

Этология	Беркут	20	Вип. 1-2	2011	127 - 138
----------	--------	----	----------	------	-----------

ЗАГАДКА ЗЕЛЕНОГО ДЯТЛА: КАК ПОЯВЛЯЮТСЯ ГИБРИДЫ С СЕДЫМ?

В.С. Фридман

A riddle of the Green Woodpecker: how appear hybrids with the Grey Woodpecker? - V.S. Friedmann. - Berkut. - 20 (1-2). 2011. - The enigma of *Picus viridis* is the following. In some years we can occasionally observe mixed pairs of *P. viridis* and *P. canus* as well as their hybrids. However all the observed mixed pairs were unsuccessful in reproduction, they were not able to begin it. It is unclear how hybrids generated. We have presented data on the development of courtship in mixed pairs in this article and compared them with conspecific in this article. We have identified ethological mechanisms failures that prevent participants of nonconspecific pairs start egg laing. We consider the workarounds that allow these participants to generate hybrids after the collapse of the pair. [Russian].

Key words: *Picus viridis*, *Picus canus*, hybridization, courtship behaviour, pair formation.

✉ V.S. Friedmann, Laboratory of ecology and nature conservation, biological faculty, Moscow university, Leninskiye gory, 1/12, 119992 Moscow, Russia; e-mail: wolf17@list.ru.

Седой (*Picus canus*) и зеленый (*P. viridis*) дятлы эпизодически гибридизируют друг с другом по всей зоне симпатрии – в Рязанской и Московской областях, в Польше, Бельгии и Германии, в Скандинавии (Südbeck, 1991; Иванчев, 1993, 2005; Фридман, 1993а, 1993б; Senge, 2001; Randler, 2002; Smitz, Dumoulin, 2004; Sikora, 2006; полный обзор случаев – www.bird-hybrids.com). Начиная с конца 1940-х гг. достаточно регулярно отмечали гибридов и отдельно – смешанные пары обоих видов.

Найденные гибриды распадаются на два класса: окрашенные по типу *P. viridis* (и удивительно сходные по окраске с испанской расой *P. v. sharpei*) и окрашенные по типу *P. canus*. Вторые встречаются существенно реже, большинство гибридов самцы (Südbeck, 1991; Blume, Tiefenbach, 1996).

Гибриды, окрашенные по типу зеленого дятла, по наблюдениям в Окском заповеднике в 1987–1989 гг., частично и в последующие годы, регистрируются на одной территории в течении нескольких сезонов подряд, и ухаживают как за самками седого, так и за самками зеленого дятлов. С первыми гибриды образовывали пары и успешно гнездились, выдалбливали дупло и насиживали кладки, яйца в которых, однако, всегда оставались неоплодотворенными. Отсюда был сделан вывод о стерильности гибридов (Иванчев, 1993, 2005).

В том же 1987 г. в северо-западной части Нижней Саксонии, П. Зюдбек наблюдал гибридную самку (окрашенную по типу зеленого дятла с несколько редуцированной лицевой «маской»), на участке седого и у дупла, выстроенного самцом второго вида. «Песня» и барабанная дробь гибрида были отчетливо переходными между обоими видами. Дупло она маркировала на манер зеленого дятла, криком, а не барабанной дробью, сидя в летке или снаружи от входа. Потом она много времени проводила внутри дупла, а кричала и барабанила много меньше (Südbeck, 1991).

Развитие отношений с седым дятлом показывает, что данная самка фактически захватила дупло у него, а не выстроила совместно, образовав пару. Владелец держался поблизости, и с ним самка раз за разом вступала в агонистические взаимодействия, иногда с элементами ухаживания (включая отдельные подставления для копуляции). Однако ни образования пары, ни спариваний не произошло (Südbeck, 1991). Аналогичные наблюдения произведены в Нижней Саксонии Н.-W. Senge (2001).

Вообще, на 1987–1989 гг. (и шире, до 1993 гг.) пришелся пик сообщений о встречах гибридных особей между обоими видами «зеленых» дятлов (Blume, Tiefenbach, 1996). Второй пик встреч – в 2000-е гг. – совпал с некоторым восстановлением



численности зеленого дятла, сильно упавшей ранее, которое происходило с запада на восток (Senge, 2001; Dmoch, 2003; Schmitz, Dumoulin, 2004; Bird, Südbeck, 2004; Sikora 2006; <http://rbcu.ru/forum/forum18/topic2614/>). Смешанные пары отмечаются в те же годы, что и гибридные особи (Ruge, 1966; Фридман, 1993а, 1993б; Randler, 2002). Они состояли из самца зеленого дятла и самки седого, обратное сочетание зафиксировано не было.

Материал и методика

Данные по смешанным парам получены в ходе мониторинговых исследований динамики седого и зеленого дятлов в Подмоскowie в 1984–2007 гг.; их методы и результаты опубликованы ранее (Фридман, 2009).

Результаты и обсуждение

В 1989–1998 гг. во время подъема численности седого дятла в Подмоскowie, его активного расселения в новые районы, в первую очередь в местообитания зеленого дятла, при подселении «передовых» особей первого вида к поселениям второго удалось зафиксировать 38 попыток образования смешанных пар между этими видами, причем только 6 – после 1993 г. Почти половина из них (17) безрезультатны с самого начала – после первых попыток к сближению вторая птица реагировала агрессией или уходом, чем пресекались последующие попытки.

