

СОДЕРЖАНИЕ

- 795-798 Материалы по питанию птиц острова Кунашир (Южные Курильские острова).
В.А.НЕЧАЕВ
- 798-808 К вопросу о явлении факультативного помощничества у птиц.
А.В.ЦВЕТКОВ, Н.Г.ИВАНОВА
- 809-814 К вопросу о статусе просянки *Emberiza calandra* на севере Нижнего Поволжья.
Е.В.ЗАВЬЯЛОВ, Н.Н.ЯКУШЕВ,
В.Г.ТАБАЧИШИН
- 815 Массовое появление белых куропаток *Lagopus lagopus* в Тарском уезде Тобольской губернии.
В.Е.УШАКОВ
-

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

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Published from 1992

Volume XI
Express-issue

2002 № 196

CONTENTS

- 795-798 Data on food of some birds on Kunashir
(Southern Kurile Islands).
V.A.NECHAEV
- 798-808 To the problem of facultative helping among birds.
A.V.TSVETKOV, N.G.IVANOVA
- 809-814 On the status of the corn bunting *Emberiza
calandra* in the north of the Lower Volga.
E.V.ZAVJALOV, N.N.YAKUSHEV,
V.G.TABACHISHIN
- 815 Mass invasion of the willow grouse *Lagopus lagopus*
into Tara district of Tobolsk Government.
V.E.USHAKOV
-

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

Материалы по питанию птиц острова Кунашир (Южные Курильские острова)

В.А. Нечаев

Лаборатория орнитологии, Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения
Российской Академии наук, пр. 100 лет Владивостоку, д. 159, Владивосток, 690022, Россия

Поступила в редакцию 30 сентября 2002

Питание птиц на острове Кунашир изучено недостаточно (Гизенко 1955; Нечаев 1969; Нечаев, Куренков 1986). Мною проанализировано содержимое желудков птиц, добытых в окрестностях пос. Южно-Курильск, на побережье оз. Песчаное и в других местах острова в мае-июле 1982. Насекомых определил кандидат биологических наук А.Б.Егоров.

Египетская цапля *Bubulcus ibis*. В желудке самца (2 июня) обнаружены кости рыб Osteichthyes, лягушек *Rana* sp., пауков Aranei — около 10 экз. и остатки насекомых: жуков Coleoptera — жужелиц *Carabus meander*, *C. arcensis*, *Pterostihus* sp., мертвоедов *Phosphuga atrata*, навозников *Geotrupes laevistriatus*; имаго двукрылых Diptera — не менее 50 экз., личинок двукрылых — до 10 экз.; веснянок Plecoptera, гусениц Lepidoptera и личинок насекомых, ближе не определённых.

Морской зуёк *Charadrius alexandrinus*. В 5 желудках (27 и 30 мая, 15 июня) — остатки разноногих ракообразных Amphipoda — 5(3)*, Coleoptera — около 20(5): Curculionidae — 4(2), Tenebrionidae — 3(2), Histeridae, личинок Coleoptera (ближе не определены); Diptera — 5(2), а также осколки раковин моллюсков и песчинки.

Большой песочник *Calidris tenuirostris*. У птицы от 30 мая в желудке остатки брюхоногих моллюсков *Assimineia* sp. — около 40 экз. и песчинки.

Вальдшнеп *Scolopax rusticola*. В желудке самца от 6 июня остатки жужелиц Carabidae и других насекомых (ближе не определены), а также корешки.

Средний кроншнеп *Numenius phaeopus*. В 3 желудках (23 и 30 мая) остатки жуков-долгоносиков *Meotiorhynchus querendus* — 4(2), жуков (ближе не определены) — 3(2), гусениц и куколки Lepidoptera, а также оболочки плодов и семена брусники *Vaccinium vitis-idaea*.

Болотная сова *Asio flammeus*. В 5 погадках, найденных Ю.Б.Шибневым 14 июня 1983 вблизи Южно-Курильска, обнаружены остатки красносерых полёвок *Clethrionomys rufocanus*.

Большая горлица *Streptopelia orientalis*. В зобу и желудке одной птицы, добытой 7 июля, встречены семена кедрового стланика *Pinus pumila*, а у другой от 26 июля — семена лизихитона *Lysichiton camtschaticense*.

* Здесь и далее перед скобкой — общее количество экземпляров, в скобках — количество желудков.

Зелёный голубь *Sphenurus sieboldii*. Вблизи бывшего пос. Алехино наблюдались птицы, которые питались плодами вишни сахалинской *Cerasus sachalinensis*.

Вертишейка *Jynx torquilla*. В 2 желудках (23 мая и 30 июня) — остатки муравьёв Formicidae — до 20(1).

Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major*, **карликовый дятел** *D. kizuki*. Вблизи оз. Песчаное 27 июля наблюдались птицы, которые питались семенами ильма *Ulmus japonica*.

Полевой жаворонок *Alauda arvensis*. В 3 желудках (28 мая, 19 июня) — остатки насекомых: жуков-долгоносиков *Meotiorhynchus querendus* и ближе не определённых — 5(3); вислоккрылок *Sialis frequens* — 3(2) и гусениц Lepidoptera, а также семена: звездчатки *Stellaria* sp. и герани *Geranium* sp.

Сойка *Garrulus glandarius*. У птицы от 27 июня в желудке обнаружены остатки жуков: Curculionidae и Elateridae; Diptera, в частности Tipulidae; Hymenoptera — 5 экз. и гусениц Lepidoptera — 12 экз.

Кедровка *Nucifraga caryocatactes*. В желудке птицы от 7 июля — скорлупа “орешков” кедрового стланика *Pinus pumila* и остатки жуков: Curculionidae и Cerambycidae.

Короткохвостка *Urosphena squameiceps*. В 3 желудках (13 июня, 25 июля) остатки Diptera, Hymenoptera и др.

Короткокрылая камышевка *Horeites diphone*. В 12 желудках (6 июня-25 июля) остатки насекомых: Coleoptera — 32(12), в т.ч. трубковёртов *Byctiscus* sp. — 2(1), Elateridae — 12(9), Chrysomelidae — 8(5), ближе не определённых — 10(5); Diptera, в т.ч. Tipulidae; Hymenoptera — 10(7); Lepidoptera: имаго — 2(2), гусениц — 4(3).

Таёжный сверчок *Locustella fasciolata*. В 7 желудках (21 июня-5 июля) остатки насекомых: Coleoptera: Curculionidae — 10(7) и Chrysomelidae — 5(2), в т.ч. *Syneta* sp. — 2(1); Diptera — 10(5), в т.ч. Tipulidae — 4(1); Hymenoptera — 8(6); гусениц Lepidoptera — 8(1); а также остатки брюхоногого моллюска Gastropoda.

Охотский сверчок *Locustella ochotensis*. В 2 желудках (16-17 июня) остатки ракообразных Amphipoda — 3(1) и насекомых: Diptera и ближе не определённых.

Пятнистый сверчок *Locustella lanceolata*. В 24 желудках (16 июня-17 июля) остатки насекомых: жуков-листоедов *Plateumaris sericea* — 15(5), жуков, ближе не определённых — 30(20); Diptera — 32(22), в т.ч. Tipulidae — 6(4); Hymenoptera — 25(20); Lepidoptera, из них гусениц — 8(5), 1 кокон. Из растительной пищи в желудках обнаружены семена осоки *Carex* sp.

Светлоголовая пеночка *Phylloscopus coronatus*. В 2 желудках (12 июня, 28 июля) остатки жуков: мягкотелки *Themus cyanipennis* и Chrysomelidae; Diptera — 3(2); Hymenoptera — 2(2).

Синий каменный дрозд *Monticola solitarius*. В желудке самца от 13 июня остатки ракообразных Amphipoda и жуков: Elateridae и Curculionidae.

Соловей-красношейка *Luscinia calliope*. В желудке самца, добытого 5 июня, найдены остатки насекомых, в т.ч. жуков-щелкунов Elateridae — 5 экз.

Японская зарянка *Luscinia akahige*. В 3 желудках (27 июля) остатки Coleoptera — 5(3), в т.ч. Elateridae (ближе не определены) — 2(1), личинка жука; Diptera — 5(3); Hymenoptera — 3(2) и гусениц Lepidoptera — 4(3).

Золотистый дрозд *Turdus chrysolaus*. Птицы, наблюдавшиеся 27 июля, питались плодами смородины сахалинской *Ribes sachalinense*.

