, часть из которых является крестцовыми (Wassif, Amer, Mohammed 1981; Гуртовой, Дзержинский 1992). Относительно точного состава позвонков сложного крестца существуют различные мнения (на примере домашней курицы):

1) Первые четыре позвонка грудные, следующие четыре — поясничные, два последующих — первичные или истинно-крестцовые, а заключают сложный крестец три-четыре хвостовых позвонка (Du Toit 1913; Nickel *et al.* 1977).

2) Первый один позвонок — грудной, следующие один-два — поясничные, а последующие двенадцать — крестцовые (Селянский 1968).

3) Один грудной, четыре поясничных и девять крестцовых позвонков (Burke *et al.* 1995).

4) Два “истинно-крестцовых” позвонка, шесть поясничных, один грудной и шесть хвостовых позвонков (Гуртовой, Дзержинский 1992).

5) Все позвонки *synsacrum* названы *vertebrae synsacrales* (Baumel *et al.* 1979). Исключение сделано для грудного позвонка, несущего рёбра, не связанные с грудиной, а также часто имеющего синдесмоз с последующим позвонком сложного крестца.

Кроме птиц, млекопитающие также могут иметь более двух крестцовых позвонков, и их крестец считают сложным, полагая, что первые два позвонка являются истинно-крестцовыми, а последующие — сакрализованными хвостовыми (Дзержинский 1998). При увеличении протяжённости крестца в сегментном отношении у рептилий также происходит вовлечение в крестец прежде всего хвостовых позвонков, их сакрализация (Romer 1956). Однако нельзя уверенно утверждать, что отсутствующие свободные поясничные и хвостовые позвонки у птиц обязательно следует искать в сложном крестце, т.к. позвоночник птиц короче, чем у многих рептилий и млекопитающих, так что отсутствующие в свободном виде позвонки могут отсутствовать в принципе.

В то же время, увеличение или уменьшение отдела позвоночника может происходить двумя путями: либо данный отдел позвоночника изменяется безотносительно других (возникают или исчезают сегменты), либо изменение одного отдела сопровождается соответствующим изменением других, не обязательно соседних отделов (общее число позвонков в позвоночнике остаётся неизменным). Однако общее число позвонков не остаётся постоянным у разных видов (даже близких). Можно даже образно сказать, что в позвоночнике нет ничего постоянного, кроме формальной сквозной нумерации позвонков. Тем не менее, второе предположение об изменении протяжённости отделов представляется более вероятным потому, например, что известен целый ряд аномалий позвоночника, при которых при изменении числа позвонков в одном отделе происходит изменение числа позвонков в других.

Таким образом, вопрос о составе сложного крестца птиц нельзя решить формально, лишь путём подсчёта позвонков или теоретических предположений относительно его эволюции и состава у современных птиц. Проблема заключается не в том, чтобы решить, входят или нет в его состав позвонки с нехарактерными номерами, а в том, чтобы выяснить — каковы позвонки сложного крестца по своим качествам (строению, характеру развития, свойствам составляющих клеток), а также изменяется ли при увеличении крестца его положение относительно других органов и структур развивающегося организма.

В статье, на основании изучения развития и строения *synsacrum* и ряда морфологических маркеров крестцовой области, а также анализа литературы о генетической детерминации разных типов позвонков с использованием *Нох*-генов в качестве маркеров генетических, предпринята попытка анализа состава сложного крестца птиц. Производится ревизия представлений об анатомическом строении *synsacrum* и предлагается простая номенклатура входящих в его состав позвонков.

Материал и методика

Исследовано строение и развитие крестца трёх видов птиц: домашней курицы *Gallus domesticus* и японского перепела *Coturnix japonica* из отряда Galliformes (сем. Phasianidae), а также дрозда-рябинника *Turdus pilaris* из отряда Passeriformes (сем. Turdidae). Рябинник отличается от курицы и перепела числом и набором позвонков в составе сложного крестца.

Яйца японских перепелов инкубировали в инкубаторах “Newlife-75” МК-4 на птичнике Ленинградского зоопарка. Эмбрионы фиксировали в жидкости Буэна, классифицировали по стадиям (Hamburger, Hamilton 1951), проводили через серию спиртов возрастающей концентрации, хлороформ и заливали в парафин. Изготавливали гистологические срезы через крестцово-тазовую область зародыша толщиной 7-15 μm . Срезы окрашивали гематоксилином Делафильда и эозином. Гистологические срезы через крестцовую область эмбрионов дрозда и курицы разного возраста взяты из коллекции гистологических препаратов кафедры зоологии позвоночных Санкт-Петербургского университета. Всего исследовано 10 эмбрионов домашней курицы, 7 эмбрионов японского перепела и 16 эмбрионов дрозда-рябинника.

Строение крестца и таза, пояснично-крестцового нервного сплетения и прохождение сосудов тазовой области изучали с помощью тотальных просветлённых препаратов молодых птиц, окрашенных ализариновым красным, альциановым голубым и судановым чёрным с выявлением, соответственно, кости, хряща и нервных стволов. Использовали методику Бауэра (Baue 1986), но без мацерации тканей в трипсине. При удалении внутренностей оставляли нетронутыми спинную аорту и отходящие магистральные кровеносные сосуды, которые наблюдались на тотальных препаратах без дополнительной инъекции. Использовали также тотальные ализариновые и альциановые препараты, сухие скелеты птиц и анатомические препараты с инъекцией артериальной системы из сравнительно-анатомической коллекции кафедры.

Строение позвонков сложного крестца

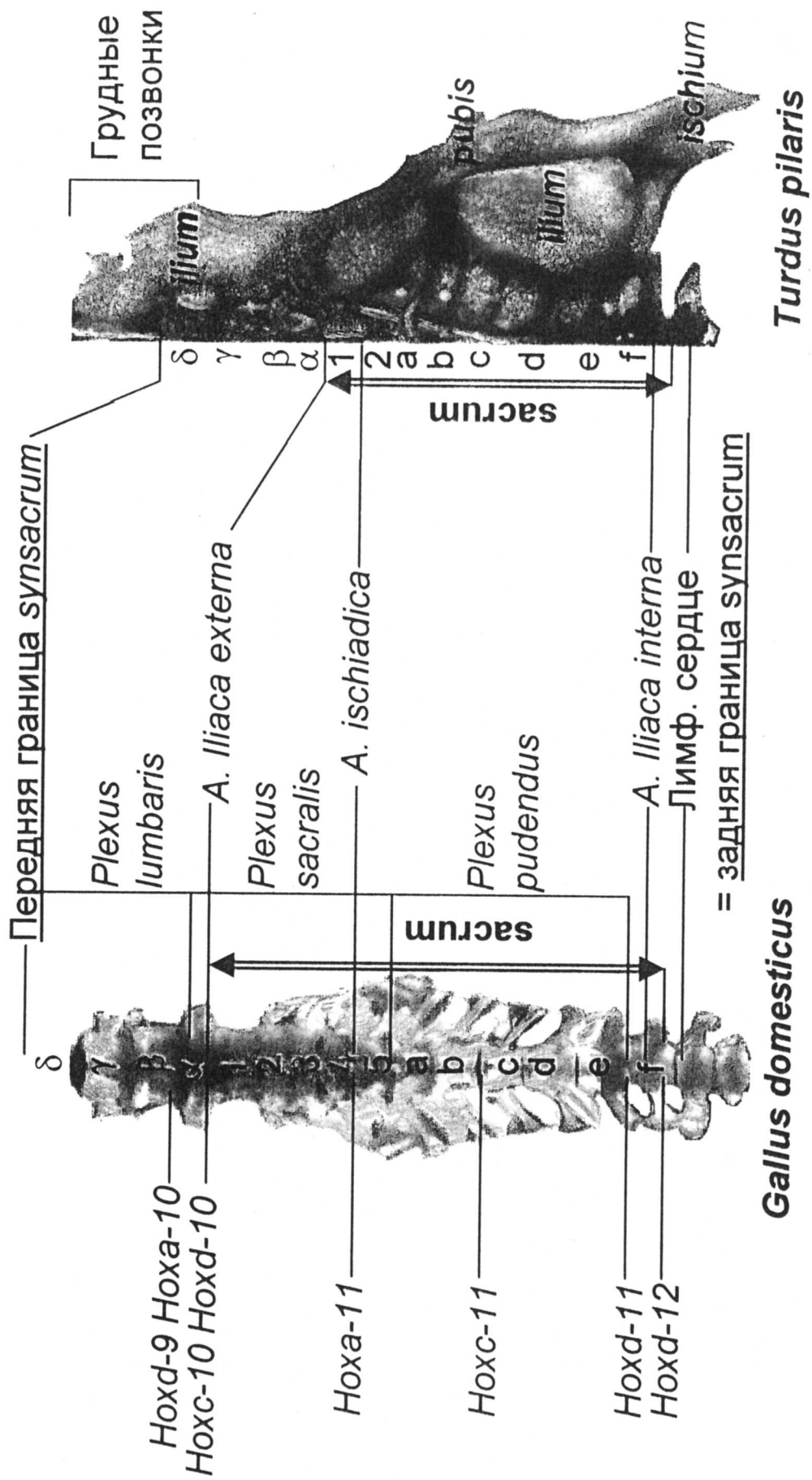
Ещё в 1913 году Du Toit, а вслед за ним и Voas (1933), использовал довольно удобную систему обозначения позвонков сложного крестца птиц, основанную на возможности выделения нескольких их морфологических типов. В рамках этой системы т.н. “первично-крестцовые” позвонки хотя и рассматриваются как отдельная серия, однако имеют сквозную нумерацию вместе с последующими позвонками. Группа из первых позвонков, несущих мощные поперечные отростки, будь то парапофизы или диапофизы, нумеровалась от последнего к первому буквами греческого алфавита (“греческая” серия позвонков). Позвонки, не имеющие парапофизов, а лишь диапофизы, автор нумеровал арабскими цифрами в каудальном направлении (“арабская” серия). Заключительная серия позвонков с диапофизами и парапофизами нумеровалась им латинскими буквами (“латинская” серия).

