

ISSN 1727-0200

Беркут

Український
орнітологічний журнал
Ukrainian Journal of Ornithology



Том 17

2008

Випуск 1–2

Над випуском працювали:

відповідальні редактори — В.М. Грищенко, І.В. Скільський
відповідальні секретарі — Є.Д. Яблоновська-Грищенко, Л.І. Мелешук
комп'ютерний макет — В.М. Грищенко, Є.Д. Яблоновська-Грищенко
видання та розповсюдження — І.В. Скільський

обкладинка – самка плоскодзьобого плавунця (*Phalaropus fulicarius*), 9.06.2008 р.,
Молочний лиман, фото В.М. Грищенка

Адреса: Скільський І.В.
а/с 532,
58001, м. Чернівці,
Україна

Address: I.V. Skilsky
P.O. Box 532
58001, Chernivtsi
Ukraine

e-mail: aetos@narod.ru
<http://aetos.narod.ru/>

Edited by V.N. Grishchenko & I.V. Skilsky

Редакційна рада:

Editorial board:

В.П. Белік, проф., д.б.н., м. Ростов-на-Дону.
А.А. Бокотей, к.б.н., м. Львів.
М.Н. Гаврилюк, доц., к.б.н., м. Черкаси.
І.М. Горбань, доц., к.б.н., м. Львів.
В.М. Грищенко, к.б.н., Канівський
природний заповідник.
А.І. Гузій, проф., д.с.-г.н., м. Житомир.
М.Л. Клестов, к.б.н., м. Київ.
В.М. Константинов, проф., д.б.н., м. Москва.
В.А. Костюшин, к.б.н., м. Київ.
О.І. Кошелев, проф., д.б.н., м. Мелітополь.
О.Є. Луговой, доц., к.б.н., м. Ужгород.
І.В. Марисова, проф., к.б.н., м. Ніжин.
Д.Н. Нанкінов, проф., д.б.н., м. Софія.
І.В. Скільський, к.б.н., м. Чернівці.
В. Тіде, др., м. Кельн.
Г.В. Фесенко, м. Київ.

V.P. Belik, Prof., Dr., Rostov-on-Don.
A.A. Bokotey, Dr., Lviv.
M.N. Gavrilyuk, Dr., Cherkasy.
I.M. Gorban, Dr., Lviv.
V.N. Grishchenko, Dr., Kaniv Nature
Reserve.
A.I. Guziy, Prof., Dr., Zhitomir.
N.L. Klestov, Dr., Kyiv.
V.N. Konstantinov, Prof., Dr., Moscow.
V.A. Kostyushin, Dr., Kyiv.
A.I. Koshelev, Prof., Dr., Melitopol.
A.E. Lugovoy, Dr., Uzhgorod.
I.V. Marisova, Prof., Dr., Nizhyn.
D.N. Nankinoy, Prof., Dr., Sofia.
I.V. Skilsky, Dr., Chernivtsi.
W. Thiede, Dr., Köln.
G.V. Fesenko, Kyiv.

Підтримка журналу:

Support of the journal:

М.Н. Гаврилюк, Черкаси

The journal is included into Thomson Scientific Master Journal List

Засновники та видавці — І.В. Скільський і В.М. Грищенко
Реєстраційне свідоцтво Чц 116 від 26.12.1994 р.

К ВОПРОСУ ОБ ОРНИТОГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАЙОНИРОВАНИИ ПЕРМСКОГО ПРИКАМЬЯ

Д.В. Наумкин

About the ornithogeographic zoning of Perm Prikamye (Russia). - D.V. Naumkin. - *Berkut*. 17 (1-2). 2008. - For Perm region the detailed zoogeographic zoning was carried out for the first time by E.M. Vorontsov (1949). It was used by N.N. Danilov (1960) for ornithogeographic zoning of Ural. He has delimited the Kungur-Krasnoufimsk Plot of Ural-Oka District of Central European Subprovince of Transitional (Forest-Steppe) Province. Its present borders are discussed using actual data on distribution of birds. [Russian].

Key words: zoogeography, Ural, Kama river, border, distribution.

Address: D.V. Naumkin, the Nature Reserve Basegi, Lenin str. 100, Gremyachinsk, Perm region, 618276, Russia; e-mail: zapbasegi@rambler.ru.

Зоогеографическое районирование территорий, несмотря на неоднозначные оценки и критику, остается признанным методом фаунистических исследований (Портенко, 1965). Орнитогеографическое районирование в этом плане – не исключение, тем более, что у истоков отечественной зоогеографии наземных позвоночных стояли выдающиеся орнитологи – Н.А. Северцов, М.А. Мензбир, П.П. Сушкин, Б.К. Штегман, Л.А. Портенко. Произведенное ими орнитогеографическое районирование Урала с выделением орнитогеографических районов крупного ранга (области, подобласти, провинции, подпровинции, округа) сохранилось в своих основах до настоящего времени. Выделение более мелких районов низшего ранга (участков) и наши дни представляется во многом затруднительным по причинам недостаточной орнитологической изученности Урала (Данилов, 1984; Рябцев, 2001а).

Для территории Пермского края дробное зоогеографическое деление впервые провел профессор Е.М. Воронцов (1949). Выделенные им фаунистические районы (Верхнекамский, Камско-Вишерский и Пермско-Карагайский) были без изменений приняты Н.Н. Даниловым (1960) в статье, посвященной орнитогеографическому районированию Урала, в качестве участков.

Что касается четвертого района, выделенного Е.М. Воронцовым (Кунгурского, или Южного), то Н.Н. Данилов вполне обоснованно объединил его с юго-западной частью Свердловской области (Красноуфимской лесостепью) в единый Кунгурско-Красноуфимский участок Урало-Окского округа Центрально-Европейской подпровинции Переходной (Лесостепной) провинции, подчеркнув ландшафтное единство и своеобразие, отличающее эти территории от соседних (Данилов, 1960). Если северные и восточные границы Кунгурско-Красноуфимского участка в трактовке Н.Н. Данилова и сейчас выглядят вполне обоснованными, то этого нельзя сказать о его южных и особенно западных границах. В настоящем сообщении мы попытаемся охарактеризовать их, основываясь на современных данных о распространении птиц в южной части Пермского края.

Кунгурский, или Южный фаунистический район, выделенный Е.М. Воронцовым, отнюдь не является единым с точки зрения ландшафтного и, особенно, геоботанического районирования. Его западную часть занимают хвойно-широколиственные и широколиственно-хвойные леса с высоким участием неморальных элементов, в то время как восточную – островная Кунгурская лесостепь, весьма сходная с



Красноуфимской лесостепью. Эти геоботанические районы (или округа) обычно выделяются ботаниками примерно в одинаковых границах (Данилова, 1958; Горчаковский и др., 1994; Овеснов, 1997). Столь же неоднородны и климатические условия этой территории. Буйская равнина, западные и северные склоны Тулвинской возвышенности находятся в зоне самого теплого климата Прикамья, тогда как Кунгурская лесостепь по своим климатическим условиям мало отличается от южной тайги. В переходной полосе между восточными склонами Тулвинской возвышенности и отрогами Сылвенского кряжа расположена зона абсолютных минимумов температур, отмеченных в Прикамье (Симкин, 1974). Густота речной сети на юго-западе и юго-востоке района резко различна: в пределах Тулвинской возвышенности она максимальна, а в междуречье рек Сылвы и Ирени поверхностные водотоки нередко отсутствуют вообще, что связано с интенсивной закарстованностью территории Кунгурской лесостепи. Подобные резкие различия природных условий не могут не отражаться на распределении животных. Так, например, при герпето-географическом районировании Пермской области (Юшков, Воронов, 1994) выделяют юго-запад и юго-восток области в отдельные районы.

Основанием для проведения западной орнитогеографической границы Кунгурско-Красноуфимского участка вдоль западных склонов Тулвинской возвышенности и Воткинского водохранилища может служить распространение таких видов, как кедровка (*Nucifraga caryocatactes*), кукушка (*Perisoreus infaustus*), пестрый дрозд (*Zoothera dauma*). Граница гнездовых ареалов кедровки и кукушки проходит по юго-восточным районам Пермского края (Рябицев, 2001б); добытые под г. Кунгуром летние и осенние экземпляры имеются в коллекции Кунгурского музея. Очевидно, западнее встречаются лишь кочующие птицы. Гнездование пестрого дрозда С.Л. Ушков (1927) и Е.М. Воронцов (1949) указывают для окрестностей г.

Перми. Его встречи в гнездовое время, помимо северных и северо-восточных горных районов, ограничиваются территориями Добрянского, Пермского, Чусовского, Кисертского и Уинского районов (Шураков, Шкарин, 1989; колл. Чусовского музея (экз. добыт в 2001 г.)), т.е. центральной и юго-восточной частью Пермского Прикамья. В настоящее время для юго-запада края не отмечены встречи урагуса (*Uragus sibiricus*), тогда как в юго-восточной части он регулярно зимует и даже встречается в гнездовой период (Наумкин и др., 2004; Шураков, 2004). С другой стороны, в 2002 г. на Воткинском водохранилище впервые для Пермского Прикамья обнаружен пастушок (*Rallus aquaticus*) (Казаков и др., 2003), гнездящийся западнее. Малый погоныш (*Porzana parva*) известен на гнездовании под г. Ижевском (Меньшиков, Пятак, 2001б), восточнее пока не найден. Гнездовой ареал золотистой шурки (*Merops apiaster*) захватывает Удмуртию, но не распространяется в Пермский край (лишь в 2003 г. в Ординском районе была обнаружена гнездовая колония (Лапушкин и др., 2003)). Лесной жаворонок (*Lullula arborea*) также не доходит в своем распространении до юго-восточного Прикамья.

Для выделяемого Н.Н. Даниловым (1960) Уфимского участка, расположенного южнее и охватывающего широколиственные леса и зональную лесостепь центральной Башкирии, орнитологическое обоснование северной границы в настоящее время явно устарело. Приведенные им в качестве примеров обыкновенная лазоревка (*Parus caeruleus*), болотная камышевка (*Acrocephalus palustris*) и пеночка-трещотка (*Phylloscopus sibilatrix*), которые «не идут в Кунгурско-Красноуфимский участок» (Данилов, 1960), сейчас встречаются и гнездятся на его территории. Для обоснования современной орнитогеографической границы между Кунгурско-Красноуфимским и Уфимским участками можно привлечь распространение других видов, которые, по современным данным, отсутствуют



севернее. Например, о малой выпи (*Ichothyrychus minutus*), встречавшейся ранее в Кишертском районе и даже под Пермью (Ушков, 1924; Воронцов, 1949), в последние десятилетия нет никакой информации из Пермского края, но известны места гнездования в Удмуртии (Меньшиков, Пятак, 2001а, б) и в южных районах Башкирии (Торгашов, 2003). Пока нет в Кунгурско-Красноуфимском участке кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*), удода (*Upupa epops*), из воробьиных – по-видимому, черноголовой гаички (*Parus palustris*). Мородунка (*Xenus cinereus*), лесная завирушка (*Prunella modularis*), обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea*) и белокрылый клест (*Loxia leucoptera*) не проникают в Уфимский участок с севера (Рябицев, 2001б).

Таким образом, Кунгурско-Красноуфимский участок Урало-Окского округа Центрально-Европейской подпровинции Переходной провинции – это территория, расположенная на стыке северной Башкирии, юго-восточной части Пермского края и юго-западной части Свердловской области, охватывающая бассейны средней и нижней Сылвы, верхней и средней Уфы, рек Ай, Юрюзань и Быстрый Танып. Западную границу участка в пределах Пермского края целесообразно, на наш взгляд, проводить по Тулвинской возвышенности, Воткинскому водохранилищу и бассейну р. Танып в его верхнем и среднем течении, либо несколько западнее. Для орнитофауны Кунгурско-Красноуфимского участка характерно, в первую очередь, максимальное число степных и лесостепных птиц средиземноморского и монгольского фаунистических типов, составляющих 11,5% ее видового состава, а также «недостаток» водоплавающих и околоводных видов, характерных для долины р. Камы и камских водохранилищ, расположенных севернее и западнее.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Е.М. (1949): Птицы Камского Приуралья (Молотовской области). Горький: Изд-во Горьк. ун-та. 1-113.
- Горчаковский П.Л., Шурова Е.А., Князев М.С. и др. (1994): Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука. 1-525.
- Данилов Н.Н. (1960): Орнитогеографическое районирование Урала. - Зап. Уральск. филиала Географ. об-ва СССР. Свердловск. 1 (3): 123-132.
- Данилов Н.Н. (1984): Состояние орнитологических исследований на Урале. - Отражение достижений орнитол. науки в учебном процессе средних школ и вузов и народном хозяйстве. Пермь. 4-5.
- Данилова М.М. (1958): Геоботанические районы Пермской области. - Докл. IV Всеур. совещ. по физико-географ. и экономико-географ. районир. Урала. Пермь. 1: 1-5.
- Казаков В.П., Лапушкин В.А., Фишер С.В., Шепель А.И. (2003): Краткие заметки по орнитофауне Пермской области за 2002–2003 гг. - Мат-лы к распротр. птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 108-109.
- Лапушкин В.А., Казаков В.П., Фишер С.В., Шепель А.И. (2003): О гнездовании сплошки и золотистой шурки в Пермской области. - Мат-лы к распротр. птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 136-137.
- Меньшиков А.Г., Пятак Л.П. (2001а): Ключевые орнитологические территории международного значения в Удмуртской республике. - Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. М.: Союз охраны птиц России. 3: 114-125.
- Меньшиков А.Г., Пятак Л.П. (2001б): Региональные ключевые орнитологические территории в Удмуртии. - Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. М.: Союз охраны птиц России. 3: 77-79.
- Наумкин Д.В., Фуфаева А.А., Чуприянов С.В. (2004): О зимних встречах некоторых птиц в городе Кунгуре (Пермская область). - Мат-лы к распротр. птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 111-112.
- Овеснов С.А. (1997): Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та. 1-252.
- Портенко Л.А. (1965): Орнитогеографическое районирование территории СССР. - Фаунистика и экология животных. М.-Л.: Наука. 61-66. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 35).
- Рябицев В.К. (2001а): Авифаунистические исследования на Урале, в Приуралье и Западной Сибири за последнюю четверть века и взгляд на будущее. - Мат-лы к распротр. птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 4-12.
- Рябицев В.К. (2001б): Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та. 1-608.
- Симкин Г.Н. (1974): Биогеоценозы таежного леса (на примере Пермской области). М.: МГУ. 1-174.
- Торгашов О.А. (2003): Интересные встречи птиц в Мелеузовском районе Башкортостана. - Мат-лы к распротр. птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 241-242.



- Ушков С.Л. (1924): О редких в Пермском крае за-
летах птиц. - Пермский краеведческий сборник.
Пермь. 1: 57.
- Ушков С.Л. (1927): Список птиц Пермского округа
Уральской области. - Бюлл. МОИП. Отд. биол.
36 (1-2): 68-116.
- Шураков А.И., Шкарин В.С. (1989): Мухоловковые. -
Животный мир Прикамья. Пермь: Пермск. книжн.
изд-во. 115-123.
- Шураков С.А. (2004): Встречи длиннохвостой чече-
вицы в Кишертском районе Прикамья. - Регио-
нальный компонент в преподавании биологии,
валеологии и химии. Пермь. 3: 59-60.
- Юшков Р.А., Воронов Г.А. (1994): Амфибии и репти-
лии Пермской области. Предварительный кадастр.
Пермь: Изд-во Пермск. ун-та. 1-158.

Д.В. Наумкин,
Государственный природный
заповедник «Басеги»,
ул. Ленина, 100, г. Гремячинск,
Пермский край, 618276,
Россия (Russia).

Замітки	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	4
---------	--------	----	----------	------	---

НОВАЯ НАХОДКА КРАСНОЗОБОЙ КАЗАРКИ В СУМСКОЙ ОБЛАСТИ

A new record of Red-breasted Goose in Sumy region. - V.M. Savostyan, I.R. Merzlikin. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - A bird dead obviously by a Goshawk was found near the village of Oleshnya in southern part of the region. [Russian].

Для Сумской области Н.П. Кныш (2000) указывает случаи встреч и добывания охотниками краснозобых казарок (*Rufibrenta ruficollis*) в декабре 1986 г. и 31.03. 1996 г. Все они происходили в Шосткинском р-не непосредственно в пойме р. Десна или же в ее бассейне.

Нами краснозобая казарка найдена в бассейне р. Ворскла на юге области. 1.11. 2008 г. в 12³⁰ на одном из огородах с. Олешня Ахтырского р-на был обнаружен свежий труп краснозобой казарки. Птица лежала на спине. Кожа на шее со стороны спины вместе с перьями была сорвана. Перья на брюхе выщипаны, брюхо расклевано, и из отверстия в 7 см частично были вытянуты внутренности.

Не вызывает сомнений, что добыта она была пернатым хищником, а именно ястребом-тетеревятником (*Accipiter gentilis*). На это указывает характер обращения с добычей, а так же тот факт, что за неделю до находки краснозобой казарки и после этого

случая на соседних подворьях тетеревятником были добыты несколько домашних куриц, и одна из них была «разделана» им таким же образом.

Очевидно, ястреб добыл казарку рано утром, когда та покидала озерцо, расположенное приблизительно в 650 м от огорода в пойме р. Олешня (приток р. Ворскла), где она останавливалась на ночевку. А люди, вышедшие из дома в светлых сумерках, спугнули хищника с его добычи.

Промеры краснозобой казарки (мм): хвост – 55, размах крыльев – 1200, клюв – 65, цевка – 70, длина – 580.

Следует отметить, что список жертв ястреба-тетеревятника включает достаточно большое число кормовых объектов, однако краснозобая казарка до сих пор в его рационе не отмечалась (Зубаровский, 1977).

ЛИТЕРАТУРА

- Кныш М.П. (2000): Встречи краснозобой казарки в Сумском Подесенье. - Беркут. 9 (1-2): 128.
- Зубаровский В.М. (1977): Хижи птахи. - Фауна України. Птахи. Київ: Наукова думка. 5 (2): 1-332.

В.М. Савостьян, И.Р. Мерзликин

И.Р. Мерзликин,
пр. Лушпы 20/1, кв. 45,
г. Сумы, 40034,
Украина (Ukraine).

НОВІ ДАНІ ПРО РІДКІСНИХ ТА МАЛОВИВЧЕНИХ ПТАХІВ ПІВНІЧНОЇ УКРАЇНИ

В.М. Грищенко, Є.Д. Яблоновська-Грищенко

New data about rare and insufficiently known birds of northern Ukraine. - V.N. Grishchenko, E.D. Yablonovska-Grishchenko. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - Data about 24 species collected in 2004-2008 are presented. The most interesting discovery is probable breeding at least 2-3 pairs of the Spoonbill in a mixed colony of herons on a pond in upper part of Horyn river near the village of Borshchivka (Ternopil region, 49.54 N, 25.57 E). [Ukrainian].

Key words: fauna, rare species, distribution, breeding, vagrant.

Address: V.N. Grishchenko, Kaniv Nature Reserve, 19000 Kaniv, Ukraine; e-mail: vgrishchenko@mail.ru.

У статті наводяться дані, зібрані у північних областях і північних районах деяких центральних та західних областей України протягом 2004–2008 рр.

Великий баклан (*Phalacrocorax carbo*). 15.07.2007 р. близько 20 молодих і дорослих бакланів спостерігалися на ставку між селами Прибережне і Дерганівка Ружинського району Житомирської області.

22.06.2008 р. молодий птах відмічений на ставку біля с. Острожани Жашківського району Черкаської області.

14–15.07.2008 р. 5 бакланів трималися у верхній частині ставка біля с. Борщівка Лановецького району Тернопільської області.

Чорний лелека (*Ciconia nigra*). 18.05.2004 р. спостерігався в лісі біля с. Рачки Чуднівського району Житомирської області. За даними працівників лісового господарства, пара тут гніздиться.

19.05.2004 р. спостерігався на узліссі на північний захід від м. Полонне Хмельницької області.

27.07.2004 р. – чорний лелека відмічений над луками р. Сейм біля с. Прилужжя Конотопського району Сумської області, 1.05.2007 р. 3 птахи трималися неподалік від цього місця – біля с. Новомутин. Гніздування чорного лелеки відоме на лісових болотах південніше Новомутина (Грищенко, 2002).

5.05.2007 р. було знайдене гніздо у заболоченому вільшанику вздовж р. Івотки західніше с. Неплюєве Ямпільського району Сумської області (51.59 N, 33.53 E). Гніздо збудоване на дубі в розгалуженні основ-

них гілок на висоті близько 12 м. Лелека насиджував кладку.

6.07.2007 р. і 9.07.2008 р. поодинокі птахи спостерігалися в околицях і над с. Сувід Вишгородського району Київської області.

16.07.2007 р. спостерігався над узліссям і невеликим ставком біля с. Іванківці Козятинського району Вінницької області.

1.09.2007 р. О.Д. Петриченко спостерігав 3 дорослих птахів над полем на схід від с. Степанці Канівського району Черкаської області.

7.05.2008 р. спостерігався над р. Трубіж біля с. Гайшин Переяслав-Хмельницького району Київської області.

13.07.2008 р. відмічений біля с. Сошки Володимирецького району Рівненської області.

13–14.07.2008 р. чорні лелеки регулярно спостерігалися над заплавою р. Стир між смт Колки і с. Куликовичі Маневського району Волинської області. У навколишніх лісах можливе гніздування принаймні 1–2 пар.

Косар (*Platalea leucorodia*). У 2008 р. виявлене поселення на ставку у верхів'ях Горині між селами Борсуки і Борщівка Лановецького району Тернопільської області. Вечором 14.07 біля с. Борсуки спостерігався косар, який летів над ставком за греблю вниз по течії річки. Наступного дня виявилось, що мова йде не про заліт, а ймовірно гніздування. У першій половині дня протягом кількох годин ми проводили спостереження на березі у верхній частині ставка біля с. Борщівка. Вранці зустріли ко-



Фото 1. Косар на ставку біля с. Борщівка. Тернопільська обл. 15.07.2008 р.

Тут і далі фото В.М. Грищенка.
Photo 1. A Spoonbill in Ternopil region.

сара, який тримався на мілководді на березі (фото 1). На краю заростей очерету і рогозу у верхів'ї ставка була невелика полівидова колонія чапель. У ній гніздилося принаймні 10–20 пар великої білої (*Egretta alba*) та по кілька пар сірої (*Ardea cinerea*) і рудої (*A. purpurea*). Птахи регулярно прилітали до колонії і вилітали звідти, тобто годували пташенят. На краю заростей сиділи троє дорослих пташенят сірої чаплі. Чисельність колонії може бути дещо вищою, оскільки до середини липня частина птахів могла її вже покинути. Туди ж регулярно прилітали і два косарі (в одного з птахів було трохи брудніше оперення). За їжею вони літали весь час над ставком вниз по течії Горині. Пізніше знизу з'явилися 3 косарі і полетіли за ставком вверх по Горині. Згодом два з них повернулися, один сів у колонію, другий попрямував далі. Тобто мова може йти про гніздування принаймні 2–3 пар у полівидовій колонії чапель.

В Україні косар гніздиться у пониззях Дунаю та Дністра і на півночі Криму

(Лисенко, 1994), залітні птахи можуть зустрічатися практично на всій території.

Протягом останніх десятиліть в Європі відбувається розселення косара, він почав гніздитися у Чехії, Словаччині, Італії, Франції (Osieck, Voslamber, 1997), Бельгії (Spanoghe, 2008). Поступове зростання чисельності спостерігається в Угорщині (Végyvári et al., 2006).

Цілком можливо, що подібні процеси розселення відбуваються і в західних областях України. Інше ймовірне місце гніздування косара виявлене на Івано-Франківщині: на одному з риборозплідних ставків на території Галицького національного природного парку протягом гніздового періоду 2007 р. у полівидовій колонії чапельових постійно перебували дві пари (Бучко, 2008).

Раніше косар гніздився на Закарпатті (Грабар, 1997).

Лебідь-шипун (*Cygnus olor*). 14–15.07.2008 р. велике скупчення лебедів спостерігалось на ставку у верхів'ях Горині між селами Борсуки і Борщівка Лановецького району Тернопільської області. Тут трималося близько 300 особин. Крім того, у верхній частині ставу, відділений дамбою, відмічені три виводки, по 6 пташенят у кожному.

Лебідь-кликун (*C. cygnus*). Протягом останніх років став звичайним зимуючим видом на середньому Дніпрі, що, очевидно, пов'язано з ростом чисельності і розселенням. У Липівському заказнику на Кременчуцькому водосховищі біля Черкас у зимові місяці спостерігаються скупчення до кількох сотень особин (Гаврилюк и др., 2007). У 2008 р. лебідь-кликун вперше відмічений на зимівлі у Канівському Придніпров'ї, де раніше зустрічався лише на прольоті. 23.01 5 дорослих лебедів трималися на Дніпрі біля садиби Канівського заповідника, потім ці птахи відпочивали на березі о. Шелестів.

Сіра гуска (*Anser anser*). 22.06.2008 р. виводок з 2 дорослих птахів і 5 пташенят виявлений на ставку біля с. Соколівка Жашківського району Черкаської області.



14.07.2008 р. згряя близько 40 особин спостерігалася над с. Снігурівка Лановецького району Тернопільської області. Птахи летіли на південний захід від ставка поблизу с. Передмирка. 15.07 доросла гуска відмічена біля краю заростей очерету і рогозу у верхній частині ставка біля с. Борщівка. Можливо, там були й пташенята, але вони не впливали з заростей.

