

Етологія	Беркут	18	Вип. 1-2	2009	173 - 187
----------	--------	----	----------	------	-----------

СЛЕДОВАНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗА ПТИЦАМИ В ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСАХ

П.В. Квартальнов

Following of mammals after bird flocks in tropical forests. - P.V. Kwartalnov. - Berkut. 18 (1-2). 2009. - Mammals regularly follow birds that move searching food in tropical forests of Africa, Asia and South America. We give a review of literature that deal with this phenomenon and describe our observations made at the South of Vietnam. Bird parties are accompanied by relatively mobile terrestrial or arboreal small-sized diurnal mammals that forage alone or (rarely) in small groups and can be omnivorous (at least partly), such as squirrels (Rodentia: Sciuridae), tree-shrews (Scandentia: Tupaiidae) and mouse deers (Artiodactyla: Tragulidae). Birds forewarn mammals about predator approach and facilitate them access to some food resources. [Russian].

Key words: behaviour, foraging, association, interaction.

✉ P.V. Kwartalnov, dep. of vertebrate zoology, biological faculty, Moscow university, Leninskiye gory, 119991, Moscow, Russia; e-mail: cettia@mail.ru.

Звери и птицы нередко объединяются на время кормежки, формируя смешанные группы, порою существующие продолжительное время. Широко известны связи птиц с травоядными млекопитающими, населяющими открытые пространства – луга, степи, саванны и болота. Например, стада копытных в Африке сопровождают буйволы скворцы (*Buphagus* spp.), в Северной Америке – волосьи птицы (*Molothrus* spp.), на нескольких континентах – египетская цапля (*Bubulcus ibis*) (Heatwole, 1965; Koenig, 1997; Chase, Cruz, 1998; Mukherjee, 2000). Птицы ловят добычу, потревоженную млекопитающими, а также избавляют их от кровососущих насекомых и кожных паразитов. Число птиц, связанных с крупными животными открытых пространств – антилопами, слонами, бегемотами и др., особенно велико в Африке (обзор см.: Dean, MacDonald, 1981). Некоторые африканские и американские птицы (в частности, дневные хищные) следуют за наземными приматами и хищными млекопитающими, с воздуха или с земли высматривая крупных насекомых, грызунов, ящериц, пытающихся спастись от обнаруживших их зверей (Dean, MacDonald, 1981; Silveira et al., 1997; King, Cowlshaw, 2008). В Южной и Центральной Америке птицы открытых пространств сопровождают капибар (*Hydrochoerus hydrochaeris*) и броненосцев

(*Dasyurus novemcinctus*) (MacDonald, 1981; Marcus, 1985; Murphey et al., 1985; Sick, 1997; Komar, Hanks, 2002; Tomazzoni et al., 2005; Schaefera, Faganb, 2006).

Следование птиц за млекопитающими в кронах и под пологом тропического леса менее известно. Тем не менее, это явление широко распространено в лесах Южной Америки, где многие птицы регулярно сопровождают группы обезьян (Stott, Selsor, 1961; Boinski, Scott, 1988; Siegel et al., 1989; Thiollay, Jullien, 1998) и других млекопитающих, в частности – носух (*Nasua nasua*) и пекари (*Tayassu pecari*) (Rodrigues et al., 1994; Willson, 2004; Beisiegel, 2007). Некоторые из птиц специализированы на таком типе питания не меньше, чем буйволы скворцы и египетские цапли. Так, обширная литература посвящена кормовому поведению двузубого коршуна (*Harpagus bidentatus*), сопровождающему стаи различных обезьян в тропиках Южной и Центральной Америки (Greenlaw, 1967; Fontaine, 1980; Neumann, 1992; Thiollay, Jullien, 1998). В лесах Африки также есть птицы, которых чаще удается встретить поблизости от млекопитающих, чем отдельно от них. К ним относится, например, цесарка *Guttera pucherani*, в лесах Уганды сопровождающая группы наземных мартышек или (по краю леса) стада домашнего скота (Seavy et al., 2001). Другие птицы африканских лесов



ловят насекомых, потревоженных обезьянами, лесными антилопами, белками или мышевидными грызунами (Brosset, 1969). Менее распространено подобное явление в Азии. Регулярная кормежка птиц при группах млекопитающих описана только для лесов о-ва Сулавеси (Matsumura, 2001). Там дронго *Dicrurus hottentotus*, кукушка *Phenicophaeus calyrrhynchus*, реже другие птицы находят добычу, сопровождая группы черных макак (*Macaca maurus*). В других районах Азии птицы (дронго, бюльбюли, райские мухоловки и др.) время от времени присоединяются к иным видам древесных обезьян, к белкам или тупайам (Ridley, 1901, цит. по: Chapin, 1939; Stott, 1947; Galetti, McConkey, 1998; Emmons, 2000; Styring, Ickes, 2001; наши наблюдения).

Большинство птиц присоединяются к млекопитающим, рассчитывая «половить рыбку в мутной воде». В их клювы попадают крупные членистоногие или мелкие позвоночные, потревоженные млекопитающими при поиске корма или перемещении. В некоторых случаях, возможно, имеет место подражание: наблюдая за зверями, птицы определяют места, где может скрываться добыча, и самостоятельно добывают ее (Beisiegel, 2007). Иногда птицам достается корм, который они в принципе не могут добыть без помощи млекопитающих. Так, синицы подбирают семена из разгрызаемых белками (*Sciurus vulgaris*) шишек (Бардин, Богодяж, 1992), а широкохвостки (*Cettia cetti*) собирают насекомых, выпадающих из стеблей тростника, сломанных кабанами (*Sus scrofa*) (Виноградов, Реуцкий, 1983). Наконец, сами птицы приносят пользу млекопитающим не только тем, что избавляют их от паразитов. Звери нередко реагируют на тревожные крики птиц: мартышки *Cercopithecus aethiops* – на крики скворцов *Spreo superbus* (Hauser, 1988; Seyfarth, Cheney, 1990), бурундук *Tamias striatus* – на крики гаичек *Parus atricapillus* (Schmidt et al., 2008), белка *Sciurus vulgaris* – на крики соек *Garrulus glandarius* (Randler, 2005). Если млекопитающие издадут

тревожные крики, птицы в свою очередь могут к ним прислушиваться: показано, что птицы-носороги *Ceratogymna elata* в лесах Западной Африки отличают тревожные крики мартышек *Cercopithecus diana*, издаваемые при появлении пернатого и наземного хищников (Rainey et al., 2004a, 2004b).

Как показывает знакомство с литературой, связь птиц с млекопитающими описана неплохо, хотя подробных работ и обзоров к настоящему времени опубликовано мало. Хуже обстоит ситуация с описанием случаев, когда млекопитающие, присоединившись к отдельным птицам или группам птиц, некоторое время следуют за ними. Специальные работы, посвященные этому явлению, до последних лет отсутствовали (но см.: Buitrón-Jurado, Tobar, 2007). Исключение составляют описания некоторых случаев, когда и птицы, и млекопитающие получают очевидную пользу от временного объединения (Rasa, 1983; Isack, Reyer, 1989). Отсутствие обзорных работ позволяет некоторым исследователям считать участие млекопитающих в стаях птиц уникальным для лесов Южной и Юго-Восточной Азии (Goodale et al., 2009).