Если следовать приведённой системе нумерации, то нормальное (чаще встречающееся) строение сложного крестца курицы и перепела можно описать формулой $\delta 5f$. Единственный имеющийся в нашем распоряжении крестец взрослого рябинника описывает формула $\delta 2f$ (см. рисунок). Иными словами, первый позвонок сложного крестца чаще всего обозначался буквой греческого алфавита “ δ ”, а последний — буквой латинского алфавита “ f ”. Первый “истинно-крестцовый” позвонок оказывается либо десятым (у курицы), либо седьмым (у дрозда), но всегда обозначен буквой “ a ”. Последний позвонок “греческой” серии и, как правило, самый крупный в ней — это позвонок α . В настоящей работе я буду придерживаться приведённой системы обозначений позвонков сложного крестца птиц.

Домашняя курица *Gallus domesticus*

Описание составлено для одного, имеющего наиболее типичное строение крестца (см. рисунок) и дополнено краткой информацией о вариантах строения.

“Греческая” серия. Первый позвонок (δ). Имеет все черты заднегрудного и отделён швом от последующих позвонков *synsacrum*. Как и на предшествующем грудном позвонке, рёбра не соединены с грудиной и



Сynsacrum курицы *Gallus domesticus* и дрозда-рябинника *Turdus pilaris*.
Нумерация позвонков, границы сложного крестца и её маркеры.

подвижно сочленены с позвонком. Проксимально ребро устроено типично и имеет две точки крепления — на мощном и высоко поднятом диапофизе и на коротком отростке у основания невральнoй дуги.

Второй и третий (γ и β) позвонки рёбер не несут. Диапофизы короче; на втором позвонке их основания опущены по невральнoй дуге. Диапофизы третьего позвонка проксимально высокие и плоские, начинаются от остистого отростка и протягиваются вниз до основания невральнoй дуги. У некоторых экземпляров в центре поперечного отростка имеется круглое отверстие, возможно, указывающее на то, что он образован за счёт слияния дистальных концов диапофиза и парапофиза.

Четвёртый (α) позвонок имеет мощные парапофизы и чуть менее развитые диапофизы. Индивидуальность отростков очевидна, хотя у некоторых экземпляров они могут быть слиты с сохранением отверстия или, по крайней мере, истончения костной манжетки между ними ближе к невральнoй дуге. Парапофиз каждой стороны контактирует с тазом в месте максимального прогиба *ala preacetabularis ilii*.

“Арабская” серия. Пятый (1) позвонок имеет относительно короткие, направленные почти вертикально вверх диапофизы, парапофизов нет. У некоторых экземпляров этот позвонок может приобретать черты четвёртого и нести лишь немного уступающие по размерам парапофизы, контактирующие с тазом. В этом случае он именуется позвонком α , а дальнейшая нумерация арабскими цифрами начинается с шестого по счёту позвонка.

Шестой (2)-восьмой (4) позвонки имеют диапофизы, направленные вверх и вбок, парапофизов не имеют. Тела вздуты, так что тело седьмого позвонка почти равно по ширине целому четвёртому позвонку (вместе с основаниями парапофизов).

Девятый (5) позвонок аналогичен предыдущим, но может нести рудиментарные парапофизы. В одном случае по своей морфологии он относился к “латинской” серии (позвонки *a*); соответственно “арабская” серия состояла всего из четырёх позвонков.

“Латинская” серия. Десятый (*a*) и одиннадцатый (*b*) позвонки несут диапофизы, направленные вбок и слегка вверх, а также рёбра на месте парапофизов. У взрослых экземпляров отличить рёбра от парапофизов трудно, хотя иногда сохраняется шов на десятом позвонке. У молодых экземпляров рёбра видны явственно и при препарировании могут быть легко отделены от позвонка. Дистальные концы парапофизарных рёбер и диапофизов слиты и образуют совместное сочленение с *os ilium*.

Двенадцатый (*c*)-пятнадцатый (*f*) позвонки имеют парапофизы и диапофизы, слитые дистально. Ширина и высота тел позвонков уменьшается в каудальном направлении, соответственно становятся всё более сближенными, а в дальнейшем всё более слитыми диапофизы и парапофизы, так что на пятнадцатом позвонке их не различить. Полное слияние может быть достигнуто на разных позвонках. Все позвонки “латинской” серии лишены остистых отростков, невральные дуги не поднимаются вы-

соко над телами, отчего позвонки, особенно последний, выглядят уплощенными.

Итак, среди позвонков сложного крестца курицы можно выделить несколько морфотипов. 1) Грудной позвонок. 2) Второй-четвёртый (иногда по пятый) позвонки с мощными диапофизами и высокими остистыми отростками. 3) Следующие пять позвонков, обычно не имеющие парапофизов и с понижающимися от первого к последнему остистыми отростками. В отличие от предыдущих четырёх, межпозвоночные отверстия выходов спинномозговых нервов в этих позвонках не округлые, а вертикально вытянутые, щелевидные. 4) Следующие шесть позвонков несут как диапофизы, так и парапофизы или парапофизарные рёбра (первые два), постепенно сужаются и уплощаются и не имеют даже зачатков остистых отростков. Отверстия для спинномозговых нервов округлые, но очень маленькие.

Дрозд-рябинник *Turdus pilaris*

“Греческая” серия позвонков. Первый позвонок *synsacrum* (δ) несёт рёбра и отделён швом от последующего. Второй (γ) позвонок имеет высокий мощный диапофиз, основание которого распространяется вниз по невральнoй дуге до тела позвонка. Третий и четвёртый (β и α) позвонки имеют как диапофизы, так и парапофизы с широкими просветами между ними. Четвёртый позвонок самый широкий во всём сложном крестце, хотя третий лишь немного уступает ему.