Середній крохаль (*Mergus serrator*). 20 і 28.08.2008 р. однорічний самець (скоріше всього один і той же птах) тримався на березі водосховища біля Канівської ГЕС (фото 2).

Осоїд (*Pernis apivorus*). 6.05.2007 р. токуючий птах спостерігався над долиною р. Івотки північніше с. Орлівка Ямпільського району Сумської області.

21.06.2008 р. осоїд відмічений на узліссі біля с. Сніжки Ставищенського району Київської області.

Орлан-білохвіст (*Haliaeetus albicilla*). 21.06.2008 р. дорослий птах спостерігався біля ставка на північний захід від с. Острожани Жашківського району Черкаської області. На цьому ж ставку дорослий орлан відмічений нами 3.08.2006 р. (Грищенко, Яблоновська-Грищенко, 2006).

Степовий канюк (*Buteo rufinus*). Степові канюки регулярно зустрічаються поблизу сіл Шандра – Тулинці – Пії – Грушів – Потапці – Бересняги на межі Миронівського району Київської області і Канівського району Черкаської області. У степовій балці біля с. Тулинці було виявлене гніздо (Грищенко, 2003). Загалом тут можливе гніздування принаймні 3–5 пар.

14.09.2007 р. степовий канюк спостерігався між селами Вел. Прицьки і Кадомка Кагарлицького району Київської області.

6.06.2008 р. відмічений північніше с. Іркліїв Чернобаївського району Черкаської області.

Орел-карлик (*Hieraetus pennatus*). 2.05.2007 р. птах світлої морфи відмічений над луками біля с. Мутин Кролевецького району Сумської області.

Малий підорлик (*Aquila pomarina*). 21.05.2004 р. спостерігався над заплавою Горині біля с. Могиляни Острозького району Рівненської області.

21.07.2007 р. спостерігався на луках біля с. Мутин Кролевецького району Сумської області.

Зміїд (*Circaetus gallicus*). 20.07.2007 р. спостерігався над заплавою Сейму біля с. Прилужжя Конотопського району Сумської області.

Польовий лунь (*Circus cyaneus*). Ранньою весною йде досить інтенсивний проліт на схід долиною р. Сейм у Сумській області. Птахи летять низько над луками, поєднуючи міграцію з полюванням, поодинокі, рідше групами по 2–3 ос. В околицях с. Мутин Кролевецького району 25.03.2005 р. спостерігалися самець і 2 самки, 29–31.03.2006 р. загалом було обліковано 4 самці і 10 самок.

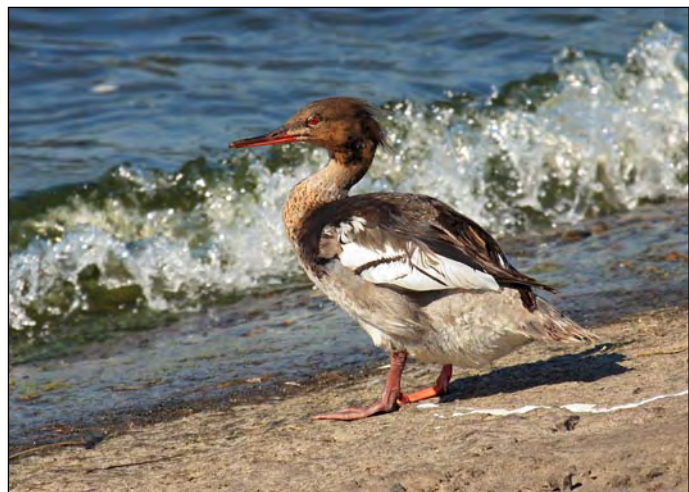


Фото 2. Молодий самець середнього крохалю. Околиці м. Канева, Черкаська обл. 20.08.2008 р.

Photo 2. A young male of the Red-breasted Merganser.



25.10.2007 р. на луках біля Мутина спостерігався самець.

Сірий журавель (*Grus grus*). За даними працівників лісового господарства, журавлі гніздяться в лісі біля с. Рачки Чуднівського району Житомирської області.

28.04.2005 р. 2 птахи годувалися на заболочених луках між селами Мутин і Червоний Ранок Кролевецького району Сумської області. Тут же над болотами біля Мутина 21.07.2007 р. спостерігалися 6 птахів. Вони вилетіли перекликаючись з чагарників на болоті і попрямували на луки біля Червоного Ранку. 29.03.2006 р. 4 птахи спостерігалися на луках біля с. Новомутин Конотопського району Сумської області. Птахи згодом полетіли в ліс південніше Новомутина, де було чути перекличку ще кількох журавлів. Журавлі гніздяться на лісових болотах в ур. Мутинський бір (Грищенко, 1999а), можливе гніздування і на болотах у заплаві Сейму біля Мутина.

8.05.2005 р. поодинокі журавлі спостерігалися на болотах у кількох місцях між селами Печі Борзнянського і Крути Ніжинського району Чернігівської області.

5–6.05.2007 р. парні крики журавлів відмічалися на болотах вздовж р. Івотки між смт Свеса і с. Неплюєве Ямпільського району Сумської області.



Фото 3. Відпочиваючі кулики-довгоноги. Канівський заповідник, Черкаська обл. 3.06.2008 р.
Photo 3. Resting Black-winged Stilts.

Кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*). 30.04–2.05.2007 р. пара спостерігалася на р. Сейм біля с. Мутин Кролевецького району Сумської області. Птахи трималися поблизу від місця, де було знайдено гніздо у 2002 р. (Грищенко, 2002). Згодом, 21.07, тут відмічена пара дорослих птахів і один молодий. Це другий випадок успішного гніздування куликів-сорок біля Мутина.

Кулик-довгоніг (*Himantopus himantopus*). 3.06.2008 р. 3 птахи трималися на піщаних косах біля островів Собачий і Круглик на Дніпрі південніше Канева (фото 3). Це друга реєстрація довгоногів на Канівщині протягом останніх десятиліть: 21.04.1999 р. 4 особини спостерігалися в заплаві р. Рось поблизу від с. Хутір-Хмільна Канівського району Черкаської області (Грищенко, 1999б).

Лежень (*Burhinus oediconemus*). Вночі 24.07.2008 р. відмічений крик птаха, який пролітав над Пслем біля с. Баранівка Шишацького району Полтавської області.

Поручайник (*Tringa sragantilis*). 1.05.2007 р. 3 птахи годувалися разом з великими (*T. nebularia*) і болотяними (*T. glareola*) коловодниками на мулистих обмілинах р. Сейм біля с. Мутин Кролевецького району Сумської області.

27.04.2007 р. 2 птахи відмічені на хвилерізі біля Канівської ГЕС.

Великий кроншнеп (*Numenius arquata*). 30.04–1.05.2007 р. два птахи трималися на луках р. Сейм біля с. Мутин Кролевецького району Сумської області.

28.06.2008 р. один птах пролітав над заплавою Десни біля с. Золотинка Чернігівського району Чернігівської області.

15.07.2008. пролітав над ставком біля с. Борщівка Лановецького району Тернопільської області.

Дупель (*Gallinago media*). 29.04.2005 р. один



птах спостерігався на луках р. Сейм біля с. Мутин Кролевецького району Сумської області.

Вальдшнеп (*Scolopax rusticola*). 29.06.2008 р. у вечірніх сутінках тяга вальдшнепа відмічена на узліссі вздовж р. Рванець північніше с. Жадове Семенівського району Чернігівської області.

Жовтоногий мартин (*Larus cachinnans*). 16.07.2007 р. спостерігалася міграція над ставком між селами Прибережне і Дерганівка Ружинського району Житомирської області. Дві зграї молодих птахів з 18 і 15 особин вранці пролетіли в західному напрямку. Поодинокі молоді й дорослі мартини спостерігалися й на ставку.

Як показують результати кільцювання, значна частина жовтоногих мартинів дніпровської популяції після вильоту пташенят мігрує на захід – від Польщі та Прибалтики до Англії. Шляхи міграції залишаються поки що до кінця не з'ясованими. Один з імовірних варіантів – переліт уверх по Дніпру і далі на захід долиною Прип'яті, про що свідчать знахідки закульцьованих у Каневі мартинів на півдні Білорусі (Grishchenko, 2003). Але спостереження перелітних зграй жовтоногих мартинів на водоймах Центральної України говорить, що частина птахів з колоній на середньому Дніпрі може летіти прямо на захід до басейну Вісли, використовуючи для відпочинку та годівлі численні ставки та водосховища.

22.06.2008 р. виявлена колонія чисельністю близько 20–30 пар на ставку біля с. Соколівка Жашківського району Черкаської області.

14–15.07.2008 р. 5 дорослих птахів спостерігалися у верхній частині ставка біля с. Борщівка Лановецького району Тернопільської області. Вони займалися клептопаразитизмом, щоправда без особливого успіху. Мартини трималися біля полівидової колонії чапель (див. вище) і нападали на підлітаючих великих білих чапель, намагалися примусити їх відригнути здобич. Атакували й пташенят сірої чаплі, що сиділи на краю заростей.

Зелений вівчарик (*Phylloscopus trochiloides*). Співаючий самець відмічений 28.06.2008 р. у сосновому лісі неподалік від автомагістралі північніше с. Красне Чернігівського району Чернігівської області.

ЛІТЕРАТУРА

- Бучко В.В. (2008): Оцінка стану орнітокомплексів у контексті збереження біорізноманіття (на прикладі Галицького НПП). - Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. біологія. 23: 26-32.
- Гаврилюк М. Н., Домашевский С. В., Грищенко В. Н. (2007): Особенности зимовки птиц в 2006–2007 гг. в районе Кременчугского водохранилища. - Биология XXI ст.: теория, практика, викладання: Мат-ли міжнар. наук. конф. (1–4 квітня 2007 р., м. Черкаси – м. Канів). К.: Фітосоціоцентр. 429–431.
- Грбар А. (1997): Птицы Подкарпатской Руси (Avifauna Carpathorossica). - Беркут. 6 (1-2): 91-102.
- Грищенко В.М. (1999а): Рідкісні види птахів Мутинського заказника та його околиць (Сумська область). - Заповідна справа в Україні на межі тисячоліть. Канів. 110-111.
- Грищенко В.М. (1999б): Зустріч ходуличників на Канівщині. - Беркут. 8 (1): 117.
- Грищенко В.Н. (2002): Матеріали по орнітофауні Сумського Посейм'я. - Авіфауна України. 2: 1-8.
- Грищенко В.Н. (2003): Новые находки редких видов птиц на юге Киевской области. - Беркут. 12 (1-2): 13.
- Грищенко В.М., Яблоновська-Грищенко С.Д. (2006): Авіфауністичні знахідки у західній і центральній Черкащині у серпні 2006 р. - Авіфауна України. 3: 46-48.
- Лисенко В.І. (1994): Колпця. - Червона книга України. Київ: Укр. енциклопедія. 309.
- Grishchenko V. (2003): Migrations of yellow-legged gull *Larus cachinnans* ringed in the middle Dnieper area, Ukraine. - 4th Confer. of Europ. Ornithol. Union. Chemnitz, Germany 16–21 August 2003. Abstract Volume. Vogelwarte. 42 (1-2): 144.
- Osieck E., Voslamber B. (1997): Spoonbill. - The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. T.&A.D. Poyser, London. 60-61.
- Spanoghe G. (2008): Spoonbills in Verrebroek, Belgium 2008, the only Belgian colony! - Intern. Spoonbill Working Group Newsletter. 6: 19-24.
- Végyvári Z., Fenyvesi L., Kapocsi I., Kovács G., Lelkes A., Pellinger A., Pigniczki C., Szilágyi A., Szinai P., Vasas A. (2006): Population dynamics of the Spoonbill in Hungary and its colony site selection in the Hortobágy National Park. - Spoonbill Network Newsletter. 4: 1-7.

В.М. Грищенко,
Канівський заповідник, м. Канів,
19000, Черкаська обл.,
Україна (Ukraine).

РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ПТИЦЫ ДНЕПРО-СОЖСКОГО ЗАКАЗНИКА (БЕЛАРУСЬ)

А.Н. Кусенков, З.А. Горошко, И.А. Шелякин

Rare and protected birds of the Dnieper-Sozh Reservation (Belarus). - A.N. Kusenkov, Z.A. Goroshko, I.A. Shelyakin. - **Berkut. 17 (1-2). 2008.** - The reservation is located in interfluvium of rivers Dnieper and Sozh (Gomel region, SE Belarus). It was created on 5.08.1999. The ornithofauna has been studied since 2006. 186 bird species were registered (60,6% of the ornithofauna of Belarus). Data on some of them are presented. [Russian].

Key words: fauna, Gomel region, protected areas, rare species.

Address: A.N. Kusenkov, F. Scorina Gomel State University, Sovetskaya str. 104, 246000, Gomel, Belarus; e-mail: kusenkov@list.ru.

Места слияния (устья) рек представляют собой особые экосистемы, характеризующиеся высоким видовым разнообразием птиц, отмечающихся здесь как во время миграций, так и в гнездовой период. Одним из таких уникальных участков является междуречье рек Сож и Днепр, протекающих на юго-востоке Республики Беларусь в пределах Лоевского района Гомельской области. Эта территория охватывает обширные поймы Сожа и Днепра, включает заливные луга, пойменные дубравы, старицы и озера с зарослями кустарников по берегам. Возвышенные участки заняты сосновыми лесами.

В междуречье Днепра и Сожа Постановлением Совета Министров Республики Беларусь от 5.08.1999 г. (№ 1221)* создан республиканский биологический заказник «Днепро-Сожский». 11.07.2005 г. он преобразован в государственное природоохранное учреждение «Республиканский биологический заказник «Днепро-Сожский»». Его площадь 14 556 га. Участки, занятые лесами (48%), лугами (30%) и кустарниковыми зарослями составляют более 80% (около 12 000 га).

Изучение фауны птиц заказника «Днепро-Сожский» начато нами в 2006 г. К настоящему времени здесь зарегистрировано 186 видов птиц – 60,6% от их числа

в Республике Беларусь (Никифоров и др., 1997). Они принадлежат к 17 отрядам: Podicipediformes и Pelicaniformes – по 1 представителю, Ciconiiformes – 7, Anseriformes – 19, Falconiformes – 13, Galiiformes – 3, Gruiformes – 6, Charadriiformes – 35, Columbiformes – 4, Cuculiformes – 1, Strigiformes – 3, Caprimulgiformes – 1, Coraciiformes – 2, Upupiformes и Apodiformes – по 1, Piciformes – 7, Passeriformes – 81. Ниже приведены собранные нами сведения для некоторых видов птиц.

Большая выпь (*Botaurus stellaris*). Вокализирующие самцы отмечены на протяжении апреля – мая в 2006–2008 гг. вдоль заросших кустарниками берегов р. Днепр. Обычно во время проведения учетов на маршруте регистрировалось по 1–2 птицы.

Малая выпь (*Ixobrychus minutus*). Первые вокализирующие самцы встречены 9.05.2007 г. в пойме Днепра.

Большая белая цапля (*Egretta alba*). Обычный гнездящийся вид. Максимальное число отмеченных одновременно особей – 16. Большая белая цапля гнездится в колонии больших бакланов (*Phalacrocorax carbo*) и цапель в дубраве, расположенной на правом берегу Днепра недалеко от г. Лоев.

Лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*). Отмечен на весеннем пролете в 2006 и 2007 гг. Самая поздняя встреча датирована 10.05.2007 г.

* <http://pravo.levonevsky.org/bazaby/org507/sbor14/texv3318.htm>.



Красноносый нырок (*Netta rufina*). Редкий залетный вид. Пара птиц зарегистрирована 17.04.2007 г. на старице р. Сож.

Луток (*Mergus albellus*). Редкий пролетный вид. Известны единичные встречи на старице Днепра в 2006–2008 гг.

Черный коршун (*Milvus migrans*). Гнездящийся вид. На исследуемой территории систематически отмечался в 2006–2008 гг. В начале июля 2007 г. в дубраве Вербуж зарегистрирован нераспавшийся выводок.

Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*). Взрослые и молодые птицы отмечены в гнездовые периоды 2006–2008 гг. Ежегодно отдельные пары мы наблюдали возле колонии бакланов.

Серый журавль (*Grus grus*). Пролетный (регистрируется регулярно) и гнездящийся вид. В 2008 г. в междуречье Днепра и Сожа в один из дней выполнения работ по изучению миграций птиц было учтено 24 особи.

Коростель (*Crex crex*). Обычный гнездящийся вид. Типичные местообитания – заросшие кустарниками берега Днепра и увлажненные пойменные луга. На 1 км маршрута в междуречье Днепра и Сожа регистрировалось до 3 вокализирующих самцов.

Кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*). Обычный вид, гнездящийся на отмелях и берегах Днепра и Сожа. В 2006–2008 гг. на Днестре на 2 км отрезке отмечалось от 4 до 14 птиц.

Щеголь (*Tringa erythropus*). Редкий пролетный вид. Ежегодно мы учитывали по несколько особей.

Мордунка (*Xenus cinereus*). Редкий пролетный и гнездящийся вид. Зарегистрирован на всех проточных водоемах (реки Днепр и Сож, а также старицы).

Вальдшнеп (*Scolopax rusticola*). Редкий пролетный вид. На лесном озере в дубраве Свирижа отмечалось до 3 токующих самцов.

Филин (*Bubo bubo*). Редкий, предположительно гнездящийся вид. Вокализирующие самцы зарегистрированы на про-

тяжении апреля в 2006–2008 гг. в дубравах Свирижа и Вербуж.

Белоспинный дятел (*Dendrocopos leucotos*). Гнездящийся вид. Ежегодно с 2006 по 2008 г. учитывался в междуречье Днепра и Сожа.

Чернолобый сорокопуд (*Lanius minor*). Отмечен на гнездовании в 2006 и 2008 г. в деревнях Карповка, Свирижа, Абакумы и на пойменном лугу с зарослями кустарников и одиночными деревьями.

Мухоловка-белошейка (*Ficedula albicollis*). 18.04.2007 г. отмечена в районе колонии бакланов и цапель. В мае 2007 г. в дубраве Вербуж зарегистрировано свыше 5 вокализирующих самцов (2 ос./км маршрута).

Белая лазоревка (*Parus cyanus*). Наблюдала в апреле 2007 г. в дубраве Свирижа.

В пределах заказника «Днепро-Сожский» обнаружено 39 видов птиц (54,2% от их общего количества), занесенных в Красную книгу Республики Беларусь (2004). Ко второй категории охраны относятся 9, к третьей – 23, к четвертой – 7. Большинство «краснокнижных» видов птиц (24 или 61,5%), обнаруженных на территории заповедного объекта, являются гнездящимися.

Анализ орнитофауны показывает, что редкие и охраняемые виды заказника «Днепро-Сожский» можно отнести к следующим группам.

Залетные и мигрирующие птицы. Их гнездовые ареалы расположены за пределами Республики Беларусь, а на исследуемой территории они отмечены единично: рыжая цапля (*Ardea purpurea*), клуша (*Larus fuscus*) и чеграва (*Hydroprogne caspia*).

Редкие пролетные виды. Это птицы, которые отмечены в заказнике единично: пискулька (*Anser erythropus*) (4 категория охраны Красной книги Республики Беларусь), луток (2), скопа (*Pandion haliaetus*) (2), змееяд (*Circaetus gallicus*) (2), большой улит (*Tringa nebularia*) (3), поручейник (*T. stagnatilis*) (3), гаршнеп (*Lymnocyptes*



minimus) (3), большой кроншнеп (*Numenius arquata*) (3), малая чайка (*Larus minutus*) (3), сизая чайка (*L. canus*) (4) и золотистая шурка (*Merops apiaster*) (3).

Обычные пролетные виды: серый гусь (*Anser anser*) (4), шилохвость (*Anas acuta*) (3), галстучник (*Charadrius hiaticula*) (3) и турухтан (*Philomachus pugnax*) (3).

Достоверно и предположительно гнездящиеся птицы: большая выпь (3), малая выпь (2), большая белая цапля (3), черный аист (*Ciconia nigra*) (3), черный коршун (3), полевой лунь (*Circus cyaneus*) (3), орлан-белохвост (2), чеглок (*Falco subbuteo*) (4), обыкновенная пустельга (*F. tinnunculus*) (3), серый журавль (3), коростель (3), кулик-сорока (3), мородунка (3), дупель (*Gallinago media*) (2), большой веретенник (*Limosa limosa*) (3), белошекая крачка (*Chlidonias hybrida*) (4), малая крачка (*Sterna albifrons*) (2), филин (2), обыкновенный зимородок (*Alcedo atthis*) (3), белоспинный дятел (4), хохлатый жаворонок (*Galerida cristata*) (3), чернолобый сорокопут (2), мухоловка-белошейка (4) и белая лазоревка (3).

Некоторые птицы не имеют особого охранного статуса на территории Республики Беларусь, но внесены в «Аннотированный список видов, исключенных из предыдущих изданий Красной книги, а также требующих дополнительного изучения и внимания в целях профилактической охраны» (например, обыкновенный гоголь (*Vucephala clangula*), чеграва, серый сорокопут (*Lanius excubitor*)).

Сравнение с авифауной заповедных объектов, расположенных в Полесье, показывает, что территория заказника «Днепро-Сожский» имеет весьма важное значение для сохранения и поддержания видового разнообразия птиц. Например, в пределах ландшафтного заказника республиканского значения «Средняя Припять» отмечено 182 вида птиц (155 гнездящихся), в границах лесо-болотного комплекса «Альманские болота» – 151 (Скарбы прыроды Беларусі..., 2002), в национальных парках «Припятский» и «Беловежская

пуща» – 246 и 243 вида соответственно (Абрамчук, 2004; Никифоров и др., 1999). На территории расположенной поблизости Чернобыльской зоны отчуждения Украины зарегистрировано 178 видов птиц (Гашак, 2002).

Выводы

Таким образом, республиканский биологический заказник «Днепро-Сожский» играет существенную роль в сохранении разнообразия орнитофауны Полесья. Эта территория является, прежде всего, важным местом воспроизводства гнездящихся, а также отдыха и кормления пролетных редких и малочисленных видов птиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамчук А.В. (2004): Современный видовой состав орнитофауны национального парка «Беловежская пуща». - 4 Научные чтения памяти проф. В.В. Станчинского. Смоленск. 27-31.
- Гашак С.П. (2002): Нотатки про деяких рідкісних птахів з території Чорнобильської зони відчуження. - Беркут. 11 (2): 141-147.
- Красная книга Республики Беларусь. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных (изд. 2-е) / Ред. Г.П. Пашков. Мн.: Бел. энцикл., 2004. 1-320.
- Никифоров М.Е., Козулин А.В., Гричик В.В., Тищенко А.К. (1997): Птицы Беларуси на рубеже XXI века: статус, численность, распространение. Мн.: Изд. Королев. 1-188.
- Никифоров М.Е., Пинчук П.В., Монгин Э.А. (1999): Современный состав и ревизия статуса птиц национального парка «Припятский». - Биологическое разнообразие Национального парка «Припятский» и других особо охраняемых территорий. Туров-Мозырь: Белый ветер. 260-268.
- Скарбы прыроды Беларусі. Тэрыторыі, якія маюць міжнароднае значэнне для захавання біялагічнага разнастайнасці / Рэд. А.В. Казулін. Мн.: Беларусь, 2002. 1-160.

А.Н. Кусенков,
Гомельский государственный
университет им. Ф. Скорины,
ул. Советская, 108,
г. Гомель, 246000,
Беларусь (Belarus).

CHANGES IN THE AVIFAUNA OF THE WETLANDS OF DISTRICT SANGHAR, SINDH, PAKISTAN

Muhammad Rais, Darakhshan Abbass, Muhammad Zaheer Khan, Iqbal Saeed Khan, Syed Ali Ghalib, Fozia Tabbassum, Ghulam Akber, Rab Nawaz

Abstract. Present study was undertaken to collect the qualitative data on the avifaunal diversity associated with the wetlands of district Sanghar, Sindh, Pakistan. The data was compared with the past available records. It was found that species composition has changed over a period of a decade. Forty four new records of bird species were found in the area while thirty four previously recorded species were not observed. Nine more notable wetlands were identified that had been created due to seepage from water storage reservoir and irrigation canals. Hunting, new developments and overexploitation are the major factors involved in the change of species composition.

Key words: fauna, waterbirds, species composition, wintering, migration, conservation.

Address: M. Rais, Department of Wildlife Management, PMAS Arid Agriculture University, Rawalpindi, Pakistan; e-mail: sahil@uaar.edu.pk.

Изменения авифауны водно-болотных угодий округа Сангар (Синд, Пакистан). - М. Раис, Д. Аббас, М.З. Хан, И.С. Хан, С.А. Галиб, Ф. Таббассум, Г. Акбер, Р. Наваз. - Беркут. 17 (1-2). 2008. - Данные, собранные в 2006–2008 гг., сравниваются с результатами предыдущих исследований. Фауна птиц за десятилетие изменилась: обнаружены 44 новых вида, 34 из отмечавшихся ранее не зарегистрированы. Появились 9 новых водно-болотных угодий вследствие инфильтрации воды из водохранилищ и ирригационных каналов. Основные факторы, вызвавшие изменения авифауны, – охота, хозяйственная деятельность и переэксплуатация.

INTRODUCTION

The province of Sindh is located between 65° 05' to 71° 05' latitude in the North and 22° 05' to 27° 05' longitude in the East and covers an area of 140,903,59 km². Sindh's natural endowments consist mainly of fisheries, livestock, industry, poultry and agriculture. Out of the total nineteen Ramsar Sites (1,343,627 ha) of Pakistan, ten (with a combined area of 1,230,257 ha) are located in Sindh Province. Every year, during the migratory season, over one million of water birds belonging to 108 species visit wetlands of Sindh. Furthermore, 329 species of birds have been recorded from Indus Delta Eco-region alone (Khan, 2005).