В 21 случаях взаимоотношения самца зеленого дятла и самки седого (именно в таком сочетании, обратной комбинации не зафиксировано) продвинулись дальше – птицы проявляли интерес друг к другу, и периодически слетались для токования. В тех 16 случаях из 21, когда рядом были активно токующие конспецифичные особи, члены смешанной пары также отвечали на их токование, и тем не менее сохраняли связь друг с другом (и в 7 случаях сохра-

нили до периода постройки гнезда и копуляций).

Так продолжалось в течение 9–14 дней, после которых 12 подобных «пар» распались. Причиной везде была слишком высокая вероятность ответа агрессией или уходом на попытки сближения со стороны одного из партнеров (что срывало текущее токование и затрудняло последующее сближение птиц с брачными демонстрациями). Ни в одном случае распад смешанной «пары» нельзя было приписать токованию конспецификов, когда те обитали поблизости: в следующие 10–15 дней оба бывших партнера держались поодиночке и активно кричали, как это делают холостые особи. В конспецифических парах обоих видов, контролируемых нами в сходных местообитаниях в те же и следующие годы, подобные «сбои» сходили на нет уже в первые 2–3 дня сближения партнеров. После этого, собственно, пару можно считать образованной и вступившей в следующий этап консолидации, включая поиски подходящего места для гнезда (Фридман, 1993а, 1993б).

Однако в 9 случаях образование смешанной пары действительно произошло. Птицы вступили в стадию консолидации (в семи случаях из девяти – на фоне активного токования особей своего вида, к тому же первоначально вызывавшего отклик у членов смешанной пары). На стадии консолидации члены смешанной пары вполне устойчивы к токованию конспецификов, когда те присутствовали в пределах досягаемости (до полной индифферентности к середине – концу апреля) и вполне сравнимы с членами конспецифических пар по резистентности к токованию «третьих» особей. Если ранее самец и самка из пары перемещались и кормились независимо друг от друга, то теперь большую часть времени они держатся вместе, при кормлении вне зоны взаимной видимости поддерживают вокальный контакт. Как и в обычных парах, на этапе консолидации синхронизованность поведения самца и



самки в смешанных парах растет, что проявляется в увеличении вероятности подлета и последующего токования в ответ на призыв партнера, хотя и остается ниже, чем в первых. Птицы совместно ищут место для гнезда, строят его и спариваются в процессе постройки (Фридман, 1993а, 1993б).

Следовательно, образование смешанных пар происходит со значительными нарушениями, которые вызваны «сбоями» в восприятии и отреагировании демонстраций, опосредующих сближение брачных партнеров. В то же время «влечение» птиц разных видов друг к другу – уровень брачного возбуждения, направленный на партнера – остается отнюдь не сниженным (табл. 1 А–Б). Если оценивать последнее уровнем брачной активности (демонстративной, вокальной и у седого дятла – барабанной), адресованной другому члену смешанной пары, или всплеском собственной брачной активности в ответ на ее периодический подъем у партнера, то в смешанных парах оно в среднем выше, чем в конспецифических.

«Всплески» брачной активности (крики, перелеты, сближения с демонстрациями, барабанная дробь) в смешанных парах происходят в целом чаще и выражены интенсивней, чем в конспецифических, особенно в условиях, когда птицы не видят друг друга, и выше способность каждого «всплеска» вызывать однотипный «подъем» брачной активности партнера. Но поскольку синхронизованность поведения птиц существенно ниже, это реже заканчивается эффективным привлечением партнера в определенное место участка для последующего токования. Сами токования также менее успешны: срываются «всплесками» агрессии или уходом одной из особей, реже повторяются через сопоставимые промежутки времени, чаще разделены длинными перерывами, поэтому не объединены в серии, в отличие от токований в конспецифической паре (табл. 1).

Однако брачное возбуждение птиц оставалось высоким и только усиливалось

после разлетов, вызванных «сбоями» брачной коммуникации. После неуспешного токования обе особи начинали «петь», перемещаться с брачными криками между разными песенными постами на своей территории и т.д. Напротив, неуспех токования в конспецифических парах ни разу не вызвал таких «всплесков» брачной активности: их наличие в смешанных парах явно свидетельствует о недостаточной брачной мотивации партнеров (в том числе недостаточной стимуляцией ответных сближений самки демонстрациями самца).

Причина такой неуспешности лежит на поверхности – при близком взаимодействии партнеров начинаются сильные нарушения гомологии сигналов, особенно визуальных демонстраций, связанных с ухаживанием и угрозой. Так, восьмеркообразные «вращения» головой у самца зеленого дятла выступают признаком высокого уровня возбуждения, связанного с присутствием потенциального брачного партнера, но самкой седого воспринимаются как сигналы угрозы. И наоборот, вертикальное качание корпусом при встрече потенциальных партнеров у самцов и самок зеленого дятла связано со стремлением к бегству и готовностью к уходу от взаимодействия, если партнер вдруг проявит агрессию. Седыми дятлами соответствующий сигнал воспринимается как ухаживательный, побуждающий к более тесному сближению с брачными демонстрациями, что ухудшает ситуацию еще больше (Фридман, 1993а, 1993б).