“Арабская” серия позвонков. Пятый и шестой (1 и 2) позвонки не несут парапофизов.

“Латинская” серия позвонков. Седьмой и восьмой (a и b) позвонки имеют парапофизы, соединяющиеся с диапофизами лишь дистально. У последующих четырёх позвонков, контактирующих с подвздошными костями таза, диапофизы и парапофизы слиты по всей своей длине. Последний позвонок отделён очень слабой линией шва и напоминает по строению следующий первый свободный позвонок, однако в отличие от последнего не несёт остистого отростка и имеет расширенные дистально поперечные отростки (у первого свободного позвонка поперечные отростки дистально сужаются).

Итак, в сложном крестце рябинника также можно выделить группы позвонков различного строения, которые почти совпадают с зонами принятых обозначений. 1) Первый позвонок несёт рёбра и высокие остистые отростки. 2) Следующие три позвонка рёбер не несут, но имеют чётко выраженные остистые отростки. 3) Два средних позвонка не имеют парапофизов, а высота слитых остистых отростков резко падает от одного к другому. 4) Последние шесть позвонков остистых отростков не имеют. В отличие от курицы, диапофизы этих позвонков ориентированы гораздо более полого, так что вместе с верхними краями невральных дуг они образуют горизонтальную плоскость, а не борозду позади остистых отростков более краниальных позвонков.

“Истинные” крестцовые позвонки

Впервые понятие “первичных”, или “истинных”, крестцовых позвонков применительно к двум центральным позвонкам сложного крестца птиц (позвонки *a* и *b*) употребил Гегенбаур в 1871 году (Gegenbaur 1871) на том основании, что именно эти два позвонка несут рудиментарные рёбра, которые во взрослом состоянии не имеют артикуляции с позвонком. Иначе их называли ацетабулярными позвонками, поскольку они лежат напротив вертлужной впадины. Таким образом, с конца прошлого века сравнительные анатомы гомологизируют эти позвонки с двумя крестцовыми позвонками рептилий (Du Toit 1913; Voas 1933; Шмальгаузен 1938; Romer 1956; Держинский 1998). На самом же деле “истинные крестцовые” позвонки не у всех птиц лежат напротив вертлужных впадин. Так, у курицы и перепела ацетабулярными являются последние два позвонка “арабской” серии (позвонки 3 и 4 или 4 и 5), а у дрозда — действительно первые два позвонка “латинской” серии (*a* и *b*). Если “истинные крестцовые” позвонки занимают примерно центральное положение в *synsacrum*, то этого нельзя с уверенностью сказать об их отношениях с тазовыми костями. У большинства изученных скелетов их контакт с подвздошной костью осуществлялся в задней трети последней.

Крестцовые позвонки не всегда несут рёбра; у млекопитающих *Mammalia* и бесхвостых амфибий *Anura* из современных позвоночных крестец причленяется к подвздошным костям таза посредством поперечных отростков, а не рёбер. У млекопитающих и ряда рептилий *Reptilia* крестцовые позвонки (те, что обеспечивают контакт с поясом задних конечностей) могут также срастаться, однако у рептилий этот признак не всегда совпадает с наличием рёбер (в частности, у динозавров — Romer 1956). Наконец, крестцовые рёбра двух позвонков у птиц “парапофизарные”, т.е. развиваются на месте парапофизов, тогда как крестцовые рёбра крокодилов *Crocodylia* (ближайших современных родственников птиц) прикрепляются к диапофизам (Hoffstetter, Gasc 1969; Rieppel 1993). Таким образом, опираться в решении вопроса о первичности или вторичности двух крестцовых позвонков из состава *synsacrum* на столь непостоянный признак, как наличие или отсутствие рёбер, нельзя.

Морфологические маркеры крестцовой области

Для определения границ крестцовой области в пределах сложного крестца птиц можно использовать специфические маркеры крестцовых сегментов из числа мягких органов и структур, связанные с крестцовыми позвонками у других позвоночных животных, которые имеют более просто устроенный крестец. Ранее, на основании результатов детального изучения строения и развития крестцово-тазовой области у современных чешуйчатых рептилий *Squamata*, мной были выделены следующие маркеры (Malashichev 2000). 1) Клоака, вход в неё кишки и выход ножки аллантоиса — расположена под крестцовой областью и передней границей крестца, соответственно. 2) Разрушение гипаксиальных частей миомеров —

маркер крестцовых сегментов. 3) Пара тазовых лимфатических сердец — маркеры первого хвостового сегмента. 4) Место ответвления аллантоисных артерий от спинной аорты *aorta dorsalis* и резкого сужения последней — маркер передней границы крестца.

Дополнительные маркеры, используемые в настоящем исследовании, следующие. 1) Нервы пояснично-крестцового сплетения — маркеры поясничных и крестцовых позвонков. 2) Зоны экспрессии *Нох*-генов, отвечающих за развитие крестцовых позвонков и позвонков соседних отделов позвоночника.

Точное расположение клоаки относительно позвоночных сегментов на сильно изогнутом эмбрионе птицы определить трудно, тем более что вход и выход находятся на относительно большом расстоянии от тел позвонков. Тем не менее можно отметить, что клоака располагается как раз под сложным крестцом, в большей степени под его каудальной частью.

Наблюдается корреляция между степенью разрушения крестцовых миомеров и числом крестцовых рёбер или поперечных отростков (Борхвардт 1995; Malashichev, Borkhvardt 1999; Borkhvardt, Malashichev 2000; Malashichev 2000). Поэтому крестцовым позвонкам можно дать определение позвонков, чьи поперечные отростки или рёбра развиваются в пространстве, свободном от гипаксиальной мускулатуры (Malashichev 2000). У курицы и перепела, имеющих в составе сложного крестца около 14 позвонков, разрушение миомеров наблюдается лишь в 9-10 сегментах, а у эмбрионов дрозда-рябинника со сложным крестцом длиной в 12 позвонков разрушение миомеров отмечено лишь в 7-8 сегментах. Основное число подвергнутых разрушениям миомеров наблюдается позади аллантоисной артерии (у взрослых особей — *arteria ischiadica*), отходящей от спинной аорты на уровне середины сложного крестца.

Из приведённых данных можно сделать вывод о том, что область, соответствующая крестцу у других позвоночных, в составе сложного крестца птиц занимает гораздо большее протяжение, чем в два сегмента, но тем не менее, она не соответствует полностью длине *synsacrum*, причём смещёна на протяжении последнего каудально.

Лимфатические сердца и задняя граница крестца

Лимфатические сердца располагаются в местах соединения лимфатических сосудов с венами и служат, в частности, для активного перемещения лимфатической жидкости в крупные вены, в которых кровь находится под высоким давлением (Cligny 1899; Wilting, Neeff, Christ 1999). Несколько пар, в том числе и тазовых, лимфатических сердец имеется у амфибий и рептилий, тогда как только парой тазовых лимфатических сердец обладают некоторые птицы. У домашней курицы лимфатические сердца присутствуют только у эмбрионов (Baumel 1979). Млекопитающие вовсе лишены лимфатических сердец (Wilting, Neeff, Christ 1999).

Размер и положение лимфатических сердец у чешуйчатых рептилий, имеющих нормально развитые и рудиментарные задние конечности, коррелирует со строением крестцово-клоакальной области позвоночника

(Raynaud *et al.* 1975; Borkhardt, Malashichev 2000). Так, у настоящих ящериц Lacertidae лимфатические сердца относительно небольшие и занимают латеральное положение в первом хвостовом сегменте; у безногих ящериц, имеющих не два, а всего один крестцовый позвонок, лимфатические сердца увеличены в размерах, но их местоположение остаётся неизменным — в первом закрестцовом (хвостовом) сегменте. У змей, не имеющих крестца, лимфатические сердца располагаются в пяти последовательных клоакальных сегментах, маркируя собой переходную зону позвоночника от типично туловищных к типично хвостовым позвонкам.