District Sanghar has many important wetlands of different types such as freshwater lakes, temporary ponds, water storage reservoirs, irrigation canals etc. (Photo 1–6). However, only few of them such as Nara Canal, Soonehri Lake, Sanghriaro Lake, Sadhori Lake and Bakar Lake have been studied to some extent (Leghari et al., 1999, 2004; Mahar et al., 2007).

A dearth of literature is available regarding wetlands and its associated wildlife of the

Sindh Province (Murray, 1884; Ahmed, 1954; Amjad, Kidwai, 2000). Unfortunately, the wetlands of Sanghar district and their associated avifauna have not been studied in detail. However, water quality and other vertebrates have been documented (Ahmed, 1985; Leghari et al., 1999, 2004; Azam, 2002; Javed, Rehman, 2004; Gachal et al., 2007; Mahar et al., 2007). Nonetheless, some work regarding bird diversity of the Chotiari reservoir is of great value for the comparison (Scot, 1989; Roberts, 1991, 1992; Ghalib et al., 1999). Present study was, therefore, designed to collect baseline data regarding some important wetlands of the district and their associated avifauna, and to compare it with the past studies to determine if there has been any change in the avifauna of the area.

MATERIALS AND METHODS

Study Site

In 1953 Sanghar was given the status of a district of province Sindh. The district comprises of six sub-districts viz Sanghar, Shahdadpur, Tando Adam, Khipro, Jam Nawaz Ali



Photo 1. Nara Canal.



Photo 2. Nara Canal.

and Sinjhoru. The district Sanghar is divided into two broad parts, a green belt in the West and Desert in the East. The main Nara Canal is dividing line of the two parts. The desert comprises of sandy dunes in the eastern part of Sanghar and Khipro sub-division.

Hot arid climate prevails in the district. Average maximum daily temperature may exceed 40°C during May and June. The coolest months are December to February, when the maximum daily temperatures range from 25 to 30°C. Rainfall is sparse and erratic mostly occurs between July and August with an average of 40 mm monthly. Annual average rainfall is about 125 mm. Floods are common in monsoon season creating numerous temporary water bodies.

All the wetlands of district Sanghar lie within a same biogeographic province (Code No.1.4.15) i.e. Thar Desert of Indomalayan Realm (Udvardy, 1975). Nara Canal, Chotiari Reservoir, Sanghriaro Lake, Sadhori Lake and Bakar Lake are important of all the wetlands of the district. Seepage from Nara Canal and Chotiari Reservoir has resulted into the formation of several other wetlands. Hence, most of these lakes are brackish with muddy bottom. These are infested with abundant *Typha*, *Tamarix*, *Phragmites* and *Saccharum* species. All the wetlands are playing a common function of ground water recharge and flood water storage. Water from the reservoir and Nara Canal is also being used as a source of water for human

consumption, livestock and agriculture. These wetlands, all together, offer excellent wintering grounds for migratory birds, particularly ducks and shorebirds.

Nara Canal area (Photo 1, 2) consists of chain of small, permanent and seasonal, freshwater, brackish and saline lakes and marshes. Seepage from this canal has resulted into the formation of hundreds of lakes of less than 200 ha in area. Most of these are fresh water supporting extensive growths of aquatic vegetation, while others are saline and almost devoid of vegetation. Many dry out completely during winter and early spring (Scott, 1989). Nara Canal originates from Sukkar barrage and passes from Khairpur, Sanghar upto Tharparker district.

Chotiari reservoir (Photo 3, 4) was created in a natural depression along the left bank of the Nara Canal. Its construction began in 1994 and was completed in 2003. The Chotiari reservoir was designed to store the flood water of River Indus during the flood season (June to September) and to release it as required in the winter (December to March) or early summer (April to June) season for agriculture. There are depressions and dhands (lakes) in the area that are filled up with rain water and seepage from the Lower Nara Canal as well as the surplus water of Nara Canal. The largest dhands are Bakar and Makhi reaching a depth of 45 feet in places. The aquatic feature of the reservoir comprises of numerous small



Photo 3. Chotiari reservoir inlet (Ranto canal area).



Photo 4. Chotiari reservoir outlet (Bakar lake area).

and large sized (1–200 ha) fresh and brackish water lakes such as Gun, Wari, Jajur, Phuleil, Seri and Sao Naro, Khor, Jadpur, Meena, Waguwala, Sanjaran, Bholo and Soonehri Lake. Chotiari reservoir is provided with water through Ranto Canal. Water from the reservoir is being supplied to Umer Kot, Mir Pur Khas, Khipro, and Tando Mitha Khan.

Sanghriaro Lake is a shallow water saline lake with muddy bottom. It is an important wintering area for coots, ducks and shorebirds. Between 15,000 and 27,000 Anatids and coots were present in mid-winter in the mid 1970s. Waterfowl censuses in January 1987 and January 1988 produced totals of 6,850 and 10,900, respectively (Scott, 1984). Sadhori Lake is a freshwater lake with numerous as-

sociated marshes and extensive reed-beds. It has relatively little open water. It is an area of outstanding scenic beauty. Scott (1989) reported several uncommon species such as Black Stork (*Ciconia nigra*) and White-eyed Pochard (*Aythya nyroca*).

Study Design

The wetlands and their catchments (2 km area around each wetland) areas were regularly visited during all the seasons (i.e. spring, summer, autumn and winter) of the year (at least once) from January 2006 to January 2008. Information about the wetlands was collected as per Ramsar Information Sheet, 2006–2008. Secondary information was collected from locals and published literature. Presence/



Photo 5. Padhrio lake.



Photo 6. Kharor lake.

Table 1

Summary of basic information on some notable wetlands of district Sanghar
 Основные сведения о некоторых известных водно-болотных угодьях Сангара

Name	Coordinates	Type	Area	Economic/ Social Value	Threats
1. Nara Canal Area (series of numerous small wetlands)	26° 00' - 27° 15' N 68° 47' - 69° 18' E	Majority are Freshwater	Unknown	Subsistence fishing. Water for drinking and agriculture	Seepage
2. Chotiari reservoir (collection of several lakes)	26° 01' N, 69° 04' E	Freshwater	Unknown	Subsistence fishing, Rangelands. Important wintering area for waterfowl	Seepage, Hunting, Unsustainable fishing practice, Overgrazing
3. Sanghriaro Lake	26° 07' N, 69° 12' E	Brackish	> 400 ha	Subsistence fishing. Important wintering area for waterfowl	Hunting
4. Sadhori Lake	26° 12' N, 69° 07' E	Freshwater	Unknown	Subsistence fishing. Water for drinking and agriculture	Seepage, Hunting, Unsustainable fishing practice
5. Bakar Lake	26° 06' N, 68° 10' E	Freshwater	> 1000 ha	Subsistence fishing	Unsustainable harvesting of fish stock, seepage from the reservoir is affecting its water quality
6. Padhrio (inside reservoir)	26° 11' N, 69° 09' E	Freshwater	> 1000 ha	Important wintering area for <i>F. atra</i> , <i>A. crecca</i> , <i>A. ferina</i> , <i>Ph. carbo</i> (authors observed <i>A. ferina</i> , <i>A. crecca</i> and <i>F. atra</i> as early as December when there were no ducks on other lakes except Tul lake)	None
7. Tul Lake	26° 10' N, 69° 13' E	Brackish	> 160 ha	Important wintering area for ducks particularly (authors observed <i>A. ferina</i> , <i>A. clypeata</i> and <i>A. crecca</i> as early as December when there were no ducks on other lakes except Padhrio)	Eutrophication
8. Dogrion Lake	26° 04' N, 69° 08' E	Brackish	> 150 ha	Ideal for shorebirds such as <i>T. nebularia</i> , <i>T. totanus</i> which arrived here in late autumn (October). <i>A. crecca</i> overwinter here as late as March	Periodic drying
9. Noonghmo Lake	26° 05' N, 69° 12' E	Brackish	> 50 ha	Important for resident <i>T. ruficollis</i> and <i>Ph. niger</i>	Hunting, Periodic drying
10. Kharor Lake	26° 07' N, 69° 13' E	Brackish	> 10 ha	Important wintering area for <i>F. atra</i> , <i>A. acuta</i> , <i>N. rufina</i> and <i>A. penelope</i>	Excessive algal growth
11. Punihal Lake	26° 05' N, 69° 12' E	Brackish	> 150 ha	Important for <i>T. ruficollis</i> , <i>F. atra</i> and shorebirds species	—
12. Rarr lake	26° 05' N, 69° 14' E	Brackish	Unknown	Important wintering area for waterfowl. Subsistence fishing	Periodic drying
13. Sareji lake	26° 01' N, 69° 13' E	Brackish	Unknown	Excellent for resident birds <i>P. porphyrio</i> , <i>G. chloropus</i> , <i>A. phoenicurus</i> and <i>A. ginginianus</i>	Eutrophication, excessive organic matter
14. Ithpar lake	26° 00' N, 69° 10' E	Freshwater	Unknown	Supports population of <i>A. crecca</i> , <i>E. alba</i> and gulls	—



absence of the bird species was established through area searches by using binoculars (10 x 50) and spotting scope (15 x 60). Birds were identified by using Field Guide to the Birds of Pakistan by Mirza (2007).

RESULTS

The district Sanghar was found to be rich in wetlands, however the significant wetlands were Chotiari reservoir, Nara Canal Area, Sanghriaro Lake, Sadhori Lake and Bakar. Nine more notable wetlands were identified (Table 1).

In the present study 136 bird species belonging to 19 orders and 48 families were recorded from these wetlands. The 57.3% species were found to be resident, 30.1% winter visitors, 8.1% summer visitors, 3.7% winter visitor cum resident and 0.7% year round visitor. The richest families were Ardeidae and Accipitridae comprising 8.1% (n = 11) each whereas, family Anatidae comprised 7.4% (n = 10) of the recorded avifauna. 85.5% of the recorded species has abundant (33.8%) and common (52.2%) status. Eleven species were frequent; the most prominent were Eurasian Sparrow Hawk (*Accipiter nisus*) and Common Kingfisher (*Alcedo atthis*). Two globally vulnerable species Pallas's Fish Eagle (*Haliaeetus leucoryphus*) and Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata*) and one near threatened species Eurasian Black Vulture (*Aegypius monachus*) were observed during the present study. The Houbara Bustard was found visiting the desert area in the north and north-eastern side of the Chotiari reservoir. A rare species of the province Sindh, Greater White-fronted Goose (*Anser albifrons*), was also observed.

DISCUSSION

The wetlands of Sanghar district hosts significant number of waterbirds annually. Ghalib et al. (1999) reported 109 species (17 orders and 41 families) from Chotiari Wetlands Complex excluding the winter sea-

son; however they reported winter visitors as Curlew (*Numenius arquata*), Great White Egret (*Egretta alba*), Great Sand Plover (*Charadrius leschenaultii*), Mongolian Plover (*Ch. mongolus*) and Common Sandpiper (*Actitis hypoleucos*) arriving earlier in May and June while Coot, Black-tailed Godwit (*Limosa limosa*), Ruff (*Philomachus pugnax*), Common Redshank (*Tringa totanus*), Marsh Sandpiper (*T. stagnatilis*), Wood Sandpiper (*T. glareola*), and Starling (*Sturnus vulgaris*) were observed in early August.

We observed early arrival (in August) of few winter visitors such as Little Tern (*Sterna albifrons*), Sanderling (*Calidris alba*) and Gull-billed Tern (*Gelochelidon nilotica*). Some winter visitor species such as Common Teal and Siberian Pied Wagtail (*Motacilla maderaspatensis dukhunsis*) overwintered at the wetlands of Sanghar upto late February. Siberian Pied Wagtail was more common in late winter (March). Pheasant-tailed Jacana (*Hydrophasianus chirurgus*) was only observed during summer from shallow water accumulated near cultivated lands. We observed that most of the individuals of the Glossy Ibis (*Plegadis falcinellus*) come to winter at the district's wetlands while few are residents. We recorded greater number of species perhaps due to the development of new lakes/ponds by the seepage from the reservoir and irrigation canals; moreover, winter season is also included in our study. The obvious reason behind the observed change in the species composition of the avifauna is the alteration in the ecological conditions of the area after the construction of the Chotiari reservoir.

Ghalib et al. (1999) reported the critically endangered White-backed Vulture (*Gyps bengalensis*) from Choatari area but in three years we did not encountered any White-backed Vulture; the species has suffered a drastic decline in the population during the last decade in southeast Asia (Prakash, 1999; Gilbert et al., 2002) due to the wide use of diclofenac in livestock (Oak et al., 2004). White-eyed Pochard (*Aythya nyroca*) (Near Threatened) was reported by Scot (1989) from Sadhori



Table 2

Avifauna of Wetlands of District Sanghar
Авифауна водно-болотных угодий округа Сангар

Species	Recorded earlier (Ghalib et al., 1999)	Recorded during present study	Occurrence	Status
1	2	3	4	5
GAVIIFORMES				
GAVIIDAE				
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	+	+	R	C
PELECANIFORMES				
PHALACROCORACIDAE				
<i>Phalacrocorax niger</i>	+	+	R	A
<i>Ph. carbo</i>	+	+	WV	A
PELECANIDAE				
<i>Pelecanus onocrotalus</i>	–	+	WV	C
CICONIIFORMES				
ARDEIDAE				
<i>Ixobrychus sinensis</i>	–	+	SV	F
<i>I. cinnamomeus</i>	–	+	SV	F
<i>I. flavicollis</i>	–	+	SV	C
<i>Nycticorax nycticorax</i>	+	+	SV	C
<i>Ardeola grayii</i>	+	+	R	A
<i>Bubulcus ibis</i>	+	+	R	C
<i>Egretta garzetta</i>	+	+	R	C
<i>E. gularis</i>	+	–		
<i>E. intermedia</i>	+	+	R	F
<i>E. alba</i>	+	+	WV	C
<i>Ardea cinerea</i>	+	+	WV/R	C
<i>A. purpurea</i>	+	+	R	C
THRESKIORNITHIDAE				
<i>Plegadis falcinellus</i>	+	+	WV/R	C
ANSERIFORMES				
ANATIDAE				
<i>Anser albifrons</i>	–	+	WV	Rr
<i>Anas penelope</i>	–	+	WV	A
<i>A. strepera</i>	+	+	WV	C
<i>A. crecca</i>	+	+	WV	A
<i>A. platyrhynchos</i>	+	+	WV	A
<i>A. acuta</i>	+	+	WV	A
<i>A. clypeata</i>	+	+	WV	A
<i>A. querquedula</i>	+	–		
<i>Aythya ferina</i>	–	+	WV	A
<i>A. fuligula</i>	+	+	WV	S
<i>Netta rufina</i>	–	+	WV	S
<i>Marmaronetta angustirostris</i>	+	–		



Continuation of the Table 2

1	2	3	4	5
ACCIPITRIFORMES				
ACCIPITRIDAE				
<i>Elanus caeruleus</i>	+	+	R	C
<i>Milvus migrans</i>	+	+	R	C
<i>Haliaeetus leucoryphus</i>	+	+	R	V
<i>Circaetus gallicus</i>	+	–		
<i>Aegypius monachus</i>	–	+	R	NT
<i>Gyps bengalensis</i>	+	–		
<i>Circus aeruginosus</i>	–	+	R	C
<i>Accipiter nisus</i>	–	+	R	F
<i>A. badius</i>	+	+	R	C
<i>Butastur teesa</i>	–	+	R	A
<i>Buteo buteo</i>	–	+	SV	F
<i>B. rufinus</i>	+	+	WV	C
<i>Aquila rapax</i>	–	+	R	C
PANDIONIDAE				
<i>Pandion haliaetus</i>	–	+	SV	C
FALCONIFORMES				
FALCONIDAE				
<i>Falco tinnunculus</i>	–	+	WV/R	C
<i>F. cherrug</i>	+	–		
GALLIFORMES				
PHASIANIDAE				
<i>Francolinus pondicerianus</i>	+	+	R	C
<i>F. francolinus</i>	+	+	R	C
GRUIFORMES				
RALLIDAE				
<i>Amaurionis phoenicurus</i>	+	+	R	C
<i>Gallinula chloropus</i>	+	+	R	A
<i>Porphyrio porphyrio</i>	+	+	R	C
<i>Gallicrex cinerea</i>	+	+	R	C
<i>Fulica atra</i>	+	+	WV	A
OTIDIDAE				
<i>Chlamydotis undulata</i>	–	+	WV	V
CHARADRIIFORMES				
JACANIDAE				
<i>Hydrophasianus chirurgus</i>	+	+	R	C
ROSTRATULIDAE				
<i>Rostratula bengalensis</i>	+	–		
RECURVIROSTRIDAE				
<i>Himantopus himantopus</i>	+	+	R	A
<i>Recurvirostra avosetta</i>	+	–		
GLAREOLIDAE				
<i>Glareola lactea</i>	+	+	SV	C



Continuation of the Table 2

1	2	3	4	5
CHARADRIIDAE				
<i>Charadrius alexandrinus</i>	+	+	R	C
<i>Ch. dubius</i>	+	–		
<i>Ch. leschenaultii</i>	+	–		
<i>Ch. mongolus</i>	+	–		
<i>Hoplopterus indicus</i>	+	+	R	A
<i>Chettusia leucura</i>	+	+	R	C
SCOLOPACIDAE				
<i>Calidris alba</i>	+	+		
<i>C. minutus</i>	+	+	WV	A
<i>C. alpina</i>	+	–		
<i>C. tenuirostris</i>	+	–		
<i>Tringa totanus</i>	+	+	WV	A
<i>T. erythropus</i>	+	–		
<i>T. nebularia</i>	–	+	WV	C
<i>T. stangnatilis</i>	+	–		
<i>T. glareola</i>	+	–		
<i>T. ochropus</i>	+	–		
<i>Philomachus pugnax</i>	+	–		
<i>Numenius arquata</i>	+	–		
<i>Actitis hypoleucos</i>	+	+	WV	C
LARIDAE				
<i>Larus marinus</i>	–	+	WV	F
<i>L. ridibundus</i>	+	+	WV	C
<i>L. brunnicephalus</i>	–	+	WV	A
<i>L. argentatus</i>	–	+	WV	A
<i>Hydroprogne caspia</i>	+	–		
STERNIDAE				
<i>Gelochelidon nilotica</i>	+	+	WV	C
<i>Sterna aurentia</i>	–	+	WV	C
<i>S. albifrons</i>	+	+	WV	F
<i>Chlidonias hybridus</i>	+	+	YRV	A
PTEROCLIFORMES				
PTEROCLIDAE				
<i>Pterocles exustus</i>	–	+	R	C
COLUMBIFORMES				
COLUMBIDAE				
<i>Columba livia</i>	+	+	R	A
<i>Streptopelia decaocto</i>	+	+	R	A
<i>S. tranquebarica</i>	–	+	SV	A
<i>S. senegalensis</i>	+	+	R	A
PSITTACIFORMES				
PSTTACIDAE				
<i>Psittacula krameri</i>	+	+	R	A



Continuation of the Table 2

1	2	3	4	5
CUCULIFORMES				
CUCULIDAE				
<i>Clamator jacobinus</i>	–	+	SV	C
<i>Eudynamys scolopacea</i>	+	+	R	C
<i>Centropus sinensis</i>	+	+	R	C
STRIGIFORMES				
TYTONIDAE				
<i>Tyto alba</i>	–	+	R	S
STRIGIDAE				
<i>Athene brama</i>	+	+	R	C
<i>Bubo coromandus</i>	+	–		
CAPRIMULGIFORMES				
CAPRIMULGIDAE				
<i>Caprimulgus mahrattensis</i>	+	+	R	C
APODIFORMES				
APODIDAE				
<i>Apus apus</i>	+	+	R	C
<i>A. affinis</i>	+	+	R	C
CORACIIFORMES				
ALCIDINIDAE				
<i>Halcyon smyrnensis</i>	+	+	R	C
<i>Alcedo atthis</i>	+	+	R	F
<i>Ceryle rudis</i>	+	+	R	A
MEROPIDAE				
<i>Merops orientalis</i>	+	+	R	A
<i>M. superciliosus</i>	+	+	SV	A
<i>M. apiaster</i>	+	–		
CORACIIDAE				
<i>Coracias benghalensis</i>	+	+	R	C
UPUPIDAE				
<i>Upupa epops</i>	+	+	WV/R	C
PICIFORMES				
PICIDAE				
<i>Dinopium benghalensis</i>	–	+	R	C
<i>Picoides adsimilis</i>	+	–		
PASSERIFORMES				
ALAUDIDAE				
<i>Eremopterix grisea</i>	+	+	R	C
<i>Ammomanes deserti</i>	+	+	R	C
<i>A. phoenicurus</i>	+	–		
<i>Galerida cristata</i>	+	+	R	A
<i>Alauda gulgula</i>	+	+	WV	A
HIRUNDINIDAE				
<i>Riparia paludicola</i>	–	+	R	A



Continuation of the Table 2

1	2	3	4	5
<i>Hirundo rustica</i>	+	+	R	A
<i>H. smithi</i>	+	+	R	C
<i>H. fluvicola</i>	+	+	R	C
MOTACILLIDAE				
<i>Anthus rufulus</i>	–	+	R	C
<i>A. campestris</i>	–	+	WV	C
<i>Motacilla flava thunbergi</i>	–	+	WV	C
<i>M. maderaspatensis</i>	+	+	R	C
<i>M. m. dukhunsis</i>	+	+	WV	A
CAMPEPHAGIDAE				
<i>Tephrodornis pondicerianus</i>	+	–		
PYCNONOTIDAE				
<i>Pycnonotus leucogenys</i>	+	+	R	A
<i>P. cafer</i>	+	+	R	A
TURDIDAE				
<i>Luscinia svecica</i>	–	+	WV	C
<i>Phoenicurus ochruros</i>	–	+	WV	C
<i>Saxicola torquata</i>	–	+	WV	C
<i>S. caprata</i>	+	+	R	A
<i>Oenanthe deserti</i>	–	+	WV	C
<i>Saxicoloides fulicator</i>		+	R	C
SYLVIIDAE				
<i>Cettia cetti</i>	–	+	WV	S
<i>Prinia gracilis</i>	–	+	R	C
<i>P. buchanani</i>	–	+	R	A
<i>P. inornata</i>	+	+	R	C
<i>P. flaviventris</i>	+	–		
<i>P. burnesii</i>	+	–		
<i>P. socialis</i>	+	–		
<i>Chrysomma altirostre</i>	+	–		
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	+	–		
<i>Sylvia curruca</i>	–	+	WV	F
<i>Phylloscopus sindianus</i>	–	+	WV	F
<i>Ph. collybita</i>	+	+	WV	A
RHIPIDURIDAE				
<i>Rhipidura aureola</i>	+	+	R	C
TIMALIIDAE				
<i>Turdoides caudatus</i>	+	+	R	A
<i>T. earli</i>	–	+	R	C
<i>T. striatus</i>	–	+	R	A
NECTARINIDAE				
<i>Nectarinia asiatica</i>	+	+	R	A
LANIIDAE				
<i>Lanius vittatus</i>	+	+	R	C



End of the Table 2

1	2	3	4	5
<i>L. schach</i>	–	+	R	C
<i>L. excubitor</i>	+	+	R	C
DICRURIDAE				
<i>Dicrurus macrocercus</i>	+	+	R	A
CORVIDAE				
<i>Dendrocitta vagbunda</i>	+	+	R	C
<i>Corvus splendens</i>	+	+	R	A
STURNIDAE				
<i>Sturnus vulgaris</i>	+	+	WV	A
<i>S. roseus</i>	+	+	SV	C
<i>S. pogodarum</i>	+	–		
<i>Acridotheres tristis</i>	+	+	R	A
<i>A. ginginianus</i>	+	+	R	A
PASSERIDAE				
<i>Passer domesticus</i>	+	+	R	A
<i>P. pyrrhonotus</i>	+	+	R	F
<i>Petronia xanthocollis</i>	–	+	WV	C
PLOCEIDAE				
<i>Ploceus philippinus</i>	+	+	R	C
ESTRILDIDAE				
<i>Lonchura malabarica</i>	+	+	R	C
<i>Estrilda amandava</i>	+	–		
EMBERIZIDAE				
<i>Emberiza melanocephala</i>	+	–		
FRINGILLIDAE				
<i>Pyrrhula nipalensis</i>	+	–		

Status according to Roberts (1991, 1992) and IUCN Red List of Threatened Birds: R – Resident, SV – Summer visitor, WV – Winter visitor, YRV – Year round visitor; Rr – Rare, A – Abundant, C – Common, F – Frequent, S – Scarce, V – Vulnerable, NT – Near threatened.

Lake but it was not found anywhere in Sanghar. Moreover, microclimate required for these species might have changed.

We failed to get any evidence concerning two more globally vulnerable and rare bird species of the area i.e. Marbled Teal (*Marmaronetta angustirostris*) and Sindh Babbler (*Chrysomma altirostre scindicum*) despite our best efforts. Ghalib et al. (1999) counted 122 chicks/juveniles along with 76 adults of Marbled Teal from the Chotiari reservoir. Even interviews with local people, especially hunters, revealed that Marbled Teal has not been visiting wetlands we surveyed for at least past

three years mainly due to excessive hunting of this species.