Наши наблюдения, проведенные в лесах Юго-Восточной Азии, а также изучение литературы показали, что явление следования млекопитающих за птицами имеет достаточно широкое распространение и заслуживает отдельного рассмотрения. В настоящей статье мы попытались, сопроводив собственные наблюдения кратким перечислением материалов, имеющихся в доступной литературе, представить первый опыт обзора этого явления.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Следование млекопитающих за птицами в лесах Южной Америки

Следование млекопитающих за птицами в Америке представляет редкое явление, первые сведения о котором появились лишь



в последние годы. В лесах Амазонии на территории Эквадора к стаям птиц изредка присоединяется белка *Microsciurus flaviventer* (Buitrón-Jurado, Tobar, 2007). Звери отмечены в 19 стаях из 220, преимущественно в утренние часы, в разные сезоны года. Они перемещались вслед за птицами на протяжении 3–80 минут (в среднем – 21,6 ± 20,2 мин.) по ветвям и стволам деревьев на высоте 2–10 м от земли. Белки активно искали насекомых, а также скусывали кусочки коры. Только раз было отмечено питание фруктами. Белки присоединялись к стаям птиц, кормящихся в подлеске (видовой состав в работе не указан). В лесах Амазонии в непосредственной близости от птичьих стай изредка отмечали также белку *Sciurus ingrami*, характер связи которой с птицами остается неизвестен (Paschoal, Galetti, 1995).

Следование млекопитающих за птицами в лесах Африки

Данных о следовании млекопитающих за птицами в африканских лесах очень мало. По сравнению с лесами Амазонии, многовидовые стаи в Африке вообще плохо изучены. Поскольку данные об участии зверей в стаях птиц имеются в старых работах, носивших еще преимущественно описательный характер, допустимо предположить, что интересующее нас явление не представляет там редкости.

Белки *Funisciurus anerythrus* в числе одной или двух встречаются в смешанных стаях птиц в лесах Конго (Chapin, 1932). Крики этих белок похожи на крики птиц. Неизвестно, насколько тесно они связаны с птичьими стаями. Ассоциации белок *Tamiscus emini*, обитающих в подлеске, с птицами считают случайными. Стаи, при которых отмечены белки, составляют бьюльбюли (Pycnonotidae), мухоловки (Muscicapidae), нектарницы (Nectariniidae), райские мухоловки (Monarchidae), древесные удоны (Phoeniculidae), дронго (Dicuridae) и др. В стаях птиц схожего состава белки от-

мечены и в лесах Камеруна (почти в каждой крупной стае, в числе одной или нескольких особей: Bates, 1905). Видовой состав белок в последней работе не обозначен. Указания на регулярное питание стайных птиц добычей, вспугиваемой мелкими древесными млекопитающими в лесах Габона (Brosset, 1969), позволяют предположить, что, по крайней мере, некоторые из перечисленных в работе видов белок, других грызунов или обезьян следуют в составе птичьих стай.

Отношения, имеющие характер взаимовыгодного сотрудничества, описаны для африканских мангустов *Helogale undulate rufula* и птиц-носорогов *Tockus flavirostris* и *T. deckeri* (Rasa, 1983). Птицы-носороги сопровождают группы мангустов в охотничьих походах и ловят обнаруживаемую ими добычу. В свою очередь, птицы предупреждают мангустов о появлении пернатых хищников. Связь мангустов и птиц-носорогов довольно тесная, поведение животных четко синхронизировано, участники взаимодействия обмениваются визуальными и акустическими сигналами. Птицы-носороги нередко «выманивают» мангустов, побуждая их по утрам покидать норы и начинать охоту.

Комплекс визуальных и акустических сигналов задействует и медоуказчик *Indicator indicator*, привлекая людей, собирающих мед, к гнездам пчел (Isack, Reyer, 1989). Следование за медоуказчиком медоеда (*Mellivora capensis*) и других зверей к настоящему времени не доказано (Dean, MacDonald, 1981; Vanderhaar, Hwang, 2003 и др.). Внимание людей к гнездам пчел пытается привлечь и медоуказчик *Indicator variegatus* (Dean, MacDonald, 1981).

Следование млекопитающих за птицами в лесах Азии

Литература, посвященная стаям птиц в лесах Юго-Восточной Азии, относительно богата. Во многих источниках имеются указания на участие млекопитающих в та-



ких стаях, однако, лишь немногие из работ содержат данные о поведении зверей.

В лесах Малайзии при стаях птиц кормятся белки *Callosciurus tenuis*, *C. nigrovittatus* и *C. vittatus* (McClure, 1967). При появлении птичьей стаи белки покидают свои укрытия, перемещаются и активно кормятся в кронах деревьев, где держится стая. Согласно описанию, белки поедают фрукты, отщипывают почки и кусочки коры. Когда стая проходит, они не следуют за птицами, но возвращаются к своим укрытиям. Среди птиц в смешанных стаях преобладали иора *Aegithina viridissima* (Aegithinidae), листовки *Chloropus cochinchinensis*, *C. sonnerati*, *C. cyanopogon*, ирена *Irena pusilla* (Irenidae), личинкоеды *Pericrocotus igneus* и *P. flammeus* (Pericrocotidae). В роли организаторов выступали, в частности, *Alcippe poiocephalus* (Timaliidae) и *Gerigone fusca* (Sylviidae), обладающие громкими отчетливыми криками, на которые ориентировались участники стаи.

В первичных тропических лесах на о. Борнео при смешанных стаях отмечали белок *Sundasciurus lowi*, которые следовали за птицами на значительное расстояние (Laman, 1992). Белки *Callosciurus prevostii* и *Nannosciurus melanotis* кормились поблизости от птиц, не перемещаясь за ними. В рационе всех белок преобладают беспозвоночные. Всего отмечено 78 стай, белки в непосредственной близости от птиц встречены 12 раз. В числе видов, чаще всего выступавших лидерами и организаторами стай, отмечены тимелии (*Malacopteron* spp.), мухоловки (*Rhipidura perlata*, *Philentoma velatum*) и дронго (*Dicrurus paradiseus*). Кроме них, в стаях были обычны дятлы (Picidae), иволги (Oriolidae) и бюльбюли.

В горных лесах на о. Борнео в стаях птиц регулярно перемещается также белка *Sundasciurus jentinki* (Emmons, 2000). Она охотится на насекомых в ветвях подроста деревьев. В сопровождении птиц охотятся на насекомых и молодые особи *Sundasciurus hippurus* (взрослые белки этого вида

реже потребляют животную пищу). Несколько раз отмечали следование за птицами со стороны малой тупайи (*Tupaia minor*). Тупайи, обследуя щели в стволах деревьев, скопления сухих листьев в переплетении лиан и др., держались вместе с птичьей стаей длительное время (до 1,5 часов) и преодолевали расстояние более 100 м. Поведение тупай, перемещавшихся в составе птичьей стаи, не отличалось от поведения одиночных зверей. Организаторами стай в этих местах выступают тимелии.

На юге Индостана (горы Западные Гхаты, штат Керала) проводили сравнительное изучение смешанных стай во влажном тропическом лесу (около 100 стай и 178 регистраций) и на соседних тиковых плантациях (около 100 стай и 188 регистраций) (Robin, Davidar, 2002). В обоих биотопах встречены белки как участники стай: *Funambulus palmarum* (3,37% регистраций в первичном лесу и 3,19% – на тиковой плантации) и *Ratufa indica* (0,53% регистраций на тиковой плантации). При стаях, учтенных во влажном тропическом лесу, отмечали и обезьян: макак *Macaca radiata* (1,12% регистраций) и лангуров *Presbytis johni* (0,56% регистраций). Данные о поведении белок и обезьян отсутствуют. В стаях преобладают дронго (*Dicrurus paradiseus*, *D. aeneus*, *D. caerulescens*), личинкоеды (*Pericrocotus flammeus*, *P. cinnamomeus*, *Tephrodornis gularis*), синицы (Paridae: *Parus major*), тимелии (*Turdoides striatus*), дятлы (*Dinopium* spp.) и поползни (Sittidae: *Sitta frontalis*).