Лимфатические сердца ящериц развиваются за несколько стадий до начала формирования хрящевых зачатков крестцовых позвонков, и их положение в сегментном отношении постоянно. Даже при частичной сакрализации первого хвостового позвонка (дополнительное крестцовое ребро с одной стороны) у живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* не наблюдалось изменения положения лимфатического сердца (Malashichev *in press*). Таким образом, лимфатические сердца, приуроченные у рептилий по своему положению к первому хвостовому сегменту, могут рассматриваться как хорошие морфологические маркеры задней границы крестца.

Методом введения в лимфатическую систему тазовой области нескольких видов птиц контрастных красителей с последующим рентгеновским обследованием взрослых особей показано (Budras, Berens von Rautenfeld 1984), что лимфатические сердца располагаются в районе первого свободного хвостового позвонка, маркируя тем самым границу сложного крестца и хвоста. Нами лимфатические сердца у эмбрионов рябинника, перепела и домашней курицы обнаружены в седьмом сегменте, если считать от первого позвонка, который обычно считают “истинным крестцовым” (см. рисунок), т.е. за пределами “латинской” серии позвонков *synsacrum*. Иными словами, лимфатические сердца располагались под дистальными концами поперечных отростков первого свободного позвонка. Следовательно, именно этот позвонок и является не только первым свободным, но и вообще первым хвостовым позвонком. Следует однако учесть, что возможны ситуации, когда хвостовые позвонки действительно могут прирастать к крестцу (например, у аномальных особей или у представителей некоторых, ещё не изученных на этот счёт видов).

Артериальная система тазовой области птиц

У эмбрионов рептилий самый крупный сосуд, ответвляющийся от спинной аорты в области таза и снабжающий кровью задние конечности и внутренние органы тазовой области — это аллантоисная артерия, которая у взрослого животного получает несколько различные названия ввиду своей различной дифференциации и ветвления у разных видов. В первом случае, который имеет место, например, у агамовых ящериц Agamidae, она носит название общей подвздошной артерии *arteria iliaca communis*, которая отделяет от себя направленную вперёд надчревную артерию *a. epigastrica* и до этого ветвления называется внешней подвздошной артерией *a. iliaca externa*, а после него — внутренней *a. iliaca interna*. Послед-

няя, в свою очередь, после отделения *arteria hypogastrica*, носит название седалищной *arteria ischiadica*, а миновав тазобедренный сустав — бедренной *arteria femoralis*. Во втором случае, который имеет место у *Lacertidae*, *arteria iliaca externa* и *a. iliaca interna* выходят из *aorta dorsalis* раздельно — первая на несколько сегментов краниальнее второй. Аллантоисной артерией при этом является *a. iliaca interna* (Malashichev, in press). Эта артерия отделяется от спинной аорты у передней границы первого крестцового сегмента. Примечательно то обстоятельство, что аллантоисную артерию легко отличить от других сосудов тазовой области, т.к. сразу за местом её отделения от осевой магистрали, последняя теряет свой диаметр в 3-4 раза и становится хвостовой артерией *arteria caudalis*.

У большинства млекопитающих, несмотря на изменчивость ветвления кровеносных сосудов (Ventura, Lopez-Fuster, Gispert 1993; Gispert, Ventura, Lopez-Fuster 1994; Ventura, Lopez-Fuster 1994), сохраняется примерно та же схема отношений основных кровеносных стволов тазовой области (Гуртовой, Дзержинский 1992), причём чаще всего *arteria iliaca communis* — наиболее крупный сосуд. В некоторых случаях (у хищных *Carnivora*) *arteria iliaca externa* и *a. iliaca interna* (*a. iliaca communis* не выделяют) отходят самостоятельно, недалеко друг от друга, в соседних крестцовых сегментах, причём аллантоисной является первая (Гуртовой, Дзержинский 1992). Для крысы *Rattus norvegicus* характерна обычная для млекопитающих ситуация, причём выяснено, что *arteria iliaca communis* является аллантоисной артерией эмбрионов и покидает спинную аорту у передней границы первого крестцового сегмента (Малашичев, неопубл. данные). Таким образом, аллантоисные артерии, как, впрочем, и дополнительные артерии тазовой области, приурочены к передней границе крестца млекопитающих и рептилий или по крайней мере отходят от спинной аорты в крестцовой зоне в подавляющем большинстве случаев.

Ветвление сосудов тазовой области птиц сильно отличается от такового рептилий и млекопитающих (Nickel *et al.* 1977; Baumel *et al.* 1979; Гуртовой, Дзержинский 1992). Основное отличие состоит в том, что все три основных магистрали тазовой области: *arteria iliaca externa*, *a. iliaca interna* и *a. ischiadica*, — отделяются от *aorta dorsalis* самостоятельно, т.е. общей подвздошной артерии у птиц нет. Самой крупной является седалищная артерия, которая отходит от спинной аорты между обеими подвздошными, хотя точное сегментное положение этой артерии не уточнялось. На основании изучения гистологических и тотальных препаратов мне удалось выяснить, что именно *arteria ischiadica* является аллантоисной и у всех изученных видов птиц проходит впереди от сегмента *a*, т.е. под позвонками “арабской” серии, чаще всего вдоль передней границы последнего, но как вариант — предпоследнего из сегментов данной серии. Иными словами, если в “арабской” серии четыре позвонка, то либо третьего, либо четвёртого, если пять, — то, соответственно, четвёртого или пятого (см. рисунок).

Сразу за местом отделения седалищной артерии спинная аорта становится тоньше, однако не слишком сильно и ещё раз уменьшается в диа-

метре после отделения от неё *arteria iliaca interna*, располагающейся пятью-шестью сегментами каудальнее, т.е. приблизительно на границе позвонков *e* и *f*. *Arteria iliaca externa*, наоборот, сильно смещена вперёд и отходит от *aorta dorsalis* сразу позади позвонка α (см. рисунок). Эта принципиальная схема мало различается у изученных видов птиц и частично подтверждается рисунками, приведёнными в работе Du Toit (1913).

Аллантоисная артерия у птиц не маркирует т.н. “истинные крестцовые” позвонки, а потому заставляет усомниться в правильности их выделения. Если внутренняя и наружная подвздошные и седалищная артерии птиц действительно гомологичны общей подвздошной артерии большинства млекопитающих и рептилий, то артерии как маркеры крестцовой области позвоночника указывают на то, что крестец птиц, скорее всего, не ограничен двумя “истинно-крестцовыми” позвонками. Вперёд он распространяется на четыре-пять позвонков, до начала “греческой” серии (позвонка α). В каудальном направлении крестец достигает задней границы *synsacrum* (позвонок *f*).

Пояснично-крестцовое нервное сплетение

Пояснично-крестцовое нервное сплетение образовано сегментарными нервными стволами, а потому распределение нервов по сегментам может служить дополнительным указанием на принадлежность соответствующих им позвонков той или иной группе.

Пояснично-крестцовое нервное сплетение можно разделить и у птиц, и у рептилий на два: поясничное *plexus lumbaris* и крестцовое *plexus sacralis*, т.к. оно образовано двумя чётко обособленными и имеющими лишь соединяющие коллатерали мощными пучками нервов (Raynaud 1975; Baumel *et al.* 1979; Akita 1992; Akita, Sakamoto, Sato 1992). К поясничному сплетению относят, в частности, *nervus pubicus*, *n. femoralis* и *n. obturatorius*; к крестцовому — *n. tibialis*, *n. fibularis* и другие.