Черноголовая гаичка *Parus palustris*. В 15 желудках (23 мая–30 июля) остатки насекомых: Coleoptera — 15(10), в т.ч. Curculionidae — 3(2) и листоедов *Syneta* sp.; гусениц Lepidoptera — около 60(15), а также кусочки скорлупы яйца певчей птицы и семян ильма *Ulmus japonica*.

Восточная синица *Parus minor* и **тиссая синица** *Parus varius*. 27 июля наблюдались птицы, которые расклевывали семена ильма *Ulmus japonica*.

Поползень *Sitta europaea*. В 9 желудках (3 июня–31 июля) остатки Heteroptera, в частности клопов-щитников Pentatomidae — 5(4); Coleoptera — 30(9): Chrysomelidae, в т.ч. *Gastrolina peltoidea* — 2(2), *Syneta* sp. — 2(1), ближе не определённых — 3(2); долгоносиков *Cidnorrhinus quadrimaculata* — 2(2), Elateridae — 7(4), личинок жуков — 4(2); Diptera — 10(6); Hymenoptera — 5(3); гусениц Lepidoptera — 4(2), а также семена бархата *Phellodendron sachalinense* — в 3 желудках, лизихитона *Lysichiton camtschaticense* — в 2 желудках, вишни *Cerasus* sp. и др.

Рыжий воробей *Passer rutilans*. В 4 желудках (13 июня, 22 июля) остатки Coleoptera — 3(4), в т.ч. Elateridae; Diptera, Hymenoptera и гусениц Lepidoptera, а также семена осоки *Carex* sp.

Китайская зеленушка *Chloris sinica*. В мае-июле наблюдались птицы, поедающие семена белокопытника *Petasites amplus*, одуванчика *Taraxacum* sp. и ильма *Ulmus japonica*.

Чиж *Spinus spinus*. 27 июля были встречены птицы, которые питались семенами ильма *Ulmus japonica*.

Клёст-еловик *Loxia curvirostra*. В 2 желудках (20 и 29 июля) остатки жука-долгоносика Curculionidae, семян ильма *Ulmus japonica* и ели *Picea* sp.

Дальневосточный снегирь *Pyrrhula griseiventris*. В 3 желудках (1 и 21 июля) остатки жуков-долгоносиков Curculionidae, семян ильма *Ulmus japonica*, лапчатки *Potentilla* sp., фиалки *Viola* sp., кислицы *Oxalis acetosella*. Наблюдались птицы, которые 23 мая питались семенами одуванчика *Taraxacum* sp. и белокопытника *Petasites amplus*. Подъязычный мешок самца, добытого 21 июля, содержал семена ильма.

Дубонос *Coccothraustes coccothraustes*. В желудке птицы от 24 июля содержались остатки жука-щелкуна Elateridae, 3 гусеницы Lepidoptera и оболочки плодов вишни *Cerasus sachalinensis*.

Длиннохвостая овсянка *Emberiza cioides*. В 7 желудках (11 июня–23 июля) остатки мелких ракообразных Amphipoda; Heteroptera, Curculionidae, вислокрылки *Sialis frequens* — около 10(1), Hymenoptera — 4(2), Diptera — 5(2), а также кусочки раковин моллюсков и семена осоки *Carex* sp. — около 5(3).

Седоголовая овсянка *Emberiza spodocephala*. В 3 желудках (22 июня–25 июля) остатки жуков-листоедов *Syneta* sp. и других, ближе не определённых, гусениц Lepidoptera — 2(1), семян фиалки *Viola* sp.

Литература

- Гизенко А.И. 1955. *Птицы Сахалинской области*. М.: 1-328.
Нечаев В.А. 1969. *Птицы Южных Курильских островов*. Л.: 1-246.
Нечаев В.А., Куренков В.Д. 1986. Новые сведения о птицах острова Кунашир // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 150: 86-88.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск 196: 798-808

К вопросу о явлении факультативного помощничества у птиц

А.В.Цветков, Н.Г.Иванова

Экологический отдел ДЮЦ, ул. Дорожная, д. 18а, Москва 113546, Россия

Поступила в редакцию 7 октября 2002

Кооперативным (коммунальным) гнездованием, равно как и помощничеством, называют случаи, когда в выращивании потомства участвуют особи, не являющиеся брачными партнёрами членов размножающейся пары (Skutch 1961). Исследования этого явления интенсивно развивались во второй половине XX века и отражены в специальных обзорах (Björklund 1985; Dyrce 1986; Craig 1991; Lindström 1991; Walter 1994; Баккал 1997; и др.). При этом в поле зрения исследователей попали не только виды, для которых коммунальное гнездование является основной стратегией размножения, но и те, для которых помощничество регистрируется скорее как исключение. Феномен помощничества реализуется при столь разнообразных условиях и в столь различных формах, что общие гипотезы, предложенные для объяснения происхождения и адаптивной ценности этого явления, нередко не находят фактического подтверждения в конкретных случаях. Это привело к тому, что в конце XX в. всё чаще стала слышна критика по поводу чрезмерного увлечения социобиологическими доктринами, которое привело к резкому снижению качества описания и искажению биологической реальности (Craig 1990). Было высказано мнение, что невозможно создать унитарную адапционистскую модель, применимую ко всем случаям помощничества (Ligon *et al.* 1989).

Критики указывают на ряд важных обстоятельств: 1) помощничество во время выкармливания птенцов встречается не только у кооперативно размножающихся птиц; 2) помощничество может выступать как селективно нейтральный или даже вредный признак; 3) необходимо помнить о текущем функциональном значении помощничества для особей, реализующих эту форму поведения; 4) в основе помощничества могут лежать взаимодей-

ствия, реализуемые по типу “стимул—реакция”; 5) необходим тщательный анализ этого явления в каждом конкретном случае (Ligon *et al.* 1989).

Литература по рассматриваемой проблеме представляет два разных пласта информации. Первый описывает сложившиеся в качестве стратегий размножения коммунальные системы гнездования, второй содержит огромный перечень случаев помощничества, отмеченных для видов, для которых кооперативное гнездование в целом не характерно. В первом случае неоднократно делались попытки упорядочить и классифицировать известные типы коммунального гнездования (Brown 1978). Что же касается факультативного помощничества, то имеющихся фактов явно недостаточно для решения вопроса о происхождении коммунального гнездования. Однако их накоплено вполне достаточно, чтобы сделать попытку систематизировать их и на этой основе высказать некоторые общие соображения, а также обозначить вопросы, дальнейшее изучение которых может способствовать развитию наших знаний в этой области.

Описываемые случаи помощничества у видов, для которых коммунальное гнездование не является правилом, не однородны. Мы остановимся лишь на тех из них, которые относятся к моногамным видам или видам, у которых полигиния регистрируется как редкое явление. Тем более, что высказывалось мнение о том, что исходным типом отношений в развитии кооперативного гнездования является именно моногамия (Brown 1974). Сознательно отказываемся мы и от анализа случаев “усыновления” кладок или их совместного насиживания. Поскольку варианты факультативного помощничества многообразны, мы будем в первую очередь опираться на случаи нерегулярного, необязательного — т.е. случайного проявления этого феномена, исходя из положения, что в основе любых случайностей лежат закономерные процессы.

В пределах Голарктики описано большое число случаев помощничества у видов, реализующих отличные от коммунальной стратегии размножения. Среди Passeriformes это явление отмечено у видов Corvidae, Prunellidae, Sylviidae, Muscicapidae, Aegithalidae, Paridae, Fringillidae, Emberizidae и др. (Ковшарь 1979; Tarbell 1983; Richner 1990; Рябицев 1993; Cramp, Perrins 1993; Andersson 1996; Hatchwell, Russell 1996; Gill, Krannitz 1997; Панов 1999; Марковец 2001; Шитиков, Федчук 2001; Попельнюх 2002; и др.). Известно помощничество и в других отрядах птиц, а также наблюдались случаи, когда донор и реципиент “услуг” относились к разным отрядам или семействам. Такие взаимоотношения зафиксированы между видами Falconiformes, Strigiformes, Piciformes, Passeriformes в разных сочетаниях (Russell 1947; Engström 1980; Брагин, Гилязов 1984; Magnusson 1989; Коломийцев 1991; Willenegger, Ravussin 1995; Прокофьева 2001; и др.).