Другое несоответствие «семантики» демонстраций, также ведущее к «сбоям» ухаживаний, состоит в следующем. Наиболее эффективная брачная демонстрация седого дятла – «сгорбленная поза» («сгорбленность» облика птицы возникает из-за опускания клюва книзу при изогнутой шее и сильно взъерошенных перьев спины). Она выражает максимум сексуального возбуждения, появляется при наиболее тесном сближении партнеров, «ожидаемая» реакция на нее – принятие аналогичной позы и еще более тесное сближение, вплоть



Таблица 1

Сравнение характеристик, отражающих уровень возбуждения (1), синхронизованность поведения (2, 4, 6, 7) и эффективность коммуникации (3, 5) в смешанных парах *P. viridis* × *P. canus* (А) и конспецифических парах обоих видов (Б1–2) на этапах сближения потенциальных партнеров и после образования пары, на стадии консолидации, до начала гнездостроения в конце апреля (а/б)

Characteristics that reflect level of excitation of partners (1), behavioral synchronization (2, 4, 6, 7), communicational efficiency (3, 5) for mixed pairs (A) and conspecific pairs (Б1–2) of *P. viridis* and *P. canus*. The stage of approaching potential partners and the stage after the formation of pair, when consolidation is going on, prior to nest building in late April (a/b)

0	А (n = 21/9)	Б1 (n = 70/70), <i>P. viridis</i>	Б2 (n=34/34), <i>P. canus</i>	H (виды) df = 2
1	1,76 ± 0,19 / 1,24 ± 0,22 n = 43/61	1,28 ± 0,17 / 1,05 ± 0,02 n = 71/79	0,41 ± 0,04 / 0,73 ± 0,04 n = 105/114	6,46 *
2	0,20 ± 0,024 / 0,53 ± 0,06 n = 46/47	0,26 ± 0,02 / 0,79 ± 0,03 n = 88/88	0,18 ± 0,02 / 0,86 ± 0,02 n = 117/110	9,61 **
3	0,35 ± 0,05 / 0,68 ± 0,14 n = 55/65	0,29 ± 0,03 / 0,98 ± 0,03 n = 94/90	0,24 ± 0,02 / 1,00 ± 0,03 n = 118/127	10,36 **
4	0,06 ± 0,01 / 0,43 ± 0,08 n = 52	0,13 ± 0,02 / 0,75 ± 0,04 n = 82	0,08 ± 0,01 / 0,82 ± 0,02 n = 124	9,28 **
5	0,32 ± 0,02 / 0,57 ± 0,12 n = 49/70	0,40 ± 0,06 / 0,82 ± 0,02 n = 75/93	0,31 ± 0,03 / 0,85 ± 0,02 n = 128/129	13,9 ***
6	0,14 ± 0,01 / 0,47 ± 0,11 n = 61/84	0,18 ± 0,07 / 0,81 ± 0,04 n = 79/95	0,14 ± 0,02 / 0,86 ± 0,04 n = 114/128	15,44 ***
7	0,25 ± 0,02 / 0,60 ± 0,11 n = 47/56	0,34 ± 0,06 / 0,94 ± 0,04 n = 88/100	0,27 ± 0,08 / 0,93 ± 0,02 n = 110/125	13,78 **
Н (а/б) df=1	2,75	8,43 **	9,68 **	

Обозначения. Сравнимые параметры токовой активности самца и самки в парах А–Б: 1 – интенсивность; 2 – завершенность; 3 – успешность (обратная ей величина – риск срыва взаимодействия агрессией или уходом одной из особей); 4 – повторяемость (вероятность повторения взаимодействия через определенный отрезок времени, в результате чего последовательные взаимодействия одного дня или дней собраны в серии; обратная величина – взаимодействия отделены друг от друга паузой неопределенной продолжительности, серий нет); 5 – последствие (вероятность начала следующих взаимодействий с более эффективных демонстраций и, вообще, с большего уровня возбуждения, чем предыдущих, наличие «повышательного эффекта» прошлых токований); 6 – синхронизованность перемещений с призывами к токованию у самца и самки (вероятность подлета и начала ухаживания после «среднестатистической» подачи брачного крика); 7 – синхронизованность актов обмена демонстрациями при сближении и взаимном преследовании самца и самки на деревьях. Н – критерий Краскелл-Уоллеса, оценка влияния факторов «чистые» пары / «смешанные» и «а/б» на групповые средние в таблице. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.



до приглашения к копуляции. У зеленого дятла, однако, это агрессивный релизер, часто появляющийся в соответствующих взаимодействиях самцов, конкурирующих за самку, и его «назначение» – удерживать противника на расстоянии. Соответственно, предъявление таких поз останавливало ухаживание, приводило к всплескам смещений и переадресованной активности («ложное долбление» и «ложный сон» у той особи, что инициировала сближение), и могло даже вызвать срыв копуляции – самец садился на спину самке, затем начинал перебирать перья крыла и в конце концов слетал.

Следующий тип нарушений коммуникации в смешанных парах связан с существ-

венными различиями в «уровне эмоциональности» образующих ее видов. У зеленого дятла он намного выше, чем у седого: например, при передаче однотипных сообщений интенсивность сигналов в единицу времени у первого вида в несколько раз повышена по сравнению со вторым, так же как уровень возбуждения во время передачи, регистрируемый по несигнальным элементам поведения (ненаправленная локомоторная активность, смещения и переадресации).

Седой дятел издает брачный крик с чуть приоткрытым клювом, зеленый – с раскрытым полностью, и сама подача крика существенно более интенсивна у второго вида. Издавая брачный крик в присутствии

Symbols. Characteristics of courtship activity that we have compared for male and female in pairs A–B: 1 – intensity; 2 – completeness; 3 – successfulness (reciprocal – the risk that the interaction will be disrupted with individual's aggression or going away); 4 – recurrence (The probability of recurrence after a certain interval of the time. As a result, sequential interactions of one or more days will be collected in a series. In the opposite case, the interactions will be separated from each other by a pause of indefinite duration, the series will not be); 5 – aftereffect (the probability that next interactions will begin with more effective demonstrations and generally start from a higher level of excitation, upward effect of previous courtship); 6 – synchronization of movements and calls for courtship for male and female (the probability of the approaching and the beginning of courtship after typical call for courtship); 7 – synchronization of demonstrations exchange acts during the approaching and mutual pursuit of male and female in the trees. N – criterion Kraskell-Wallace, estimation of factors «nonconspecific pairs vs conspecific pairs» and «a/b» influence on the group average.