У всех изученных чешуйчатых рептилий, в том числе и имеющих редуцированные конечности, нервы поясничного сплетения связаны с предкрестцовыми сегментами, нервы же собственно крестцового сплетения связаны с обоими крестцовыми и последним предкрестцовым сегментом, хотя к ним могут добавляться коллатерали от соседних сегментов — предпоследнего предкрестцового и первого хвостового (Raynaud *et al.* 1975; Akita 1992; Akita Sakamoto, Sato 1992).

У курицы, согласно принятой номенклатуре (Baumel *et al.* 1979), нервы поясничного сплетения связаны с 21-23-м сегментами тела, что соответствует первым трём позвонкам в составе сложного крестца, т.е. грудному позвонку (обычно позвонок δ — см. рисунок), чей нерв вносит незначительный вклад в сплетение, и более каудальным позвонкам “греческой серии”. По другим данным (Akita 1992), это сегменты 23-25-й, но в то же время, это второй, третий и четвертый позвонки *synsacrum*, т.е. позвонки α — γ по принятой нами системе обозначений. Позади самого каудального позвонка “греческой” серии (позвонок α) и позади следующих

четырёх-пяти позвонков отходят нервы, слагающие крестцовое сплетение. Таким образом, позвонок α может давать нервы, входящие как в поясничное, так и в крестцовое сплетения, но основная группа нервов крестцового сплетения исходит из сегментов 1-4 или 1-5 (см. рисунок).

На тотальных препаратах цыплят видно, что нервы, слагающие крестцовое сплетение, выходят из центральных сегментов *synsacrum* как раз между *arteria ischiadica* и *a. iliaca externa*. Из этих данных следует, что позвонок α соответствует последнему поясничному позвонку млекопитающих и рептилий, а вообще позвонки “греческой” серии, за исключением самого первого, грудного, скорее следует называть поясничными. Соответственно, последующие позвонки сложного крестца птиц, начиная с позвонка 1 “арабской серии”, маркируют те же нервы, что идут от крестцовых сегментов у современных рептилий и млекопитающих. Автономные симпатические волокна *plexus pudendus*, идущие от 8-12-го синсакральных сегментов (т.е. позвонков *a-e*) к висцеральным органам у птиц, иннервируют те же органы, что и нервы, идущие от третьего и четвёртого крестцовых сегментов у человека (Browne 1953; Akita, Sakamoto, Sato 1992). У рептилий единственный нерв этого сплетения, *nervus pudendus*, отходит от второго крестцового сегмента.

Иными словами, область, соответствующая крестцу млекопитающих и рептилий и маркированная сегментарными нервами, у птиц захватывает “арабскую” и “латинскую” серии позвонков сложного крестца.

Зоны экспрессии *Hox*-генов в области *synsacrum*

Мы рассмотрели расположение морфологических маркеров крестца у эмбрионов и взрослых птиц. Рассмотрим теперь генетические маркеры, какими являются границы экспрессии *Hox*-генов. Продукты экспрессии *Hox*-генов являются важными белками-регуляторами, участвующими в определении плана строения эмбриона. Экспрессия этих генов наблюдается в раннем онтогенезе всех позвоночных животных, но наиболее изучены они у мыши *Mus musculus* (см. обзоры: Krumlauf 1994; Дондуа 1997).

Всего известно 38 *Hox*-генов, примерно поровну распределённых в четыре кластера, находящихся на разных хромосомах — это кластеры *A*, *B*, *C* и *D*. *Hox*-гены экспрессируются во времени и пространстве в теле зародыша в определенном порядке и пронумерованы в соответствии с этим. В осевой мезодерме передние границы зон экспрессии генов с меньшими номерами располагаются более краниально, а генов с большими номерами — более каудально. Назад зоны экспрессии всех генов распространяются практически до самого конца зародыша, т.е. в каудальных сегментах экспрессируется больше генов, чем в краниальных.

Было показано (Kessel, Gruss 1991), что специфичность того или иного позвоночного сегмента определяется комбинацией функционально активных в данной зоне *Hox*-генов, т.е. существует *Hox*-код для каждого позвонка и групп позвонков, например, шейных, грудных. Этим кодом

мы можем воспользоваться для определения соответствия крестцовой зоны мыши позвонкам в пределах сложного крестца птиц.

В поясничных сегментах мыши находятся передние края зон экспрессии генов *Hoxd-9* и *Hoxa-10* (Kessel, Gruss 1991; Burke *et al.* 1995; Favier *et al.* 1996; Fromental-Ramain *et al.* 1996), тогда как передняя граница крестца совпадает с границей экспрессии гена *Hoxd-10* (Там же; кроме того см.: Gerard *et al.* 1996). Гены с номером 11 из кластеров А и D экспрессируются в районе крестца и передние границы зон их экспрессии находятся в его пределах (Там же, Small, Potter 1993). Последним из них экспрессируется ген *Hoxd-11*. Заднюю же границу крестца определяет ген *Hoxd-12* (Kessel, Gruss 1991; Burke *et al.* 1995; Favier *et al.* 1996; Fromental-Ramain *et al.* 1996). *Hoxd-13* экспрессируется только в хвостовых сегментах (Kessel, Gruss 1991; Favier *et al.* 1996; Fromental-Ramain *et al.* 1996).

В осевой мезодерме цыплёнка зоны экспрессии *Hox*-генов (Burke *et al.* 1995; Yamamoto *et al.* 1998) показаны на рисунке. Передние границы зон экспрессии генов *Hoxd-9* и *Hoxa-10* соответствуют третьему-четвёртому позвонкам *synsacrum*. Гены *Hoxc-10* и *Hoxd-10* начинают экспрессироваться на один-два сегмента позже. Границы экспрессии гена *Hoxa-11* примерно соответствует последнему позвонку “арабской” серии, а *Hoxc-11* — второму или третьему позвонку “латинской” серии. Экспрессия гена *Hoxd-11* приурочена к последним позвонкам сложного крестца, а ген *Hoxd-12* экспрессируется начиная с последнего позвонка *synsacrum* или первого хвостового позвонка.

Таким образом, сравнение зон экспрессий *Hox*-генов у эмбрионов домашней курицы и мыши, которые у последней маркируют крестцовые сегменты, показывает, что эти гены у курицы экспрессируются в зоне будущих позвонков с 1 по *f*. Всего в этой зоне, соответствующей крестцу мыши, насчитывается 10-11 позвонков. В зоне же позвонков “греческой” серии у птиц экспрессируются *Hox*-гены, ответственные за развитие поясничных позвонков у мыши. *Hox*-гены разных кластеров с номером 11 экспрессируются ступенчато на протяжении крестца птиц, и границы зон их экспрессии маркируют также группы морфологически различных крестцовых позвонков. В том числе они обрамляют и “истинные крестцовые” позвонки (*a* и *b* по принятой системе обозначений). Однако эти позвонки на самом деле являются новообразованием у птиц и не соответствуют позвонкам их предков.

Новая номенклатура позвонков *synsacrum*

Использование в настоящей работе оригинальных данных и информации из литературных источников о расположении маркеров крестцовой области в районе сложного крестца птиц позволяет нам сделать общее заключение о составе позвонков *synsacrum*. Примечательно совпадение положения различных маркеров и повторяемость результата на разных видах птиц (представителях Galliformes и Passeriformes). Все маркеры крестцовой области млекопитающих и рептилий укладываются у птиц в

зону позвонков “арабской” и “латинской” серий, от позвонка 1 до позвонка *f* включительно, что говорит о протяжённости этой зоны позвоночника у птиц (11 сегментов). Тем не менее, эта зона не соответствует полностью сложному крестцу птиц.