Общим для всех этих поведенческих проявлений является то, что это социальные контакты особей в наиболее важный период их жизни — репродуктивный. Очевидно, что репродуктивное поведение контролируется физиологическим состоянием организма и комплексом условий среды, с учетом которых это поведение реализуется. Исследования гормональных преобразований в организме птиц в период размножения показывают, что фотопериод играет роль лишь пускового механизма, его стартовое действие

заканчивается с прибытием птиц к местам размножения. В дальнейшем физиологическое состояние организма определяется циркадными ритмами и вторичной информацией (фенология конкретного сезона, социальная стимуляция и т.д.). Считают, что окончательное формирование яичников у самок и развитие территориального поведения самцов, достигших мест размножения, происходит вследствие нового повышения уровня секреции фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов в ответ на сигналы физического и социального окружения (Martinez-Vargas 1974; Farner 1978; Follett, Robinson 1980; Silver *et al.* 1980; Wingfield, Farner 1980). Особую роль в поэтапной реализации репродуктивного поведения отводят повышению на стадиях насиживания яиц и выкармливания птенцов уровня пролактина (Gratto-Trevor *et al.* 1990; Schoech 1994). Секреция этого гормона определяется как фотопериодической, так и тактильной стимуляцией. Пролактин вызывает кратковременную регрессию гонад во время инкубации, а у самцов, не участвующих в насиживании, вероятно, с начала выкармливания птенцов. Это приводит к снижению уровня тестостерона до базального уровня и резко уменьшает агрессивность птиц (Dawson 1999; Hunt *et al.* 1995). В экспериментах после имплантации самцам ампул с этим гормоном и новом повышении уровня тестостерона у самцов резко возрастает песенная активность и уменьшается участие в выкармливании птенцов (Dittami *et al.* 1991).

Организм, физиологически готовый к поэтапной реализации репродуктивных функций, может столкнуться с форс-мажорными обстоятельствами на любом этапе размножения. Чаще всего в этом случае наблюдатели регистрируют повторное гнездование тех же партнеров или образование ими новых пар. Реже отмечают случаи помощничества, которые можно рассматривать как попытку особи реализовать в нестандартной ситуации свои физиологические потребности. Во всех таких случаях птицы, потерявшие свои гнёзда, пытаются реализовать форму поведения, обусловленную той стадией репродуктивного цикла, на которой они находятся. Невозможность по тем или иным причинам участвовать в повторном размножении может спровоцировать неверную адресованность родительского поведения (Lindström 1991), особенно если функционально готовая к определённым родительским заботам особь сталкивается с сильными звуковыми и зрительными стимулами.

Попытаемся с этой точки зрения рассмотреть некоторые схемы поведения птиц-помощников. Начнём со случаев их участия в докармливании чужих выводков или их “усыновлении”. Например, в поселениях белых трясогузок *Motacilla alba* в норме наблюдается временное объединение выводков, при этом взрослые птицы докармливают и своих, и чужих птенцов (Цветков 1990). В одном из таких поселений (окрестности пос. Теряево Московской обл.) мы зарегистрировали случай, когда из пары окольцованных белых трясогузок, докармливающей выводок, исчезла самка. В течение суток выводок кормил один самец. Потом к нему присоединилась вторая птица, не меченая. Это был, по всей видимости, самец, хотя возможность того, что это была взрослая самка с интенсивной самцовой окраской, не исключена. На фоне предыдущего примера описанный случай выглядит

логичным продолжением взаимодействия белых трясогузок в гнездовом поселении в конце репродуктивного периода. Похожее поведение встречается и у птиц с более жёсткой территориальностью. Так, во время наблюдений за жуланами *Lanius collurio* в Италии было отмечено, что слётки могут перемещаться на участки соседних пар и смешиваться со слётками из соседних выводков. В одном поселении жуланов две пары одновременно выкармливали такие смешанные выводки (Fornasari *et al.* 1994).

В 1994 году в Астраханской области в окрестностях пос. Досанг мы в течение нескольких дней (с 27 июля по 3 августа) наблюдали совместное докармливание объединённых лётных выводков взрослыми кобчиками *Falco vespertinus*. Выводки держались на периферии колонии грачей *Corvus frugilegus*, в которой располагались гнёзда, где они вывелись. Объединившись, слётки кобчиков образовывали динамичную группу из 10-15 молодых птиц. В качестве присады все они использовали сухой пирамидальный тополь. Взрослые кобчики охотились на стрекоз в ближайших окрестностях. Возвращаясь на тополь, они кормили того слётка, который первым подлетал к ним и начинал выпрашивать корм. Дважды мы видели, как три достоверно разные птицы (самец и две самки) кормили одного и того же наиболее активного слётка. По всей видимости, такое поведение было обычным в этой группе птиц.

В северных частях ареала мелкие соколы редко образуют плотные гнездовые поселения. Их выводки после подъёма молодых на крыло довольно быстро начинают перемещаться в радиусе одного-двух километров от гнезда. Можно предположить, что в таких условиях возможны встреча и временное объединение двух выводков и их распад с нарушением первоначального состава. Именно по такой схеме могло произойти “усыновление” у чеглоков *Falco subbuteo*, наблюдавшееся на острове Валаам в Ладожском озере (Михалёва 1997).

Подобное присоединение молодой птицы к чужому выводку отмечалось в Великобритании у клушиц *Pyrhonorax pyrrhonorax* (Sapsford 1994). Известны также случаи “усыновления” слётка, присоединившегося к чужому гнезду. Такой случай, к примеру, наблюдали в Тюрингии у рябинника *Turdus pilaris* (Sauer 1980).

При анализе подобной формы помощничества обращают на себя внимание следующие обстоятельства. Во-первых, поведение докармливания чужих птенцов может происходить даже без потери собственного выводка, что выглядит вполне адаптивным, по крайней мере на популяционном уровне. Такое поведение может рассматриваться как основа для факультативного “усыновления” и участия особи в докармливании чужих слётков. Во-вторых, приведённые примеры ясно показывают безусловнорефлекторную природу этого явления, которая является реакцией взрослой птицы на сигналы и характерные позы выпрашивающих корм молодых, для которых, в свою очередь, взрослая птица с кормом является пищевым раздражителем. В-третьих, речь идёт о докармливании хорошо летающих и приступивших (или готовых приступить) к самостоятельному питанию молодых птиц. В этот период жизни их выживаемость больше зависит от стечения иных обстоятельств, чем докармливание лишь одним из родителей. Скла-

дывается впечатление, что данная форма поведения — достаточно частое явление у целого ряда видов в условиях плотных гнездовых поселений. В этом случае ошибочная адресация родительской заботы компенсируется другими особями и в целом не оказывает ни положительного, ни отрицательного влияния на общую выживаемость потомства в поселении. Случаи присоединения слётка (возможно, слишком рано покинувшего гнездо) к птенцам младшего возраста, вероятно, настолько редки, что их выживание, равно как и поведение, направленное на их выживание, вряд ли имеет какую-либо селективную значимость. Поэтому данная категория помощничества по существу мало отличается от выполнения птицами обычных родительских забот. Особенно если учесть, что ко времени вылета птенцов структура гнездовых поселений распадается, и выводки свободно перемещаются по всей территории поселения.

Чаще регистрируются случаи, когда помощники участвуют в выкармливании птенцов своего вида, когда те ещё находятся в гнезде (Ковшарь 1979; Рябицев 1993; Andersson 1996; Gill, Krannitz, 1997; Панов 1999; Марковец 2001, Шитиков, Федчук 2001). Для реализации такого поведения, помимо мотивированности помощника, необходимо лояльное отношение к нему со стороны хозяев гнезда. Способствовать этому могут персонализированные связи в сообществе гнездящихся на относительно небольшой территории птиц (Coombe 1960; Рябицев 1976; Lott, Mastrup Sonke 1999), а также уменьшение доли антагонистических социальных контактов в ходе репродуктивного периода, что наблюдается в различных типах поселений воробьиных птиц (Цветков 2000).