Примечание. К сожалению, не удалось сколько-нибудь продолжительно хронометрировать поведение 20 «короткоживущих» смешанных пар, распавшихся вскоре после образования. Не исключено, что взаимодействия в них отличались от таковых в смешанных парах, сохранявшихся дольше. Везде N – число пар под долговременным наблюдением, n – объем выборки независимых предъявлений демонстраций, попыток копуляции и иных актов сближения партнеров, использованных для анализа. Из нее исключались взаимодействия, где временные лакуны (когда птиц наблюдать не удавалось из-за перемещения или скрытости ветками) составляли > 25%, и хронометражи которых были оборваны, т.е. исход взаимодействий неясен. Подавляющее большинство смешанных пар отмечено лишь в 1989–1998 гг., в период широкой экспансии седых дятлов в традиционную область обитания зеленого дятла в Московской области, за чем следовало резкое падение численности второго вида. Далее между видами рода *Picus* в Подмоскowie установилась строгая аллобиотопия. При обитании седых и зеленых дятлов в одной местности, так что токующие особи могли видеть и слышать неконспецификов, виды строго придерживались разных местообитаний, и смешанные пары не отмечались. Гибридизация этих видов в Германии и Бельгии также происходила на почве экспансии ареала седого дятла и его появления в биотопах зеленого (Фридман, 2009).



партнера, седые дятлы принимают весьма экстравагантную позу: клюв поднят вверх под прямым углом, перья горла распушены, а все оперение тела, наоборот, прижато. У самцов зеленого дятла это вызывало остановку и всплеск смещенных реакций (у данного вида брачный крик не связан с какой-то позой).

Далее, брачные демонстрации зеленого дятла всегда «смешаны» с элементами, обычными в агрессивных взаимодействиях, однако выражающими не агрессию, а высокий уровень возбуждения особи в обеих ситуациях. Иными словами, они являются не агонистическими сигналами, а признаками высокого эмоционального напряжения, равно присущего взаимодействиям того и другого типа.

Это, например, противостояние, когда птицы, встав друг против друга (в агонистических взаимодействиях – противники друг против друга), вытягивают шеи с клювами вверх и вперед под углом 45–90° и застывают в такой позе на время от секунды до 10–20 с, в особо напряженных ситуациях до минуты. Или, например, раскрытие хвоста и его демонстрация партнеру (когда хвост скособочивают и поводят им из стороны в сторону, как веером). У седого дятла она отмечена только эпизодически в наиболее напряженных конфликтах.

Далее, вращательные движения головой (описывание «восьмерки»), семантика которых у зеленого и седого дятлов существенно различна, у первого вида производятся с гораздо большей интенсивностью (1,3 качания/сек. и 0,2 качания/сек.), амплитудой и экспрессией, чем у второго.

Подобные телодвижения седых дятлов просто пугают. Если брачные демонстрации партнера (точнее, если его телодвижения интерпретируются как «брачные демонстрации», в отличие от «оборонительных» или от «фона», образованного актами локomoции, смещенной активностью, или иными реакциями несигнального характера) вызывают сближение партнеров, а агонистические – ответные демонстрации

или акты прямой агрессии, то здесь у седых дятлов появляются оборонительные реакции, сходные с возникающими в ответ на опасность нападения хищника. Птицы отступают, припадают к ветке с некоторым поворотом головы и осматриваниями, часто одновременно прячутся за ствол, что останавливает взаимные преследования и сближения с демонстрациями, составляющих основную часть ухаживания в паре. «Пауза», прерывающая ухаживания, длится в среднем 4–7 мин., а в 1/5 части случаев взаимодействие срывается вовсе из-за ухода и слета седых дятлов; связь этого с «избыточно интенсивными» реакциями зеленого представляется очевидной (Фридман, 1993а, 1993б).

У «менее эмоционального» седого дятла ухаживание обычно свободно от чисто эмоциональных реакций, появляющихся лишь в случае, когда птица интенсивно демонстрирует, но сигналы не производят нужный эффект. Вообще, вследствие «меньшей эмоциональности» и более высоких порогов отклика собственным возбуждением реципиента на возбуждение партнера (по механизму стимуляции подобного подобным – Гольцман, 1983), в период образования и консолидации пар седой дятел намного чувствительнее зеленого к предъявлению элементов, ситуационно (а тем более «семантически») связанных с агрессией. Они вызывают оборонительное поведение и уход уже при существенно меньшей интенсивности появления и/или меньшей экспрессивности самих реакций (Фридман, 1993а, 1993б).

Прочие «сбои» распознавания и отреагирования демонстраций партнера в смешанных парах (обусловленные значительной дивергенцией сигнальных репертуаров обоих видов со следующими отсюда нарушениями гомологии собственно сигнальных репертуаров, и, шире, расхождением организации всей системы демонстративного поведения), описаны в других наших работах (Фридман, 1993а, 1993б). Иными словами, «нужная» степень интенсивности



и успешности копуляций партнеров в консpezifической паре определяется синхронизованностью поведения обоих в период консолидации, в первую очередь поведения при сближениях и взаимных преследованиях с ухаживательными демонстрациями во время собственно токования.