Можно заключить, что в сложный крестец птиц входит один заднегрудной позвонок, который легко может быть определён по наличию у него двухголовчатых рёбер и слабой связи с последующими позвонками (наличие, по крайней мере, шва). За ним идут три-четыре крупных позвонка, которые на основании настоящего исследования я считаю поясничными. Эти краниальные позвонки вместе образуют “греческую” серию позвонков. В дальнейшем кажется целесообразным обозначать буквами греческого алфавита только поясничные позвонки. Следующие 8-11 позвонков до конца *synsacrum* гомологичны крестцовым позвонкам других амниот и делятся на две группы: переднекрестцовые (1-5, несут только диапофизы) и заднекрестцовые (*a-f*; несут как диапофизы, так и парапофизы). Их точное число может варьировать. Таким образом, всего в составе сложного крестца птиц находится 8-11 крестцовых позвонков, и никакую пару позвонков сложного крестца нельзя гомологизировать с двумя крестцовыми позвонками рептилий. В онтогенезе птиц изменяется судьба целого ряда позвоночных сегментов, а потому два крестцовых позвонка рептилий в сложном крестце птиц теряют свою индивидуальность и соответствуют уже целой крестцовой зоне позвонков. Тем не менее, сложный крестец птиц образуется не только крестцовыми позвонками. Наиболее близки к такому взгляду представления В.М.Селянского (1968), а также Бурке с соавторами (Burke *et al.* 1995).

К сожалению, невозможно определить положение всех описанных в статье маркеров на одном и том же животном. Поэтому нам приходится постулировать лишь приблизительные границы крестцовой зоны, поскольку и маркеры, и сам крестец подвержены изменчивости строения и положения. Тем не менее, одновременное использование более одного маркера вполне реально и может привести к уверенному определению границ крестцовой зоны на каждой конкретной птице.

Автор благодарен сотрудникам Ленинградского зоопарка В.Г.Семёнову и Е.Н.Крючковой за предоставление возможности составления серии нормального развития японского перепела, И.Г.Данилову за возможность использовать цифровую фотокамеру при подготовке рисунка. Настоящее исследование поддержано грантом РФФИ 00-15-97761 по Программе поддержки ведущих научных школ, а также стипендией Леонарда Эйлера (Немецкой службы академических обменов, DAAD и университета Киль).

Литература

- Борхвардт В.Г. 1995. О формировании крестцово-подвздошного скелетного комплекса в онтогенезе Tetrapoda // Зоол. журн. 74: 84-94.
- Гуртовой Н.Н., Держинский Ф.Я. 1992. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие. М.: 1-414.

- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. 1978. *Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся*. М.: 1-408.
- Держинский Ф.Я. 1998. *Сравнительная анатомия позвоночных животных*. М.: 1-208.
- Дондуа А.К. 1997. Роль кластерных гомеобоксодержащих генов в морфогенезе животных // *Онтогенез* 28, 1: 3-17.
- Селянский В.М. 1968. *Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы*. М.: 1-336.
- Шмальгаузен И.И. 1938. *Основы сравнительной анатомии*. М.: 1-488.
- Akita K. 1992. An anatomical investigation of the muscles of the pelvic outlet in Iguanas (Iguanidae *Iguana iguana*) and Varanus (Varanidae *Varanus (dumerillii)*) with special reference to their nerve supply // *Ann. Anat.* 174: 119-129.
- Akita K., Sakamoto H., Sato T. 1992. Muscles of the pelvic outlet in the fowl (*Gallus gallus domesticus*) with special reference to their nerve supply // *J. Morphol.* 214: 179-185.
- Bauer A.M. 1986. *Systematics, biogeography and evolutionary morphology of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae)*. Ph.D. diss., Univ. of California, Berkeley: 1-869.
- Baumel J.J., King A.S., Lucas A.M., Breazile J.E., Evans H.E. 1979. *Nomina Anatomica Avium (An Annotated Anatomical Dictionary of Birds)*. London; New York: 1-637.
- Boas J.E.V. 1933. Kreuzbein, Becken und Plexus lumbosacralis der Vögel // *D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturv. og Math. Afd.* 9, 1: 1-74.
- Borkhvardt V.G., Malashichev Y.B. 2000. Correlative changes during early morphogenesis of the sacroiliac complex in squamate reptiles // *Ann. Anat.* 182, 5: 439-444.
- Browne M.J. 1953. A study of the sacral autonomic nerves in a chick and a human embryo // *Anat. Rec.* 116: 189-199.
- Budras von K.-D., Berens von Rautenfeld D. 1984. Zur funktionellen und topographischen Anatomie des Lymphherzens und Lymphgefäßsystems im Beckenbereich bei Wasser- und Laufvögeln // *Anat. Anz.* 156: 231-240.
- Burke A.C., Nelson C.E., Morgan B.A., Tabin C. 1995. *Hox* genes and the evolution of vertebrate axial morphology // *Development* 121: 333-346.
- Cligny M.A. 1899. *Vertébrés et Cours lymphatique des Ophidiens*. Lille: 1-122.
- Du Toit P.L. 1913. Untersuchungen über das Synsacrum und den Schwanz von *Gallus domesticus* nebst Beobachtungen über Schwanzlosigkeit bei Kaulhühnern. Ein Beitrag zur Frage nach der Homologie der Wirbel und Wirbelregionen // *Jenaische Zeitschr.* 49 (Neue Folge 42, 2): 149-312.
- Favier B., Rijli F.M., Fromental-Ramain C., Fraulob V., Chambon P., Dolle P. 1996. Functional cooperation between the non-paralogous genes *Hoxa-10* and *Hoxd-11* in the developing forelimb and axial skeleton // *Development* 122: 449-460.
- Fromental-Ramain C., Warot X., Lakkaraju S., Favier B., Haack H., Birling C., Dierich A., Dolle P., Chambon P. 1996. Specific and redundant functions of the paralogous *Hoxa-9* and *Hoxd-9* genes in forelimb and axial skeleton patterning // *Development* 122: 461-472.
- Gegenbaur C. 1871. Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel // *Jenaische Zeitschr.* 6: 157-220.
- Gerard M., Chen J.-Y., Gronemeyer H., Chambon P., Duboule D., Zakany J. 1996. *In vivo* targeted mutagenesis of a regulatory element required for positioning the *Hoxd-11* and *Hoxd-10* expression boundaries // *Genes Dev.* 10: 2326-2334.