Поведение, демонстрирующее физиологическую готовность самца приступить к выкармливанию птенцов, выраженную в форме помощничества, удаётся наблюдать за 1–3 дня до появления птенцов в его собственном гнезде. Такой случай был зарегистрирован нами в 1995 году при исследовании плотного поселения желтоголовых трясогузок *Motacilla citreola* в Виноградовской пойме реки Москвы. Стадии размножения у двух описываемых пар несколько различались. В первом гнезде родители уже приступили к выкармливанию птенцов, а во втором ещё находилась сильно насиженная кладка. Вторая пара была образована взрослым самцом и, вероятно, впервые размножающейся самкой. Гнёзда располагались на расстоянии 15 м друг от друга, при этом территориальных конфликтов между хозяевами не отмечалось. Во время наблюдения за гнездом № 1 с кормовой территории одновременно вернулись оба родителя и самец из гнезда № 2, который беспрепятственно покормил птенцов в гнезде № 1 в присутствии хозяев. Во время кормления птенцов чужим самцом самка находилась в 3 м от своего гнезда, а самец — в 5–7 м. Самец из второй пары, покормив чужих птенцов, улетел на кормовую территорию, и новых попыток кормить птенцов в гнезде № 1 не предпринимал. Через сутки в его гнезде благополучно вывелись птенцы, и он приступил к их выкармливанию. Аналогичный случай мы отметили во время наблюдений за гнёздами весничек *Phylloscopus trochilus* в лесной части Виноградовской поймы в 2000 году.

Вероятно, гормональная перестройка в организме взрослой, ранее размножавшейся птицы несколько опередила соответствующую стадию ре-

продуктивного периода. Определенную роль в этом могла сыграть звуковая и зрительная стимуляция, исходящая со стороны гнезда соседей, а также личный опыт особи. О значительной роли звуковой стимуляции потенциального помощника со стороны гнездовых птенцов говорят многочисленные случаи выкармливания чужого выводка у дуплогнездников, норников и видов, гнездящихся в глубоких, закрытых нишах (Зыкова, Панов 1982; Константинов и др. 1990; Маловичко, Константинов 2000).

Примеры бесконфликтного участия помощников в выкармливании птенцов отмечены даже у такого агрессивного вида, как луговой чекан *Saxicola rubetra* (Шитиков, Федчук 2001). В данном случае интересно также сообщение о том, что помощник регулярно подвергался атаке со стороны самца, через участок которого он был вынужден совершать транзитные перемещения к гнезду с птенцами. В гнезде самца, сохранявшего все признаки территориального поведения, находилась сильно насиженная кладка. Это хорошо согласуется с приведёнными выше данными о гормонально зависимых формах поведения птиц на разных этапах репродуктивного цикла.

Как может сложиться ситуация, когда у резидентной пары появляется помощник, показывают следующие примеры. Нам неоднократно приходилось наблюдать, как в течение суток после разорения гнезда с птенцами трясогузки *Motacilla alba* и *M. flava*, в первую очередь самцы, появлялись у разорённого гнезда с кормом. Постепенно эта форма поведения угасала, и птицы покидали свою территорию или приступали к повторному гнездованию в пределах того же участка. В поселении *M. citreola* мы наблюдали, как самец, потерявший гнездо и самку, в течение двух суток появлялся с кормом на разных участках поселения. Конфликтов с хозяевами ближайших гнёзд у него не возникало, но и кормления им чужих птенцов мы не видели. Таким образом, стереотип поведения сбора корма для птенцов у птиц, потерявших гнездо, может сохраняться сутки и более и лежать в основе поведения помощничества. Дальнейшее поведение птицы может развиваться по трём направлениям. Если действие развивается в конце сезона размножения, то кратковременная регрессия гонад может перейти в долгосрочную, связанную с фотопериодическим замедлением синтеза гормонов (Dawson 1999). В этом случае птица выключается из размножения и переходит к послегнездовым кочёвкам. В разгаре сезона гнездования прекращение тактильных контактов с птенцами может привести к снижению уровня пролактина, новой фазе развития гонад и повторному гнездованию. По данным А.Ф.Ковшаря (1981), зарничке *Phylloscopus inornatus* после гибели гнезда с большими птенцами потребовалось менее суток, чтобы начать петь с интенсивностью, составившей 67-70% от интенсивности пения накануне первого гнездования. По данным того же автора, бледной завирушке *Prunella fulvescens* в аналогичной ситуации на “распевку” потребовались сутки. В случае потери не только гнезда, но и самки, и наличия других причин, делающих повторное гнездование невозможным, самец становится потенциальным помощником. Дальнейшая реализация поведения помощничества может зависеть от наличия поблизости гнезда с птенцами, от контактов с парой хозяев на предыдущих этапах гнездования и от первого, на наш взгляд, случайного появления этой особи с кормом в непосред-

венной близости от гнезда соседей в достаточно краткий промежуток времени (1-2 сут), т.е. в то время, пока у него ещё сохраняется потребность в кормлении птенцов.

Справедливости ради надо отметить, что участие в выкармливании чужих птенцов не всегда происходит бесконфликтно, что не мешает, однако, помощникам реализовывать взятые на себя функции (Марковец 2001).

В обзоре литературы по вопросам помощничества у птиц С.Н.Баккал (1997) пишет о существовании мнения о том, что для участия в выкармливании чужого выводка второй самец должен иметь поводы относиться к нему как к своему ("супружеская неверность" самки). Такая точка зрения, с высказанных выше позиций, нам кажется надуманной и слишком антропоморфной, несмотря на то, что внебрачные копуляции зарегистрированы для многих видов птиц (Morton *et al.* 1990; Graves *et al.* 1992; Maciejok *et al.* 1995; Schwagmeyer, Ketterson 1999). Поводов для скептического отношения к такого рода гипотезам достаточно. Во-первых, тема внебрачных копуляций на сегодняшний день является модной, и некоторые авторы в своих теоретических построениях отводят ей слишком значимое место, хотя их собственные данные выдвигаемую гипотезу не подтверждают (Smiseth, Amundsen 1995). Во-вторых, имеются данные (полученные, в том числе, и с помощью метода ДНК-дактилоскопии) о том, что помощники могут не являться биологическими родителями выкармливаемых птенцов (Dunn *et al.* 1995; Stutchbury, Oden 1996). В-третьих, высказывалось мнение о том, что по крайней мере в ряде случаев внебрачное отцовство является результатом быстрого замещения исчезнувшего партнера, а не внебрачных копуляций (Pinxten, Eens 1993).

Случаи факультативной полиандрии у *Ficedula hypoleuca* (Liffield, Slagsvold 1988; Källander, Smith 1988) и размножения в группах у таких видов, как *Malurus cyaneus*, *Acrocephalus sechellensis*, *Prunella collaris* (Heer 1994; Komdeur 1994; Green *et al.* 1995), мы считаем явлением другого порядка, так как социальные отношения подобного типа складываются на более ранних стадиях репродуктивного периода.

Тот факт, что в качестве помощников регистрируются в основном самцы, может иметь и другое объяснение. Известно, что у самцов инстинкт кормления птенцов проявляется сильнее и сохраняется дольше, чем у самок (Баккал 1997, наши данные). Это имеет важное биологическое значение, так как в начале периода выкармливания самка много времени тратит на обогрев птенцов. Продолжительность этой формы поведения сильно зависит от погодных условий конкретного сезона размножения. А после выхода птенцов из гнезда эта особенность позволяет паре без промедления приступить ко второму циклу размножения. В этом случае самец берёт на себя основные заботы по докармливанию слётков. Могут сказываться и различия в физиологическом состоянии самца и самки, потерявших птенцов. К этому времени самка уже затратила много энергии на откладку яиц и насиживание и может просто выключаться из размножения в текущем сезоне. Кроме того, вероятность гибели самки, сидящей на кладке или птенцах (особенно ночью), гораздо выше, чем вероятность гибели самца (Цветков 1994). Долю истины во всех этих предположениях покажут буду-

щие исследования. А сегодня приходится отмечать тот факт, что судьба самок, самцы которых после гибели гнезда стали помощниками, не известна.

Ещё одним вариантом помощничества является выкармливание птенцов другого вида (Чемякин 1980; Hoffmann *et al.* 1991; Wimmer, Poethke 1996). В данном случае о какой бы то ни было селективной выгоде со стороны как донора “услуг”, так и реципиента говорить не приходится. Такие попытки либо оканчиваются неудачей, либо не имеют биологической ценности для вида, представителем которого является помощник. Тем не менее, интересно то, что в основе этих попыток помощничества и “усыновления” лежат те же реакции на птенцов, выпрашивающих корм, и рефлекторная готовность родителей к выкармливанию потомства. В этом отношении показательны примеры с “жертвоусыновлением”, описанные Н.П. Коломийцевым (1991).