Синхронизованность связана с адекватной реакцией партнеров на сигналы друг друга, позволяющей переходить ко все более тесному сближению при все меньшей необходимости предварительного демонстрирования, вплоть до прямого телесного контакта (копуляции), чем преодолевается мотивационный конфликт между сексуальными и агонистическими побуждениями в пользу развития первых и ослабления вторых. И наоборот: низкая интенсивность и неуспешность копуляций в смешанных парах, легкость прерывания ухаживаний, предшествующих копуляции, имеют причиной несоответствия сигнальных систем и, шире, несоответствия репертуара демонстраций «родительских» видов, которые были описаны выше. Они снижают синхронизованность поведения партнеров и их способность устойчиво увеличивать этот ключевой параметр по ходу образования и консолидации пары. Последняя происходит намного медленней и останавливается на существенно более низком уровне, видимо, недостаточном для начала яйцекладки (табл. 1–2). Поэтому меньший успех брачных взаимодействий в смешанных парах по сравнению с консpezifическими у разных видов дятлов оказывается функцией степени различий между наборами видовых демонстраций, особенно теми из них, которые являются агонистическими и брачными сигналами.

Действительно, анализ всей выборки сближений самцов зеленого дятла с самкой седого для ухаживания и (в перспективе) образования пары, показал, что примерно половина сближений мимолетны. Такого рода «пары» распались после нескольких последовательных попыток сближения самца и самки с брачными демонстрациями,

прерывавшихся агрессивней или уходом. Но даже эти мимолетные «пары» распались вследствие внутренних причин, связанных с нарушением гомологии сигнальных систем близких видов.

Если они просуществовали до стадии консолидации, токование соседних пар или холостых особей практически не влияло их устойчивость. Однако 3 из 9 таких пар распались на следующем «критическом этапе» процесса – не сумев перейти к строительству гнезда или даже выбрать подходящее место для него. Причины в целом оказываются теми же самыми – «сбои» в распознавании и отреагировании демонстраций партнера (связь с которым сформировалась и остается устойчивой) срывает прогрессирующее сближение партнеров с брачными демонстрациями, стимулирующие эффекты которого координируют их активность и укрепляют брачную связь.

Те 6 прослеженных нами пар, где последнее все-таки произошло, «доживают» до завершения строительства гнезда, производят копуляции, но не могут перейти к яйцекладке. Выстроенное дупло неизменно оставалось пустым; копуляции в смешанных парах происходили в несколько раз реже, и были существенно менее успешны, чем в парах консpezifических. Также реже происходили сближения с целью копуляции: несмотря на то, что им всегда предшествовал продолжительный и не всегда удачный обмен демонстрациями, был существенно выше процент неуспешных копуляций, сорванных разлетом обеих птиц (табл. 2).

Далее, в консpezifических парах благодаря успешности предшествующих сближений партнеров с обменом демонстрациями (которые в смешанных раз за разом срываются) к моменту завершения строительства дупла и спаривания происходят уже без долгого предварительного обмена демонстрациями. В этот период сближения партнеров уже мимолетны, спаривания почти не предваряются продолжительным обменом демонстрациями,



Таблица 2

Сравнение организованности взаимного ухаживания партнеров, их сближений для спаривания в смешанных *P. viridis* × *P. canus* (А) и конспецифических парах обоих видов (Б1–2) на заключительных стадиях консолидации пары перед переходом к яйцекладке. The degree of orderliness for courtship and for approach for mating in mixed (А) and conspecific (Б1–2) pairs of *P. viridis* and *P. canus*. The final stages of consolidation of the pair before proceeding to lay eggs

	А (n = 6)	Б1 (n = 32), <i>P. viridis</i>	Б2 (n = 19), <i>P. canus</i>	Н (виды)
I. 1	1,36 ± 0,24 n = 56	0,76 ± 0,03 n = 63	0,44 ± 0,02 n = 80	7,00 *
2	0,51 ± 0,11 n = 41	0,88 ± 0,04 n = 48	0,95 ± 0,06 n = 82	11,3 **
3	0,62 ± 0,12 n = 52	0,96 ± 0,04 n = 52	1,00 ± 0,04 n = 77	9,52 **
4	0,54 ± 0,08 n = 46	0,87 ± 0,05 n = 47	0,93 ± 0,07 n = 74	10,65 **
5	0,59 ± 0,11 n = 55	0,89 ± 0,05 n = 60	0,95 ± 0,08 n = 76	8,39 *
II. 6	0,7 ± 0,1 n = 50	3,5 ± 1,4 n = 71	2,1 ± 0,1 n = 86	9,86 **
7	9,3 ± 1,9 n=49	40,9 ± 2,9 n = 58	68,1 ± 2,0 n = 90	14,16 ***
8	77,2 ± 16,2 n = 47	35,4 ± 2,5 n = 65	15,6 ± 0,6 n = 78	13,88 ***

Обозначения. I – сближения и преследования с обменом демонстрациями при ухаживании; II – спаривания, являющиеся завершением обмена демонстрациями при сближениях или происходящие спонтанно, без предшествующего ухаживания (обычно около гнездового дупла). Сравнимые характеристики поведения: 1–5 – см. табл. 1; различия в успешности копуляций: 6 – среднее число попыток копуляций на 1 сближение, 7 – процент завершенных копуляций, 8 – риск срыва сближений партнеров и попыток спаривания «всплесками» страха и агрессии одного из них (включая попытки, прекратившиеся вследствие разлета птиц), % случаев прерывания. Прочие обозначения см. табл. 1

Примечание. Процент полностью успешных копуляций (точно включающих в себя контакт клоак) выявить не удалось из-за плохой видимости в подавляющем большинстве случаев.