- Gispert E., Ventura J., Lopez-Fuster M.J. 1994. El sistema arterial del topillo rojo, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) (Rodentia, Arvicolidae): origen, distribución y variaciones de las arterias abdominales y pélvicas // *Biol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)* 91, 1/4: 57-64.
- Hamburger V., Hamilton H.L. 1951. A series of normal stages in the development of the chick embryo // *J. Morphol.* 88: 49-92.
- Hoffstetter R., Gasc J.-P. 1969. Vertebrae and ribs of Modern Reptiles // *Biology of the Reptilia. Vol. 1. Morphology A*. London; New York: 201-310.
- Kessel M., Gruss P. 1991. Homeotic transformations of murine vertebrae and concomitant alteration of *Hox* codes induced by retinoic acid // *Cell* 67: 89-104.
- Krumlauf R. 1994. *Hox* genes in vertebrate development // *Cell* 78: 191-201.
- Malashichev Y.B. Sacrum and pelvic girdle development in Lacertidae // *Russ. J. Herpetol.* 8, 1 (in press).
- Malashichev Y.B., Borkhardt V.G. 1999. On sacral myomeres in embryos of reptiles with fully developed and reduced limbs // *Current Studies in Herpetology*. Le Bourget du Lac: 305-307.
- Nickel R., Schummer A., Seiferke E., Siller W.G., Wight P.A.L. 1977. *Anatomy of the Domestic Birds*. New York; Heidelberg; Berlin: Springer Verlag.
- Raynaud A., Gasc J.-P., Renous S., Pieau C. 1975. Étude comparative, embryologique et anatomique, de la région pelvi-cloacale et de sa musculature chez le lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) et l'orvet (*Anguis fragilis* L.) // *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., Nouv. Sér., Sér. A, Zoologie* 95: 1-62.
- Rieppel O. 1993. Studies on skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* Daudin (Reptilia, Crocodylia) // *Zool. J. Linn. Soc.* 109: 301-325.
- Romer A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago: 1-772.
- Small K.M., Potter S.S. 1993. Homeotic transformations and limb defects in *Hoxa-11* mutant mice // *Genes Dev.* 7: 2318-2328.
- Storer R.W. 1982. Fused thoracic vertebrae in birds: their occurrence and possible significance // *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 14: 86-95.
- Ventura J., Lopez-Fuster M.J. 1994. The arterial system of the abdominal viscera and the pelvis of the dormouse, *Eliomys quercinus* (Gliridae, Rodentia) // *Ann. Anat.* 176: 327-331.
- Ventura J., Lopez-Foster M.J., Gispert E. 1993. The abdominal arterial pattern of the Northern Water Vole, *Arvicola terrestris* (Mammalia, Rodentia) // *Zool. Jb. Anat.* 123: 97-102.
- Wassif K., Amer F.I., Mohammed F.A. 1981. The synsacrum, pygostyle and pelvic girdle in some common Egyptian birds // *Bull. Zool. Soc. Egypt* 30: 37-51.
- Wilting J., Neeff H., Christ B. 1999. Embryonic lymphangiogenesis // *Cell Tissue Res.* 297: 1-11.
- Yamamoto M., Gotoh Y., Tamura K., Tanaka M., Kawakami A., Ide H., Kuroiwa A. 1998. Coordinated expression of *Hoxa-11* and *Hoxa-13* during limb muscle patterning // *Development* 125: 1325-1335.



Случаи охоты большой синицы *Parus major* за насекомыми в воздухе

А.Г.Резанов

Кафедра биологии и экологии Московского государственного открытого педагогического университета, ул. Верхняя Радищевская, 16/18, Москва, 119004, Россия

Поступила в редакцию 22 ноября 2000

В просмотренной мною литературе (Брем 1911; Воинственский 1949; Дементьев, Гладков 1954; Gibb 1954; Птушенко, Иноземцев 1968; Кузьмина 1972; Бардин 1983; Панов 1973 и др.), за небольшим исключением (Петров 1954; Cairns, цит. по: Cramp *et al.* 1993), нет упоминаний об охоте большой синицы *Parus major* за насекомыми в воздухе при помощи т.н. “схватывающего полёта” с присады (“fly-catching”).

В июне-августе и частично сентябре 1999-2000 я проводил регулярные наблюдения за кормовым поведением птиц в Коломенском (Москва) и в его окрестностях. Постоянным объектом моих наблюдений были большие синицы. Оказалось, что использование “схватывающего полёта” синицами — явление не столько редкое, сколько спорадическое и, по-видимому, диктуемое конкретной кормовой ситуацией (см. таблицу).

Так, 29 августа 2000 в Коломенском в течение 20 мин (с 14⁵⁰ по 15¹⁰) я наблюдал за кормовым поведением группы из 4 больших синиц и 1 лазоревки *Parus caeruleus*, которые использовали исключительно “схватывающий полёт”, т.е. кормились в характерной манере мухоловок. Синицы облюбовали куртину из молодых вишневых деревьев по краю луга. Условно это место можно назвать опушкой сада. За 11 мин хронометража синицы сделали 94 взлёта за пролетающими или выющимися вокруг крон насекомыми, в основном различными двукрылыми Diptera. Обычно, заметив насекомое, птица взлетала вверх по вогнутой вниз дуге на высоту

Случаи использования большими синицами “схватывающего полёта”

Дата наблюдений	Число особей	Положение присады	Число взлётов	Характер охотничьих взлётов
28.08.1999	1	Сухие ветви берёзы на высоте 17-18 м	3	Взлёты на высоту 1-2 м “свечкой” с последующей посадкой на соседнюю вершину
06.09.1999	1	Вершина яблони на высоте 5-6 м	1	Взлёт на высоту 0.5 м “свечкой”
29.08.1999	5*	Группа вишен высотой 3-6 м	94**	Взлёты по дуге (вогнутой вниз) на высоту 0.5-2.0 м с возвратом на присаду или другое дерево

* — 4 большие синицы и 1 лазоревка *Parus caeruleus*. ** — в это число входят и полёты лазоревки.

0.5-2.0 м. Насекомое она хватала в полёте снизу. Верхняя точка дуги завершалась “трепетанием” (“hovering”), при котором синица на мгновение зависала в воздухе и схватывала клювом пищевой объект. С пойманными крупными насекомыми птицы возвращались на присаду, прижимали добычу лапой к ветке и расклёвывали её при помощи характерных долбящих движений. Интенсивность использования взлётов за добычей составила 8.55 ± 1.50 раз/мин ($P = 0.001$; $S.D. = 1.51$; $\text{lim } 6-11$; $n = 11$).

В последующие дни (со сходными погодными условиями: солнечно, температура выше $+20^{\circ}\text{C}$) ни в этом, ни в других похожих местах большие синицы подобным образом не кормились. Можно предположить, что наблюдавшаяся столь интенсивная охота синиц мухоловочным способом прежде всего была связана с обилием и доступностью летающих насекомых в прикронном пространстве и одновременным отсутствием или малочисленностью корма на самих деревьях. Необходимо учитывать и энергетический аспект кормовой активности: так, энергетическая цена “схватывающего полёта” оценивается в 16 ВМ, охоты на насекомых с присады (совместная оценка времени выжидания и броска за добычей) — 3.8 ВМ, а сбора пищи в кронах — 2.4 ВМ (Дольник 1995). С энергетической точки зрения, при прочих равных условиях, последний вариант разыскивания и добывания корма явно экономичнее, по крайней мере для вида, не специализированного на охоте с присады.

Литература

- Бардин А.В. 1983. Семейство Синицы — Paridae // *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана* / А.С.Мальчевский, Ю.Б.Пукинский. Л., 2: 269-298.
- Брем А.Э. 1911. *Птицы. Т.4. Воробьинообразные*. Петроград: 1-716.
- Воинственский М.А. 1949. *Пищухи, поползни, синицы УССР: Биология, систематика, хозяйственное значение*. Киев: 1-122.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А. 1954. *Птицы Советского союза*. М., 5: 1-803.
- Дольник В.Р. 1995. *Ресурсы энергии и времени у птиц в природе*. СПб: 1-360.
- Кузьмина М.А. 1972. Семейство Синицевые — Paridae // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 4: 264-311.
- Панов Е.Н. 1973. *Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение)*. Новосибирск: 1-376.
- Петров В.С. 1954. О кормовом режиме и значении синиц в пойменных лесах Нижнего Днепра // *Учён. зап. Харьк. ун-та* 52: 181-203.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. *Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий*. М.: 1-461.
- Cramp S., Perrins C.M., Brooks D.J. (eds.) 1993. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol.VII. Flycatchers to Shrikes*. Oxford Univ. Press.: 1-577.
- Gibb J.A. 1954. Feeding ecology of Tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest // *Ibis* 96, 4: 513-543.



Охота серой цапли *Ardea cinerea* с присады

А.Г.Резанов

Кафедра биологии и экологии Московского государственного открытого педагогического университета, ул. Верхняя Радищевская, 16/18, Москва, 119004, Россия

Поступила в редакцию 22 ноября 2000

Хорошо известно, что обычные кормовые методы, используемые серой цаплей *Ardea cinerea*, — это подкарауливание добычи (“stand and wait” — Meyerrieks 1969, или “standing motionless” — Ali, Ripley 1968) в вертикальной позе в сочетании с медленной ходьбой (“walk slowly” — Meyerrieks 1969) по мелководью или суше (Скокова 1954; Кокшайский 1966; Cramp 1977; Ткаченко 1986; Savara 1997; Резанов и др. 1998). По наблюдениям в Северном Приазовье, на подкарауливание серые цапли тратили 61.9% времени, уделяемого на кормление, а остальные 38.1% — на медленную ходьбу. Нередко подкарауливание переходит в подкрадывание — цапля делает медленные большие шаги к визуально обнаруженной добыче с целью выхода на дистанцию броска (Резанов и др. 1998).