Подводя итоги сказанному, нужно отметить, что в основе всех трёх рассмотренных типов помощничества лежит рефлекторно обусловленное поведение птицы, регулируемое эндо- и экзогенными факторами. Однако перспективность разных типов помощничества для изучения становления коммунального гнездования как стратегии различна.

Случаи помощничества, проявляемые по отношению к птенцам других видов, инадаптивны. Они представляют интерес лишь с точки зрения широты ошибки в адресованности родительского поведения и тех условий, в которых она проявляется.

Участие помощников в выкармливании птенцов своего вида представляет собой, по сути, два различных типа поведения: 1) “усыновление” и участие в докармливании чужого выводка после выхода птенцов из гнезда и 2) помощь в выкармливании птенцов, находящихся в гнезде. Поведение, связанное с “усыновлением” выводков, так же как и участие в их докармливании при наличии родительской пары (или только одного из родителей), настолько близко к естественному, что вряд ли несёт в себе дополнительные адаптивные возможности. Эта форма помощничества интересна, в первую очередь, для более глубокого понимания социальных и территориальных отношений птиц в конце гнездового и послегнездовой периоды и механизмов, позволяющих реализовать этот тип поведения.

В отношении случаев помощи при выкармливании гнездовых птенцов нужно отметить следующее. В основе поведения помощника, как и в других случаях, лежит его физиологическая готовность реализовывать родительское поведение по схеме стимул—реакция, для осуществления которого необходимо снятие территориальных запретов. Этому могут способствовать уменьшение агрессивности резидентов после вылупления их птенцов и персонализированные связи в сообществе птиц. Несмотря на нейтральный характер этой формы помощничества (с точки зрения её текущей адаптивности), именно она не обнаруживает запретов для её трансформации и более широкого использования с появлением второго эшелона условий, формирующих коммунальное гнездование как стратегию (большая продолжительность жизни, поздняя половозрелость, поздний распад выводков, развитие социальных отношений в сообществе и т.д.).

Хорошим примером вида, у которого в разных регионах помощничество регистрируется либо как обычное явление, либо как крайне редкое, является длиннохвостая синица *Aegithalos caudatus* (Бардин 2000). Для этих птиц характерен оседлый образ жизни и сохранение выводков в составе зимних стай (Glen, Perrins 1988; Дьяконова 2000). Эти черты биологии определили развитие социальности у ополовников, что делает их прекрасной моделью для изучения становления помощничества как стратегии размножения.

Авторы благодарят Е.А.Коблика за дружескую критику и ценные советы во время подготовки рукописи статьи к публикации.

Литература

- Баккал С.Н. 1997. Поведение помощничества и забота о потомстве у птиц // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **29**: 3-17.
- Бардин А.В. 2000. Случай помощничества у ополовника *Aegithalos caudatus* в Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **112**: 20-22.
- Брагин А.Б., Гилязов А.С. 1984. Результаты привлечения в искусственные гнездовья птиц таежной зоны Кольского полуострова // *Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря*. Мурманск: 42-50.
- Дьяконова Т.П. 2000. Наблюдения за зимующими стаями ополовников *Aegithalos caudatus* в Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **111**: 3-18.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. 1982. Случай межвидовой помощи: черная каменка (*Oenanthe picata*) выкармливает птенцов каменного воробья (*Petronia petronia*) // *Зоол. журн.* **61**, 7: 1113-1116.
- Ковшарь А.Ф. 1979. Кормление чужих птенцов у певчих птиц // *Экология гнездования птиц и методы ее изучения*. Самарканд: 105-106.
- Ковшарь А.Ф. 1981. Особенности размножения птиц в Субвысокогорье. Алма-Ата: 1-260.
- Коломийцев Н.П. 1991. О попытках выкармливания пустельгой и ушастой совой птенцов воробьиных птиц // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск **1**: 291-292.
- Константинов В.М., Афанасова Л.В., Волкова Ю.С. 1990. Брачное поведение золотистых шурок // *Малоизученные птицы Северного Кавказа*. Ставрополь: 80-94.
- Маловичко Л.В., Константинов В.М. 2000. *Сравнительная экология птиц-норников: экологические и морфологические адаптации*. М.; Ставрополь: 1-288.
- Марковец. М.Ю. 2001. Случай помощничества у болотной гаички *Parus palustris* // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **141**: 344-343.
- Михалёва Е.В. 1997. Случай вероятного усыновления у чеглока *Falco subbuteo* // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **10**: 21-22.
- Рябицев В.К. 1976. О групповых поселениях и некоторых чертах поведения неколонизальных птиц Ямала // *Групповое поведение животных*. М.: 330-332.
- Рябицев В.К. 1993. *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-296.
- Панов Е.Н. 1999. *Каменки Палеарктики: экология, поведение*. М.: 1-342.
- Попельнюх В.В. 2002. Случай помощничества у садовой камышевки *Acrocephalus dumetorum* // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **180**: 262-263.
- Прокофьева И.В. 2001. Забота о птенцах и питание поползней *Sitta europaea* // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **168**: 1019-1027.
- Цветков А.В. 1990. Социальное поведение белых трясогузок в гнездовой период // *Экологические аспекты охраны и рационального использования диких животных*. М.: 151-157.
- Цветков А.В. 1994. Организация поселений и использование территории дроздами рябинником и белобровиком (*Turdus pilaris*, *T. iliacus*) // *Проблемы современной экологии и экологического образования*. М.: 93-102.

- Цветков А.В. 2001. Диагностика групповых поселений птиц отряда Passeriformes и возможный путь развития территориальности и колониальности у птиц // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **147**: 475-492.
- Чемакин Р.Г. 1980. Интересные случаи в гнездовании воробьиных на Айновых островах // *Экология птиц морских побережий*. М.: 94-95.
- Шитиков Д.А., Федчук Д.В. 2001. Случай помощничества у лугового чекана *Saxicola rubetra* // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **168**: 1037-1038.
- Andersson R. 1996. Häckningsmedhjälп hos svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros* // *Ornis svecica* **6**, 3: 130-132.
- Björklund M. 1985. Kooperativ häckning feglar // *Var Fagelvärld* **44**, 23: 123-134.
- Brown J.L. 1974. Alternate routes to sociality in jays — with a theory for the evolution of altruism and communal breeding // *Amer. Zool.* **14**, 1: 63-80.
- Brown J.L. 1978. Avian communal breeding systems // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **9**: 123-155.
- Coombe C.J.F. 1960. Observations on the rook *Corvus frugilegus* in southwest Conwell // *Ibis* **102**, 3: 394-419.
- Cramp S., Perrins C. 1993. *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford; New York, 7: 1-575.
- Craig J.L. 1991. Communal breeding along the changing face of theory // *Acta 20th Congr. Inter. Ornithol.* Wellington **1**: 233-246.
- Dawson A. 1999. Photoperiodic control of breeding seasons in birds // *J. Reprod. and Fert. Abstr. Ser.* **24**: 3.
- Dittami J., Hoi H., Sageder G. 1991. Parental investment and territorial / sexual behaviour in male and female reed warblers: Are they mutually exclusive? // *Ethology* **88**, 3: 149-255.
- Dunn P.O., Cockburn A., Mulder R.A. 1995. Fairy-wren helpers often care for young to which they are unrelated // *Proc. Roy. Soc. London. B*, **259**, 1356: 339-343.
- Dyrce A. 1986. Legi zespolowe, odwzajemnianie i altruizm u ptakow // *Kosmos* **35**, 3: 425-432.
- Engström A. 1980. Svartvit flugsnappare matar björktrastungar // *Var Fagelvärld* **39**, 6: 406.
- Farner D.S. 1978. Einfluss der Tageslänge auf die Hormonsekretion bei photoperiodischen Vogelarten // *Ber. Pnys.-med. Ges. Würzburg* **86**: 121-135.
- Follett B.K., Robinson J.E. 1980. Photoperiod and gonadotropin secretion in birds // *Seas. Reprod. Higher Vertebrate Symp.*, Richmond, Va, 1978. Basel: 39-61.
- Fornasari L., Bottori L., Sacchi N., Massa R. 1994. Home range overlapping and socio-sexual relationships in the red-backed shrike *Lanius collurio* // *Ethol. Ecol. and Evol.* **6**, 2: 169-177.
- Gill M. J., Krannitz P.G. 1997. A case of helping behavior at a Brewer's Sparrow, *Spizella breweri*, nest // *Can. Field-Natur.* **111**, 4: 650-652.
- Glen N.W., Perrins C.M. 1988. Co-operative breeding by long-tailed tits // *Brit. Birds* **81**, 12: 630-641.
- Gratto-Trevor C.L., Oring L.W., Fivizzani A.J., Halawani M.E., Cooke F. 1990. The role of prolactin in parental care in a monogamous and a polyandrous shorebird // *Auk* **107**, 4: 718-729.
- Graves J., Hay R.T., Scallan M., Rowe S. 1992. Extra-pair paternity in the shag, *Phalacrocorax aristotelis*, as determined by DNA fingerprinting // *J. Zool.* **226**, 3: 399-408.
- Green D.J., Cockburn A., Hall M.L., Osmond H., Dunn P.O. 1995. Increased opportunities for cuckoldry may be why dominant male fairy-wrens tolerate helpers // *Proc. Roy. Soc. London. B*. **262**, 1365: 297-303.
- Hatchwell B.J., Russell A.F. 1996. Provisioning rules in cooperatively breeding long-tailed tits *Aegithalos caudatus*: An experimental study // *Proc. Roy. Soc. London. B*, **263**, 1366: 83-88.
- Heer L. 1994. Cooperative breeding, territoriality and parental care in the alpine accentor // *J. Ornithol.* **135**, 3: 109.
- Hoffmann D., Hoffmann U., Rost R. 1991. Gemeinsame Aufzucht von fünf jungen Tannenmeisen (*Parus ater*) durch Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) und Tannenmeisen // *J. Ornithol.* **132**, 4: 439-440.
- Hunt K., Wingfield J.C., Astheimer L.B., Buttemer W.A., Hahn T.P. 1995. Temporal patterns of territorial behavior and circulating testosterone in the Lapland longspur and other arctic passerines // *Amer. Zool.* **35**, 3: 284-294.