Symbols. I – Approaching and prosecution with exchange of demonstrations in courtship; II – copulation as a result of demonstration exchange or spontaneous (without courtship, usually near the nest hollow). Characteristics of behavior: 1–5 – see Table 1, 6 – the mean number of copulation attempts per one approaching, 7 – the percentage of completed copulations, 8 – risk that approaching and attempts to mating will be failed with burst of fear or aggression of one partner (including attempts, which ceased as a result of pair throwout), the percentage of the interrupted interactions.

Notes. The percentage of all successful copulations (with cloacal contact) could not be determined due to poor visibility.



но копуляции интенсивны и часты (табл. 2). Они обычно происходят, когда партнер выходит из готового или еще строящегося дупла, организованы в серии из 2–3 спариваний подряд или с незначительным перерывом. Это обеспечивает эффективное оплодотворение и скорейшее начало кладки после того, как дупло изготовлено полностью.

В смешанных парах, наоборот, птицы взаимодействуют друг с другом вяло и как бы нехотя. Сближения и спаривания редки и часто завершаются ничем (табл. 2), при сопоставимом уровне «песенной активности», демонстраций вхолостую, следований за партнером и других показателей уровня сексуального возбуждения птиц. Данные таблицы 2 показывают заметно меньшую скоординированность взаимодействия самца и самки в непосредственной близости друг от друга, – как в процессе обмена демонстрациями между птицами, стоящими напротив друга, так и при сближениях во взаимных преследованиях на стволах и ветвях деревьев, в полетах – погонях и в спариваниях (табл. 2).

Соответственно, в конспецифических парах обоих видов на одно мимолетное сближение приходится несколько успешных копуляций, вероятность срыва которых близка к нулю. В смешанных парах сближения продолжительные и постепенные даже по завершению постройки дупла, на одно сближение приходится лишь одна копуляция, с высоким риском срыва и разлета партнеров (табл. 2). Видимо, за неуспех размножения ответственна именно недостаточная интенсивность спариваний в смешанных парах в критический период после завершения гнездостроения, поскольку способность конспецифических пар «выйти» на режим интенсивных, частых и успешных копуляций к моменту завершения строительства гнезда или сразу после него – главный «продукт» эффективной брачной коммуникации в предшествующий период.

Для разных видов птиц, воробьиных и

неворобьиных, показана необходимость постоянных частых спариваний самца и самки перед переходом к яйцекладке для успешного оплодотворения и максимизации числа откладываемых яиц. В случаях, когда это специально исследовали, отдельных копуляций для оплодотворения было недостаточно. Для полной реализации репродуктивных потенциалов самца и самки пара должна в течение 7–10 дней поддерживать высокую интенсивность успешных спариваний с минимальным риском срыва процесса, чтобы откладка яиц вообще состоялась и число яиц в кладке было сопоставимо с популяционной средней. При недостаточной интенсивности копуляций пары не размножались в этом сезоне или откладывали 1–3 яйца, что существенно меньше средней кладки соответствующих видов (Eens et al., 1994; Adkins-Regan, 1995; Birkhead et al., 1996; Vilarroel et al., 1998; Arroyo, 1999; Zollner, 2001; Török et al., 2003).

Следовательно, при анализе гибридизации зеленого и седого дятлов наблюдается парадокс, пока остающийся неразрешенным. С одной стороны, все 6 смешанных пар, прошедших этап консолидации строили дупла, спаривались, но жизнеспособных яиц так и не отложили. Пять из них вообще не начали яйцекладку, и держались у пустого дупла, шестая (отслеживалась весной 1991 г. в модельном поселении G, см. рис. 1 в работе Фридман, 2009) отложила минимум 2 яйца 12.05, оказавшиеся неоплодотворенными.

Дальше все 6 смешанных пар распались в течение месяца (мая). В четырех случаях это происходило как бы само собой, в двух – инициировалось появлением холостой и активно токующей самки зеленого дятла на территории пары в начале мая. В ситуации, когда гнездо выстроено, а копуляции редки и малоэффективны, самец из смешанной пары устанавливал с ней контакт сразу после распада последней. Распад смешанной пары происходил тремя разными путями:



1) самец и самка держались поодиночке примерно в километре от прежнего дупла, уже не поддерживая каких-то контактов друг с другом, и обе особи продолжали токовать (3 случая);

2) самец оставался у дупла и держался довольно скрытно, всплески брачной активности наблюдались лишь время от времени, самка же исчезала бесследно (2);

3) обе особи оставались у дупла, где-то до середины мая, практически не обращая внимания друг на друга, они не проявляли каких-либо признаков брачной активности (1 пара, именно та, которой удалось начать яйцекладку).

Аналогичный распад смешанных пар, бывших год наблюдением, отмечен и другими авторами (Ruge, 1966). Следовательно, все попытки размножения смешанных пар *P. viridis* × *P. canus*, образование и токование которых удалось наблюдать, оказывались безуспешными.

Возникает естественный вопрос – откуда же берутся многочисленные гибриды, относящиеся к двум разным фенотипическим классам, тем более что они наблюдаются чаще смешанных пар, и в более широком спектре регионов? Причем в ряде случаев гибриды встречаются в те же годы, когда отмечали смешанные пары, и в тех же местностях.