Необычное охотничье поведение серой цапли мне удалось наблюдать в Московской обл., в 6 км от пос. Торгашино (Сергиев-Посадский р-н) 9 июля 1997. Одиночная серая цапля кормилась в обычной манере на заросшем мелководье искусственного лесного озера. В какой-то момент птица взлетела на торчащий из воды пенёк высотой 0.7 м, находящийся в нескольких метрах от берега. Судя по поведению, цапля внимательно осматривала мелководье и, вероятно, заметив добычу, вытянула шею вперед и в течение 3 мин держала её параллельно воде, несколько прогнув её серединную часть. Затем цапля грудью вперёд прыгнула в воду, поднимая брызги и делая стремительный выпад клювом. В результате ей удалось схватить рыбу длиной примерно со свой клюв, которую она тут же проглотила. Затем цапля вспрыгнула на пенёк и стала всматриваться теперь уже в противоположную сторону. Спустя несколько минут птица занялась чисткой оперения.

Следующее наблюдение на озере было сделано 22 июля. В 10 ч 40 мин я заметил цаплю (вероятно, ту же), стоящую на том же пенёке в сгорбленной позе. Периодически птица принимала настороженные позы, держа шею то под углом 45-60°, то почти параллельно поверхности воды, то вновь принимая обычную вертикальную позу; иногда поворачивала голову из стороны в сторону. Минут через 10 цапля спустилась в воду и стояла, вытянув шею вверх. Через 390 с после начала наблюдений она неожиданно резко присела в воду и схватила клювом лягушку. Проглотив её, она перелетела на 30-40 м и стала медленно ходить по мелководью, периодически принимая настороженную позу. За 10 мин охоты цапля не сделала ни одного броска. В 12 ч 05 мин она улетела и села в зарослях рогоза.

В известной мне литературе броски серой цапли с присады в воду, равно как и резкое “приседание” в воду при нахождении птицы на мелководье, не описаны. В то же время использование серой цаплей различных невысоких надводных присад (коряг, свисающих над водой ветвей) достаточно обычно. Это даёт основание предполагать, что данный кормовой метод, по-видимому, не является чем-то необычным для данного вида, по крайней мере в соответствующих местообитаниях. Тем не менее, такое поведение более характерно для мелких видов цапель. Например, подкарауливание добычи с пней в залитом водой эвкалиптовом лесу с последующими прыжками в воду описано для каледонской кваквы *Nycticorax caledonicus* (Hobbs 1956).

Литература

- Кокшайский Н.В. 1966. Морфология и поведение (на примере пищедобывательной активности цапель) // *Механизмы полёта и ориентации птиц*. М.: 169-223.
- Резанов А. Г., Кошелев А.И., Фурманова В.П. 1998. Кормодобывательная активность и поведение цапель в Северном Приазовье // *Исследования многообразия животного мира. (Научн. тр. Зоол. музея Одесского ун-та)* 3: 96-102.
- Скокова Н.Н. 1954. Очерк экологии серой цапли в районе Рыбинского водохранилища // *Учён. зап. Моск. пед. ин-та* 28: 89-153.
- Ткаченко А.А. 1986. Способы охоты цапель и их эффективность в разных экосистемах // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 2: 282-283.
- Ali S., Ripley S.D. 1968. Eastern Grey Heron // *Handbook of the birds of India and Pakistan*. Bombay. London; New York, 1: 55-56.
- Cramp S. 1977(1978). Grey Heron *Ardea cinerea* L. // *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Oxford Univ. Press, 1: 302-312.
- Hobbs J.N. 1956. Night-heron's feeding habits // *Emu* 56, 1: 61.
- Meyerriecks A.J. 1960. Comparative breeding behavior of four species of North American herons // *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 2: 1-158.
- Savara Y. 1997. Foraging behaviour of the Grey Heron, *Ardea cinerea cinerea*, at a small estuary in Britain // *Sci. Rep. Hirosaki Univ.* 44, 1: 73-79.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2000, Экспресс-выпуск 124: 22-23

Орнитологические статьи в “Зоологическом журнале” 1999 ♦ Том 78

- Бабенко В. Г., Редькин Я.А. 1999. Орнитогеографические особенности Нижнего Приамурья // *Зоол. журн.* 78, 3: 398-408.

- Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л. 1999. Гельминтофауна ржанкообразных Аляски: зоогеографические особенности и происхождение // Зоол. журн. 78, 6: 643-653.
- Дегтярёв А.Г., Лабутин Ю.В. 1999. О воспроизводстве белого журавля, *Grus leucogeranus* (Gruiformes, Gruidae), в Якутии // Зоол. журн. 78, 10: 1210-1217.
- Иваницкий В.В. 1999. Суточные и сезонные ритмы пения птиц: видовые особенности и проблемы сосуществования // Зоол. журн. 78, 3: 325-333.
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В. 1999. Социодемографические факторы изменчивости уровня базального метаболизма в зимующих группировках большой синицы (*Parus major*) // Зоол. журн. 78, 3: 358-371.
- Лаптиховский В.В. 1999. Сезонные изменения видового состава, численности и биомассы морских птиц и потребление ими пищи на шельфе и материковом склоне Марокко // Зоол. журн. 78, 11: 1340-1346.
- Назаренко А.А., Вальчук О.П., Мартенс Й. 1999. Вторичный контакт и перекрывание популяций большой — *Parus major* и восточноазиатской — *P. minor* синиц на Среднем Амуре // Зоол. журн. 78, 3: 372-381.
- Паевский В.А. 1999. Адаптивная сущность сезонных миграций: опасны ли для птиц их ежегодные перелёты? // Зоол. журн. 78, 3: 303-310.
- Панов Е.Н., Монзиков Д.Г. 1999. Интеграция между серебристой чайкой *Larus argentatus* и хохотуньей *L. cachinnans* в европейской России // Зоол. журн. 78, 3: 334-348.
- Потапов Р.Л. 1999. Происхождение и эволюция фауны курообразных птиц (Galliformes) Эфиопской области // Зоол. журн. 78, 3: 293-302.
- Соколов Л.В. 1999. Популяционная динамика воробьиных птиц // Зоол. журн. 78, 3: 311-324.
- Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П., Морозов В.Г. 1999. Долговременный мониторинг сроков весенней миграции у воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря. 1. Динамика сроков миграции // Зоол. журн. 78, 6: 709-717.
- Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П., Морозов В.Г. 1999. Долговременный мониторинг сроков весенней миграции у воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря. 2. Влияние температурного фактора на сроки миграции // Зоол. журн. 78, 9: 1102-1109.
- Степанян Л.С. 1999. Морфометрические материалы по некоторым азиатским видам рода *Pitta* (Aves, Pittidae) из коллекции Шведского музея естественной истории (Стокгольм) // Зоол. журн. 78, 3: 409-412.
- Фильчагов А.В. 1999. Новые материалы по вокализации желтоногих серебристых чаек Восточной Европы // Зоол. журн. 78, 3: 349-357.
- Чернов Ю.И. 1999. Класс птиц (Aves) в арктической фауне // Зоол. журн. 78, 3: 276-292.
- Шубин А.О. 1999. Кормовое и агрессивное поведение куликов (Charadriiformes, Charadrii) как свидетельство их конкуренции в местах скопления на юго-западном побережье Каспийского моря // Зоол. журн. 78, 3: 382-397.