По данным другого исследования, проведенного на участках тропического леса в том же районе на юге Индостана (горы Западные Гхаты: Sridhar, 2005), в составе смешанных стай перемещаются три вида белок. В большинстве лесных фрагментов отмечена *Ratufa indica*: она встречалась в 4,9% стай (n = 245). Белки *Funambulus sublineatus* и *F. tristriatus* встречались реже, они отмечены в 1,6% и 2,9% стай соответственно. В большинстве стай присутствовали тимелии (*Alcippe poiocephala*),



дронго (*Dicrurus* spp.), личинкоеды (*Pericrocotus* spp.), синицы (*Parus xanthogenis*) и поползни (*Sitta frontalis*).

В первичном вечнозеленом тропическом лесу на о. Шри-Ланка в смешанных стаях птиц отмечены белки *Funambulus sublineatus*, *F. layardi*, *F. palmarum* и *Ratufa macroura* (Kotagama, Goodale, 2004). Белки *Funambulus* spp. отмечены при 25% учтенных стай ($n = 474$). Они вели себя как полноправные участники стай, с большой скоростью перемещались в том же направлении, что и птицы. В роли организаторов и лидеров в большинстве стай выступали тимелии *Turdoides rufescens* и дронго *Dicrurus paradiseus*. Белки, наряду с птицами, издают тревожные крики, когда смешанная стая подвергается атаке ястреба (Goodale, Kotagama, 2005, 2008). Дронго *D. paradiseus* имитирует тревожные крики как птиц других видов, так и белок (Goodale, Kotagama, 2006). Помимо белок, в стаях изредка можно наблюдать лангуров *Trachypithecus vetulus* (De Zoysa, Raheem, 1990; Kotagawa, Goodale, 2004), однако указания на следование обезьян за птицами отсутствуют. В том же районе острова за стаями птиц, организаторами которых выступают тимелии *Turdoides rufescens* и кустарницы *Garrulax cinereifrons*, следует оленек *Tragulus meminna* (De Zoysa, Raheem, 1990). Причины, побуждающие оленька присоединяться к птицам, неизвестны.

В горных листопадных лесах на о. Шри-Ланка (на высоте около 2000 м н.у.м.) во многих птичьих стаях присутствуют белки *Funambulus* sp. (36,8%; $n = 38$) (Patridge, Ashcroft, 1976). Белки перемещаются вместе с птицами, в арьергарде стаи; авторы не видели, как они присоединялись к стаям или покидали их. В одной стае присутствуют от 1 до 4 белок. Они кормятся на стволах (70–100% встреч), на крупных ветках (70–100%), на периферии крон (1–20%) и у земли (1–20%), обследуя скопления сухих листьев, подушки мха, а также отщипывая кусочки коры. Также как и птицы, белки издают громкие крики. Лес, где проводили

наблюдения, высотой около 10 м, с сомкнутыми кронами. В стаях присутствовали бюльбюли (*Pycnonotus penicillatus*), синицы (*Parus major*), белоглазки (*Zosteropidae: Zosterops ceylonensis*), тимелии (*Alcippe atriceps* и др.), мухоловки (*Culicicapa ceylonensis*), поползни (*Sitta frontalis*) и др.

СЛЕДОВАНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗА ПТИЦАМИ НА ЮГЕ ВЬЕТНАМА

Материал и методы

Наши наблюдения проведены на юге Вьетнама, в национальном парке Каттиен (пров. Донгнай, 11° 25' с.ш. 107° 25' в.д.). В пределах национального парка сохраняется участок равнинных высокоствольных листопадных лесов. Несмотря на нарушенность, местами сильную, в результате выборочных рубок, лес сохраняет высокое флористическое и фаунистическое богатство. На ближайшем к центральной усадьбе участке в верхнем древесном подъярусе преобладают лагерстремия *Lagerstroemia* sp., тетрамелес *Tetrameles nudiflora*, несколько пород бобовых (*Fabaceae* s.l.), фикусы-душители *Ficus* spp. Хорошо развит богатый видами средний подъярус – деревья высотой 15–20 м. Нижний подъярус – деревца высотой около 1–3 м и подрост – в основном разрежен и хорошо просматривается. Лианы редки. Трав очень мало. Местами растут ротанговые пальмы. По краям дорог, по долинам ручьев растет бамбук. По краю леса расположены брошенные сады и поля, зарастающие высокими злаками, другими травами, с включением отдельных деревьев, местами – бамбучником.

Сроки работ: 9–10.12.2005, 22.12.2005–19.01.2006, 3.03–27.04.2006, 6–24.05.2006, 3–29.06.2006, 9.11–26.12.2007, 18–31.01.2008, 23.02–3.04.2008, 8.04–29.06.2008.

Основное внимание мы уделяли птицам сем. *Timaliidae*, перемещающимся у земли и в кронах до высоты 15–20 м, а также стаям с их участием. Отмечены более 380



стай тимелий и кустарниц, в том числе около 300 стай и групп с участием других птиц и млекопитающих. Необходимо заметить, что, поскольку мы проводили практически ежедневные наблюдения на относительно небольшой (около 30 га) площади, большинство регистраций относятся к повторяющимся встречам одних и тех же птиц, что ограничивает репрезентативность собранных нами данных.

В многовидовых стаях принимают участие тимелии и кустарницы всех лесных видов, образующих стаи в нерепродуктивный период: белохохлая кустарница (*Garrulax leucolophus*), желтогрудый синицевый бабблер (*Macronous gularis*), серолицый синицевый бабблер (*M. kelleyi*), краснолобая кустарниковая тимелия (*Malacopteron cinereum*). Как правило, в многовидовых стаях перемещаются группы этих птиц из 4–12, реже более особей, иногда – пары или семейные группы. В большинстве стай тимелии выступают в роли организаторов: остальные птицы присутствуют в стаях в числе одной-двух особей, при выборе высоты и направления кормежки ориентируются на тимелий (Квартальнов, 2008б). Тимелий сопровождали около 60 других видов птиц (иоры, дронго, рогоклювы (*Eurylaimidae*), кукушки (*Cuculidae*), дятлы и др.) и 6 видов млекопитающих. Данные о составе стай приведены в предыдущих публикациях (Квартальнов, 2007, 2008б). В период наших наблюдений стаи были обычны с ноября по февраль. Со второй половины февраля многие птицы приступают к гнездованию, и стаи распадаются.

Отмечено также взаимодействие млекопитающих с тимелиями, которые встречаются парами и семейными группами, реже поодиночке, не образуют собственных стай и нечасто присоединяются к стаям других птиц – краснохвостой мышиной тимелией (*Malacocincla abbotti*), рыжегрудой мышиной тимелией (*Pellorneum tickelli*), пятнистогрудой земляной тимелией (*Pellorneum ruficeps*). Русские названия птиц, приводимые по словарю Р.Л. Бёме и В.Е.

Флинта (1994), в дальнейшем тексте в большинстве случаев опущены.

Существенные отличия между тимелиями разных видов, помимо их склонности к стайному образу жизни, заключаются в выборе мест кормежки (Квартальнов, 2008а, 2008в). Белохохлые кустарницы кормятся преимущественно на земле, вороша листву и выискивая скрывающихся под ней беспозвоночных. Отдельные птицы взлетают выше и обследуют скопления сухих листьев на ветвях и в различных щелях, доставая оттуда животный корм. Тимелии *M. gularis* обследуют заросли бамбука по всей их толще, но чаще встречаются в кронах. В кронах среднего древесного подъяруса (подрост, невысокие деревья) кормятся *M. kelleyi*, придерживающиеся высоты 8–15 м и практически не спускающиеся на землю. В кронах подраста, ротанга и низких деревьев, на высоте 1–8 м, иногда залетая и выше или спускаясь на землю, перемещаются *M. cinereum*. Куртины ротанга обследуют *M. abbotti*. Исключительно на земле кормятся тимелии *P. ruficeps*. Тимелии *P. tickelli* кормятся как на земле, так и в основаниях куртин бамбука. За исключением кустарниц, регулярно потребляющих мелкие плоды и разоряющих гнезда, основу пищи тимелий составляют различные членистоногие. В отличие от многих воробьиных птиц, тимелии не ловят добычу в воздухе (Калякин, 2008; Квартальнов, 2008а).