In present study, we found 44 new records of bird species (27 non-passerine and 17 passerine species; Table 2) not reported by Ghalib et al. (1999). The most important were Eurasian Black Vulture (Near Threatened), Yellow Bittern (*Ixobrychus sinensis*), Cinnamon Bittern (*I. cinnamomeus*), Black Bittern (*I. flavicollis*), White-fronted Goose, Wigeon (*Anas penelope*), Red-crested Pochard (*Netta rufina*), Eurasian Sparrow Hawk (*Accipiter nisus*), Marsh Harrier (*Circus aeruginosus*), Common Kestrel (*Falco tinnunculus*), Tawny



Eagle (*Aquila rapax*), Great Black-headed Gull (*Larus marinus*), Brown-headed Gull (*L. brunnicephalus*) and Golden-backed Woodpecker (*Dinopium benghalensis*). Evidences concerning 34 species reported by Ghalib et al. (1999) were not found during present study period (Table 2).

The results reveal how the changes in land use practices, hunting, fishing and overexploitation could effect the bird species composition and distribution. After the construction of the Chotiari reservoir, ecological conditions have changed. Rangelands have been inundated; eliminating scrub vegetations. New seepage ponds have arisen that has encouraged the growth of hydrophytes. Further, human impact has increased on previously relatively undisturbed lakes e.g. Soonheri Lake, Bakar Lake and Makhi Lake. However, it is concluded that the area is rich in bird diversity. It is suggested that the management plan of the reservoir should be implemented in its true letter and spirit. More robust studies should be designed to research and monitor the threatened bird species of the area. Complete ban should be imposed on the hunting of Houbara in Sand dunes areas on the north and northeastern side of the reservoir. Alternatively, sustainable practices should be adopted. Relict areas of the Sindh Babbler's original habitat should be identified and protected.

ACKNOWLEDGEMENT

Authors are indebted to Indus for All Program, WWF, Pakistan and their all staff members, in facilitating our surveys and extending all other required support. We are also thankful to Dr. Sajid Nadeem, Assistant Professor, department of Zoology, PMAS Arid Agriculture University, Rawalpindi, for improving our manuscript.

REFERENCES

- Ahmed H. (1954): Wildlife in Sind. Pakistan. - J. For. 4: 33-36.
- Amjad S., Kidwai S. (2003): Fresh-water, Brackish-water and coastal wetlands of Sindh. National Institute of Oceanography, Karachi. 1-30.
- Azam M.M., Khan, S. A., Qamar S.A. (2002): Distribution and Population of Hog Deer in District Sanghar, Sindh. - Rec. Zool. Surv. Pak. 14: 5-10.
- Gachal G.S., Memon Z., Qadri A.H., Yusuf S.M., Siddiqui M. (2007): Ecological Impact on the status of otter (*Lutra perspicillata*). - Sindh Univ. Res. Jour. (Sci. Ser.) 39 (2): 19-26
- Ghalib S.A., Hasnain S.A., Khan A.R. (1999): Observations on the birds of Chotiari wetland complex, district Sanghar, Sindh. - Proc. Pakistan Congr. Zool. 19: 57-66
- Gilbert M., Virani M.Z., Watson R.T., Oaks J.L., Benson P.C., Khan A.A., Ahmed S., Chaudhry J., Arshad M., Mahmood S., Shah Q.A. (2002): Breeding and mortality of Oriental White-backed Vulture *Gyps bengalensis* in Punjab Province, Pakistan. - Bird Conserv. Intern. 12: 311-326.
- Javed H.I., Rehman H. (2004): Status of Marsh Crocodile in Sindh. - Rec. Zool. Surv. Pakistan. 15: 22-30
- Khan M.Z. (2005): Wetlands of Sindh with reference to Ramsar sites in 2005. - J. nat. his. Wildl. 4 (2): 141-145.
- Leghari S.M., Jafri S.I.H., Mahar M.A., Lashari K.H., Ali S.S., Khuwahaar M.Y., Jahangir T.M. (1999): Biodiversity of Chotiari Reservoir, District Sanghar, Sindh, Pakistan. - Proc. of the seminar on aquatic biodiversity of Pakistan. 139-157.
- Leghari M.K., Leghari M.Y., Shah M., Arbani S.N. (2004): Comparative ecological study of algal genera and useful aquatic weeds of various localities of Pakistan. - Pak. J. Water Resources. 8 (2): 17-28.
- Mahar M.A., Leghari S.M., Khuwahaar M.Y., Shaikh S.A., Mastoi G. M. (2007): Eco-biological status of Chotiari reservoir (Distr. Sanghar) Sindh, Pakistan. - Sindh Univ. Res. Jour. (Sci. Ser.) 39 (2): 55-64.
- Mirza Z.B. (2007): A field guide to the birds of Pakistan. Bookland. 1-366.
- Mitsch W.J., Gosselink J.G. (1993): Wetlands. Van Nostrand Reinhold. New York. 2nd Ed.
- Murray J.A. (1884): The vertebrate zoology of Sind. Richardson & Co., London. 1-424.
- Oaks J.L., Gilbert M., Virani M.Z., Watson R.T., Meteyer C.U., Rideout B.A., Shivaprasad H.L., Ahmed S., Chaudry M.J.I., Arshad M., Mahmood S., Ali A., Khan A.A. (2004): Diclofenac residues as the cause of population decline of vultures in Pakistan. - Nature 427: 630-633.
- Prakash V. (1999): Status of vultures in Keoladeo National Park, Bharatpur, Rajasthan with special reference to population crash in *Gyps* species. - J. Bombay Nat. Hist. Soc. 96: 365-378.
- Roberts T.J. (1991): The Birds of Pakistan. Vol. 1 (Non-Passeriformes). Oxford University Press. 170-527.
- Roberts T.J. (1992): The Birds of Pakistan. Vol. 2 (Passeriformes). Oxford University Press. 40-541.
- Scott D.A. (ed.) (1989): A Directory of Asian Wetlands. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K. 1-1181.
- Udvardy M.D.F. (1975): A classification of the biogeographical provinces of the world. IUCN Occasional Paper no. 18. Morges, Switzerland: IUCN.

Екологія	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	25 - 32
----------	--------	----	----------	------	---------

ГУСИ В МИКОЛАЇВСЬКІЙ ОБЛАСТІ

З.О. Петрович, К.О. Редінов, О.О. Форманюк

Geese in Mykolayiv region. - Z.O. Petrovich, K.O. Redinov, O.O. Formanyuk. - Berkut. 17 (1-2). 2008.
 - Data were collected in 1990–2008. There are mentions about records of 7 species of geese in literature, but information about Barnacle and Brent Geese is insufficient. Greylag Goose is a breeding, migrating and wintering species. The renewal of breeding in Mykolayiv region has started since 1980s. The actual number makes about 30–60 breeding pairs and 300–500 single individuals. Spring migration in south part of the region took place in February and March. Territorial pairs were observed since early March. Broods appeared in the second ten-day of April – beginning of May. They had 2–8 chicks (5.0 ± 0.6 , $n = 11$). White-fronted Goose is a mass migrating and wintering species. First flocks in autumn were registered since 18.10 till 16.11 (31.10 ± 1.7 , $n = 15$). Peak of migration fell on the third ten-day of October – second ten-day of November. Flocks in October and November had 2–400 birds (100.7 ± 9.3 , $n = 75$). Geese wintered at coastal lakes (limans) and large ponds, fed on adjacent fields. Departure from wintering grounds happened in February and March. Spring flocks had 1–600 birds (99.7 ± 9.5 , $n = 118$). Bean Goose and Red-breasted Goose are sparse species during migration and wintering. Lesser White-fronted Goose was observed only twice in the lower part of Tiligul liman. Up to 7500 White-fronted Geese, 600 Graylag Geese, 65 Red-breasted Geese and 20 Bean Geese winter on Dnieper-Bug, Berezan and Tiligul limans. Their number fluctuates in different years and during the winter. [Ukrainian].

Key words: distribution, number, ecology, breeding, migration, wintering.

Address: Z.O. Petrovich, Regional Landscape Park Kinburnska kosa, Shkreptienko-Str. 16, Ochakiv, Mykolayiv region, 57500, Ukraine.

Про перебування гусей у Миколаївській області опубліковані лише фрагментарні дані (Лысенко, 1991; Редінов, 1999; Домашевский, 2001). Палеоорнітологічні знахідки досліджені краще (Воїнственський, 1958). Тому зібрані нами матеріали мають певний інтерес, тим паче, що серед гусей є види, що знаходяться під охороною, та мисливські.

Матеріал та методика

Більшість даних по екології гніздування сірої гуски (*Anser anser*) зібрані в 1998–1999 рр. у пониззях р. Чичиклія (Редінов, 1999). Обліки зимуючих гусей проводились в Очаківському, Березанському та Миколаївському районах (Березанський, Дніпро-Бузький, Тилігульський лимани та прилеглі до них агроландшафти) у 1998–2008 рр.

Матеріали по фенології міграції гусей зібрано в 1990–2008 рр. у приморських районах (включаючи території регіонального ландшафтного парку (РЛП) «Кінбурнська коса», РЛП «Тилігульський», м. Южне Одеської області), на заході (верхів'я р. Березань, пониззя р. Чичиклія) та півночі області (район заповідника «Сланецький степ»).

Частина даних зібрана в ході робіт за проектами Товариства охорони птахів України по обліку червоноволої казарки (*Rufibrenta ruficollis*). Окремі спостереження надані нам П.С. Панченком та Д.С. Олійником, за що висловлюємо їм щирю вдячність.

Результати

Є дані про реєстрацію в межах Миколаївської області 7 видів гусей.

Білошока казарка (*Branta leucopsis*). М.Г. Пирогов (1996) пише про зустрічі весною 1988 р. та восени 1989 р., відповідно, 16 та 36 ос. на Кінбурнському півострові (Очаківський район), але подробиць не повідомляє. Інших даних про спостереження виду в області немає (Лысенко, 1991).

Чорна казарка (*B. bernicla*). Вірогідних даних про зустрічі цієї казарки в області немає. У монографії В.І. Лисенка (1991) на карті-схемі показано місце сучасної зустрічі цієї казарки між Березанським та Дніпро-Бузьким лиманами (Очаківський район), але в тексті про це не йдеться.

Червоновола казарка (*Rufibrenta ruficollis*). Мігруючий та зимуючий вид.



Територія області вказувалась як місце міграцій та зимівель виду, але фактів зустрічей автори не наводили (Лысенко, 1991; Русев, Лысенко, 2000). До початку наших спостережень відома лише одна реєстрація виду: 24.11.1949 р. казарку, опудало якої зберігається в Миколаївському краєзнавчому музеї, здобуто біля с. Христофорівка Баштанського району.

Під час зимових обліків (2002–2008 рр.) у приморських районах реєструвалась щорічно, але чисельність птахів була низькою. Найбільше казарок обліковано взимку 2003/2004 рр. – 65 (Русев и др., 2005); найменше у 2006/2007 рр. – 12 особин. Відомі зустрічі виду і у внутрішній частині області. У січні – лютому 2001 р. 8 казарок годувались на озимині в околицях РЛП «Гранітно-степове Побужжя» (Домашевський, 2001).

У зимовий період та під час міграцій казарки тримаються в змішаних зграях гусей. Їх добова активність, поведінка такі ж, як у білолобі гуски (*Anser albifrons*).

Восени казарки, вірогідно, з'являються тоді ж, коли й білолобі гуси. В околицях с. Богданівка Доманівського району 15 особин спостерігали 1.11.2000 р. (Домашевський, 2008). У Миколаївський зоопарк підранка передано 2.11.1999 р. (особ. пов. С.М. Донного). Нами найраніше вид обліковано 10.11.2004 р. – 2 ос. в зграї білолобих гусей (120) на Березанському лимані.

Весняний проліт казарок спостерігали між 29.02 (2004) та 2.04 (2000). На Покровській косі Кінбурнського півострова 1.03.2000 р. помічено зграю з 80 білолобих гусей, серед яких було 10 казарок, що летіли в західному напрямку. Там же, 29.02.2004 р. обліковано зграю з 2 білолобих гусей та 16 казарок, що летіли в східному напрямку. На Тилігульському лимані в затоці біля с. Ташино одного птаха в зграї білолобих гусей, котрі відпочивали, відмічено 12.03.2005 р. Зграя з 17 казарок та 40 білолобих гусей годувалась 23.03.2008 р. на полі озимини біля с. Кам'янка Очаківського району. Про зустріч 4 казарок 2.04.2001 р. на березі став-

ка біля с. Калинівка Сланецького району повідомив мисливець І.І. Федоренко.

Дані про гніздування червоноволої казарки в Миколаївській області, отримані шляхом опитування (Домашевський, 2001), ми вважаємо недостовірними. В 2008 р. ми знову опитали з цього приводу респондентів, до того ж розмноження виду проблемне навіть у зоопарках. Звичайно птахи починають розмножуватись лише на 7–10-й рік утримання (хоча вирощенні в неволі розмножуються простіше). Для цього північного виду ключовими факторами для початку розмноження є різке збільшення світлового дня (до 24 годин) та середньодобова температура – 0° С (Володин, Володина, 2001).

Сіра гуска (*Anser anser*). Гніздовий, мігруючий, літуючий та зимуючий вид. В XIX ст. гуска сіра гніздилась на р. Південний Буг та р. Інгул. З кінця сторіччя чисельність почала зменшуватись і до середини XX ст. вид зник (Лысенко, 1991). Знову на гніздуванні сіра гуска з'явилася в 1980-х рр., пізніше чисельність її збільшилась, з'явилися нові осередки розмноження (рис. 1).

Басейн р. Південний Буг. З 1980-х рр. відоме гніздування на р. Кодима (Кремко, 1987; Лысенко, 1991), де на початку 2000-х рр. чисельність оцінювалась в 20–25 пар (дані С.В. Домашевського). В пониззях р. Бакшала гніздування вперше відмічено в 2002 р., всього тут трималось 24 ос. (особ. пов. В.А. Артамонова). За даними В. Васьківа (особ. пов., 2006 р.) 1–2 пари там гніздяться й зараз. В кінці 1980-х – на початку 1990-х рр. (дані опитувань) сформувалось поселення в пониззях р. Чичиклія та прилеглій ділянці р. Південний Буг. На р. Чичиклія (від смт Веселинове до р. Південний Буг) в 1998–1999 рр. гніздилося до 15 пар, з яких 3–4 – на риборозплідному ставку біля с. Покровка (Рединов, 1999). На останньому 10.04.2008 р. вид не виявлено. Судячи зі спостереження в «Христофоровських плавнях» у липні 1995 р. близько 250 гусей, котрі літали годуватись на поля (Костюшин, 1996), вид гніздиться й на р. Інгул.



Тилігульський лиман. Гніздове поселення у верхів'ях Тилігульського лиману (Одеська область), вірогідно, сформувалось у 1970-х рр. Зокрема в 1982–1987 рр. тут обліковували 5–50 (15) пар (Кошелев, Пересадько, 1989). Оцінки чисельності в 300 (Стойловский, 2000) та 80 (Rusev, Korzykov, 2004) пар, на нашу думку, завищені, оскільки для розмноження стількох особин, тут недостатньо лук. Принаймні, з 2000 р. 1–2 пари гусей не щорічно розмножуються в гирлі р. Царега, котра впадає в лиман. У гніздовий період зустрічі кочуючих особин відомі і в пониззях лиману: 21.04.2006 р. – 2 ос.

Березанський лиман та р. Березань. На лимані 18.02.2007 р. помічено 3 і 2 ос., але чи розмножувалися вони, залишилось невідомим. У верхів'ях р. Березань та на ставку біля с. Широколанівка, «пари» та зграйки (до 10 ос.) у гніздовий період відмічали неодноразово, наприклад, 28.04.1997 р. – 2 і 2 ос. (Рединов, 1999) та 5.05.2008 р. – 10 ос., але гніздування виду не доведено.

Басейн р. Дніпро, Кінбурнський півострів. У пониззі Дніпра, де вид гніздився ще нещодавно (Браунер, 1923), він почав відновлюватися на гніздуванні з кінця 1940-х рр. (Клименко, 1950), а з кінця 1980-х рр. окремі пари гніздяться і на озерах Кінбурнського півострова (Ардамацкая, 2003). В межах РЛП «Кінбурнська коса» гніздиться 4–8 пар (1998–2007 рр.), зокрема в «Бієнкових плавнях» 3.04.1999 р. обліковано 6 пар. На р. Інгулець та в пониззях р. Вісунь сірі гуси в травні 2002 р. не виявлені (Костюшин, Рединов, 2004).

Особливості гніздування. Гніздяться сірі гуси на ставках рибгоспів, у плавнях річок, в опріснених верхів'ях лиманів. Птахи не уникають сусідства

людини, зокрема в пониззях р. Чичиклія спостерігали гніздування окремих пар навіть у межах села (Рединов, 1999).

В місцях гніздування з'являються рано. На ставку рибгоспу біля с. Покровка, на якому був ще лід, 19.01.1998 р. обліковано пару, а 24.02 трималось 5 пар і зграя з 11 гусей; 27.02.1999 р. обліковано 32 ос. У «Бієнкових плавнях» пару спостерігали 28.02.2002 р. У верхів'ях Тилігульського лиману 14.01.2005 р. обліковано зграю з 17 ос.

Конфлікти між парами помічено 24.02.1998 р., а територіальні пари на р. Чичиклія спостерігали на початку березня (7.03.1998 р. та 8.03.1999 р.).

Виводки з'являються в II декаді квітня – на початку травня: 28.04.1998 р. (2) – пташенята віком 3–5 діб, 5.05.1998 р. (1) – 15–20, 2.05.1999 р. (4) – 2–7 (Весели-

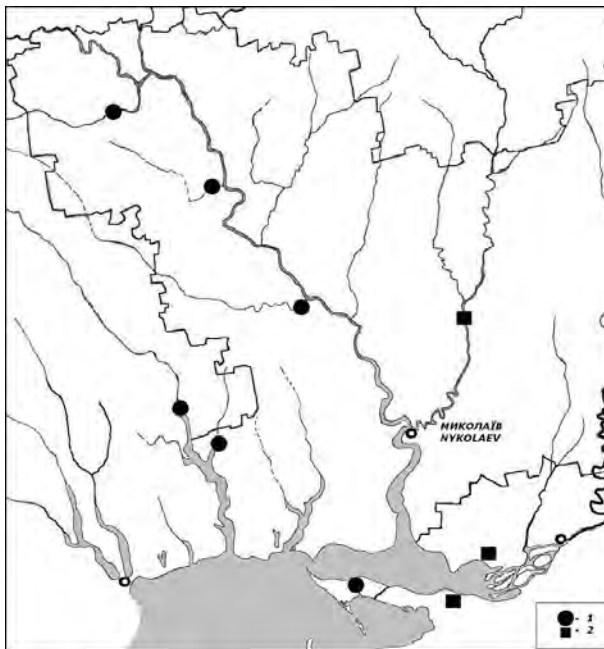


Рис. 1. Місця гніздування сірої гуски в Миколаївській області та на прилеглих територіях у 1990–2007 рр.

1 – гніздування доведено, 2 – гніздування ймовірне.

Fig. 1. Distribution of the Greylag Goose in Mykolaiv region and adjacent territories in 1990–2007.

1 – confirmed breeding, 2 – probable breeding.



нівський р-н); 29.04.2000 р. (1), 16.04.2005 р. (2) – 2–7 діб (Кінбурнський півострів). У виводках ($n = 11$): 2–8 ($5,0 \pm 0,6$) пташенят (вік до 20 діб).

У місцях гніздування тримаються також холості особини. На ставку біля с. Покровка 17.05.1999 р. їх чисельність досягала 66 ос. (Рединов, 1999). З кінця квітня – середини травня гуси стають малопомітними, що пов'язано з линінням (Лысенко, 1991). Знову гуси стають помітними з середини червня: 19.06.1998 р. – ставок біля с. Покровка.

Відліт гусей з місць гніздування відбувався після замерзання водойм: 15.11.1998 р. біля вкритого кригою ставка на березі обліковано 50 ос., а 6.12 – птахи відсутні (околиці с. Покровка).

Міграції, зимівля. Міграції гусей мають складний характер. Для місцевої популяції характерні післягніздові кочівлі, частина птахів зимує в регіоні, або переміщається південніше, відповідно до характеру зими. Крім того, в межах області мігрують та зимують гуси з північних популяцій (Лысенко, 1991).

Післягніздові переміщення гусей спостерігаються вже в липні: 31.07.1994 р. в верхів'ях р. Березань облікована зграя з 50 ос. У низьзях Тилігульського лиману початок післягніздових кочівель помічено: 22.07.2004 р. (1 ос.) та 9.07.2006 р. (2). На Кінбурнському півострові (Покровська коса) зграя гусей найраніше облікована 20.08.2000 р. (14). Восени чисельність птахів тут звичайно більша: 17.09.2006 р. (92), 13.10.1999 р. (180).

У жовтні – грудні спостерігаються переміщення невеликих зграй гусей, що вірогідно належать до гніздового угруповання Північно-Західного Причорномор'я: 29.12.2002 р. – на захід (м. Южне, крики). Окремих птахів, що хаотично переміщались, спостерігали в Єланецькому районі: 19.12.1999 р. та 29.12.2000 р.

Весняна міграція, судячи за спостереженнями в низьзях Тилігульського лиману, відбувається в лютому-березні: 2.02.

2005 р. – 27.03.1999 р. (1–17 ос.). Найбільш пізня зустріч зимуючих гусей: 13.03.2005 р. (120) – Очаківський район, поле озимини.

Чисельність сірих гусей з північних популяцій незначна і коливається по рокам. Фенологія міграцій, розповсюдження та поведінка їх у зимовий період, такі ж, як в білолобої гуски. Хоча в сумісних місцях годівлі сірі гуси звичайно тримаються окремо.

Найбільшу зграю зимуючих гусей обліковано 15.01.2006 р. (610 ос.) – на Тилігульському лимані в районі с. Прогресівка. Великі зграї спостерігали також 13.12.1996 р. (170) – на ставку в верхів'ях р. Березань та 12.03.2005 р. (150) – на Тилігульському лимані біля с. Ташино.

В угрупованні зимуючих гусей, що прив'язані до Березанського та Дніпро-Бузького лиманів, взимку 2004/2005 рр. обліковано максимум 158 (12.02), а взимку 2006/2007 рр. – 52 (18.02) ос.

Серед негативних факторів, що впливають на успішність розмноження сірої гуски, слід вказати на «дефіцит» луків, а також збір кладок та відлов гусенят місцевим населенням. Наприклад, у двох мисливців, що мешкають біля Тилігульського лиману, було 17 особин сірих гусей.

Велика білолоба гуска (*A. albifrons*). Мігруючий та зимуючий вид. Найчисленніший серед гусей, що відмічали й інші дослідники (Костюченко, 1927; Клименко, 1950; Домашевский, 2001). Міграція йде широким фронтом, іноді гуси зупиняються на полях та водоймах.

Восени перші пролітні зграї ($n = 15$) реєструються звичайно в III декаді жовтня – I декаді листопада: 18.10.1991 р. – 16.11.2002 р. ($31,10 \pm 1,7$) (табл.). В районі Чорноморського біосферного заповідника появу гусей фіксували з кінця вересня (Клименко, 1950), але конкретні дати не наведені.

Пік міграції в III декаді жовтня – II декаді листопада (рис. 2). Так, на Кінбурнському півострові та біля м. Очаків 26.10 – 7.11.1999 р. гуси летіли масово, в північно-західному та західному напрямках,



зокрема, 26.10 над с. Покровка з 7³⁰ до 8⁴⁰ пролетіло 4355 ос.

У зграях ($n = 75$), що спостерігалися в жовтні-листопаді, було від 2 до 400 ($100,7 \pm 9,3$) ос.

На заході області в грудні – січні відмічені переміщення зграй гусей у південному, північному та північно-східному напрямках, наприклад, 10.12.1999 р. та 8–10.01.1998 р., ймовірно, пов'язані з їх перерозподілом на місцях зимівлі.

Місцями зимівлі гусей є Березанський, Дніпро-Бузький та Тилігульський лимани і прилеглі до них агроценози. В цих місцях зимівлі відомі принаймні з 1980-х рр. Кількість гусей, зимівлі яких приурочені до Березанського та Дніпро-Бузького лиманів, у 2000–2007 рр. була на рівні 1,5–5 тис. ос. На Тилігульському лимані зимувало до 2,5 тис. ос. (2005/2006 рр.). Щодо вікової структури зимуючих гусей, дані фрагментарні, але вони свідчать про низьку кількість молодих особин. В зграї з 1100 ос., молодих було не більше 10 % (1.03.2005 р.).

Для зимівлі гусей необхідною умовою є наявність великих акваторій (лимани), а після замерзання – ополонки на них. Тут гуси ночують та п'ють воду. Птахи надають перевагу прісним водоймам, хоча вживають також і солонувату воду. Восени зграї гусей на певний час можуть зупинитись і в глибині материка, де ночують на відносно невеликих водоймах, а годуються на прилеглих полях. Такі зупинки ми спостерігали в жовтні на ставку рибгоспу площею 80 га у пониззях р. Чичиклія.