- Källander H., Smith H. 1988. Two Pied Flycatcher males feeding nestling in the same nest // *Wilson Bull.* **100**, 3: 501-503.
- Komdeur J. 1994. The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*) // *Proc. Roy. Soc. London. B*, **256**, 1345: 47-52.
- Liffield J. T., Slagsvold T. 1988. Feeding trios in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Fauna norv. Ser. C. Cinclus* **11**, 2: 100-102.
- Ligon J. D., Stacey P. 1989. On the significance of helping behavior in birds // *Auk* **106**, 4: 700-705.
- Lindström J. 1991. Lintujen pesäavustajat // *Luonnon tutkija* **95**, 5: 208-414.
- Lott D.F., Mastrus Sonke N.A. 1999. Facultative communal brood rearing in California Quail // *Condor* **101**, 3: 678-681.
- Maciejok J., Saur B., Bergmann H. 1995. Was tun Buchfink (*Fringilla coelebs*) zur Brutzeit außerhalb ihrer Reviere? // *J. Ornithol.* **136**, 1: 37-45.
- Magnusson A. 1989. Blue tit *Parus caeruleus* and pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* breeding simultaneously in a nest box // *Ornis fenn.* **66**, 4: 167-168.
- Martinez-Vargas M.C. 1974. The induction of nest building in the ring dove (*Streptopelia risoria*): hormonal and social factors // *Behaviour* **50**, 1/2: 123-151.
- Morton E.S., Forman L., Braun M. 1990. Extrapair fertilizations and the evolution of colonial breeding in purple martins // *Auk* **107**, 2: 275-283.
- Pinxten R., Eens M. 1933. Extra-pair paternity in the european starling // *Belg. J. Zool.* **123**, 1: 57.
- Richner H. 1990. Helpers-at-the-nest in Carrion Crows *Corvus corone corone* // *Ibis* **132**, 1: 105-108.
- Russell W.C. 1947. Mountain chickadees feeding young Williamson sapsuckers // *Condor* **49**, 2: 83.
- Sapsford A. 1994. Red-billed choughs fostering young // *Brit. Birds* **87**, 6: 276.
- Sauer J. 1980. Verhaltensbeobachtungen bei der Wacholderdrossel, *Turdus pilaris* L. // *Thüring. ornithol. Mitt.* **26**: 9-11.
- Schoech S.J. 1994. Prolactin and helping behavior in Florida scrub jays *Aphelocoma c. coerulescens* // *J. Ornithol.* **135**: 69.
- Schwagmeyer P.L., Ketterson E.D. 1999. Breeding synchrony and EPF rates: The key to a can of worms? // *Trends Ecol. and Evol.* **14**, 2: 47-48.
- Silver R., Goldsmith A.R., Follett B.K. 1980. Plasma luteinizing hormone in male ring doves during the breeding cycle // *Gen. and Comp. Endocrinol.* **42**, 1: 19-24.
- Skutch A.F. 1961. Helpers among birds // *Condor* **63**, 3: 198-226.
- Smiseth P.T., Amundsen T. 1995. Female Bluethroats (*Luscinia s. svecica*) regularly visit territories of extrapair males before egg laying // *Auk* **112**, 4: 1049-1053.
- Stutchbury B.J., Ogden L.J.E., 1996. Fledgling adoption in hooded warblers (*Wilsonia citrina*): Does extrapair paternity play a role? // *Auk* **113**, 1: 218-220.
- Tarbell A. 1983. A yearling helper with a Tafted Titmouse brood // *J. Field Ornithol.* **54**: 89.
- Walter J. 1994. Kraamhulp en kindercreaches bij vogels // *Vogeljaar* **42**, 2: 56-57.
- Willenegger L., Ravussin P.A. 1995. Une nichée de Pic épeiche (*Dendrocopos major*) nourrie par des Mésanges hupées (*Parus cristatus*) // *Nos Oiseaux* **43**, 3: 179-180.
- Wimmer W., Poethke D. 1996. Blaumeise (*Parus caeruleus*) Hilft beim Füttern nestjunger Mehlschwalben (*Delichon urbica*) // *Vogelwarte* **38**, 4: 257-258.
- Wingfield J.C., Farner D.S. 1980. Control of seasonal reproduction in temperate-zone birds // *Seas. Reprod. Higher Vertebrate Symp.*, Richmond, Va, 1978. Basel: 62-101.



К вопросу о статусе просянки *Emberiza calandra* на севере Нижнего Поволжья

Е.В.Завьялов¹⁾, Н.Н.Якушев¹⁾, В.Г.Табачишин²⁾

¹⁾ Биологический факультет, Саратовский государственный университет, ул. Астраханская, 83, Саратов, 410026, Россия

²⁾ Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им.А.Н.Северцова, ул. Рабочая, 24, Саратов, 410026, Россия

Поступила в редакцию 4 июля 2002

В последнее десятилетие появилось достаточно много сообщений о регистрации в Восточной Европе просянки *Emberiza calandra* в местах, где этот вид ранее не отмечался, а также на территориях бывшего распространения этих птиц. В отношении причин столь примечательного явления выдвигается несколько гипотез, ни одна из которых на сегодняшний день не является общепринятой и достаточно аргументированной. В частности, высказываются мнения о долговременном перемещении границ ареала, наличии в динамике численности значительных флуктуаций (Баник, Вергелес 2000), тесной связи просянки с культурными ландшафтами, расширение площади которых на современном этапе способствует продвижению вида на восток и др. Нерегулярность появления этих птиц вдали от основных репродуктивных районов, вызывающее разногласие в суждениях о причинах подобного явления, характерны и для Нижнего Поволжья.

Прежде чем высказать сколько-нибудь аргументированную точку зрения по этому поводу, попытаемся восстановить хронологию регистрации овсянки в регионе, что в конечном итоге поможет нам приблизиться к приемлемому объяснению причин изучаемого процесса. Итак, самым первым свидетельством пребывания вида на севере Нижнего Поволжья является случай добычи И.Б.Волчанецким 4 ноября 1925 одного экземпляра просянки в бурьянниках на краю поля в долине р. Медведицы на территории современной Волгоградской области. Это нам удалось узнать из каталога орнитологической коллекции Зоологического музея Саратовского университета прошлых лет; сборы, о которых упоминается в каталоге, не сохранились. Следующая регистрация вида произошла 12 июля 1968 в долине Малого Узенья (с. Новотулка Питерского р-на Саратовской обл.) — поющий самец, вероятно, на гнездовом участке (Варшавский и др. 1994). Далее следует упомянуть о неоднократных встречах просянки в гнездовое время в 1999 году в Приерусланской степи, у с. Дьяковка Краснокутского района (Опарин и др. 2002). Весной этого же года В.В.Пискунов наблюдал одну просянку в Новоузенском районе. К сожалению, он не приводит точного места, даты и условий её регистрации, что вызывает вполне оправданное сомнение в отношении корректности отнесения просянки к числу возможно гнездящихся птиц региона (Пискунов и др. 2001).