Результаты

На участке, где мы проводили наблюдения, встречались несколько видов млекопитающих, активных в дневное время и не представлявших редкости. Это обезьяны (гиббон *Hylobates habriellae*, лангур *Pygathrix nigriceps*, макаки *Macaca fascicularis*, *M. leonina*, *M. mulatta*), некоторые хищные (мангуст *Herpestes javanicus*), копытные и белки. Социальные отношения обезьян и хищных с птицами не отмечены, за исключением кормежки ракетохвостого дронго



(*Dicrurus paradiseus*) при группе длиннохвостых макак (*Macaca fascicularis*), когда птица ловила насекомых, потревоженных обезьянами, а также случаев окрикивания обезьян и мангустов гнездившимися птицами.

Желтолапая белка (*Callosciurus flavimanus*) – один из массовых видов млекопитающих национального парка. Это древесный грызун средних размеров: длина тела составляет 210–250 мм (без хвоста; Кузнецов, 2006). В лесу ее чаще всего можно встретить перебегающей в 10–20 м от земли. Обитая на такой высоте, она тесно связана с лианами (Кузнецов, Филатова, 2008). По нашим наблюдениям, белка питается мякотью плодов деревьев и лиан, реже семенами, различными насекомыми, а также кусочками коры. Может запастись корм: прячет косточки плодов невысоко над землей в буреломе, в щелях между лианой и стволом дерева и т.п. Гнезда устраивает в кронах невысоких деревьев на высоте около 10–15 м. Как и другие виды прекрасных белок (см. выше), желтолапые белки нередко кормятся в присутствии птиц и перемещаются за их группами. За все время наблюдений 31 раз желтолапые белки кормились в ближайшем соседстве с группами белохохлых кустарниц. В 17 из них белки следовали в том же направлении, что и птицы, сопровождая стаи. При многих из тех групп перемещались ракетохвостые дронго, дятлы нескольких видов, другие птицы и звери. В 7 случаях белки кормились в соседстве со стайками *M. kelleyi* и всего один раз отчетливо следовали за ними. Два раза желтолапые белки держались близ стаяк *M. cinereum* (один раз следовали за ними). Кроме того, один раз желтолапые белки отмечены в группе, состоявшей из дронго, дятлов и рогоклювов, три раза кормились в пределах скоплений птиц (дронго, дятлов, тимелий, бюльбюлей и др.).

Перемещаясь с *M. gularis*, белки держались на той же высоте, что и птицы – около 15–20 м над землей. Белки, кормящиеся вблизи кустарниц, нередко спускаются

до высоты 2–3 м над землей, обследуя, в частности, трухлявые ветки и скопления листьев, из которых они достают каких-то беспозвоночных – вероятно, личинок жуков и др. С жадностью расщепляя такие ветки, стараясь добраться до добычи, белки настолько увлечены, что перестают оглядываться по сторонам.

Камбоджийская полосатая белка (*Tamias rodolphii*) – древесный грызун мелких размеров: длина тела составляет 118–138 мм (без хвоста; Кузнецов, 2006). Наряду с желтолапой белкой, является одним из самых массовых видов млекопитающих национального парка (по визуальным наблюдениям, в северо-западной части парка ее заменяет другой вид, вероятно – *Tamias macclellandi*). Обычно держится на высоте 15 м и выше, до самого верха крон деревьев. К земле спускается реже, чем желтолапая белка. В состав питания, по нашим наблюдениям, входят фрукты, беспозвоночные и кора деревьев. Осмотренное нами гнездо находилось в кроне невысокого дерева, примерно в 8 м над землей.

Камбоджийские белки 21 раз встречены при стаях и семейных группах *M. kelleyi*. 10 раз удалось наблюдать, как белки перебежали вслед за птицами. Два раза они кормились при стаях *M. cinereum*. Семь раз белок видели при стаях или группах белохохлых кустарниц (три раза они отчетливо перемещались за кустарницами). Нередко камбоджийские белки держатся в скоплениях птиц разных видов (тимелий, дронго, рогоклювов, кукушек, дятлов, листовок, личинкоедов и др.), кормящихся на лесной поляне (пять случаев), или перемещаются со стайками, включающими дронго, дятлов и других птиц (четыре случая). Вслед за тимелиями белки перемещаются, как правило, в одиночку, намного реже – вдвоем, в скоплениях же птиц встречены в числе от одной до трех особей. Как правило, перемещаясь со стаями птиц, камбоджийские белки держатся на высоте 15–20 м.

Многополосая белка (*Menetes berdmorei*) – немногочисленный вид Каттиена.



Размеры средние: длина тела составляет в среднем 179 мм (без хвоста; Кузнецов, 2006). Держится на земле, большинство встреч приурочены к скоплениям бурелома или камней. Иногда залезает по стволам деревьев, обследует ниши. По данным литературы, питается мякотью и косточками плодов, а также корнями некоторых растений, причем может устраивать запасы (Кузнецов, 2006; Suzuki et al., 2006, 2007; Kitamura et al., 2008). Следование в составе птичьих стай для этого вида не характерно. Тем не менее, мы пять раз встречали многополосых белок в местах кормежки стай или групп белохохлых кустарниц; один раз белка перебежала в ту же сторону, куда двигались птицы. Многополосая белка также кормилась под стаей *M. cinereum* (n = 1).

В большинстве случаев в местах кормежки белок при стаях птиц доступные плоды отсутствовали. Для желтолапой белки отмечено питание насекомыми, в том числе скрывающимися в гнилой древесине, питание корой – для этого вида и для камбоджийской полосатой белки.

Яванский оленек (*Tragulus javanicus*) в Каттиене является обычным видом. Он встречается как под пологом леса, так и в зарослях бамбука. Размеры мелкие: длина тела (без хвоста) составляет 335–520 мм (Кузнецов, 2006). Основу питания составляют опавшие плоды и листья деревьев нижнего подъяруса. Нередко держится при группах и стаях белохохлых кустарниц: нами отмечен десять раз, в трех из которых перемещался вслед за птицами. Несколько раз мы встречали оленьков, кормившихся под местами кормежки стай с участием *M. cinereum* (n = 2) и *M. kellei* (n = 1).

Мунтжак (*Muntiacus muntjak*) – многочисленный вид Каттиена. Олень средних размеров: длина тела – около 1 м (Кузнецов, 2006). Питается плодами, в меньшей степени листьями (Dang, 1986, цит. по: Кузнецов, 2006). Мунтжак один раз встречен в месте кормежки стаи *M. cinereum*; олень, обычно проявляющий осторожность, не заметил человека, про-

шел близко от наблюдателя. Третий вид копытных Каттиена, имеющий дневную активность – замбар (*Cervus unicolor*), достигающий относительно крупных размеров (длина тела – более 1,5 м: Кузнецов, 2006), в присутствии птиц не встречен.

Оленьки, сопровождавшие кустарниц, тщательно обследовали опад, перевороженный птицами, по-видимому, выбирая оттуда беспозвоночных. Примечательно, что один оленек, приблизившись к стае кустарниц, не последовал за ними, но начал двигаться в противоположную сторону, по следу птиц, высматривая какую-то добычу в подстилке.

Мышиная тупайа (*Dendrogale murina*) имеет небольшие размеры (длина тела без хвоста – 113–135 мм: Кузнецов, 2006). Она обычна в Каттиене, особенно по краю леса, а также на опушках, поросших бамбуком или ротанговыми пальмами. Питается различными членистоногими, добывая их как на земле, под листьями опада, так и в кронах бамбука, ротанговых пальм, реже на ветвях деревьев. Вероятно, разоряет птичьи гнезда. Забирается на высоту 8–10 м, реже более, но в кронах чувствует себя увереннее, чем на земле. Строит гнезда из сухих листьев, располагая их в 1,2–3 м от земли в куртинах бамбука, ротанговых пальм, или в буреломе (Квартальнов, 2009).