Протягом зими відбуваються зміни місць ночівлі (в межах однієї водойми), переміщення частини птахів на інші водойми, відліт південніше. Причиною цього може бути утворення криги, зміна місць годівлі, фактор турбування (мисливці, рибалки). В Очаківському районі протягом однієї

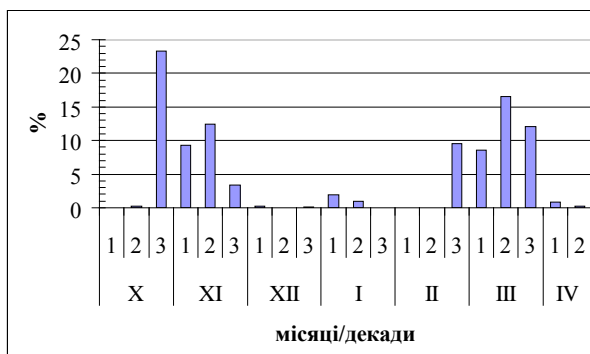


Рис. 2. Динаміка міграції великої білолобої гуски в 1990–2005 рр. (24 342 ос.).

Fig. 2. Dynamics of migration of White-fronted Goose in 1990–2005 (24 342 ind.).

зими спостерігали переміщення гусей з Березанського на Дніпро-Бузький лимани і в Ягорлицьку затоку (район Покровської коси). Більш стабільні місця ночівлі в холодні зими, оскільки птахи прив'язані до ополонки.

Гуси годуються на полях, прилеглих до водойм, на яких вони ночують, або літають на відстань до 40 км. Потурбовані тут, наприклад, мисливцями, вони перелітають на інші поля. Також гуси можуть годуватись на різних полях, відповідно, зранку та ввечері, чи взагалі розлітатися в різних напрямках.

Добова активність гусей має приблизно такий характер. Зранку гуси летять на кормові поля (з 7⁰⁰ до 10³⁰), в обідні часи повертаються на водопій (11⁰⁰ – 13⁰⁰) і звідси знову летять на годівлю. На місця ночівлі гуси прилітають приблизно з 16⁰⁰ та в сутінках. Добова активність залежить від розміщення та «якості» кормових полів і фактора турбування.

Гуси надають перевагу полям, на яких вирощувалася кукурудза. Останні бувають трьох типів: не оброблені, зорані та ті, на яких посаджено озимину або ріпак. Птахи вживають насіння кукурудзи та вегетативні частини озимини і ріпака. За нашими спостереженнями, гуси, що годуються на



Фенологія міграції великої білолобої гуски в Миколаївській області
Phenology of migration of the White-fronted Goose in Mykolayiv region

Місце	Дата	n	Lim	M ± m
Осіння міграція / початок				
I	24.10.1998, 30.10.1999, 12.11.2000, 9.11.2001, 16.11.2002, 2.11.2003, 30.10.2004, 22.10.2005, 6.11.2006	9	22.10 – 16.11	3.11 ± 2,8
II	26.10.1999, 4.11.2000, 10.11.2004	3	26.10 – 4.11	3.11 ± 4,4
III	30.10.1990, 18.10.1991, 28.10.1995, 9.11.1996, 7.11.1997, 24.10.1998, 15.11.2000, 7.11.2002, 3.11.2003, 30.10.2004, 26.10.2007	11	18.10 – 15.11	1.11 ± 2,4
Весняна міграція / кінець				
I	31.03.2002, 4.04.2005, 23.03.2007	3	23.03 – 4.04	30.03 ± 3,5
II	7.04.2002, 7.04.2003, 20.03.2004, 26.03.2005, 31.03.2006	5	20.03 – 7.04	31.03 ± 3,5
III	28.03.1992, 30.03.1996, 27.03.1997, 25.03.2003, 9.04.2006	5	25.03 – 9.04	30.03 ± 2,6

Місця спостережень: I – пониззя Тилігульського лиману та околиці м. Южне; II – Кінбурнський півострів, Очаківський район; III – захід області (верхів'я р. Березань, пониззя р. Чичиклія).

кукурудзяних полях, наїдаються швидше і відповідно більшу частину часу проводять відпочиваючи. На початку зимівлі вони годуються переважно в центрі полів, а до весни переміщуються до їх країв. Під час зупинок на ставках спостерігали гусей, що паслися на березі.

Перед тим, як сісти на поле, гуси кружляють над ним. Якщо на полі вже годується зграя гусей чи лебедів-кликунів (*Cygnus cygnus*), гуси сідають швидше. До джерел неспокою, які не завдають їм шкоди, птахи відносяться спокійно. Неодноразово спостерігали зграї гусей, що годувалися за 300–500 м від шляхів з інтенсивним рухом.

В місяцях зимівлі гуси тримаються, звичайно, до середини березня, не виключено, що до них приєднуються і пролітні зграї. Відліт з місць зимівель та проліт гусей відбувається в лютому – березні. В приморських районах початок весняного прольоту (n = 6) помічено в лютому – на початку березня: 2.02.2005 р. – 4.03.2001

р. (24.02 ± 4,5). На заході області та в районі заповідника «Сланецький степ» найраніше початок міграції спостерігали, відповідно, 24.02.1998 р. та 10.02.2001 р. Вже 28.02.1999 р. на Кінбурнському півострові з 8¹⁵ до 12¹⁵ в східному напрямку пролетіло 1765 ос. У зграях (n = 118), що спостерігались в III декаді лютого – II декаді квітня було від 1 до 600 (99,7 ± 9,5) ос. Востаннє птахів в області (n = 10) реєстрували: 20.03.2004 р. – 9.04.2006 р. (1.04 ± 2,3) (табл.).

Мала білолоба гуска (*A. erythropus*). Мігруючий та, вірогідно, зимуючий вид. А. Костюченко (1927) писав, що йому точно вдалось встановити проліт малої та великої білолобих гусок восени 1917 р. в околицях м. Миколаїв та м. Очаків, де цих гусей здобували солдати. Візуальні визначення малих білолобих гусок, котрі трималися в зграях великих білолобих, що годувались на березі ставка біля с. Покровка (Редінов, 1999), скоріше за все були помилковими. Достовірно малу білолобу гуску спостері-



гали лише в пониззях Тилігульського лиману 3.03.2001 р. – 3 ad (у скупченні крижнів (*Anas platyrhynchos*), з якими трималась також поранена особина великої білолобої гуски) та 26.11.2002 р. – 1 juv (птаха підпускав спостерігачів на відстань до 10 м).

Гуменник (*A. fabalis*). Мігруючий та зимуючий вид. Спостерігався не кожного року. Крайні дати: 7.11.1995 р. – 2.04.1995 р. Під час зимових обліків достовірно зареєстрований взимку 2004/2005 рр.: 15.01 – 2 та 12 ос., та 11.02 – 4 ос. (Очаківський район). Гуменники трималися в зграях інших гусей. В інших місцях відомі поодинокі зустрічі. Одного птаха спостерігали 16.11.2005 р. в пониззях Тилігульського лиману. На ставку біля с. Широколанівка 7.11.1995 р. один гуменник тримався з 2 сірими гусками. Крім того, зграю з 31 ос. помічено 2.04.1995 р. на озимині біля с. Степове Миколаївського району.

Обговорення

Червоновола казарка є рідкісним, але регулярно зимуючим видом. Мала білолоба гуска є дуже рідкісним видом, навіть враховуючи складності у визначенні її в польових умовах. Гуменник під час міграцій, можливо зустрічається частіше, але все ж є нечисленним видом, підвидова належність птахів потребує уточнення. Білощоку та чорну казарок, виходячи з наявної інформації та статусу видів у регіоні, на нашу думку, вносити в перелік видів області передчасно.

Відновлення сірої гуски на гніздуванні почалося в 1980-х рр., а станом на середину 2000-х рр. чисельність становить приблизно 30–60 пар та 300–500 холостуючих особин. На думку В.І. Лисенка (1991), відновлення популяції відбувалось за рахунок птахів, що збереглися на річках Дунай, Дністер та напіввільно утримувалися в заповіднику «Асканія Нова». Зокрема закільцьованих у 1960–1965 рр. в заповіднику особин здобували в межах області вже в 1960-х рр. (Андрієвський, 1969). Звертає на себе увагу

також і поведінка гусей, котрі гніздяться навіть у межах населених пунктів, відносно довірливі (Рединов, 1999).

На Дніпро-Бузькому, Березанському та Тилігульському лиманах зимує до 7,5 тис. ос. великих білолобих гусей, до 600 ос. – сірих гусей, до 65 ос. – червоноволих казарок, до 20 ос. – гуменників. Чисельність гусей коливається в різні роки та протягом зими, на що значно впливають погода та кормова база. Для покращення умов зимівлі бажано засаджувати кукурудзою поля, що знаходяться біля берегів лиманів.

ЛІТЕРАТУРА

- Андрієвський І.В. (1969): Расселение гусей из Аскания-Нова по данным кольцевания. - Орнитология в СССР: Мат-лы 5 Всесоюз. орнитол. конф. Ашхабад. 2: 18-20.
- Ардамацкая Т.Б. (2003): Орнитофауна Кинбурнской косы в 1950–1980-е годы. - Біорізноманіття як ключовий елемент збалансованого розвитку: регіональний аспект. Мат-ли конф. Миколаїв: МДУ. 7-11.
- Браунер А.А. (1923): Сельскохозяйственная зоология. Одесса: Госиздат Украины. 1-436.
- Воїнственський М.А. (1958): Авіфауна Ольвії. - Археологічні пам'ятки України. Київ: АН УРСР. 7: 156-158.
- Володин І.А., Володина Е.В. (2001): Манипулирование климатическими факторами для ускорения начала размножения краснозобых казарок в неволе. - Проблемы изучения гусеобразных Восточной Европы и Северной Азии. Тез. докл. М. 29-30.
- Домашевський С.В. (2001): Орнитофауна регіонального ландшафтного парку «Гранітно-Стіпне Понужье». - Запов. справа в Україні. 7 (2): 23-29.
- Домашевський С.В. (2008): Спостереження у 1992–2006 рр. деяких видів птахів, занесених до Червоної книги України. - Знахідки тварин Червоної книги України. К. 76-83.
- Клименко М.І. (1950): Матеріали по фауні птахів району Черноморського державного заповідника. - Тр. Черноморського державного зап-ка. Київ: КГУ. 3-69
- Костюшин В.А. (1996): «Христофоровские плавни» как перспективная ИВА-территория. - Мат-ли конф. (7–9.04.1995р., м. Ніжин). Київ. 139-140.
- Костюшин В.А., Рединов К.О. (2004): До орнітофауни долини р. Інгулець та пониззя р. Вісунь. - Сучасні проблеми зоологічної науки. Мат-ли конф. Київ: ВПЦ: Київський університет. 91-93.
- Костюченко А. (1927): К пролету малої білолобої казарки. - Укр. мисливець та рибалка. 6: 38-39.
- Кочелев А.И., Пересадько Л.В. (1989): Опыт сбора



- данных и составления кадастра гнездящихся птиц верховий Тилигульского лимана (Одесская область). - Всес. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Уфа. 3: 123-125.
- Кремко А.А. (1985): Заповедные места Николаевщины (фотоочерк). Одесса: Маяк. 1-80.
- Лысенко В.И. (1991): Фауна Украины. Т. 5. Птицы. Вып. 3. Гусеобразные. К.: Наукова думка. 1-200.
- Пирогов Н.Г. (1996): К изучению пролета птиц в районе Черноморского заповедника. - Запов. справа в Україні. 2: 42-48.
- Рединов К.А. (1999): Материалы по редким и малочисленным видам птиц Николаевской области. - Бранта. 2: 152-158.
- Русев И.Т., Лысенко В.И. (2000): План действий по охране краснозобой казарки в Украине. - Птицы Азово-Черноморского региона на рубеже тысячелетий: Мат-лы юбил. научн. конфер., посвящ. 20-летию АЧОГ. Одесса: АстроПринт. 94-134.
- Русев И.Т., Андрущенко Ю.А., Белинский А.В., Гринченко А.Б., Жмуд М.Е., Кинда В.В., Корзюков А.И., Москаленко Ю.А., Петрович З.И., Попенко В.М., Яремченко О.А. (2005): Результаты учетов краснозобой казарки (*Rufibrenta ruficollis*) в Азово-Черноморском регионе Украины в 2003/2004 гг. - Мат-лы III международного симпозиума по гусеобразным. Санкт-Петербург: Картфабрика ВСЕГЕИ. 229-231.
- Стойловский В.П. (2000): Тилигульский лиман. - Численность и размещение околотовных птиц в водно-болотных угодьях Азово-Черноморского региона. Мелитополь – Киев: Бранта. 103-114.
- Rusev I., Korzykov A. (2004): Population of Graylag Goose on Tiligul liman. - 8th Annual meeting of the goose specialist group (5–10.03.2004). Odessa, Ukraine. 109-110.

З.О. Петрович,
РЛП «Кінбурнська коса»,
вул. Шкрептієнка, 16,
м. Очаків, Миколаївська обл., 57500,
Україна, (Ukraine).

Замітки	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	32
---------	--------	----	----------	------	----

ВСТРЕЧА ПЛОСКОНОСОГО ПЛАВУНЧИКА НА МОЛОЧНОМ ЛИМАНЕ

Record of the Grey Phalarope at Molochny Liman (SE Ukraine). - V.N. Grishchenko. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - A female in breeding plumage (see cover photo) was observed on the right coast near the village of Bogatyr (46.38 N, 35.17 E) on 9.06.2008. [Russian].

Утром 9.06.2008 г. на правом берегу лимана у с. Богатырь Акимовского р-на Запорожской обл. наблюдалась самка в брачном оперении (см. фото на обложке журнала). Птица держалась отдельно от других куликов, отдыхая на косе у самой воды.

Плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*) принадлежит к наиболее редким залетным видам птиц Украины. За все время он регистрировался лишь несколько раз (Кістяківський, 1957; Miczynski, 1962; Грищенко та ін., 1994; Матеріали..., 1995, 1996), причем в основном на внутренних водоемах. На Молочном лимане этот вид

ранее не отмечался (Черничко, Черничко, 2003; А.И. Кошелев, личн. сообщ.).

ЛИТЕРАТУРА

- Грищенко В.М., Гаврилюк М.Н., Лопарьов С.О., Яблоновська С.Д. (1994): Матеріали по рідкісних та залітних видах птахів Східної Черкащини. - Беркут. 3 (1): 49-50.
- Кістяківський О.Б. (1957): Фауна України. Птахи. Київ: АН УРСР. 4: 1-432.
- Матеріали орнітологічних спостережень, затверджені Українською орнітофауністичною комісією (УОФК) у 1991–1994 роках. - Troglodytes. 1995. 5: 6-16.
- Матеріали орнітологічних спостережень, затверджені Українською орнітофауністичною комісією (УОФК) у 1995 році. - Troglodytes. 1996. 6: 6-8.
- Черничко И.И., Черничко Р.Н. (2003): Миграции куликов на Молочном лимане. - Бранта. 6: 137-164.
- Miczynski K. (1962): Ptaki Dublan (Ukrainska SSR). - Acta ornithol. 6 (10): 117-180.

В.Н. Грищенко

Каневский заповедник, г. Канев,
19000, Черкасская обл.,
Украина (Ukraine).

BREEDING, MIGRATION DYNAMIC AND CONSERVATION OF GREYLAG GOOSE ON MARGINS OF ITS CENTRAL EUROPEAN POPULATION IN NORTH-WEST SERBIA

Marko Tucakov

Abstract. Migration phenology, breeding, and conservation needs of Greylag Goose on Kolut fish farm in NW Serbia have been studied between 1998 and 2004. Spring migration started in early February and was pronounced throughout February and March. Non-breeding adults were almost absent up to late June. In early July mixed flocks of adults and juveniles were observed, and they were occasionally present throughout July, August and September. Autumn migration is poorly pronounced. Seven to twenty pairs of Greylag Goose bred in the fish farm per year. The number of hatchlings per pair was 3.1. Taking the chicks by local people, burning of dry reedbeds and illegal hunting endangered Greylag Goose at the study site.

Key words: Greylag Goose, *Anser anser*, Serbia, breeding, migration, conservation, fish farm.

Address: M. Tucakov, Marka Oreškovića 9, 25275 Bački Breg, Serbia; e-mail: mtucakov@eunet.rs.

Гнездование, динамика миграции и охрана серого гуся на окраине его центральноевропейской популяции в Северо-Западной Сербии. - М. Туцаков. - Беркут. 17 (1-2). 2008. - Фенология миграций, гнездование и проблемы охраны серого гуся изучались в 1998–2004 гг. на рыбхозе Колут в Северо-Западной Сербии. Весенняя миграция начинается в начале февраля, она хорошо выражена на протяжении февраля и марта. Негнездящиеся взрослые птицы практически отсутствуют до конца июня. В начале июля наблюдались смешанные стаи взрослых и молодых гусей, они встречались до сентября. Осенняя миграция выражена слабо. Ежегодно на рыбхозе гнездились от 7 до 20 пар гусей. В среднем на пару приходилось 3,1 птенца. Основные проблемы для серого гуся в районе исследований: отлов птенцов для содержания в неволе, выжигание зарослей тростника и браконьерство.

Introduction

Greylag Goose (*Anser anser*) is breeding in Serbia (Puzović et al., 2003), exclusively in wetlands along the Danube and Tisa rivers in the northern province of Vojvodina (e.g. Gergelj et al., 2000; Panjković et al., 2000; own data). Serbian breeding pairs are probably a southernmost part of the Central European population, whose main breeding areas are in countries north from Serbia, i.e., Hungary, Austria, Czech Republic and Slovakia (Dick et al., 1999).

However, with the exception of data on high numbers on passage, and data on breeding confirmed in particular sites, migration dynamics and breeding biology still remained unknown, which is partly also true for the whole population (Dick et al., 1999). Although Graylag Goose is strictly protected in Serbia, threats on their breeding grounds are still important. The aim of this article is to

enlighten the status of the Greylag Goose in Serbia by presenting data on migration phenology, breeding success, breeding numbers and habitat as well as conservation needs of this species on Kolut fish farm, a man-made wetland situated in the north-western part of the country.

Material and Methods

1. Study area

Kolut fishponds are situated on the edge of village Kolut, in north-west Serbia (UTM CR48, 45° 53' N 18° 57' E), 6 km from the left bank of the Danube at 1429th river kilometer.

The dominant fish species is Carp (*Cyprinus carpio*). At the moment, 175 ha is in usage. Fish production takes place in eight large ponds, while 10 small ones serve for wintering storage (Barkjaktarov, 2004). All ponds receive water from the river Plazović. Fish feeding starts in April. Fattening technol-



ogy include occasional enhancing of benthos production by fertilizers, as well as water calcification throughout the year. Fish fattening lasts until the late September, and the emptying of ponds takes place afterwards, and lasts up to one month. Fish harvesting ends by mid-December, but the ponds stay empty until the end of February.

Shallow banks of all ponds and several islets within the ponds are covered by dense emerging vegetation. During vegetation season submerging vegetation cover majority of pond bottoms, while floating vegetation develops patchily. The fish farm is surrounded with agricultural fields, marshy depressions of the Plazović river and the gardens of village Kolut.

2. Methods

Surveys were made between July 4th 1998 and May 15th 2004 when 118 visits to the fishpond were done (one to four visits per month, not equally dispersed thru the study period). During every survey, the entire surface was examined from the embankments between the ponds, using points from which all parts of the fishpond were visible. All individuals registered in the study area or on arable land within 50 m from the fishpond edges were counted, or, in case of large or mixed flocks, the number of Greylag Geese was assessed using the «block method». This method is based on counting all individuals within one block (the space seen thru binoculars, the longitudinal section of the flock) and then counting the flock using this figure and the same space (Simić, Tucakov, 2003). It was assumed that few birds were overlooked, having in mind that flocks of this species were very distinctive and visible during migration, mainly foraging or resting on the open water or on adjacent arable land. During the post-breeding period, separation of local reproductive pairs and their fledged chicks from the other Greylag Geese was not possible.

Numbers of breeding pairs per year have been estimated on the basis of the maximum number of families in which the parents were observed together with chicks in the early

phases of breeding cycle (in late April and early May). In that period families were clearly separated between each other and from the other Greylag Geese.

For the purpose of comprehensive analysis of migration dynamics, monthly data were divided into three ten-day periods (first: 1st – 10th, second: 11th – 20th, third: 21st – 31st day in the month). Average number of birds present on the fish farm in each of these periods was calculated and is presented on the graph.

When testing statistical differences in bird numbers total count per each visit was taken as independent data point. Strictly, data are not independent between the months, since the same individuals may occur throughout several months. However, such dependence is not a problem here, since it can only decrease the chances of finding significant differences.

Results

The frequency of Greylag Goose occurrence on the fishpond during study period was 64.2%. Spring migration started in the first decade of February and was characteristically pronounced throughout February and March. The biggest flock on spring migration was present on February 26th 1999, when 350 individuals were counted. There were few migrating adults on the fishpond in May. Non-breeding adults are almost absent throughout chick-rearing period, up to late June. In early July mixed flocks of adults and their juveniles can be observed, and they are occasionally present throughout July, August and September. Autumn migration is very poorly pronounced. Greylag Geese do not winter on the fish farm (Fig. 1).

The number of Greylag Geese differed significantly between spring, comprising February, March and April and the autumn, comprising months between September and November (Mann-Whitney U test = 29.0, $P < 0.001$). The difference in numbers was significant when comparing spring migration, and period of post-breeding dispersal, in July and August (Mann-Whitney U test = 196.0, $P < 0.005$), as well as after comparison of numbers during



post-breeding dispersal and autumn migration (Mann-Whitney *U* test = 121.0, *P* < 0.001). There was significant difference also between numbers among all three mentioned periods of annual cycle (Kruskal-Wallis test = 43.3, *df* = 2, *P* < 0.05).

During the study period, 7 to 20 pairs of Greylag Goose bred in the fish farm per year. Paired birds have been observed as early as in late February, and they were physically separated from migrating flocks. Breeding took place in the dense reed close to the water edge, on reed islets or on the banks of the ponds (Žuljević, pers. comm.). The first pairs with very small hatchlings were observed in late April (April 21st 2001), and were regularly observed throughout May and early June. There is one exceptionally late record of two pairs of adults with two chicks each on July 22nd 2001. Mixed flocks with breeding adults and their offspring have been observed already in late June. Such flocks stayed on the fish farm until juveniles began to fly.

The number of hatchlings per pair (only families observed in early phases of chick rearing, i.e., in April and first half of May are taken in consideration) was 2 to 6 (*n* = 25, *SD* = 1.29, mean = 3.2). Average brood size in May was lower: 3.1 chick per pair (min = 2,

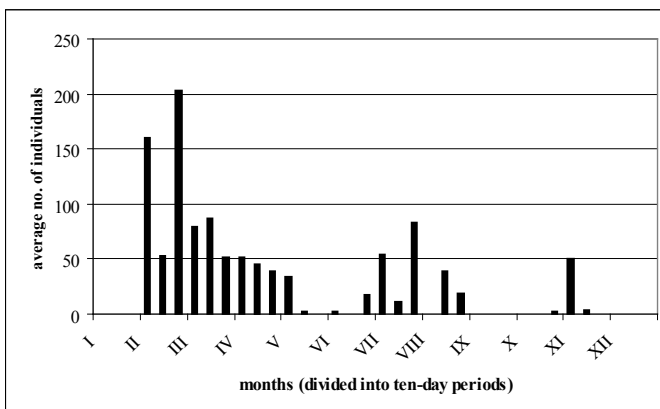


Fig. 1. Greylag Goose migration dynamics on Kolut fish farm for the period 1998–2004.

Рис. 1. Динамика миграции серого гуся на рыбхозе Колут в 1998–2004 гг.

max = 6, *N* = 10, *SD* = 1.4) and it continued to decrease in June when it was in average 2.5 chicks per pair (min = 2, max = 4, *N* = 10, *SD* = 2.8), while in July it was two chicks per pair (min = 2, max = 2, mean = 2, *SD* = 0, *n* = 2; Fig. 2).

Discussion

Migration

Intensive spring migration of Graylag Goose (Fig. 1, Table) is not a characteristic pattern of this species' migration dynamics in other wetlands in Serbia, where more numerous flocks appear in autumn, starting from October (Šoti, Dimitrijević, 1974, 1984; Purger, 1988; Hulo, 1997). This is also the case in Slovenian wetlands (Vogrin, 2004).

Flock sizes (numbers of individuals) of Greylag Goose in different periods of its annual cycle on Kolut fish farm between 1998 and 2004

Размер стай серого гуся в различные периоды годового цикла на рыбхозе Колут в 1998–2004

Period of annual cycle	N	Min	Max	Average	SD
Spring migration	33	5	400	81.3	78.4
Post-breeding dispersal	22	1	170	43.1	53.6
Autumn migration	24	2	50	2.9	10.4

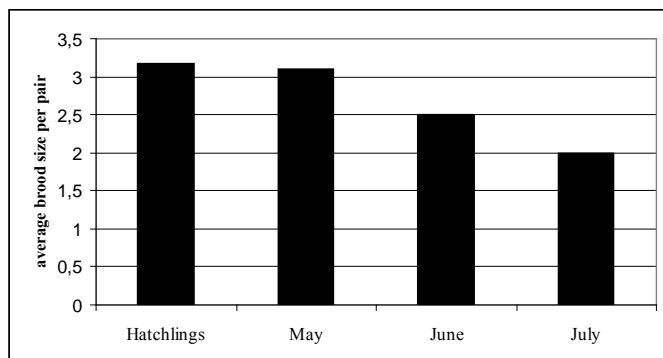


Fig. 2. Average brood size of Greylag Goose on Kolut fish farm (number of chicks per pair) during the breeding cycle.

Рис. 2. Средний размер выводка серого гуся на рыбхозе Колут (число птенцов на пару) на протяжении гнездового цикла.