Несколько позднее появилось сообщение о встречах отдельных размножающихся пар просянок весной 2001 в окрестностях с. Таловка Краснокутского р-на ($50^{\circ}48'$ с.ш., $46^{\circ}44'$ в.д.) на используемых под пастбища целинных участках степи (Опарин и др. 2001). Авторы отмечают, что гнездование этих птиц регистрировалось здесь и ранее, начиная с 1999. Как и в предыдущем случае, столь важное с точки зрения региональной фауистики заявление не подкреплено, однако, сведениями о находках гнёзд или выводков. Поэтому мы склонны пока рассматривать просянку лишь как летующую в последние годы в регионе птицу (Завьялов и др. 2002), что подтверждено и коллекционным материалом (№ 2379, самец, добыт 29 мая 2002 в окрестностях с. Дьяковка Краснокутского р-на Саратовской обл., хранится в Зоологическом музее Саратовского университета).

Представленные данные о динамике пребывания просянки на севере Нижнего Поволжья позволяют сделать несколько выводов общего характера. Первое, на что мы хотим обратить внимание в этой связи, это довольно строгая цикличность инвазий этих птиц на восток. Действительно, интервалы между появлением вида на изучаемой территории составляют 35-40 лет. В этот ряд вписываются и наблюдения Э.А.Эверсмана (1866), который приводит просянку в числе обычных птиц для района Сарпы-Сарепты в пределах современной Волгоградской области и Калмыкии. На циклический характер пребывания здесь просянки указывает отсутствие её в сборах и материалах полевых наблюдений Н.Арцыбашева (Artzibacheff 1859), М.Н.Богданова (1871) и В.Яковлева (1873), проводивших свои исследования в северо-западном Прикаспии во второй половине XIX в.

Во-вторых, даже самый поверхностный анализ позволяет с высокой уверенностью говорить об отсутствии сколько-нибудь значимой связи динамики распространения просянки в Прикаспии с широким спектром абиотических факторов. В частности, известные периоды проникновения этой овсянки на восток приходятся, например, на различные, а зачастую и противоположные по направлению циклы изменения водного режима Каспийского моря. Так, первая четверть XX в. характеризуется относительно стабильным водным балансом моря, 1960-е — период умеренного дефицита водного баланса, возникшего, главным образом, из-за уменьшения речного стока (Бухарицын 1997). Наконец, с 1978 и до настоящего времени данный показатель определяется как положительный (Борликов и др. 2000). Не удаётся также выявить достоверной связи пульсации границ ареала вида с циклическими изменениями годового поверхностного стока, коэффициента стока, уровня режима замкнутых водоёмов, суммы осадков холодного периода, максимальной высоты снежного покрова и др.

Прежде чем высказать собственное мнение в отношении причин динамики распространения просянки считаем целесообразным уделить некоторое внимание вопросам истории становления её ареала. Принимая точку зрения М.А.Воинственского (1960) о предгорном южноевропейском происхождении этого вида, можно в самом общем виде реконструировать основные этапы её расселения в пределах европейской России. Первичное северо-восточное направление распространения способствовало относительно быстрому заселению видом территории центральной Европы, откуда про-

сянка продвинулась на восток, придерживаясь культурных ландшафтов, вплоть до среднего течения Дона. Вполне вероятно, что такая картина была характерна, например, для относительного тёплого периода IX-XIV вв. (Сачок 1985) и сохранялась до малого ледникового периода (1500-1850), когда ареал просянки, очевидно, значительно сократился. В дальнейшем процесс расселения возобновился и ограничивался на востоке лишь аридными и субаридными условиями степного Поволжья, куда эти птицы проникают лишь в наиболее благоприятные в экологическом отношении годы. Таким образом, зона периодического вероятного размножения просянки предположительно включает обширные территории не только Правобережья Волги, но и сухие степи саратовского и волгоградского Заволжья.

Переходя к обобщению, остановимся на двух ключевых моментах, важных, с нашей точки зрения, для понимания причин и характера динамики границ ареала вида. Прежде всего, нам кажется бесспорным существование опосредованной связи между изменениями распространения просянки и “брикнеровскими” гелиоклиматическими циклами с периодом в 35-45 лет. С начала XVIII в. и до настоящего времени прослежено 9 таких циклов (Кривенко 1991), для 4 из них есть сведения о пребывании просянки на севере Нижнего Поволжья. Два из этих четырёх, а именно, 1860-е и 1920-е годы, относятся к прохладно-влажным фазам климатических циклов векового масштаба с интервалом 70-90 лет. Некоторое исключение из этого правила представляет собой лишь регистрация просянки в саратовском Заволжье в конце XX-начале XXI вв., когда уже началось некоторое повышение среднегодовых температур. Однако и этот факт находит приемлемое объяснение, базирующееся на сведениях о характере современного потепления, которое проявляется, главным образом, в повышении январских температур и увеличении продолжительности безморозного периода, а также действию антропогенного фактора, о чём будет сказано ниже.

Обращает на себя внимание замечание, что потепление или похолодание в пределах цикла того или иного масштаба зачастую происходит не синхронно по сезонам года: оно раньше может проявляться в январских температурах, чем в июньских и наоборот (Сачок 1985). Известно, что фоновые изменения климата в максимальной степени затрагивают растительность природных экосистем именно в вегетационный период, что приводит к значительным структурно-функциональным перестройкам ценозов. Таким образом, отчётливо выявляется неравномерный вклад гидротермических условий различных периодов года в изменчивость растительного покрова. Совместное влияние летних температур и осадков почти в 2.5 раза эффективнее, чем таких же зимних характеристик (Коломыц, Сурова 2001). Поступление солнечной энергии летом и выпадение летних атмосферных осадков (летние запасы продуктивной влаги в почве) — два исходных параметра, обладающих явными эдификаторными свойствами. Таким образом, изменение зимних климатических условий региона не может оказывать сколько-нибудь существенного влияния на общую ландшафтно-географическую структуру данной территории. Это замечание важно для объяснения различий в продолжительности периодов между датами появления просянки на севере Нижнего Поволжья.

Второй момент заключается в том, что циклические изменения температуры и влажности определяют длительность сукцессий растительности, ускоряя их в сухие и жаркие и замедляя в холодные и влажные периоды. Именно климатогенные сукцессии местообитаний приводят к изменению жизненной ёмкости стадий, когда территориальные группировки вида перемещаются на значительные расстояния от мест прошлого гнездования в разных направлениях, но чаще в широтном. Изменения условий существования приводят к экологической специализации видов, которая включает особенности питания и уровня метаболизма. В итоге, птицы приспособились к разным стадиям сукцессии и в течение микроклиматических циклов претерпевают периодические изменения распространения в колебательном режиме (Krivenko 1998). Напомним, что в отношении просянки основным фактором, лимитирующим её проникновение на восток, является аридизация условий существования. Именно поэтому обратим свое внимание на характер пригодных для гнездования местообитаний вида, что позволит спрогнозировать динамику распространения птиц на севере Нижнего Поволжья на современном этапе.

Наиболее благоприятными гнездовыми стадиями просянки являются луга в долинах малых рек и поймах водоёмов степного типа, поросшие разреженными кустарниками или куртинами высоких жёсткостебельных трав. В пределах изучаемой территории важное значение для размножения вида имеют залежные земли по речным долинам и около них, а также естественные понижения местности, занятые растительностью на определённой стадии сукцессии. Это замечание важно ещё и по той причине, что в 1990-е происходило снижение поголовья скота в регионе, что повлекло за собой начало широкомасштабного восстановления и перестройки экосистем. Происходит массовая инвазия дерновинно-злаковых сообществ на пустоши и сбои, а также образование обширных залежей на месте пахотных земель (Неронов 1998). Процессы восстановления зональной степной растительности на залежах и пастбищах саратовского Заволжья многостадийны, они представляются в виде нескольких основных схем, выполненных применительно к суглинистым каштановым почвам, составляющим основу почвенного покрова изучаемой территории. Взяв за основу один из вариантов такой схемы (Опарин и др. 1999), восстановление степных участков в ходе залежной сукцессии включает бурьянистую (3-5-е годы) стадию, когда отмечается разрастание бурьянов, значительно повышается видовое богатство растений и сохраняется мезофильность местообитаний.