В непосредственной близости от стай и групп белохохлых кустарниц мышиная тупайа встречена 12 раз, в семи из которых она следовала за птицами. Кормясь в присутствии кустарниц, мышиная тупайа обследует перевороженный птицами опад, выискивая там потревоженных беспозвоночных. Для этой цели зверь может следовать и за другими птицами, разрывающими лесную подстилку: два раза наблюдали кормежку мышшиной тупайи при кустарниковых куропатках (*Arborophila chloropus*).

Чаще мышшиных тупай можно видеть при стаях и группах мелких тимелий. Для тупайи характерен уникальный (для млекопитающих) прием кормодобывания: зверь пытается отнять добычу, обнаруженную



птицами. Тупайа подбегает к тому месту, куда упал обнаруженный птицами корм, или к самой птице, спустившейся на землю, чтобы разделать найденную добычу. Чаще всего мышинные тупайи следуют по земле за птицами, кормящимися также на земле или невысоко над землей, так что тупайа может следить за их движениями. Реже можно наблюдать зверей, перебегающих за тимелиями (рода *Macronous*) в кронах бамбука: тупайи пристально следили за птицами, однако нам не приходилось видеть, как происходят попытки отнять корм в таких случаях. Мы встречали мышинных тупай в присутствии *M. cinereum* (n = 17; следовала в восьми случаях; 11 попыток отнять добычу), *M. gularis* (n = 9; следовала в четырех случаях; попытки отнять добычу не отмечены), *M. kelleyi* (n = 3; следовала в двух случаях; попытки отнять добычу не отмечены), *M. abbotti* (n = 13; следовала в восьми случаях; 11 попыток отнять или подобрать добычу), *Pellorneum ruficeps* (n = 3; следовала в двух случаях; одна попытка отнять добычу), *Pellorneum tickelli* (n = 2; следование не наблюдали; одна попытка отнять корм). Отмечены также попытки отнять добычу у белопопаничного шамы-дрозда (*Copsychus malabaricus*; n = 1) и пестрогорлого бюльбюля (*Pycnonotus finlaysoni*; n = 1). Несколько раз тупайам удалось овладеть кормом. Три раза мышинные тупайи отмечены кормящимися при скоплениях птиц, состоящих из тимелий, дронго, рогоклювов, бюльбюлей, дятлов и других.

Северная тупайа (*Tupaia belangeri*) – обычный вид Каттиена. Некрупный зверь (длина тела без хвоста – 179 см (в среднем; Кузнецов, 2006). Питается насекомыми, другими беспозвоночными животными, мелкими позвоночными (в том числе – птенцами), а также плодами (фикуса). Перемещается в основном по земле, но регулярно залезает на деревья, на высоту до 7 м, где, однако, чувствует себя неуверенно – и при опасности спускается на землю. Обнаруженное нами убежище тупайи на-

ходило в дупле дерева, вход в него был расположен низко над землей. Нередко держится близ групп белохохлых кустарниц и стай с участием этих птиц (n = 23), регулярно следуя за ними (n = 15). Тупайи, перемещающиеся вблизи кустарниц, осматривают свою территорию, оставляют запаховые метки (на корнях деревьев), а также обследуют переворошенную кустарницами листву и ниши в стволах деревьев.

Иногда северные тупайи держатся при стаях мелких тимелий – *M. cinereum* (n = 3, следование отмечено два раза) и *M. kelleyi* (n = 4, следование отмечено один раз); один раз северная тупайа ходила под скоплением птиц (*M. kelleyi*, дронго, рогоклювы, лесные сороки (*Crypsirina temia*) и др.). Наблюдали и другие случаи сближения северных тупай с мелкими тимелиями. Как и мышинных тупай, их интересует добыча, оброненная птицами, перемещающимся над землей, а также крупный корм, который тимелии разделяют на земле. Отмечены 4 попытки подобрать или отнять добычу – у *M. cinereum* (n = 2) и у *M. abbotti* (n = 2), в том числе одна успешная.

По данным литературы (Suzuki et al., 2006, 2007) и нашим наблюдениям, желтолапая и камбоджийская полосатая белки, а также мышинная тупайа активны в течение всего светлого времени суток, северная тупайа и многополосая белка активны преимущественно утром и вечером, а копытные (яванский оленек, замбар и мунтжак) под пологом леса активны круглосуточно (выраженные пики активности отсутствуют).

В национальном парке Каттиен звери не являлись постоянными участниками стай. Мы видели, как они присоединялись к группам птиц и покидали их. Несколько раз наблюдали, как мышинные тупайи перебежали к замеченным ими визуально группам белохохлых кустарниц, а также к издававшим позывки мелким тимелиям. В обоих случаях, когда мы видели потасовку между самцом и самкой *M. abbotti* (при попытках насильственного спаривания),



мышинные тупайи, услышав шум, подбегали к сцепившимся птицам, пытались высмотреть потревоженную ими добычу. Тупайи, белки и оленьки покидали стаи, услышав тревожные крики птиц (тимелий, дроздов-шам), заметивших хищника. Белки покидали стаи птиц, перелетавших из леса в заросли ротанговых пальм. Тупайи, несомненно, должны оставлять стаи, перемещающиеся за пределы охраняемых этими животными территорий на участки их соседей. Мы наблюдали, как мышинные тупайи покидали стаи птиц, откликаясь на крики своих партнеров (для этого вида, по-видимому, характерна социальная моногамия: Квартальнов, 2009). Нам удалось показать присоединение индивидуально распознаваемых животных попеременно к разным стаям тимелий на примере меченых особей райской мухоловки (*Terpsiphone paradisi*). Учитывая то, что участки обитания разных групп тимелий и других птиц, к которым присоединяются звери, пересекаются, не подлежит сомнению, что млекопитающие также присоединяются то к одной, то к другой птичьей стае.

Число зверей одного вида при стаях птиц не превышало одной-двух особей, причем преобладали одиночки. Наблюдения за мышинными тупайями показывают, что в ситуации кормежки пары зверей только один из партнеров начинает следовать за птицами. Редкие случаи присутствия двух зверей в стаях птиц отмечены для северной тупайи и камбоджийской белки. Трех зверей одного вида (тупай, белок) видели только при птичьих скоплениях, кормившихся стационарно на лесных опушках. В то же время, регулярно наблюдали следование за стаей птиц зверей нескольких видов.

Перечисляя примеры следования млекопитающих за птицами, мы указывали виды тимелий, выступавших организаторами стай. Нередко при стаях тимелий перемещались и другие птицы (Квартальнов, 2007, 2008б), чье присутствие также оказывалось важным для зверей, реагирующих на их тревожные крики, реже пытавшихся

кормиться обнаруженной ими добычей. В свою очередь, все участники многовидовых групп реагировали на тревожные крики зверей, в частности, белок.