Фактически это требует предположить «обходные пути», позволяющие бывшим членам смешанной пары (как мы видели, сохраняющим высокий уровень возбуждения и продолжающим токовать после разрыва связи с прежним партнером) как-то гибридизировать с другой особью «чужого» вида еще раз уже после распада смешанной пары – в мае – начале июня. Чужой вид выбирается, видимо, в силу предпочтения, закрепленного токованием в предыдущие месяцы при уровне возбуждения, превышающем таковой у конспецифических пар (табл. 1).

Относительно «обходных механизмов» сейчас высказаны две гипотезы, одна моя, другая П. Зюдбека (1991). Обе они

объясняют отсутствие причинной связи между долговременными связями самца и самки разных видов в смешанной паре и гибридизацией, предполагая спаривание с кратковременным партнером второго вида, но различаются предположением о конкретном механизме процесса.

Гипотеза Зюдбека основана на наблюдениях за самкой седого дятла, соседней с птицами, о которых шла речь выше. Она не сумела привлечь конспецифического партнера, и концентрировала свою активность у гнездового дупла зеленого дятла, залезала в леток, реагировала на крики *P. viridis* и т.п. Вполне возможно, что она будет «насилственно» покрыта самцом зеленого дятла, как это бывает при внебрачных копуляциях, и отложит минимум 1 яйцо в дупло, принадлежащее паре *P. viridis*. Последние и выкармливают вылупившуюся гибридную особь (Südbeck, 1991).

Я предполагаю, что спаривания, «дающие гибридов», происходят в середине – конце мая. «Неуспешные» смешанные пары в тот момент уже распадутся, но их члены сохранят прежний высокий уровень брачной активности и прежние предпочтения «чужаков». Естественно предположить их готовность к сближению и спариванию с «проходящими» особями второго вида; последние, не найдя территории и/или партнера, перемещаются очень широко и долго сохраняют повышенный уровень брачной активности. Последнее особенно свойственно зеленому дятлу: особи, не сумевшие привлечь партнера на занятую территорию, оставляют ее и интенсивно перемещаются без снижения уровня брачной активности. Фактически они кочуют, задерживаясь в отдельных местах на несколько дней (Blume, Tiefenbach, 1996).

В этом случае спаривание может происходить без предварительного обмена брачными демонстрациями, в том режиме «насильственного спаривания», каким характеризуются внебрачные копуляции певчих птиц (Birkhead, Møller, 1998; Gowaty, Buschhaus, 1998). Соответственно, оно



будет результативнее, чем в смешанных парах в апреле. Поскольку члены бывшей смешанной пары остаются привязаны к собственным территориям, то участник подобных спариваний скорее всего держится около гнездового дупла, выдолбленного в период существования смешанной пары или построенного заново.

Надо сказать, что у дятлов выдалбливание дупла – одно из проявлений высокой брачной активности, а не следствие образования пары, поэтому отмечается и у холостых, но токующих птиц, пытающихся привлечь партнера существенно позже обычных сроков начала размножения (Blume, Tiefenbach, 1996). Важно подчеркнуть, в этом случае гнездостроение происходит в крайне сжатые сроки, до 1 дня, почему и выдалбливание дупел подобными птицами более чем вероятно.

Дальше яйца откладываются бродячей особью в это дупло, насиживание и выкармливание птенцов бывший член смешанной пары производит в одиночку. Соответственно, появляются гибридные птенцы двух типов, выкармливаемые самкой седого дятла или самцом зеленого, в зависимости от того, к какому виду относится территориальная особь из бывшей смешанной пары, а к какому – проходящая птица.

Отсюда понятны и два типа окраски гибридов, и то, что ни один из цитированных исследователей не фиксировал гибриды и смешанные пары одновременно, в одной серии наблюдений – все авторы отмечали или первое, или второе. Гипотеза Зюдбека предполагает гибридизацию обоих видов помимо образования смешанных пар, через посредство таких явлений, как внебрачные копуляции, гнездовой паразитизм и (возможно) межвидовое помощничество. Последнее наблюдается в случае, если самка седого дятла примет участие в выкармливании гибридных птенцов в гнезде зеленого. Такое помощничество одиночных самок седых дятлов у гнезда своего вида было описано в Нижней Саксонии (Südbeck, Meinecke, 1992) – также как откладка

самкой седого дятла яиц в гнездо зеленого (Blume, Tiefenbach, 1996).

Выбор в пользу того или другого объяснения, помимо прямых наблюдений гибридизации, может делаться на основе находок выводков с гибридными птенцами. В первом случае в выводке будут лишь гибридные птенцы, числом не более 2–3, а скорее 1 (больше один родитель не выкормит), во втором – выводок из конспецифических птенцов будет включать 1–2 гибридных.