Important stopover sites (Mikuska, Mikuska, 1994) and wintering grounds (Jurčević et al., 2000) along the Danube in Croatia are very close to the study area and its proximity may cause higher averages in the numbers of Greylag Geese during spring months on Kolut fishpond. After a lack of flocks during most of the breeding season on the study site, flocks composed mainly of juveniles appeared in July and August. However, these flocks are very mobile, stay on Kolut fish farm only for a short time, and their numbers heavily fluctuate (Fig. 1). Kolut Fish farm is just one of their feeding and resting sites, while much more important ones exist in the neighbouring Danube floodplain (Tucakov, unpubl. data). Moulting behavior was not detected. Only the small peak in November (Fig. 1) can be regarded to birds arriving from larger distances. Greylag Goose avoids Kolut fishponds during winter as the ponds are frozen. Exceptionally large winter numbers on some other fish farms (Lukač, Lukač, 1992) may occur during mild winters or on regularly used roosting sites.

Breeding numbers

The peak number of breeding pairs on Kolut fish farm during the study period was similar to the one on the nearest breeding site, on Svilojevo fish farm (Lakatoš, 1992), but much higher in comparison with the

breeding numbers in other known breeding sites in Serbia (Gergelj, Šoti, 1990; Dević, 1995; Gergelj et al., 2000; Tucakov, unpubl. data). This breeding site is traditional for Greylag Goose in Serbia, and has been used for a long period of time (Mirić, pers. com.). Despite the increase of the Central European population in the core breeding sites in Hungary (Farago, 2001), the Serbian population, after a slow increase of breeding numbers and the occupation of new breed-

ing sites (Puzović, 2001; Puzović et al., 2003; own data), currently fluctuates (Puzović, pers. comm.).

Breeding success

Hatching success was lower on Kolut fish farm in comparison with other breeding sites within the Central European population. In the Barycz Valley (Poland), average brood size after hatching reached 5.0, while at Lake Neusiedl in Austria it was 4.2 (Dick et al., 1999). In the Central Asian population in Kazakhstan it was between 4.4 and 4.6 chicks per pair, with smaller chick losses than in my study site (Yerokhov, 2003). Mean July brood size in my study site was also smaller than in other populations, e.g. British breeders (Cramp, 1998).

Number of chicks decreased as the season progressed (Fig. 2). There are two possible reasons for this: some chicks may die during the pre-fledging period, or broods hatched later in the season were smaller than the earlier ones. However, none of these hypotheses weren't proven.

Conservation

There are three conservation problems Greylags on Kolut fish farm are faced with. Taking the chicks by local people for the purpose of feeding and fattening them in captivity



has been observed throughout the study period. However, its impact was not known. In addition, the burning of dry reedbeds, which is very common practice in early spring (February, March) throughout northern Serbia (Tucakov, 2004) destroys the nests of this early breeder in Kolut fish farm (Tucakov, unpubl. data). Despite Greylag Goose is strictly protected species in Serbia, and its hunting is prohibited, I observed cases of illegal hunting. The hunting issue is complicated considering the very low conservation knowledge of members of Serbian hunting clubs who often are not capable of distinguishing Greylag Goose from game geese, Bean Goose (*A. fabalis*) and White-fronted Goose (*A. albifrons*). All these problems emerge on other fish farms as well, and have negative implications for other aquatic animals (e.g. Tucakov, 2004, 2005).

Acknowledgements

I am most grateful to Milan Vogrin whose useful suggestions improved the manuscript and to the anonymous referee for useful advises.

REFERENCES

- Barjaktarov D. (2004): [Ecology and ethology of Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus* L.) in Vojvodina]. - Master thesis. University of Novi Sad, Faculty of Sciences, Department of Biology and Ecology, Novi Sad. (In Serbian with English summary).
- Cramp S. (1998): The Complete Birds of the Western Palearctic on CR ROM. Oxford University Press, Oxford.
- Dević M. (1995): [The ornithofauna of the fishpond «Uzdin»]. - Ciconia. 5: 32-44. (In Serbian with Engl. sum.).
- Dick G., Bacetti N., Boukhalifa D., Farago S., Hudec K., Leito A., Markkola J., Witkowski J. (1999) Graylag Goose *Anser anser*: Central Europe-North Africa. - Madsen J., Cracknell G. & Fox T. (eds): Goose Population of the Western Palearctic – a review of status and distribution. Wetlands International & National Environmental Research Institute, Denmark. Wargeningen. 202-213.
- Farago S. (2001): Trends in the breeding and staging population of the Greylag Goose (*Anser anser*) in Hungary. - Wetlands International Goose Specialist Group Bulletin 9. Supplement: 15.
- Gergelj J., Šoti J. (1990): [Ornithofauna of the fishpond «Kapetanski rit»]. - Ciconia. 2: 22-49. (In Serbian with English summary).
- Gergelj J., Tot L., Frank Z. (2000): [Birds of Tisa area from Kanjiza to Novi Becej]. - Ciconia. 9: 121-158. (In Serbian with English summary).
- Hulo I. (1997): [Migration of birds from the families Gaviidae, Podicipitidae and Anatidae on the Palić lake between 1981 and 1996]. - Ciconia. 6: 51-72. (In Serbian with English summary).
- Lakatoš J. (1992): [Ornithofauna of fishpond in Svilojevo]. - Ciconia. 4: 28-42. (In Serb. with Engl. sum.).
- Lukač Š., Lukač A. (1992): [Ornithofauna of the fishpond «Bečej»]. - Ciconia. 4: 4-27. (In Serb. with Engl. sum.).
- Mikuska J., Mikuska T. (1994): [Birds of the Danube valley in Croatia]. - Anali Zavoda za znanstveni rad u Osijeku. 10: 109-175. (In Croatian with Engl. sum.).
- Panjković B., Krizmanić I., Puzović S., Stojić V., Kovačević B., Štetić J. (2000): Significant biodiversity components at Apatinski and Monostorski rit (YU). - Limnological reports. 33: 171-178.
- Puzović S. (2001): Očuvanje i unapređenje trajno zaštićenih vrsta divljači i lovne faune. - Šelmić V. (ed.): Program razvoja lovstva Srbije 2001–2010. Lovački savez Srbije, Beograd. 87-92.
- Puzović S., Simić D., Saveljić D., Gergelj J., Tucakov M., Stojnić N., Hulo I., Vizi O., Ščiban M., Ružić M., Vučanović M., Jovanović T. (2003): [Birds of Serbia and Montenegro: sizes of breeding populations and trends: 1990–2002]. - Ciconia. 12: 35-120. (In Serbian with English summary).
- Purger J.J. (1988): [First data on ornithofauna of the fish pond near Srpski Miletić and its surroundings (western Bačka)]. - Larus. 40: 155-161. (In Serbian with English summary).
- Jurčević I., Mikuska J., Mikuska T. (2000): Role of the Danube and its inundation area for wintering Anseriformes in Croatia. - Limnological Reports. 33: 157-163.
- Simić D., Tucakov M. (2003): [Boat survey of waterbirds wintering on large rivers – experiences and guidelines]. - Ciconia. 12: 137-145. (In Serbian with English summary).
- Šoti J., Dimitrijević S. (1974): [Beitrag zur Kenntnis der Wasservogel des West-Banats (*Gaviiformes, Podicipediformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes* und *Anseriformes*)]. - Zb. za prirodne nauke Matice srpske 46: 127-160. (In Serbian, with German summary).
- Šoti J., Dimitrijević S. (1984): [Ornithofauna of saline sites in the region of Banat]. - Zbornik za prirodne nauke Matice srpske. 67: 39-56. (In Serbian with English summary).
- Tucakov M. (2004) Can nature tolerate the destruction of sensitive habitats by fire? - DEF Bulletin. 1: 4-5.
- Tucakov M. (2005): Carp fishponds: traps or sanctuaries for wildlife in transitional Serbia? - DEF Bulletin 1: 12-13.
- Vogrin M. (2004): Geese *Anser* spp. in northeastern Slovenia during autumn and winter. - Berkut. 13 (2): 202-204.
- Yerokhov N.S. (2003): Greylag Goose in Kazakhstan: distribution, numbers and the main stages of the annual cycle. - Casarca. 9: 103-135.

FACTORS AFFECTING NEST AND HATCHING SUCCESS OF MALLARD IN HOKERSAR WETLAND, KASHMIR

Fayaz Ahmad Ahangar, G. Mustafa Shah, Ulfat Jan, Javid A. Wani

Abstract. 41 Mallard nests containing 326 eggs were found during the two year study period (2004–2005) in Hokersar wetland. 17 nests failed completely to hatch. Overall nest success was 58.5%. The various factors responsible for nest failure were the abandonment of nest by the female (17.1% of the nests), flooding (9.8%) and predation (14.6%). 174 eggs hatched successfully. Overall hatching success was 53.4%. The various factors responsible for low hatching success were predation (15.7% of eggs), abandonment of nests by the female (14.1%), flooding (11.0%) and faulty incubation and infertility (5.8%).

Key words: Mallard, *Anas platyrhynchos*, breeding, nest, egg, predation, abandonment.

Address: F.A. Ahangar, Pandach Ganderbal P.O. Naseembagh Srinagar, Kashmir, 190006 India; e-mail: fayaz_sultan@yahoo.co.in.

Факторы, влияющие на успешность размножения кряквы на озере Хокерсар (Кашмир). - Ф.А. Ахангар, Г.М. Шах, У. Джан, Дж.А. Вани. - Беркут. 17 (1-2). 2008. - Всего в 2004–2005 гг. обнаружено 41 гнездо с 326 яйцами. 17 гнезд погибли до вылупления птенцов. Общая успешность гнездования составила 58,5%. Причинами гибели гнезд были оставление гнезда самкой (17,1% гнезд), затопление (9,8%), хищничество (14,6%). Из 174 яиц вылупились птенцы. Общая успешность вылупления составила 53,4%. Основные причины гибели яиц: хищничество (15,7% яиц), оставление гнезда самкой (14,1%), затопление (11,0%), нарушения инкубации и неоплодотворенность яиц (5,8%).

Introduction

Mallard (*Anas platyrhynchos*) is the only wild duck that presently breeds in Kashmir. It is the only territory within Indian limits where Mallard breeds (Bates, Lowther, 1952). Almost more than a century ago this bird used to breed in wetlands and lakes of Kashmir in large numbers (Bates, Lowther, 1952).

With destruction of wetland habitat in general and nesting sites of the bird in particular, illegal egg collection and unfriendly attitude of man, the bird altogether abandoned its breeding in Kashmir and restricted itself to the valley only for wintering.

However, in the recent years Mallard has started breeding in Kashmir once again although in limited numbers.

Studies on various aspects of breeding of Mallard were carried out in order to have an appraisal of its various breeding parameters so as to suggest conservational measures. The present paper discusses the observations made on nest success and hatching success and the factors affecting them.

Study area

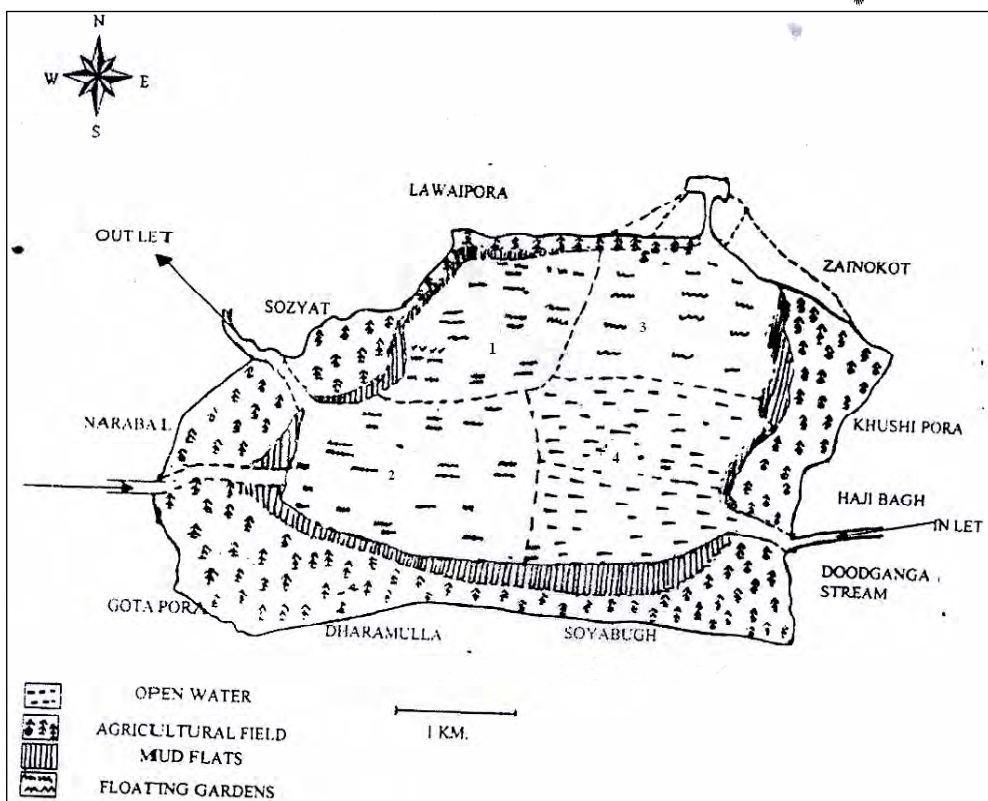
Hokersar is an important and well-protected reserve for ducks and geese managed by Jammu and Kashmir Wildlife Protection Department. The wetland is located about 10 km to the west of Srinagar on Srinagar – Baramullah highway. The wetland is more or less semicircular in outline with an area of about 5 km².

Methods

The present study was carried out for a period of two years (2004 and 2005).

Tall and dense macrophytic vegetation, willow (*Salix* sp.) bushes and hollows of old willows were thoroughly searched during breeding season to detect nests. Nests were also detected by flushing of ducks by gently disturbing the macrophytic vegetation and willow bushes (Klett et al., 1988).

A nest was defined as any depression in which the bird laid one or more eggs (Miller, Johnson, 1978).



Study area

Район исследований

At each nest, type and height of vegetation cover, shape, size, structure and position of the nest and its concealing arrangement was recorded (Shah, 1984).

Slender willow stakes flagged with strips of cloth were used to mark nest locations so that the nests could be relocated (Klett et al., 1988). For the determination of nest success and hatching success, the nests were followed till the hatching or the period till nest was live.

Nest and hatching success was calculated as per Teal (1965):

$$\frac{NS}{NS + NU} \times 100$$

where NS – number of successful nests, NU – number of unsuccessful nests.

Hatching success was calculated as per Shah (1984):

$$(\text{Eggs hatched} \times 100) / \text{Eggs observed.}$$

Table 1

Nest success of Mallard in Hokersar

Успешность гнездования кряквы на оз. Хокерсар

Year	N	Successful nests		Abandoned nests		Flooded nests		Predated nests	
		n	%	n	%	n	%	n	%
2004	19	9	47.4	4	21.1	3	15.8	3	15.8
2005	22	15	68.2	3	13.6	1	4.5	3	13.6
Total	41	24	58.5	7	17.1	4	9.8	6	14.6



Table 2

Hatching success of Mallard in Hokersar
Успешность вылупления кряквы на оз. Хокерсар

Year	N	Eggs hatched		Faulty incubation & infertility		Abandonment		Flooding		Predation	
		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
2004	154	70	45.5	4	2.6	28	18.2	28	18.2	24	15.6
2005	172	104	60.5	15	8.7	18	10.5	8	4.6	27	15.7
Total	326	174	53.5	19	5.8	46	14.1	36	11.0	51	15.7

Results and Discussion

Nest success

In total 41 nests were studied, 19 – in 2004 and 22 – in 2005. 17 nests failed completely to hatch. Nesting success for the year 2004 and 2005 was 47.4% and 68.2% respectively, the overall nest success was 58.5% (Table 1).

Hatching success

326 eggs from 41 nests were used for hatching success calculations: 154 eggs from 19 nests in 2004 and 172 from 22 nests in 2005. Hatching success was 45.5% for the year 2004 and 60.5% for the year 2005. The overall hatching success for the two years was 53.4% (Table 2).

Predation was one of the main causes of nest failure. Among the avian predators, Common Crow (*Corvus splendens*) and Black Kite (*Milvus migrans*) were the principal egg predators. Shah (1984) also found the Common Crow and Black Kite to be the main egg predators of Common Moorhen (*Gallinula chloropus*) in wetlands of Kashmir

The eggs were most vulnerable to predators during early part of the breeding season when the macrophytic vegetation surrounding the nests had not attained sufficient height to fully conceal the nests. Hill (1984) also reported that proportion of Mallard and Tufted Duck (*Aythya fuligula*) nests destroyed by predators generally decreased as the minimum vegetation height around the nest increased. Predation on nests has been found to be the main factor for decreased nest success in

Mallards in North America (Greenwood et al., 1995; Beauchamp et al., 1996)

Abandonment (desertion of the nests or eggs) by the female was other major factor responsible for egg loss. Abandonment of eggs may have been caused by several reasons like the disturbance of nest, disturbance of the duck at the nest, poaching or predation of the duck etc. Greenwood et al (1987, 1995) found that 14% of Mallard nests were lost to abandonment.

REFERENCES

- Bates R.S.P., Lowther E.H.N. (1952): Breeding birds of Kashmir. London: Oxford Univ. Press. 1-367.
- Beauchamp W.D., Koford R.R., Nudds T.D., Clark R.G., Johnson H.D. (1996): Long term declines in nest success of prairie ducks. - J. Wildlife Manag. 60: 247-257.
- Greenwood R.J., Sargeant A.B., Johnson D.H., Cowardin L.M., Shaffer T.L. (1987): Mallard nest success and recruitment in Prairie Canada. - Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf. 52: 298-309.
- Greenwood R.J., Sargeant A.B., Johnson D.H., Cowardin L.M., Shaffer T.L. (1995): Factors associated with duck nest success in Prairie pathole region of Canada. - Wildlife monographs. 128: 1-57.
- Hill D.A. (1984): Clutch predation in relation to nest density in mallard and tufted duck. - Wildfowl. 35: 151-156.
- Klett A.T., Terry L.S., Douglas H.J. (1988): Duck nest success in the Prairie Pathole region. - J. Wildlife Manag. 52 (3): 431-440.
- Miller H.W., Johnson D.H. (1978): Interpreting the results of nesting studies. - J. Wildl. Manag. 42: 471-476.
- Shah G.M. (1984): Birds of Hokersar: food, feeding and breeding biology of resident and non-resident birds. PhD thesis, P. G. Department of Zoology, University of Kashmir.
- Teal M.J. (1965): Nesting success of egrets and herons in Georgia. - The Wilson Bulletin. 77 (3): 257-263.

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ ЗАРЯНКИ В ЛЕСОСТЕПНЫХ ДУБРАВАХ СУМЩИНЫ

Н.П. Кныш

Materials on the biology of Robin in forest-steppe deciduous forests of Sumy region. - N.P. Knysh. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - Data were collected in Sumy district (NE Ukraine), mainly near the village of Vakalivshchina [51.01 N, 34.55 E], in 1969–2008. Population density of robins makes 60–80 pairs/km² in oak forests, 7,6–9,5 pairs/km² in parks and 13,8 pairs/km² in old graveyards of Sumy city. First birds arrive between 17.03 (2002) and 12.04 (2003), on average 30.03 ± 1,2 days (± SE, n = 29). Spring migration lasts from 6 to 40, on average 24,0 ± 3,4 days (n = 11). Robins sing since the day of arrival till 1–2 ten-days of July, on average till 7.07 ± 1,2 days (n = 10). Egg laying starts in 19–44, on average 32,1 ± 2,0 days (n = 12) after arrival. Nests (n = 101) are built on the ground (45,5% of cases), in hollows (9,9%), artificial nest boxes (41,6%) and other places. Pause between ending of nest building and first egg laying lasts 1–4, on average 1,9 ± 0,4 days (n = 8). The earliest clutches begin between 22.04 (2008) and 7.05 (1991), on average 29.04 ± 1,4 days (n = 14), the latest started clutches were found on 1.07 (2006) and 6.07(1993). There are two peaks of egg laying: in the first ten-day of May and in the first ten-day of June. About 54% of robins lay the second clutch. Brooding lasts 12–15, on average 12,8 ± 0,3 days (n = 10). Full clutches have 5–8, on average 6,56 ± 0,09 eggs (n = 71), their size gradually decreases during the breeding period. The spring clutches have on average 6,76 ± 0,10 eggs (n = 45), the summer ones – 6,23 ± 0,14 (n = 26). Egg measurements vary depending on the clutch size and breeding conditions. Mean egg size: 19,81 ± 0,05 × 15,02 ± 0,03 mm (n = 332). The overall breeding success is 63,5%. Productivity of breeding little depends on site and timing of nesting but very depends on clutch size. Offspring losses during egg laying, brooding and feeding of nestlings made 12,3, 17,4, и 6,8% respectively. Raptors, mainly *Martes martes* and *Dryomys nitedula*, have destroyed 22,9% of eggs and nestlings (62,8% from overall losses). In autumn Robins departure since late August, mass migration are observed in September and October. Last birds were registered between 10.10 (1978) and 11.12 (1970), on average 26.10 ± 3,4 days (n = 21). Some Robins can winter. [Russian].

Key words: Robin, *Erithacus rubecula*, ecology, breeding, clutch, egg, breeding success, migration.

Address: N.P. Knysh, Sumy Pedagogical University, Dep. of Zoology, Romenska str. 87, 40002, Sumy, Ukraine.

В предлагаемом сообщении приводятся материалы по биологии зарянки (*Erithacus rubecula*) – одного из обычных видов птиц дубрав и других типов лесов. Как известно, наиболее полные монографические описания вида в восточноевропейской части ареала содержатся в авифаунистических сводках общего (Гладков, 1954) и регионального характера (Сомов, 1897; Птушенко, Иноземцев, 1968; Костин, 1983; Мальчевский, Пукинский, 1983; Ильичев и др., 1987; Симкин, 1990 и др.), а также в немногих специальных статьях (Казаков, Ломадзе, 1977; Ломадзе, Казаков, 1983). Оригинальные материалы по биологии, в том числе постэмбриогенезу зарянки, содержатся в депонированной рукописи Л.А. и Л.И. Смогоржевских (1988). В то же время зарянка относится, не будет ошибкой сказать, к числу недостаточно изученных птиц Украины и ее северо-восточного региона в частности.

В задачу настоящей работы входит освещение некоторых аспектов биологии зарянки в условиях лесостепной части Сумской области Украины, в том числе ее годового цикла, демографии и экологии репродуктивного периода. Особое внимание уделено гнездованию зарянок в искусственных гнездовьях (ИГ).

Материал и методы

Материал для настоящей статьи собирался автором в 1969–2008 гг. в Сумском районе Сумской области, главным образом на многолетнем стационаре в окрестностях с. Вакаливщина (51.01 N, 34.55 E) – на участках большого массива суходольных, преимущественно нагорных, дубрав. Район исследований находится на высоком правом берегу р. Псел (Сумская возвышенная лесостепь). Рельеф здесь расчлененный, с густой сетью глубоких балок, относящихся



преимущественно к системе р. Битица. В лесоценотической структуре преобладают кленово-липово-дубовые и ясеневодубовые леса с древостоями возрастом до 90–100 лет (Вакал, Карпенко, 1998). Подлесок (преимущественно лещиновый) и подрост хорошо выражены лишь на участках молодняков. Растительный покров подвержен слабому или умеренному (выборочные и санитарные рубки) хозяйственному воздействию.

Отметим важное обстоятельство, в определенной степени благоприятное как для самих зарянок, так и для наблюдения за ними. За годы существования биостационара здесь развешено немало ИГ для птиц. Если ранее их было около 50–70, то в 2000–2008 гг. – 80–100–200 и более. Это преимущественно стандартные дощатые синичники и, в меньшем количестве, скворечники с вынимающейся передней стенкой. Развешены они на деревьях в нагорной дубраве (5 линий разной протяженности), а также на территории старого сада, и, как правило, ориентированны на «теплую» сторону горизонта. Синичники регулярно очищаются от старых гнезд.

Плотность размножающейся популяции определялась по данным учетов (картирования) поющих птиц и найденных гнезд на маршрутах и площадях. Маршрутные учеты на 5 постоянных 1–2-километровых участках дубравы проводились ежегодно по несколько раз в течение всего гнездового периода. Поющие самцы учитывались на расстоянии до 50 м в обе стороны. Для получения показателей обилия пересчет во всех случаях производился на 1 км².

Основной метод изучения гнездовой жизни зарянки – обнаружение максимального количества гнезд и, затем, наблюдения за их содержимым. Осмотр гнезд производился через 1–7 дней в зависимости от фазы гнездования, погоды и пр. Всего описана 101 попытка гнездования, в том числе 42 – в ИГ. Календарные сроки начала яйцекладки определены в 88 гнездах, в том числе по времени откладки первого (6 гнезд) и по-

следующих яиц (27), по датам вылупления птенцов (14) или их возрасту (16), а также по степени насыщенности кладок (25 гнезд), что менее точно. При этом брались в расчет средние сроки насиживания кладки. Неразвившиеся яйца после завершения вылупления забирали из гнезд и вскрывали. Успешность размножения рассчитывали как долю вылетевших птенцов от общего числа отложенных яиц (в %). Полностью прослежена судьба содержимого 51 гнезда, из которых 18 находились на земле, 33 – в ИГ. Во время наблюдений фиксировались проявления поведения родителей у гнезда и в других взаимодействиях с объектом-нарушителем.