Сезонные отличия в характере взаимодействия млекопитающих и птиц в тропиках ранее никем не обсуждались. По нашим наблюдениям, взаимодействие зверей и птиц можно наблюдать преимущественно в осеннее-зимний период. Из 193 случаев встречи белок, тупай и оленьков в непосредственной близости от птиц в ноябре (в среднем) приходилось 1,8 случая на день наблюдений; в декабре – 1,7; в январе – 0,8; в конце февраля и марте – 0,4; в апреле – 0,1; в мае – 0,1; в июне – 0,4 (суммированы данные по двум сезонам). В конце февраля и начале марта с началом гнездования распадаются многие птичьи стаи, птицы вообще становятся более осторожны, меньше времени уделяют спокойной кормежке, так что млекопитающим трудно сопровождать их долгое время. Одновременно происходят изменения и в жизни зверей. На конец февраля и начало марта приходится период гона у желтолапой белки, более интенсивной становится социальная активность и других млекопитающих. Можно предположить, что с наступлением весны звери становятся менее зависимы от птиц по причине того, что корм становится более обильным и доступным: в это время увеличивается число беспозвоночных в лесной подстилке (Аничкин, 2008). К июню многие птицы снова собираются в стаи или кочуют семейными группами, а количество доступного корма с исчезновением слоя опада, перерабатываемого термитами, несколько уменьшается.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обзор литературы показывает, что следование млекопитающих за птицами относится к обычным явлениям в жизни тропических лесов Африки и Азии. Известна связь млекопитающих с одиночными птицами или небольшими группами,



в некоторых случаях имеющая характер мутуализма с чертами настоящего симбиоза (между мангустами и птицами-носорогами (Rasa, 1983), между человеком и медоуказчиком (Isack, Reyer, 1989)). Чаще, однако, звери сопровождают стаи птиц, и в таких случаях состав млекопитающих определен достаточно четко: это белки, тупайи и оленьки. На континентах и островах, где эти звери не обитают, участие млекопитающих в стаях птиц не отмечено.

Можно назвать две основные причины следования млекопитающих за птицами. Во-первых, птицы прекрасно определяют приближение хищников, о чем могут предупредить млекопитающих. Такая связь была четко прослежена при наблюдениях за взаимоотношениями мангустов и птиц-носорогов (Rasa, 1983). Убедительны также данные о распознавании млекопитающими звуков тревоги, издаваемых птицами (Hauser, 1988; Seyfarth, Cheney, 1990; Randler, 2005; Schmidt et al., 2008). Наши наблюдения показывают, что многие звери (особенно наземные) скрываются, едва в стае птиц начинается беспокойство.

Другая причина заключается в том, что птицы могут делать некий кормовой ресурс более доступным для млекопитающих. Предположение об этом, не подтвердив его убедительными данными, впервые высказал Чапин (Chapin, 1939). По нашим наблюдениям, потребление добычи, обнаруженной птицами, является основной причиной следования за ними некоторых зверей, в частности – мышшиной тупайи (см. также: Квартальнов, 2009).

Для понимания того, почему одни виды млекопитающих следуют за птицами, а другие – нет, нам представляются крайне важными указания Эммонс (Emmons, 2000). В ее работе впервые подмечено, что птиц сопровождают белки, существенную часть рациона которых составляют беспозвоночные. Подобная избирательность понятна. Белки, питающиеся плодами, имеют возможность кормиться на деревьях, где рядом с ними питаются птицы-фруктоеды. Марш-

рут же насекомоядных птиц, образующих основу смешанных стай, никак не связан с плодоносящими растениями, поэтому плодоядные виды зверей, присоединяясь к таким стаям, рискуют остаться голодными. С другой стороны, поиск животной добычи требует большего внимания, чем питание плодами, поэтому насекомоядные звери оказываются особо уязвимы для хищников, что вынуждает их присоединяться к стаям птиц. Животным кормом могут питаться и оленьки, хотя нам не удалось найти четких указаний в литературе на присутствие в рационе азиатских видов других кормов помимо растительных (Кузнецов, 2006).

Следует отметить, что в рационе многих видов белок, отмеченных при стаях птиц, преобладают плоды. В то же время, когда звери сопровождают стаи птиц, они находят, согласно данным предварительных наблюдений, в основном животную добычу (наряду с такими дисперсно распределенными кормами как почки и кора деревьев). Если принять, что потребление животных кормов, пусть и в относительно небольшом количестве, необходимо для этих зверей хотя бы в отдельные периоды их жизни (при недостатке растительных кормов или при подготовке к размножению), то взаимодействие с птицами для них оказывается жизненно важным. Это может быть справедливо и по отношению к оленькам.

Белки лесов умеренной зоны могут потреблять корм, который делают для них доступным птицы (Формозов, 1976), а также реагируют на их тревожные крики (Randler, 2005; Schmidt et al., 2008), но не участвуют в птичьих стаях. Возможно, именно потому, что в зимний период питаются преимущественно растительными, неравномерно распределенными кормами.

Всех млекопитающих, присоединяющихся к стаям птиц, отличает и другая черта. Они живут поодиночке или парами, не образуют собственных стай. С одной стороны, стая птиц занимает ограниченное пространство, в котором не могут эффективно кормиться несколько млеко-



питающих одного вида. С другой – именно одиночные животные особо уязвимы для хищников. Обезьяны, которые редко отмечаются в стаях птиц и, по-видимому, не следуют за ними, как правило, перемещаются в составе моновидовых групп или (в тропиках Америки и Африки) формируют смешанные группы из двух, реже более видов приматов (Terborgh, 1990). К тому же, основную часть рациона многих дневных приматов составляют растительные корма.

На возможность присоединения к стаям птиц определенное ограничение накладывают и размеры животного. Все звери, обычно присоединяющиеся к птичьим стаям, имеют относительно мелкие размеры. По свидетельству Чапина (Chapin, 1939), в лесах Конго крупная белка *Protopherus stangeri centricola* сопровождает стаи обезьян, а не птиц. За обезьянами, а не за птицами, предпочитают следовать и хищные звери, такие как носухи и тайры (*Eira barbara*) в Южной Америке (Naugaasen, Peres, 2008).

Наконец, при стаях птиц могут быть отмечены только те млекопитающие, которые проявляют дневную активность, а также обладают хорошим зрением и достаточной подвижностью, чтобы следовать за птицами по земле или по ветвям. Очевидно, что всем перечисленным выше требованиям удовлетворяют немногие звери. Действительно, там, где не встречаются белки, тупайи и оленьки (например, на Мадагаскаре и в Австралии), следование млекопитающих за птицами не отмечено. Многие хищные млекопитающие, в том числе такие как мангусты и медоеды, не обладают ни достаточно хорошим зрением, ни значительной подвижностью и потому успешно сопровождают птиц только тогда, когда птицы сами стараются привлечь их внимание. Однако, учитывая сведения о присоединении некоторых хищных зверей к стаям обезьян, нельзя исключить возможность, что будут найдены случаи следования за стаями птиц каких-либо некрупных представителей этого отряда.

Анализ литературы показал, что феномен следования млекопитающих за птицами не приурочен к какой-либо конкретной зоогеографической зоне, а также не зависит от видового состава птичьих стай. Особенности экологии и поведения птиц, составляющих стаи, вероятно, небезразличны для млекопитающих, однако это может быть показано только специальными исследованиями. Не вызывает сомнения только, что от особенностей поведения птиц при добывании корма зависит решение следовать за ними для тех зверей, которым птицы облегчают поиск пищи (тупайи и, вероятно, оленьки).

Вопрос о генезисе многовидовых стай почти не обсуждается в литературе. Фрагментарные данные показывают, что подобные связи между животными разных видов формируются довольно легко при возникновении благоприятных обстоятельств и так же легко разрушаются при изменении ситуации. Так, обитающие на о. Нихоа (Гавайские о-ва) древесница *Telespiza ultima* и камышевка *Acrocephalus familiaris kingi* приближаются к изредка высаживающимся на остров людям (Conant et al., 1981). Камышевка следует за идущим человеком, собирая испугиваемых им насекомых. Древесница кормится вокруг стоящего человека: она пробивает скорлупу яиц в гнездах, временно оставленных морскими птицами при приближении людей. Обитая на небольшом труднодоступном острове, птицы заведомо не имели опыта взаимодействия с человеком или другими млекопитающими. Напротив, даже такое сложное поведение, как действия медоуказчиков по привлечению человека к гнездам пчел, быстро утрачивается в районах, в которых люди перестают собирать «дикий» мед (Isack, Reyer, 1989).