ЛИТЕРАТУРА

- Гольцман М.Е. (1983): Принцип стимуляции «подобного подобным» и его роль в регуляции поведения. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конфер. по поведению животных. М.: Наука. 61-64.
- Иванчев В.П. (1993): Случай межвидовой гибридизации дятлов рода *Picus*. Новые сведения о гнездовании гибрида седого (*Picus canus*) и зеленого (*Picus viridis*) дятлов в Окском заповеднике. - Межвидовая гибридизация и проблемы вида у позвоночных. Тр. НИ ЗМ МГУ. 197-203.
- Иванчев В.П. (2005): Зеленый дятел. - Птицы России и сопредельных регионов. Совообразные – Дятлообразные. М.: КМК. 298-306.
- Фридман В.С. (1993а): Механизмы коммуникации в парах, образованных различными видами дятлов: действие этологических препятствий к скрещиванию. - Журн. общ. биол. 54 (3): 294-310.
- Фридман В.С. (1993б): Наблюдения за образованием смешанной пары зеленого (*Picus viridis* L.) и седого (*Picus canus* Gm.) дятлов. - Межвидовая гибридизация и проблемы вида у позвоночных. Тр. НИ ЗМ МГУ. 183-196.
- Фридман В.С. (2009): Взаимодействие популяций зеленого и седого дятлов в Подмосковье: сопряженные изменения численности и ареала в 1984–2007 гг. - Беркут. 18 (1-2): 77-125.
- Adkins-Regan E. (1995): Predictors of fertilization in the Japanese quail, *Coturnix japonica*. - Animal Behav. 50 (5): 1405-1415.
- Arroyo B.E. (1999): Copulatory behavior of semi-colonial Montagu's Harriers. - Condor. 101 (2): 340-346.
- Bird D., Südbeck P. (2004): Erster Nachweis eines Grünspecht × Grauspecht Hybriden *Picus viridis* × *P. canus* in Sachsen-Anhalt. - Orn. Jahresberichte Mus. Heineanum. 22: 1-3.
- Birkhead T.R., Cunningham E.J.A., Cheng K.M. (1996): The insemination window provides a distorted view of sperm competition in birds. - Proc. Roy. Soc. London. B. 263 (1374): 1187-1192.
- Birkhead T.R., Møller A.P. (1998): Sexual selection and sperm competition in birds. Academic Press. 1-873.



- Blume D., Tefenbach J. (1996): Schwarzspecht, Grauspecht, Grünspecht. - Die Neue Brehm-Bücherei. 300: 3-103.
- Dmoch A. (2003): Record of a hybrid between Grey-headed Woodpecker *Picus canus* and Green Woodpecker *P. viridis* in Poland. - Not. Orn. 44 (4): 273-275.
- Eens M., Pinxten R., Verheyen R. (1994): Sex as a female mate guarding strategy in the polygynous European Starling. - J. Orn. 135 (3): 120.
- Gowaty P.A., Buschhaus N. (1998): Ultimate Causation of Aggressive and Forced Copulation in Birds: Female Resistance, the CODE Hypothesis, and Social Monogamy. - Amer. Zool. 38 (1): 207-225
- Randler C. (2002): Avian hybridization, mixed pairing and female choice. - Animal Behav. 63 (1): 103-119.
- Ruge K. (1966): Mischpaar von Grünspecht und Grauspecht. - J. Orn. 107: 357
- Schmitz L., Dumoulin R. (2004): Hybridation des Pics vert et cendré (*Picus viridis*, *P. canus*) en Belgique. - Aves. 41 (1-2): 91-106.
- Senge H.-W. (2001): Woodpeckers in southern Lower Saxony. Screen shots from a video. - Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht. 48: 155-156.
- Sikora A. (2006): Numbers and distribution of the Grey-headed Woodpecker *Picus canus* in the Elbląg Plateau and its expansion in Varmia and Masuria. - Not. Orn. 47 (1): 32-42.
- Südbeck P. (1991): Ein neuer Bastard zwischen Grün- und Grauspecht (*Picus viridis*, *P. canus*). - Ökol. Vögel. 13: 89-110.
- Südbeck P., Meinecke H. (1992): Grauspecht-Weibchen *Picus canus* als Helfer an der Bruthöhle. - J. Orn. 132: 443-446
- Török J., Gábor M., László Zs., Barna J. (2003): Repeated inseminations required for natural fertility in a wild bird population. - Proc. Roy. Soc. London. B. 270 (1515): 641-647.
- Villarroel M.R., Bird D.M., Kuhnlein U. (1998): Copulatory behaviour and paternity in the American kestrel: the adaptive significance of frequent copulations. - Animal Behav. 56: 289-299.
- Zollner Th. (2001): Das Kopulationsverhalten von Kiebitzen (*Vanellus vanellus*) im Verlauf der Brutsaison. - J. Orn. 142 (2): 144-155.

В.С. Фридман,

Биологический факультет МГУ,
лаб. экологии и охраны природы,
Ленинские горы, 1, стр. 12,
г. Москва, ГСП-2, 119992,
Россия (Russia).

Замітки	Беркут	20	Вип. 1-2	2011	138
---------	--------	----	----------	------	-----

ОБ ОХОТЕ ВОРОНОВ НА КОРОСТЕЛЯ В КРЫМУ

About prey of Ravens on Corn Crake in the Crimea. - V.N. Kucherenko, S.Yu. Kostin. - Berkut. 20 (1-2). 2011. - We observed this unusual event on the Ay-Petri mountain on 5.09.2011. Two Ravens pursued a Corn Crake in flight and one of them caught the prey. [Russian].

Проводя изучение видимых миграций птиц на г. Ай-Петри, 5.09.2011 г. мы наблюдали случай необычной охоты двух воронов (*Corvus corax*). На высоте около 100 м от земли они преследовали коростеля (*Crex crex*). Через 50 м полета ближайший к коростелю ворон начал резко снижаться. В то же время вторая птица ускорила и через несколько секунд настигла добычу, схватила двумя лапами и опустила с ней на землю.

Наблюдая за поведением воронов, можно предположить, что подобные случаи – здесь не редкость: яйла Ай-Петри – известное место концентрации пролетных коростелей перед броском через Черное море. После восхода солнца, когда на траве еще лежит утренняя роса и оперение птиц мокрое, вороны пролетают низко над луговинами, вероятно, таким способом выпугивая затаившихся птиц.

В.Н. Кучеренко, С.Ю. Костин

В.Н. Кучеренко,
ул. Куйбышева, д. 22, кв. 85,
г. Симферополь, 95034,
Украина (Ukraine).
E-mail: v.kuch@mail.ru.