Таким образом, наличие значительных по площади подобных стадий позволяет просянке на севере Нижнего Поволжья существовать даже в условиях некоторой аридизации климата. Это достигается вследствие дестабилизации природной среды под воздействием антропогенных факторов, которая привела к изменению пространственной структуры экосистем, а также возникновению новых специфических особенностей их функционирования. В данном случае речь, очевидно, идёт о возникновении в природных экосистемах явления “биорезонанса”, когда антропогенные нарушения накладываются на естественный циклический режим динамики биогеоценозов. Это приводит к резкому возрастанию в относительно короткие

промежутки времени структурных перестроек исходных ценозов, что в конечном итоге проявляется в массовом расселении или угасании видов, интенсивных перегруппировках видового состава животных комплексов, а также в создании новых биоценотических связей (Неронов 1999). По такому сценарию, очевидно, развиваются и процессы распространения просянки на севере Нижнего Поволжья, когда естественный ритм динамики ареала несколько изменяется под действием антропогенных факторов.

Приведенные данные свидетельствуют о периодическом пребывании вида на севере Нижнего Поволжья, однако гнездование этих птиц здесь в настоящее время имеет лишь вероятный характер. Циклы между ближайшими датами регистрации просянки в регионе приближаются к брикнеровским и составляют 35-45 лет. Перераспределение птиц в пределах ареала, когда они перемещаются в восточном направлении и достигают саратовского и волгоградского Заволжья, происходит в периоды с относительно высокими показателями увлажнения.

Учитывая тенденцию постепенного увеличения среднегодовых температур в пределах изучаемой территории, а также некоторую стабилизацию показателей увлажнения, следует, вероятно, ожидать исчезновения просянки из региона в ближайшие годы. Более смелые и долгосрочные прогнозы, основанные на использовании моделей антропогенных изменений климата и системы общей циркуляции атмосферы, предполагают долговременное расширение ареала просянки с 2030-х годов. Этому может способствовать выход климатической ситуации за пределы известных по фактическим данным её колебаний, что, вероятно, проявится в повышении атмосферного увлажнения и росте температуры (Velichko *et al.* 1992). Стоит лишь добавить, что в этой ситуации оптимумы голоцена и микулинского межледниковья рассматриваются в качестве аналогов ландшафтно-экологических условий будущего (Величко, Климанов 1990).

Литература

- Банник М.В., Вергелес Ю.И. 2000. Просянка (*Emberiza calandra* L.) в Харьковской области: возвращение вида или флуктуации численности в ареале // *Птицы бассейна Северского Донца*. Донецк: 20-27.
- Богданов М.Н. 1871. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги (био-географические материалы) // *Тр. об-ва естествоисп. при императорском Казан. ун-те* 1, 1: 4-158.
- Борликов Г.М., Харин Н.Г., Бананова В.А., Татеиши Р. 2000. *Опустынивание засушливых земель Прикаспийского региона*. Ростов на Дону: 14.
- Бухарицын П.И. 1997. Северный Каспий // *Атлас Астраханской области*. М.: 1-16.
- Варшавский С.Н., Тучин А.В., Щепотьев Н.В. 1994. Птицы Саратовской области // *Орнитофауна Саратовской области*. Саратов: 14-62.
- Величко А.А., Климанов В.А. 1990. Климатические условия Северного полушария 5-6 тысяч лет назад // *Изв. АН СССР*. Сер. геогр. 5: 38-52.
- Войнственский М.А. 1960. *Птицы степной полосы Европейской части СССР: Современное состояние орнитофауны и ее происхождение*. Киев: 1-290.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г. и др. 2002. *Животный мир Саратовской области. Птицы*. Саратов: 1-216.

- Коломыц Э.Г., Сурова Н.А. 2001. Цепные реакции в региональных ландшафтно-географических связях Волжского бассейна // *Эколого-географический вестник Юга России*. Ростов на Дону, 3/4: 137-145.
- Кривенко В.Г. 1991. *Водоплавающие птицы и их охрана*. М.: 1-271.
- Неронов В.В. 1998. Антропогенное остепнение пустынных пастбищ северо-западной части Прикаспийской низменности // *Успехи совр. биол.* 5: 597-612.
- Неронов В.В. 1999. Дестабилизация природных экосистем полупустынного экотона Калмыкии и ее возможные последствия // *Опустынивание и деградация почв: Материалы Международ. науч. конф.* М.: 188-190.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Вацке Х. 2002. *Miliaria calandra*, *Saxicola torquata* и *Melanocorypha leucoptera* в саратовском Заволжье // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. 186: 506-507.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Вацке Х., Черепанова Л.А. 1999. Изменения населения грызунов в ходе залежной и пастбищной демулационных сукцессий растительности // *РЭТ-Инфо* 2: 23-26.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Трофимова Л.С. 2001. Динамика орнитокомплексов кампофилов подзоны сухих степей Заволжья // *Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России*. М.: 129-140.
- Пискунов В.В. 1999. *Метод картографирования в экологических исследованиях птиц*. Саратов: 1-36.
- Пискунов В.В., Антончиков А.Н., Беляченко А.В. 2001. Современное состояние и тенденции изменений орнитофауны северной части Нижнего Поволжья // *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии*. Казань: 490-491.
- Сачок Г.И. 1985. *Сопряженность колебаний климата в северном полушарии*. Минск: 46-49.
- Эверсманн Э.А. 1866. Естественная история птиц Оренбургского края // *Естественная история Оренбургского края*. Казань, 3: 1-621.
- Яковлев В. 1873. Список птиц, встречающихся в Астраханской губернии // *Bull. de la Societe Imperiale des naturolistes de Moscou* 45, 4: 57-73.
- Artzibascheff N. 1859. Excursions et observations ornithologiques sur boras de la Sarpa en 1858 // *Bull. de la Societe Imperiale des naturolistes de Moscou* 32, 3: 22-39.
- Krivenko V.G. 1998. Modern dynamics of bird ranges in Eurasia as a result of cyclical variations in climate // *Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr. Ostrich* 69, 3/4: 294.
- Velichko A.A., Borisova O.K., Gurtovaya Ye.Ye., Zelikson E.M. 1992. Climatic rhythm of the Last Interglacial in Northern Eurasia // *Quaternary International* 10/12: 121-143.



Массовое появление белых куропаток *Lagopus lagopus* в Тарском уезде Тобольской губернии

В.Е.Ушаков

Второе издание. Первая публикация в 1917*

Осень 1915 года ознаменовалась у нас небывалым налётом белой куропатки *Lagopus lagopus*, огромные стаи которой появились здесь вместе с первым снегом и заняли свои обычные станции: заросли тальника на лугах, по берегам рек и всевозможным кочковатым болотцам. С прилёта птицы были очень смиренны, но позднее, напуганные многочисленными охотниками, стали осторожнее. Нередко стаи численностью достигали до сотни экземпляров, и таких стай в окрестностях города Тары было несколько. С начала октября до 15 декабря в зобах и желудках куропаток находили исключительно таловые почки. Вместе с этими птицами появилось здесь немало белых сов *Nyctea nivya*; у убитого мною в октябре самца *Nyctea nivya* в желудке найдены остатки *L. lagopus*. Налёт этот захватил, по-видимому, довольно большое пространство: по крайней мере мне известно, что и в окрестностях Тобольска в то же время держалось очень много белых куропаток. Ниже привожу размеры (в миллиметрах) экземпляров в полном зимнем пере, добытых с 15 октября по 15 декабря.

	Длина клюва	Длина крыла	Длина хвоста	Длина плюсны
Самец	23	227	142	43
» »	23	226	140	42
» »	23.5	227	134	41.5
» »	24	221	139	42
» »	23.5	216	140	43
Самка	22.6	207	138	42.5
» »	22	215	136	43
» »	23	204	138	42
» »	22.6	206	139	42.5
» »	22.5	207	139	42



* Ушаков В.Е. 1917. Массовое появление белых куропаток в Тарском уезде, Тобольской губернии // *Орнитол. вестн.* 8, 2: 131-132.