Надо оговориться, что ограничения, о которых шла речь, относятся только к тем видам млекопитающих, что следуют за птицами. Многие стайные, фруктоядные или листовые, а также относительно крупные виды зверей (такие как обезьяны и олени)



охотно кормятся или отдыхают поблизости от птичьих стай. По нашим наблюдениям, в присутствии птиц все звери становятся менее осторожными: они спокойны, меньше обращают внимание на то, что происходит вокруг. Тропический лес очень пестрый, насыщен запахами, движениями, световыми пятнами, поэтому, если зверь не предпринимает особых усилий, он не замечает человека, даже если тот стоит поблизости и совершенно открыто. Выходит так, что птицы, к стаям которых присоединяются звери, отслеживают опасность достаточно четко, однако, если человеку удалось приблизиться к ней, не вызвав беспокойство у птиц, можно продолжительное время наблюдать за присутствующими в стае млекопитающими. Это обстоятельство необходимо учитывать териологам, изучающим поведение и экологию млекопитающих в тропиках Африки и Азии.

Благодарности

Полевые исследования проведены в период работы автора в Совместном Российско-Вьетнамском тропическом центре при ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. Автор глубоко признателен руководству и сотрудникам ЮО Тропцентра и национального парка Каттиен за предоставленную возможность проведения исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Аничкин А.Е. (2008): Структура и функциональная роль животного населения почв муссонного тропического леса Вьетнама. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ. 1-26.
- Бардин А.В., Богодяж О.М. (1992): Комменсализм в зимних кормовых отношениях синиц (*Parus* spp.) и белки (*Sciurus vulgaris*). - Рус. орн. журн. 1 (1): 97-101.
- Бёме Р.Л., Флинт В.Е. (1994): Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. М.: Рус. яз., РУССО. 1-845.
- Виноградов В.В., Реуцкий Н.Д. (1983): Новые сведения о зимовке птиц в тростниковых биогеоценозах дельты Волги. - Орнитология. М.: МГУ. 18: 188-189.
- Калякин М.В. (2008): Формирование ключевых тропических адаптаций певчих воробьиных птиц тропических лесных экосистем Юго-Восточной Азии. - Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ. 1-51.
- Квартальнов П.В. (2007): Тимелии как организаторы многовидовых стай в листопадных тропических лесах на юге Вьетнама. - Биогеография. М.: РГО. 14: 61-71.
- Квартальнов П.В. (2008а): Орнитологические исследования в национальном парке Каттиен (Вьетнам): биология птиц сем. Timaliidae. - Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: КМК. 160-165.
- Квартальнов П.В. (2008б): Орнитологические исследования в национальном парке Каттиен (Вьетнам): структура многовидовых стай. - Там же. 166-171.
- Квартальнов П.В. (2008в): Белохохлые кустарницы: поведение, экология и роль в сообществе тропического леса. - Биология – наука XXI века. Пушкино: ПНЦ РАН. 297-298.
- Квартальнов П.В. (2009): Экология и поведение мышиной тупайи – *Dendrogale murina* (Scandentia, Mammalia). - Зоол. журн. 88 (11): 1387-1395.
- Кузнецов Г.В. (2006): Млекопитающие Вьетнама. М.: КМК. 1-420.
- Кузнецов Г.В., Филатова Т.Н. (2008): О структуре сообщества грызунов в тропических лесах Вьетнама. - Известия РАН. Сер. биол. 5: 597-606.
- Формозов А.Н. (1976): Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. 1-30.
- Bates G.L. (1905): Notes by the collector. In: Sharpe L.L.D. On further collections of birds from the Efulen District of Camaroon, part III. - Ibis. 8th Ser. 5: 462-463.
- Beisiegel de M.B. (2007): Foraging associations between coatis (*Nasua nasua*) and birds of the Atlantic forest, Brazil. - Biotropica. 39: 283-285.
- Boinski S., Scott P.E. (1988): Association of birds with monkeys in Costa Rica. - Biotropica. 20: 136-143.
- Brosset A. (1969): La vie sociale des oiseaux dans une forêt équatoriale du Gabon. - Biologia Gabonica. 5: 29-69.
- Buitrón-Jurado G., Tobar M. (2007): Posible asociación de la ardilla enana *Microsciurus flaviventer* (Rodentia: Sciuridae) y bandadas mixtas de aves en la Amazonia Ecuatoriana. - Mastozoología Neotropical. 14: 235-240.
- Chace J.F., Cruz A. (1998): Range of the Brown-headed Cowbird in Colorado: past and present. - Great Basin Naturalist. 58: 245-249.
- Chapin J.P. (1932): Birds of the Belgian Congo, part 1. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 65: 1-756.
- Chapin J.P. (1939): Birds of the Belgian Congo, part 2. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 75: 1-632.
- Conant Sh., Collins M.S., Ralph C.J. (1981): Effects of observers using different methods upon the total population estimates of two resident island species. - Studies in Avian Biology. 6: 377-381.
- De Zoysa N., Raheem R. (1990): Sinharaja – a rain forest in Sri Lanka. Colombo: March for Conservation. 1-61.