Результаты и обсуждение

Распространение и численность

В районе наших исследований зарянка – обычный гнездящийся вид с относительно стабильной численностью. На участках средневозрастной и старой нагорной дубравы из года в год отмечается по 6–8 гнездящихся пар на 1 км маршрута. Следовательно, здесь плотность населения зарянки составляет около 60–80 пар/км². В условиях г. Сумы площадные учеты с картированием дали такие результаты: центральный городской парк (площадь 52,7 га) – 4–5 пар (7,6–9,5 пар/км²), старое городское (15 га) и Лучанское (6,8 га) кладбища – 1 и 2 пары (соответственно 14,7 и 13,3 пар/км²), ботанический сад Сумского педуниверситета (4,76 га) – 1–2 пары (21–42 пар/км²) в разные годы. На заросшем кладбище (4,0 га) в с. Шаповаловка Конопольского района ежегодно фиксируется 1 пара (25 пар/км²).

Е.Н. Мартынов (1973), по исследованиям на Северо-Западе России, относит зарянку к группе очень тенелюбивых птиц, которые гнездятся в сомкнутых относительно чистых ельниках или в других насаждениях с хорошо выраженным еловым ярусом. Применительно к условиям Северо-Восточной Украины формулировку



«очень тенелюбивая» следует изменить на «тенелюбивая», поскольку здесь эта птица не избегает светлых участков леса, явно тяготеет к рединам и внутренним опушкам дубравы, гнездится в городских парках и на старых заросших кладбищах. По отношению к фактору влажности в условиях Лесостепи зарянку следует считать мезофильным видом.

За все годы исследований в зоне лесостепных дубрав наибольшее число гнезд зарянки – 84 (83,2%) из 101 – обнаружено внутри (50) или по краю (преимущественно на внутренних опушках) спелой дубравы (27), на заросших вырубках и в молодняках (7). Остальные находки распределяются по таким биотопам: средневозрастные сосняки и небольшие молодые еловые посадки – 10 (9,9%) гнезд, черноольшаник – 1 (1,0%), старый полузаброшенный сад на краю дубравы – 1 (1,0%), усадьба в лесном селе – 1 (1,0%). Еще 3 гнезда найдены в г. Сумы: в центральном городском парке – 2 (2,0%) и на запущенной частной усадьбе возле центрального базара – 1 (1,0%).

Фенология весенней миграции

Большинство особей зарянки держатся в лесостепной части Сумской области около 7 месяцев в году. Прилет первых наблюдался 30.03.1970, 24.03.1972, 30.03.1974, 30.03.1975, 26.03.1977, 1.04.1979, 3.04.1980, 29.03.1981, 10.04.1982, 5.04.1986, 25.03.1990, 30.03.1991, 29.03.1992, 1.04.1993, 25.03.1994, 25.03.1995, 11.04.1996, 9.04.1997, 8.04.1998, 27.03.1999, 1.04.2000, 20.03.2001, 17.03.2002, 12.04.2003, 21.03.2004, 5.04.2005, 29.03.2006, 28.03.2007, 27.03.2008 (в среднем за 29 лет – 30.03 ± 1,2 дня). В некоторые дни 1-й половины апреля наблюдаются явные волны пролета, когда зарянки встречаются в массе в небольших рощах, полезащитных лесополосах, древесных насаждениях населенных пунктов и прочих подобных местах. В это время можно слышать нерегулярное и разной полноты пение, самцы поют, не демонстрируя себя. Последние явно пролетные

особи встречаются, по 14 годам, 23.04 ± 2,0 дня (22.04.1969, 15.04.1970, 12.04.1979, 19.04.1980, 14.04.1981, 15.04.1982, 5.05.1984, 24.04.1987, 4.05.1991, 27.04.1995, 30.04.1996, 29.04.2000, 20.04.2002, 29.04.2004). Как видно, суммарный период пролета длится от 6 до 40, в среднем 24,0 ± 3,4 дня (n = 11). Не менее значительная растянутость пролета зарянок (с 7.04 по 9.05 в 1977–1978 гг.) наблюдается в районе Окского заповедника (Кашенцева, Постельных, 1979).

В более северных районах Сумщины прилет отмечен в такие сроки: Кролевецкий район, окрестности с. Мутич – в среднем 31.03 (27.03.1977, 29.03.1979, 1.04.1980, 30.03.1982, 28.03.1983, 5.04.1998, 2.04.2006) (Грищенко, 2008), Шосткинский район – 6.04.1964, 5.04.1966 (Белик, Москаленко, 1992), Середино-Будский район (территория Деснянско-Старокутского национального природного парка) – в среднем 28.03 (4.04.2000, 27.03.2001, 17.03.2002, 2.04.2003, 23.03.2004, 5.04.2005) (Гавриш та ін., 2007). Прилетают зарянки поодиночке.

Сроки репродуктивного периода

В гнездовых биотопах зарянки поют со дня прилета, особенно с момента занятия гнездовых участков, до 1–2-й декад июля – в среднем по 10-летним данным до 7.07 ± 1,2 дня (4.07.1980, 15.07.1984, 3.07.1987, 10.07.1992, 8.07.1993, 7.07.2001, 11.07.2002, 6.07.2003, 6.07.2007, 4.07.2008). Впрочем, все это случаи затухающего пения. В течение сезона наблюдаются два периода усиленного пения – с 3-й декады апреля до конца мая и во 2-й половине июня. В разгар весеннего пения самцы в дневное время часто поют высоко в кронах деревьев. По наблюдениям за отдельными парами, на фазе насиживания наступает спад песенной активности, на фазе выкармливания птенцов наблюдаются лишь эпизодические случаи непродолжительного пения. Так, в день вылупления птенцов за 8 ч 42 мин наблюдений самец сделал 4 попытки пения, в основном в утренние часы. У гнезда с



11-суточными птенцами за весь день самец немного пел лишь раз.

Осеннее пение, характеризующееся своей мягкостью и нерегулярностью, отмечается с конца июля (31.07.1984) до конца ноября (28.11.1970), а однажды запоздалый пролетный (возможно, зимующий) самец «робко» пел даже в середине декабря (11.12. 1970). В целом, отмеченные нами случаи осеннего пения распределяются следующим образом: июль – 1, август – 7, сентябрь – 7, октябрь – 3, ноябрь – 1, декабрь – 1.

Время и обстоятельства образования пар не установлены. От даты появления передовых птиц до даты снесения 1-го яйца, проходит, по 12-летним данным, от 19 до 44 дней, в среднем – $32,1 \pm 2,0$ дня. Для сравнения, в Московской области указанный промежуток составляет 45–52 дня (Птушенко, Иноземцев, 1968). Это время уходит на распределение самцов по территории и формирование пар, а также на выбор места и строительство гнезда. Таким образом, примерно через 2–3 недели после возвращения с зимовок зарянки приступают к гнездостроению. Главная роль в этом процессе принадлежит самке. Самец обычно ее сопровождает и охраняет. Собирающая материал самка чрезвычайно скрытна и осторожна, о чем косвенно свидетельствует тот факт, что ни одно из наземных гнезд этого вида не было найдено до начала кладки. Гнездо строится обычно в течение 5–7 дней (Симкин, 1990).

Представление о длительности постройки гнезда дают косвенные данные. Так, в 6 пустовавших скворечниках в среднем через 9 (7, 7, 7, 8, 11 и 13) дней после их осмотра уже были готовые гнезда зарянки. Кроме того, в 6 гнездах первые яйца появились в среднем через 8 (3, 5, 9, 9, 10 и 13) дней после предыдущего осмотра еще пустых гнездовых. Как видно, гнездо может быть построено, в порядке исключения, минимум за 3 дня. Однако начатое строительство иногда затягивается: так, построенное наполовину гнездо было готово лишь через 7

дней, еще одно, построенное на 90%, было завершено через 6 дней.

Между окончанием строительства гнезда и появлением 1-го яйца есть пауза, которая составляет, по наблюдениям за 8 гнездами, в среднем $1,9 \pm 0,4$ дня: первые яйца отложены через 1 день после завершения строительства в 4 гнездах, через 2, 3 и 4 дня – соответственно в 2, 1 и 1 гнездах.

Флористическим индикатором начала гнездовой жизни зарянки в дубравах служил разгар цветения чистяка весеннего (*Ficaria verna*), хохлатки Маршалла (*Corydalis marschalliana*), зацветания зубянки пятилистной (*Dentaria quinquefolia*) и начало зеленения дубравы.

Начало самых ранних кладок отмечено, в среднем по 14 годам, $29,04 \pm 1,4$ дня (5.05.1975, 29.04.1982, 6.05.1983, 2.05.1988, 7.05.1991, 5.05.1993, 23.04.1994, 2.05.1995, 28.04.1999, 24.04.2001, 30.04.2002, 24.04.2006, 25.04.2007, 22.04.2008). Самые последние кладки были начаты 1.07 (2006 г.), 6.07(1993 г.) и в 1-й декаде июля (1993 г.). По-видимому, отдельные пары откладывают яйца даже во 2-й половине июля, так как неразбившийся выводок обнаружен Н.П. Лаухиным (личн. сообщ.) в парке г. Путивль еще 25.08.1998 г. Следовательно, весь период, когда в лесостепных дубравах можно найти первые снесенные яйца зарянок, начинается 22.04 и заканчивается в 1-й (6.07), а то и 2-й декаде июля.

Примечательно, что 7 (63,6%) из 11 апрельских кладок находились в ИГ, 1 (9,1%) – в нише постройки, и лишь 3 (27,3%) – на земле (табл. 1). Что, несомненно, связано с микроклиматом как самого гнездовья, так и окружающего гнездо пространства. Очевидно, при раннем гнездовании отдается предпочтение более теплым, по сравнению с холодной почвой, скворечникам. В целом, пик начала откладки яиц в ИГ приходится на 1-ю, в наземных гнездах – на 2-ю декаду мая (табл. 1).

В потоке групповых явлений гнездового периода зарянки выделяются 2 пика массовой откладки яиц – в 1-й декаде мая



Сроки начала откладки яиц в гнездах зарянки в Сумском Лесостепье
Timing of egg laying in nests of the Robin in forest-steppe part of Sumy region

Расположение гнезда	n кладок	Число гнезд по декадам							
		21–30.04	1–10.05	11–20.05	21–31.05	1–10.06	11–20.06	21–30.06	1–10.07
На земле	43	3	8	10	7	8	4	1	2
На лапах ели	1	–	–	–	–	1	–	–	–
В дупле, полудупле	7	–	2	1	–	4	–	–	–
В иск. гнездовье	35	7	10	4	3	5	5	–	1
В нише строения	2	1	–	1	–	–	–	–	–
Всего: n	88	11	20	16	10	18	9	1	3
%	100	12,5	22,7	18,2	11,4	20,5	10,2	1,1	3,4

и почти такой же по высоте – в 1-й декаде июня (табл. 1), которые соответствуют 1-му и 2-му циклам размножения. Время между этими пиками – около 30 дней, что примерно равняется длительности гнездового цикла у этого вида. В целом же массовая откладка яиц в 1-м цикле размножения происходит в течение последней декады апреля и первых двух декад мая, временные границы 2-го цикла менее определены из-за вынужденных повторных гнездований. Ко 2-му гнездованию приступают, видимо, не все особи, об этом говорит простой расчет: июньские и июльские кладки составляют 54% от числа апрельских и майских. Можно упомянуть, что в Московской области ко 2-й кладке приступают 30% особей (Птушенко, Иноземцев, 1968). Постоянное наблюдение за несколькими парами показало, что птицы строят новое гнездо на небольшом (15–45 м) расстоянии от старого (3 случая) или повторно занимают тот же скворечник (2 случая). Во всех известных нам гнездах яйцекладка проходила ритмично, через 24 часа.

По литературным данным (Птушенко, Иноземцев, 1968), насиживает только самка. Считают, что собственно насиживание, определяемое временем от снесения последнего яйца до вылупления первого птенца, длится от 13–14 до 15 суток (Гладков, 1954; Птушенко, Иноземцев, 1968;

Смогоржевский, Смогоржевская, 1988; Симкин, 1990). Необычайно краткие сроки – 10–11 дней – приводит по наблюдениям за 2 гнездами в Крыму Ю.В. Костин (1983). По нашим сведениям, фаза собственно насиживания (10 кладок по 6–7 яиц в ИГ) длится в среднем $12,8 \pm 0,3$ сут. (12 сут. в 5 гнездах, 13 – в 3, 14 – в 1, 15 сут. – в 1 гнезде). Так, в одном из гнезд последнее (6-е) яйцо появилось утром 16.06, а 28.06 вылуплялись птенцы; в другом, где было 7 яиц, это происходило соответственно 30.04 и 15.05. Птенцы выводятся из яиц в течение 1–2 дней.

Птенцы первых выводков вылупляются начиная с 2-й декады мая и покидают гнезда обычно в период с 3-й декады мая до 1-й половины июня. Начало 2-й кладки наблюдается с конца мая до середины июня. Птенцы вторых выводков вылупляются во 2-й половине июня – 1-й половине июля, вылетают на протяжении июля.

Точные сведения о длительности пребывания птенцов в гнезде у нас отсутствуют. При последних контрольных осмотрах 9 гнезд в них пребывали птенцы в возрасте 10 (4 случая), 11 (3), 12 (1) и 13 (1) дней. В последнем случае часть птенцов выбросилась при осмотре. По известным данным, молодые зарянки выскакивают из гнезда в возрасте 12–13 (Мальчевский, Пукинский, 1983), 13–14 (Птушенко, Иноземцев, 1968),



12–15 (Смогоржевский, Смогоржевская, 1988; Симкин, 1990) или 13–15 (Ломадзе, Казаков, 1983) дней, не умея еще летать.

О продолжительности вождения выводка можно судить лишь по косвенным данным. Так, в одном случае вылет птенцов из гнезда в скворечнике произошел 3.06, а через 9 дней (12.06) в этом же гнездовье было построено (следует думать, этой же парой) новое гнездо, еще у двух пар зарянок на 7-й и 9-й дни после вылета уже началась новая кладка. Из литературы (Нитхаммер, 1937 – цит. по: Гладков, 1954; Птушенко, Иноземцев, 1968) известно, что птенцы держатся с родителями около 7–9 дней, то есть они поднимаются на крыло и становятся самостоятельными не ранее, чем на 20–22-е сутки своей жизни (Симкин, 1990).

Расположение гнезд

При гнездовании зарянки всегда предпочитают места с более разреженным травостоем, где им удобно не только гнездиться, но и собирать на земле корм. В лесных массивах они гнездятся вблизи прогалин, просек, троп и дорог. Так, по нашим подсчетам, 36 (35,6%) из 101 гнезда располагались не далее 5 м от лесных троп и дорог, 46 (45,5%) – на дистанции от 5 до 20 м, остальные 19 (18,8%) – далее 20 м.

Расстояние между известными нам гнездами составляло 80 м и более. Изредка они располагаются ближе: особо выделим находку в июле 1993 г. 2-х гнезд с кладками, расположенных на обрывчике лесной дороги в 2,5 м друг от друга. Кладки, заметно отличающиеся по окраске яиц, были отложены разными самками. Несколько позже в одном из этих гнезд средневозрастные птенцы были уничтожены хищником, в другом – умерли по неизвестной причине. Возможно, этот исключительный случай столь близкого расположения гнезд был определен полигинией (бигамией) самца, однако конкретизирующие наблюдения не проводились.

Свои гнезда зарянки устраивают (рис. 1) как на земле (46 случаев), так и на опреде-

ленной высоте над землей (55 случаев) – в дуплах (2) и полудуплах (8), сплетении лап ели (1), в нишах строений (2), а также в ИГ для птиц (42 случая). Наземные гнезда как правило помещаются в сравнительно небольших естественных полунишах и нишах, иногда напоминающих неглубокие норки. Приурочены они к различным неровностям рельефа, в том числе к крутым склонам лесных балок (3 случая), овражков и рытвин (6), старых окопов и землянок (5), к обрывистым откосам лесных троп и дорог (16). Отдельные гнезда помещались также в нишах земляной кочки (1), отвесной дернины выворотня (1) и старой слежавшейся копны сена (1). Часть гнезд устраивается на относительно ровной поверхности отлогих склонов в углублении под прикрытием лесной подстилки (5 случаев), или здесь же на земле у стволика деревца (3), подножия дерева (1) или пня (2), а также внутри комля куста (2). Характерной чертой устройства наземных гнезд зарянки является хорошая маскировка их среди лесной подстилки, прошлогодней и свежей травянистой растительности, чему способствует также их буроватый цвет. Почти всегда укрытие и защиту от дождя гнездам дают навесы дерна, лесной подстилки, свисающие пучки сухих злаков или осоки волосистой.

Как видно, зарянка в равной мере может гнездиться на земле и над землей – в различных полостях деревьев. Во многих случаях как дуплогнездник она ведет себя в условиях старовозрастной нагорной дубравы «Леса на Ворскле» (Мальчевский и др., 1954; Харькова, Бёме, 2005). В Гуровском лесничестве Днепропетровской области 2 из 4 найденных гнезд находились в дуплах (Коцюруба та ін., 2002). В Луганской области все три обнаруженные гнезда данного вида были устроены в разрушенных дуплах ольхи (Панченко, 2007). В то же время в северных частях своего ареала, например в Московской, Псковской и Ленинградской областях, где дуплистых деревьев меньше, и где вероятность разорения гнезда наземным хищником не столь велика, зарянка

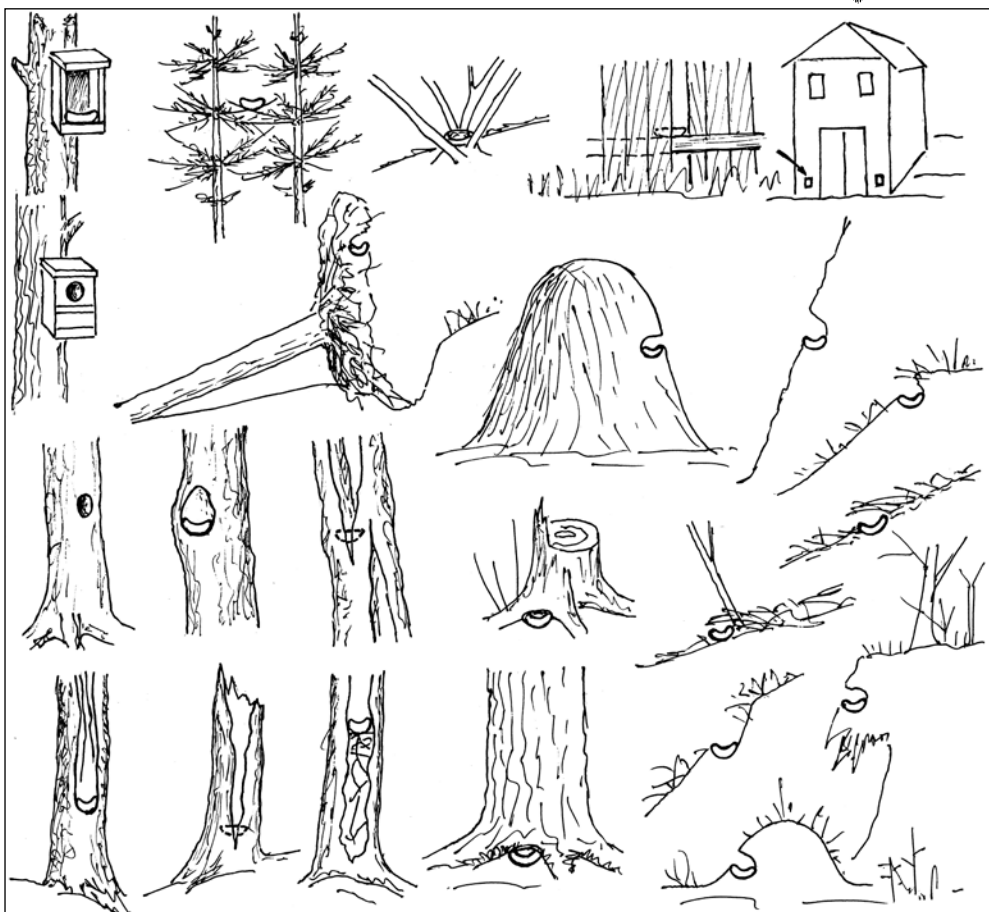


Рис. 1. Варианты расположения гнезд зарянки.

Fig. 1. Placing of Robin's nests.

гнездится в основном на земле, и лишь в виде исключения – в дуплах (Зарудный, 1910; Мальчевский и др., 1954; Благосклонов, 1968; Урядова, Щеблыкина, 1981). Таким образом, с учетом всех данных, зарянку следует отнести, по терминологии В.М. Поливанова (1981), к факультативным пассивным дуплогнездникам.

Существуют данные, что в нагорной дубраве «Леса на Ворскле» гнезда зарянки, расположенные на склонах лесных яров и канав, как правило, ориентированны на южную сторону горизонта (Новиков, 1959; Харькова, Бёме, 2005). Мы же такой связи не нашли. Так, 11 (26%) из 43 наземных гнезд располагались на склонах с экспозицией на теплую сторону горизонта (SW – 4,

S – 6, SO – 1), 19 (44%) – на холодную (NW – 5, N – 9, NO – 5), еще 9 (21%) – на запад, 4 (9%) – на восток. Очевидно, выбор точки для гнезда определяется в первую очередь наличием гнездопригодных структур микрорельефа и другими обстоятельствами, а не ориентацией по сторонам света.

Наблюдения показывают, что тип устройства гнезда не стандарт для особи. Так, одна зарянка в 2008 г. построила 3 гнезда в 45 и 15 м одно от другого, в том числе 2 – в ИГ (одно из них было разорено), а последнее – на земле у комля толстого дуба.

Из всех перечисленных случаев гнездования зарянки вызывает интерес постройка гнезда на густом сплетении лап двух молодых елей (биотоп – небольшой загущенный



ельник на дне балки в дубраве) на высоте 3,50 м от земли. В этом, наверное, нет ничего странного. Известно, например, что и белая трясогузка (*Motacilla alba*) иногда гнездится на хвойных деревьях (Кныш, 1985; кроме того, в 2008 г. в г. Сумы найдено гнездо на голубой ели), которые в силу своей архитектуры создают нужные опоры и укрытия для гнезда.

Отдельно остановимся на гнездовании зарянки в ИГ. Такие случаи вызывают интерес и фиксируются исследователями. Так, на северо-западном Кавказе зарянка охотно заселяет все типы ИГ, в 1976 г. 18 случаев из 69 приходилось на долю этих птиц (Казак, Ломадзе, 1977). О гнездовании зарянок в ИГ в лесах Крыма и Днепропетровской области упоминают Ю.В. Костин (1983) и В.В. Коцюруба с соавторами (2002). В Тернопольской области Украины в 1990–1994 гг. заряночкой были заселены 8 гнездовых из 193 контролируемых в железнодорожных лесополосах (Майхрук, 1999), еще пара случаев гнездования зафиксирована в нагорных дубравах (Матвеев, 1994; Зайцева, Придеткевич, 2008). Гнездование зарянки в скворечниках и полуоткрытых гнездовых многократно отмечалось и в Каневском заповеднике (Смогоржевский, Смогоржевская, 1988; В.Н. Грищенко, личн. сообщ.). В то же время в Коробовском лесничестве Харьковской области этого не наблюдалось (Матвеев, 1994). В Московской области такие гнездования редки (Благосклонов, 1968), то же в Окском заповеднике: описано 4 случая – в 1968, 1971 и 1979 гг. (Теплова, 1984). На случаи гнездования зарянок в дуплянках с летками 6–9 см или в полуоткрытых гнездовых указывает для Литвы Л.И. Езерскас (1963). По данным А.П. Шаповала (личн. сообщ.), в сосновых посадках Куршской косы (Калининградская область), где развешено более 1000 дуплянок, за много лет наблюдений зафиксировано всего 3 гнездования зарянки. Единичные случаи известны и на западе ареала вида – в Германии (Brandner, 1987) и в юго-западной Швеции (Елемар, 2002). Последний автор

связывает 3 случая гнездования зарянок в дуплянках (в 1989 г.) с повышенным риском хищничества на наземных ее гнездах рыжих полевок (*Myodes glareolus*), пик численности которых отмечался в том году. С другой стороны, К.Н. Благосклонов (1968) предполагает, что гнездование зарянок в ИГ связано с холодной дождливой погодой. В целом заметно, что склонность зарянки к гнездованию в ИГ сильнее проявляется в южных частях ареала.

Гнездование зарянки в ИГ в дубовых лесах района исследований ранее (в 1970–1980-е гг.) не отмечалось. Впервые она загнездилась в скворечнике в 1993 г., в последующие годы это стало уже нормой. Так, в 2002–2008 гг. 22 случая поселения зарянки в дощатых гнездовых составили 2,1% (от 0,6 до 3,8% в разные годы) от числа всех ($n = 1041$) случаев гнездования птиц-дуплогнездников. По этому показателю она идет вслед за мухоловкой-белошейкой (*Ficedula albicollis*) (70,1%), большой синицей (*Parus major*) (19,8%) и полевым воробьем (*Passer montanus*) (3,4%), оставляя позади лазоревку (*Parus caeruleus*) (1,2%), поползню (*Sitta europaea*) (1,2%), вертишейку (*Jynx torquilla*) (1,1%), обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) (1,0%) и белую трясогузку (0,2%). Следует заметить, что в лесных урочищах района исследований ИГ для птиц развешены обычно на высоте человеческого роста. Соответственно, высота от земли до края летка 42 гнездовых, которые были заняты зарянками, варьирует от 1,44 до 3,85 м, в среднем – $1,83 \pm 0,06$ м ($CV = 20,9\%$).