- Dean W.R.J., MacDonald I.A.W. (1981): A review of African birds feeding in association with mammals. - *Ostrich*. 52: 135-155.
- Emmons L.H. (2000): *Tupai: A Field Study of Bornean Treeshrews*. Berkeley: University of California Press. 1-269.
- Fontaine R. (1980): Observations on the foraging association of Double-toothed Kites and white-faced capuchin monkeys. - *Auk*. 97: 94-98.
- Galetti M., McConkey K. (1998): Black Hornbill *Anthracoceros malayanus* following gibbons in central Borneo. - *Ibis*. 140: 686-687.
- Goodale E., Kotagama S.W. (2005): Alarm calling in Sri Lankan mixed-species bird flocks. - *Auk*. 122: 108-120.
- Goodale E., Kotagama S.W. (2006): Context-dependent vocal mimicry in a passerine bird. - *Proc. R. Soc. Lond. B*. 273: 875-880.
- Goodale E., Kotagama S.W. (2008): Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. - *Behav. Ecol.* 19: 887-894.
- Goodale E., Nizam B.Z., Robin V.V., Sridhar H., Trivedi P., Kotagama S.W., Padmalal U.K.G.K., Perera R., Pramod P., Vijayan L. (2009): Regional variation in the composition and structure of mixed-species bird flocks in the Western Ghats and Sri Lanka. - *Current Science*. 97: 648-663.
- Greenlaw J.S. (1967): Foraging behavior of the Double-toothed Kite in association with white-faced monkeys. - *Auk*. 64: 596-597.
- Haugaasen T., Peres C.A. (2008): Associations between primates and other mammals in a central Amazonian forest landscape. - *Primates*. 49: 219-222.
- Hauser M.D. (1988): How infant vervet monkeys learn to recognize starling alarm calls. - *Behaviour*. 105: 187-201.
- Heatwole H. (1965): Some aspects of the association of cattle egrets with cattle. - *Animal Behaviour*. 13: 79-83.
- Heymann E.W. (1992): Associations of tamarins *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* and Double-toothed Kites *Harpagus bidentatus* in Peruvian Amazonia. - *Folia Primatol.* 59: 51-55.
- Isack H.A., Reyer H.-U. (1989): Honeyguides and honey gatherers: interspecific communication in a symbiotic relationship. - *Science*. 243: 1343-1346.
- King A.J., Cowlshaw G. (2008): Foraging opportunities drive interspecific associations between rock kestrels and desert baboons. - *J. Zool. (London)*. 277: 111-118.
- Kitamura S., Yumoto T., Poonswad P., Suzuki S., Wothandee P. (2008): Rare seed-predating mammals determine seed fate of *Canarium euphyllum*, a large-seeded tree species in a moist evergreen forest, Thailand. - *Ecol. Res.* 23: 169-177.
- Koenig W.D. (1997): Host preferences and behaviour of oxpeckers: co-existence of similar species in a fragmented landscape. - *Evol. Ecol.* 11: 91-104.
- Komar O., Hanks C.K. (2002): Fan-tailed warbler foraging with nine-banded armadillos. - *Wilson Bull.* 114: 526-528.
- Kotagawa S.W., Goodale E. (2004): The composition and spatial organization of mixed-species flocks in a Sri Lankan rainforest. - *Forktail*. 20: 63-70.
- Laman T.C. (1992): Composition of mixed-species foraging flocks in a Bornean rainforest. - *Malayan Nature Journal*. 46: 131-144.
- MacDonald D.W. (1981): Feeding associations between capybaras *Hydrochoerus hydrochaeris* and some bird species. - *Ibis*. 123: 364-366.
- Marcus M.J. (1985): Feeding associations between capybaras and jacanas: a case of interspecific grooming and possibly mutualism. - *Ibis*. 127: 240-243.
- Matsumura S. (2001): Yellow-billed malcohas (*Phaenicophaeus calyborhynchus*) following macaques (*Macaca maurus*) in South Sulawesi, Indonesia. - *J. Tropical Ecology*. 17: 619-623.
- McClure H.E. (1967): The composition of mixed species flocks in lowland and sub-montane forests of Malaya. - *Wilson Bull.* 79: 131-154.
- Mukherjee A. (2000): Adaptiveness of Cattle Egret's (*Bubulcus ibis*) foraging. - *Zoos' Print Journal*. 15: 331-333.
- Murphey R.M., Mariano J.S., Duarte F.A.M. (1985): Behavioral observations in a capybara colony (*Hydrochoerus hydrochaeris*). - *Applied Animal Behaviour Science*. 14: 89-98.
- Paschoal M., Galetti M. (1995): Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southern Brazil. - *Biotropica*. 27: 268-273.
- Patridge L., Ashcroft R. (1976): Mixed-species flocks of birds in hill forest in Ceylon. - *Condor*. 78: 449-453.
- Rainey H.J., Zuberbühler K., Slater P.J.B. (2004a): Hornbills can distinguish between primate alarm calls. - *Proc. R. Soc. Lond. B*. 271: 755-759.
- Rainey, H.J., Zuberbühler K., Slater P.J.B. (2004b): The responses of black-casqued hornbills to predator vocalisations and primate alarm calls. - *Behaviour*. 141: 1263-1277.
- Randler Ch. (2005): Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). - *Ethology*. 112: 411-416.
- Rasa O.A.E. (1983): Dwarf mongoose and hornbill mutualism in the Taru desert, Kenya. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 181-190.
- Robin V.V., Davidar P. (2002): The vertical stratification of birds in mixed species flocks at Parambikulam, India: A comparison between two habitats. - *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 99: 389-399.
- Rodrigues M., Machado C.G., Alvares S.M.R., Galetti M. (1994): Associations of the Black-goggled Tanager *Trichothraups melanops* with flushers. - *Biotropica*. 26: 472-475.
- Schaefera R.R., Faganb J.F. (2006): Commensal foraging by a fan-tailed warbler (*Euthlypis lachrymose*) with a nine-banded armadillo (*Dasybus novemcinctus*) in



- Southwestern Mexico. - Southwestern Naturalist. 51: 560-562.
- Schmidt K.A., Lee E., Ostfeld R.S., Sieving K. (2008): Eastern chipmunks increase their perception of predation risk in response to titmouse alarm calls. - Behav. Ecol. 19: 759-763.
- Seavy N.E., Apodaca Ch.K., Balcomb S.R. (2001): Associations of Crested Guineafowl *Guttera pucherani* and monkeys in Kibale National Park, Uganda. - Ibis. 143: 310-312.
- Seyfarth R. M., Cheney D. L. (1990): The assessment by vervet monkeys of their own and another species' alarm calls. - Anim. Behav. 40: 754-764.
- Sick H. (1997): Ornitologia Brasileira. Rio de Janeiro: Nova Fronteira. 1-836.
- Siegel C.E., Hamilton J.N., Castro N.R. (1989): Observations of the Red-billed Ground-Cuckoo (*Neomorphus pucheranii*) in association with tamarins (*Saguinas*) in Northeastern Amazonian Peru. - Condor. 91: 720-722.
- Silveira L., Jacomo A.T.A., Rodrigues F.H.G., Crawshaw P.G. (1997): Hunting association between the Aplomado Falcon (*Falco femoralis*) and the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) in Emas National Park, central Brazil. - Condor. 99: 201-202.
- Sridhar H. (2005): Patterns in mixed-species flocking of birds in rainforest fragments of the southern Western Ghats. - Dissertation. Rajkot: Wildlife Inst. of India. 1-82.
- Styring A.R., Ickes K. (2001): Interactions between the Greater Racket-tailed Drongo *Dicrurus paradiseus* and woodpeckers in a lowland Malaysian rainforest. - Forktail. 17: 119-120.
- Stott K. (1947): Fairy Bluebird – long-tailed macaque association on Mindanao. - Auk. 64: 130.
- Stott K., Selsor C.J. (1961): Association of trogons and monkeys on Barro Colorado. - Condor. 63: 508.
- Suzuki S., Kitamura S., Kon M., Poonsward P., Chuailua P., Plongmai K., Yumoto T., Noma N., Maruhashi T., Wohandee P. (2006): Foraging activity patterns of frugivorous or omnivorous animals on the forest floor of a tropical seasonal forests in Thailand, with reference to seasonal changes. - Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 54: 177-194.
- Suzuki S., Kitamura S., Kon M., Poonsward P., Chuailua P., Plongmai K., Yumoto T., Noma N., Maruhashi T., Wohandee P. (2007): Fruit visitation patterns of small mammals on the forest floor in a tropical seasonal forest of Thailand. - Tropics. 16: 17-29.
- Terborgh J. (1990): Mixed flocks and polyspecific associations: Costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. - Amer. J. Primatology. 21: 87-100.
- Thiollay J.-M., Jullien M. (1998): Flocking behaviour of foraging birds in a neotropical rain forest and the anti-predator defense hypothesis. - Ibis. 140: 382-394.
- Tomazzoni A.C., Pedó E., Hartz S.M. (2005): Feeding associations between capybaras *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linnaeus) (Mammalia, Hydrochaeridae) and birds in the Lami Biological Reserve, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. - Revista Brasileira de Zoologia. 22: 712-716.
- Vanderhaar J.M., Hwang Y.T. (2003): *Mellivora capensis*. - Mammalian Species. 721: 1-8.
- Willson S.K. (2004): Obligate army-ant-following birds: a study of ecology, spatial movement patterns, and behavior in Amazonian Peru. - Ornithological Monographs. 55: 1-67.

П.В. Квартальнов,
Биологический факультет МГУ,
каф. зоологии позвоночных,
Ленинские горы,
г. Москва, ГСП-1, 119991,
Россия (Russia).

Книжковая полка

**Балацкий Н.Н. Гнезда птиц юга
Западно-Сибирской равнины.
Новосибирск: Наука-Центр, 2009.
131 с.**

Справочник содержит сведения о гнездах и кладках 268 видов птиц, встречающихся в лесостепной и сопредельных ландшафтных зонах от Южного Урала до Салаирского кряжа на юге Западной Сибири. Он включает описания гнезд по единой схеме: местообитания птиц в репродуктивный период, расположение, архитектура и размеры гнезд, календарные сроки размножения и количество яиц в кладке, размеры, форма, окраска и масса яиц, сроки инкубации, характеристика поверхности скорлупы, масса сухой скорлупы яиц в коллекциях. Содержит цветные иллюстрации: 48 таблиц с изображениями яиц и 8 вспомогательных рисунков.

Справочник рассчитан на широкий круг читателей, как профессиональных зоологов, так и любителей природы. Желаящим приобрести книгу следует обращаться к автору по адресу:

kolya@online.nsk.su