В здешних условиях зарянки предпочитают относительно большие старые гнездовые (скворечники и синичники) со значительной площадью дна (от 132 до 273 см²), только в одном случае птицы поселились в малоформатном синичнике с площадью дна 102 см² (12 × 8,5 см). По мнению К.Н. Благосклонова (1991), площадь дна избираемого дуплогнездниками гнездовых зависит от размеров кладки (выводка), что хорошо проиллюстрировано на



Таблица 2

Размеры (мм) и вес (г) гнезд зарянки в Сумском Лесостепье

Measurements (mm) and weight (g) of Robin's nests in forest-steppe part of Sumy region

Расположение гнезда	Показатель	n гнезд	M ± m	lim	CV,%
На земле	D ₁	4	154 ± 6	145 – 170	7,2
	D ₂	4	140 ± 4	130 – 145	5,1
	d ₁	4	77 ± 4	69 – 85	9,3
	d ₂	4	66 ± 4	55 – 70	11,0
	h	4	50 ± 2	45 – 54	7,7
	H	1	80		
	Вес	3	49,45 ± 8,52	32,70 – 60,55	29,8
В нише фундамента	Вес	1	92,95		
В искусственном гнездовье	D ₁	14	146 ± 6	120 – 195	15,3
	D ₂	14	127 ± 5	85 – 150	14,9
	d ₁	11	73 ± 2	68 – 84	7,8
	d ₂	11	67 ± 2	59 – 78	7,6
	h	11	53 ± 2	46 – 63	11,1
	H	14	110 ± 6	80 – 170	19,9
	Вес	19	56,96 ± 2,63	36,80 – 76,80	20,2

D₁, D₂ – диаметр гнезда, измеренный в двух взаимно перпендикулярных направлениях; d₁, d₂ – диаметр лотка, то же; h – глубина лотка; H – высота гнезда.

примере синиц. По его же данным, зарянки гнездились в ящичных очень старых, темных, но с большими летками (5 см и больше диаметром), гнездовьях, в том числе лежащих на земле. Подобная картина наблюдается в наших дубравах: практически все гнездовья, заселенные зарянками, были с большими летками (диаметр от 30 до 74, в среднем 48×45 мм). Кроме того, у трех старых гнездовий была полуопущена передняя стенка, еще у трех она вообще отсутствовала. В одном из последних случаев гнездо спереди прикрывала зеленая веточка клена. Некоторые скворечники зарянки занимают повторно в том же году (2 случая), на следующий год (2 случая) или через 1–2–3–4–11 лет (7 случаев). Случаи гнездования зарянки в ИГ говорят о неплохой возможности успешного привлечения ее в зеленые насаждения, в том числе в подходящих биотопах населенных пунктов.

Устройство гнезд

В зависимости от места расположения гнезда у этого вида внешние размеры самой постройки, кроме ее высоты, почти не меняются (табл. 2). Наиболее высокие (объемистые) гнезда, устроенные в нишах и дощатых скворечниках. Зарянки способны забивать часть полости облюбованного гнездовья огромным количеством сухих листьев и таким образом уменьшать ее глубину.

Характерно однообразие используемых для постройки гнезда растений. На постройку каждого из них использовалось от 3 до 10 видов строительного материала (среднее 5,5 ± 0,3; n = 26), причем состав основания и стенок более разнообразен (соответственно 1–5 и 1–6, среднее 2,8 ± 0,3 и 3,4 ± 0,2), нежели выстилки лотка (1–4 вида материала, среднее 2,2 ± 0,2). Представление о соотношении главных компонентов



Таблица 3

Соотношение строительного материала гнезд зарянки (n = 5)
Ratio of building material in Robin's nests (n = 5)

Компоненты гнезда	Вес, г						средний	
	1	2	3	4	5	n		
						н	%	
Мацерированные листья деревьев	45,20	21,20	37,15	34,30	29,40	33,45	76,5	
Длинные черешки листьев деревьев	4,20	1,0	6,80	7,60	2,35	4,39	10,0	
Зеленый мох	5,50	6,90	2,25	6,05	0,95	4,33	9,9	
Стебли злаков	–	4,80	–	–	–	0,96	2,2	
Луб деревьев и кустарников	–	1,10	–	–	–	0,22	0,5	
Прочее (гнездо осы)	–	1,80	–	–	–	0,36	0,8	
Гнездо в целом	54,90	36,80	46,20	47,95	32,70	43,71	99,9	

в конструкции гнезда дает таблица 3. Состав материала основания и стенок гнезда почти не отличается (в основании гнезда он более грубый), поэтому анализируется совместно. Концентрические слои гнезда почти не выражены.

Строится гнездо почти сплошь из компонентов лесной подстилки (табл. 3), в первую очередь прошлогодних, сильно мацерированных листьев деревьев (клен, дуб, ясень, липа и пр.) и их обрывков – 24 гнезда из 26 (92,3% встреч), длинных черешков листьев ясеня и др. – (46,2%). Присутствует (но преобладает лишь в отдельных гнездах) зеленый мох (88,5%), обычные стебли разнотравья (42,3%), полоски луба и коры (34,6), корешки (23,1%) и древесные прутья (11,5%). В качестве незначительной примеси бывают крылатки клена, липы, ясеня (всего в 7 гнездах – 26,9%), а также шерсть козули и домашней козы (7,7%). Реже встречаются стебли злаков (15,4%), причем гнездо, найденное на травянистом откосе дороги в 80 м от начала балочного леска, сплошь, кроме выстилки лотка, состояло из соломин злаков.

В тонкой, довольно скромной выстилке лотка утепляющих материалов почти не бывает. Она состоит чаще всего из тонких корешков (14 гнезд – 53,8% встреч), ми-

нимального количества шерсти и волоса млекопитающих: домашней козы, козули, лося (50%). Нередко лоток тонко выложен коричневатыми ножками спорогона зеленого мха (26,9%) или же волокнами черешков листьев (19,2%), мелким зеленым мхом (15,4%), тонкими злаками (11,5%), реже – тончайшими стебельками, черешками, ажурными обрывками мацерированных листьев (по 7,7%). Из необычных материалов в двух (7,7%) гнездах найдены 3 куса тонкой рыболовной лески, в одном (3,8%) – пучки минеральной ваты, выстилающие лоток.

Сухая масса гнезд у разных пар довольно сильно отличается (от 32,7 до 92,95 г), зависит она от диаметра дна и объема гнездовой ниши или полости. В итоге гнезда в ИГ объемистее и массивнее наземных гнезд (табл. 2), а самым массивным оказалось гнездо, устроенное в большой (14,5×15×40 см) нише фундамента. В его основании находилось несколько прутьев длиной до 16 см, и размочаленные стебли травянистых растений длиной до 22 см.

Яйца, насиживание кладки

Величина кладок у зарянки находится в тесной связи с временем их появления (табл. 4). Как видно из подекадных выбо-



Таблица 4

Изменчивость величины полных кладок зарянки в течение сезона размножения
Variability of size of full clutches in Robin's nests during the breeding season

Начало кладки	n кладок	Кол-во кладок с числом яиц				M ± m	CV,%
		5	6	7	8		
21–30.04	11	–	4	6	1	6,73 ± 0,19	9,61
1–10.05	14	–	5	5	4	6,93 ± 0,22	11,96
11–20.05	12	–	6	6	–	6,50 ± 0,15	8,03
21–31.05	8	–	2	5	1	6,87 ± 0,23	9,33
1–10.06	14	1	7	5	1	6,43 ± 0,20	11,76
11–20.06	9	–	7	2	–	6,22 ± 0,15	7,09
21–30.06	–	–	–	–	–	–	–
1–10.07	3	2	1	–	–	5,33 ± 0,33	10,83
Всего	71	3	32	29	7	6,56 ± 0,09	11,07
%	100	4,2	45,1	40,8	9,9		

рок, наиболее крупные кладки (в среднем $6,93 \pm 0,22$ яиц) откладываются 1–10.05 – в пик 1-го цикла гнездования. В дальнейшем происходит почти равномерное снижение этого показателя до $5,33 \pm 0,33$ яиц в 1-ю декаду июля. В целом летние (июнь – июль) кладки (n = 26), соответствующие 2-му циклу размножения – $6,23 \pm 0,14$ яиц – достоверно меньше весенних (апрель – май) кладок (n = 45) – $6,76 \pm 0,10$ яиц. Средняя

величина кладки при наземном (n = 35) и надземном (n = 36) гнездованиях – соответственно $6,46 \pm 0,10$ и $6,67 \pm 0,14$ яиц (табл. 5) – не отличается (различия не достоверны).

Величина полной кладки зарянки в лесостепных дубравах Сумской области ($6,56 \pm 0,09$, пределы – 5–8 яиц) заметно больше, чем в северных частях ареала вида. Величина этого показателя в других местах,

Таблица 5

Величина полных кладок зарянки в разных условиях гнездования
Size of full clutches of the Robin in different conditions of breeding

Расположение гнезда	n кладок	Кол-во кладок с числом яиц				M ± m	CV,%
		5	6	7	8		
На земле	35	1	18	15	1	6,46 ± 0,10	9,32
В дупле, полудупле	5	–	3	1	1	6,60 ± 0,40	13,55
В искусственном гнездовье	29	2	11	11	5	6,66 ± 0,16	12,64
В нише постройки	2	–	–	2	–	7,0	–
Всего:	71	3	32	29	7	6,56 ± 0,09	11,07
%	100	4,2	45,1	40,8	9,9		

Таблица 6

Морфометрические показатели яиц зарянки в разных условиях гнездования
Morphometric parameters of Robin's eggs in different conditions of breeding

Расположение гнезда	п кла- док	п яиц	Длина, мм			Макс. диаметр, мм			Индекс округленности (Sph), %		
			M ± m	lim	CV, %	M ± m	lim	CV, %	M ± m	lim	CV, %
На земле	23	123	19,84 ± 0,09	17,5 – 22,6	5,07	15,18 ± 0,05	13,8 – 16,6	3,43	76,60 ± 0,29	69,91 – 83,15	4,19
В дупле	3	18	20,41 ± 0,12	19,2 – 21,4	2,41	15,34 ± 0,07	14,6 – 15,8	1,97	75,19 ± 0,35	71,50 – 77,45	1,99
В иск. гнездовье	30	184	19,75 ± 0,05	17,3 – 21,3	3,77	14,91 ± 0,03	14,1 – 16,0	2,61	75,57 ± 0,22	67,62 – 84,97	3,87
В нише постройки	1	7	19,31 ± 0,14	18,8 – 19,9	1,97	14,40 ± 0,08	14,1 – 14,8	1,55	74,56 ± 0,38	73,06 – 76,06	1,34
Всего:	57	332	19,81 ± 0,05	17,3 – 22,6	4,29	15,02 ± 0,03	13,8 – 16,6	3,13	75,91 ± 0,16	67,62 – 84,97	3,95

по литературным данным, такова: северо-запад Кавказа – 1-е кладки – 5–8, 2-е – 4–6 яиц (Казаков, Ломадзе, 1983); Крым – 4–8, в среднем 6,25 (Костин, 1983); Черкасская область (Каневский заповедник) – 6–8, в среднем 6,9 (Смогоржевский, Смогоржевская, 1988); бассейн Верхнего Дона (Воронежская и Липецкая области) – 5–8, в среднем $6,50 \pm 0,17$ (Климов и др., 1998); Беларусь – 5–7, очень редко 4 и 8 (Никифоров и др., 1989); Московская область – 1-е кладки – 5–8, 2-е – 4–6 (Птушенко, Иноземцев, 1968); Псковская область – в среднем 5,90 (Урядова, Щеблыкина, 1981); Ленинградская область – 1-е кладки – в среднем 6,1, 2-е – 5,2 яиц (Мальчевский, Пукинский, 1983). Существующие географические различия свидетельствуют о неоднородности экологических (климатических, лесорастительных и др.) условий на огромном пространстве видового ареала.

Значения ряда морфометрических показателей и варибельности яиц исследованной выборки характеризуют таблицы 6 и 7. Как видно, средние размеры яиц исследованной популяции зарянки ($n = 332$) – $19,81 \pm 0,05 \times 15,02 \pm 0,03$ мм. Для сравнения приведем данные по размерам яиц из других частей ареала вида: северо-запад Кавказа – $19,84 \pm 0,07 \times 15,12 \pm 0,04$ мм ($n = 123$); Крым – $19,96 \times 15,10$ ($n = 25$); Днепропетровская область – $19,97 \times 15,21$ ($n = 11$); Черкасская область (Каневский заповедник) – $19,84 \pm 0,10 \times 15,30 \pm 0,05$ ($n = 53$); Харьковская область – $19,56 \times 15,20$ ($n = 15$); бассейн Верхнего Дона (Воронежская и Липецкая области) – $19,69 \pm 0,07 \times 15,06 \pm 0,04$ ($n = 110$); Подмоскowie – $19,99 \times 15,08$ ($n = 214$); Беларусь – $20,02 \times 14,92$ ($n = 52$); Европа – $19,71 \times 14,88$ мм ($n = 428$) (Сомов, 1897; Казаков, Ломадзе, 1983; Костин, 1983; Ильичев и др., 1987; Смогоржевский, Смогоржевская, 1988; Никифоров и др., 1989; Климов и др., 1998; Коцюруба та ін., 2002).

Индивидуальные размеры яиц с минимальной длиной и диаметром следующие: $17,3 \times 14,7$; $18,9 \times 13,8$ мм; с максимальными значениями этих показателей – $22,6 \times 15,8$; $21,8 \times 16,6$ мм. Размеры яиц с крайними вариантами формы – $21,0 \times 14,2$ (Sph = 67,62) и $17,3 \times 14,7$ (Sph = 84,97). Обнаружилось, что яйца из ИГ несколько меньше яиц из наземных гнезд (табл. 6). В свою очередь, это



Размеры яиц зарянки при разной величине кладки
Measurements of Robin's eggs in clutches of different size

Величина кладки	n кладок	n яиц	Длина			Макс. диаметр		
			M ± m	lim	CV, %	M ± m	lim	CV, %
5	3	15	20,33 ± 0,13	19,2 – 21,0	2,57	15,26 ± 0,11	14,6 – 15,8	2,81
6	18	103	19,77 ± 0,08	17,7 – 21,8	4,34	15,01 ± 0,04	13,8 – 16,0	2,80
7	22	139	19,83 ± 0,08	17,5 – 22,6	4,45	15,10 ± 0,04	14,1 – 16,6	3,36
8	7	56	19,64 ± 0,10	17,3 – 21,1	3,72	14,81 ± 0,05	14,3 – 15,6	2,32
Неполные кладки	7	19	19,93 ± 0,22	18,1 – 21,4	4,69	14,93 ± 0,13	14,0 – 15,8	3,64
Суммарные данные	57	332	19,81 ± 0,05	17,3 – 22,6	4,29	15,02 ± 0,03	13,8 – 16,6	3,13

связано с разницей в величине кладки при этих способах гнездования.

Масса 31 свежесложенного яйца из 5 кладок варьировала от 1,88 до 2,62 и в среднем составила $2,375 \pm 0,027$ г. Масса скорлупы 3 яиц из разных кладок – 0,120, 0,142 и 0,151 г.

Вес 6 яиц одной кладки в процессе насиживания уменьшился на 10,4 – 16,5%, в среднем на 12,3%, что на 1,7% меньше, чем по известным данным (Казаков, Ломадзе, 1983). При этом замечено, что мелкие яйца несколько больше потеряли в весе.

По своей окраске яйца зарянки исследованной популяции ничем не отличаются от яиц, описанных в литературе. Межкладочная изменчивость окраски яиц выражается в различной густоте рисунка (от очень редкого до очень густого) и его распределении (чаще всего он сгущен в «шапочку», или «поясок»), а также в величине и яркости пятнистости (очень мелкой или крупной, блеклой

или яркой). Каких-либо аномалий окраски яиц не наблюдалось.

Выводки, выкармливание птенцов

В целом за все годы новорожденные выводки ($n = 38$) состояли из 2 (2,6% случаев) – 3 (2,6%) – 4 (7,9%) – 5 (21,1%) – 6 (42,1%) – 7 (18,4%) и 8 (5,3%) птенцов, в среднем $5,74 \pm 0,20$ птенцов/успешное гнездо. В выводках накануне вылета ($n = 34$) отмечено

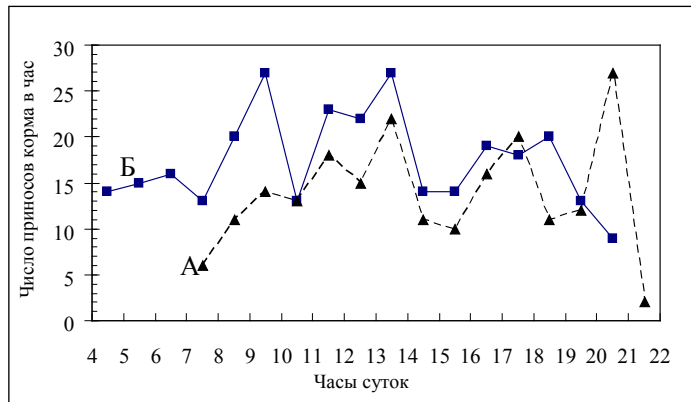


Рис. 2. Суточная активность кормления птенцов зарянки:
А – 6 птенцов в возрасте 7 сут., 24.06.2004 г. (с 6⁵⁰ до 21¹⁰);
Б – 4 птенца в возрасте 11 сут., 26.05.2006 г. (с 4⁰⁰ до 21⁰⁰).

Fig. 2. Daily activity of feeding of nestlings:
А – 6 nestlings 7 days old;
Б – 4 nestlings 11 days old.



по 2 (2,9% случаев) – 4 (11,8%) – 5 (17,6%) – 6 (41,2%) – 7 (20,6%) – 8 (5,9%) слетков, в среднем $5,79 \pm 0,21$ на выводок. Выводки в ИГ ($n = 20$) в среднем больше, чем при гнездовании в естественных условиях ($n = 14$) – соответственно $6,00 \pm 0,25$ и $5,50 \pm 0,37$ слетков на выводок. Это превышение первоначально связано с большей величиной кладки при первом способе гнездования. Аналогично у зарянок, загнездившихся в апреле – мае ($n = 25$), выводок крупнее, чем у гнездившихся в июне – июле ($n = 11$) – соответственно $6,04 \pm 0,25$ и $5,27 \pm 0,38$ слетков.

Кормят птенцов оба родителя. В первые дни основная роль в их кормлении отводится самцу, в дальнейшем, как только у птенцов устанавливается терморегуляция, роль родителей в кормлении уравнивается (табл. 8). В гнезде зарядки 6 7-суточных птенцов получили за неполный день (с 6⁵⁰ до 21¹⁰, 24.06.2004 г.) 207 порций корма,

в среднем в час 14,4 порций, и 67 раз выносились капсулы помета. В другом гнезде зарядки кормили 4-х 11-суточных птенцов 297 раз, в среднем 17,5 кормлений в час, и 76 раз выносили помет. В последнем случае длительность «рабочего» дня составила 16 ч 27 мин (с 4²⁸ до 20⁴⁵, 26.05.2006 г.). Ритм кормления в течение суток непостоянный, с подъемом в середине или 2-й половине дня (рис. 2). По визуальным наблюдениям, птенцы получают главным образом мягких насекомых. В числе замеченных в бинокль 100 принесенных объектов корма было 52 голые гусеницы, 8 мелких земляных червей, 15 жукелиц и других жесткокрылых, 25 двукрылых и неопределенных насекомых. Пищу родители собирают главным образом на земле, передвигаясь по ней легкими прыжками, часто, если позволяют условия, в нескольких (1,5–2) метрах от гнезда. Даже после вылета молодых гнездо остается довольно чистым, и лишь на краю

Таблица 8

Интенсивность кормления птенцов зарядки
Activity of feeding of nestlings by robins

№ гнезда	Время наблюдений	Число прилетов с кормом			
		самца	самки	всего	в среднем за 1 час
1	6 птенцов по 0–0,5 сут (вылупление); 8.06.2008 г.				
	7 ⁰⁰ – 8 ⁵⁰	1	–	1	0,5
	10 ⁴³ – 14 ⁵⁰	7	–	7	1,7
	16 ¹⁵ – 19 ⁰⁰	8	2	10	6,5
	Всего за 8 ч 42 мин	16	2	18	2,1
2	6 птенцов по 7 сут; 24.06.2004 г.				
	6 ⁵⁰ – 21 ¹⁰ (всего 14 ч 20 мин)			208	14,5
3	6 птенцов по 10 сут; 23.05.2007 г.				
	6 ²⁰ – 8 ²⁰	20	16	36	18,0
	13 ⁰⁵ – 15 ⁰⁵	8	10	18	9,0
	17 ³⁵ – 19 ³⁵	7	7	14	7,0
	Всего за 6 ч 00 мин	35	33	68	11,3
4	4 птенца по 11 сут; 26.05.2006 г.				
	4 ⁰⁰ – 21 ⁰⁰ (всего 17 ч 00 мин)			297	17,5

его иногда лежат несколько фекальных капель, извергнутых птенцами непосредственно перед вылетом.

Мы зафиксировали некоторые элементы поведения 47 зарядок при 162 посещениях их гнезд. При появлении человека большинство (60%) насекомых обычно скрытно и молчаливо покидают гнездо, но некоторые сидят так плотно, что приходится сгонять их и даже трогать рукой, чтобы осмотреть содержимое гнезда. Остальные пары в



Таблица 9

Продуктивность размножения (птенцы/активное гнездо) зарянки в разных условиях
Breeding productivity (nestlings/active nest) of the Robin in different conditions

Сроки начала гнездования	n гнезд	n яиц	Новорожденные		Сетки	
			% от числа яиц	в среднем на 1 пару	% от числа яиц	в среднем на 1 пару
А. Гнезда на земле						
Апрель – май	12	79	81,0	5,33 ± 0,57	81,0	5,33 ± 0,57
Июнь – июль	6	32	68,7	3,67 ± 0,99	40,6	2,17 ± 1,11
Всего	18	111	77,5	4,78 ± 0,52	69,4	4,28 ± 0,63
Б. В искусственных гнездовьях						
Апрель – май	22	136	60,3	3,73 ± 0,70	55,1	3,41 ± 0,71
Июнь – июль	11	63	79,4	4,55 ± 0,71	71,4	4,10 ± 0,81
Всего	33	199	66,3	4,00 ± 0,52	60,3	3,64 ± 0,54
В. Суммарные данные						
Апрель – май	34	215	67,9	4,29 ± 0,51	64,7	4,09 ± 0,52
Июнь – июль	17	95	75,8	4,24 ± 0,57	61,1	3,41 ± 0,68
Всего	51	310	70,3	4,27 ± 0,38	63,5	3,86 ± 0,41

подобной ситуации иногда издают негромкое потрескивание или высокотоновый свист «тсии», что на фазе насиживания отмечалось в 15% случаев. С появлением птенцов острота реакции родителей на нарушителя спокойствия несколько увеличивается и уже в 21% случаев самки тихо трещали и пищали. А самка, гнездившаяся в скворечнике, при каждом подходе к гнезду с треском и писксом смело налетала на наблюдателя, почти касаясь его головы. Некоторые самцы, при беспокойстве у гнезда, иногда (всего 8 случаев) воспроизводят фрагменты песни; возможно, это реакция на появление слетевшей с гнезда самки. Как видно, во всех взаимодействиях птиц и любого нарушителя спокойствия проявляются индивидуальные различия, в том числе чисто психологические. Последнее определение касается темперамента, который у птиц, по замечанию А.Ф. Ковшаря (1979), не так стандартен, как обычно думают.

Зарянки у своих гнезд, как правило, толерантно относятся к другим видам мелких пернатых. Так, белые трясогузки и зяблики (*Fringilla coelebs*) спокойно кормились

вблизи гнезда с новорожденными птенцами зарянки, по временам на расстоянии 1,5–2 м. Лишь однажды, когда пара зябликов появилась у самого гнезда, самец принял угрожающую позу и немного трещал.

Успешность размножения и причины гибели потомства

Общая успешность размножения зарянки, рассчитанная по 51 гнездовой попытке с известным нам результатом (табл. 9), составила 63,5% (гибель потомства составила 36,5%). При наземном расположении гнезд она оказалась выше на 9,1%, чем при гнездовании в ИГ. Из всех апрельских и майских яиц вылетело 64,7%, из июньских и июльских – 61,1% слетков (табл. 9 В). В целом выживаемость потомства (общая успешность размножения) вида в лесостепных дубравах Сумщины значительно выше, чем, например, в смешанных лесах Псковской области, где она составляет всего 24,6% (Урядова, Щеблыкина, 1981).

Продуктивность размножения зарянки, напрямую связанная с предыдущим показателем, мало зависит от места (на земле



или в ИГ) и сроков (1-е и 2-е кладки) гнездования (табл. 9 А, Б). Различия, вероятно, из-за небольшого объема выборок, статистически не достоверны. В то же время, как и следовало ожидать, продуктивность размножения сильно зависит от величины кладки: в целом по мере ее увеличения возрастает количество слетков (табл. 10).

По данным анализа результатов гнездования зарянки (табл. 11), наибольшие потери потомства происходили на фазах яйцекладки (12,3%) и насиживания (17,4%), наименьшие – на фазе выкармливания птенцов (6,8%). Заметим, что в Харьковской области отмечен больший отход птенцов, нежели яиц (Ткаченко, Ткаченко, 2003), а в Псковской области – яиц (Урядова, Щелбыкина, 1981), однако в этих пунктах контролировалось небольшое количество гнезд (по 11 в обоих случаях).

Зарянки заметным образом не реагируют на умеренный фактор беспокойства и исследовательский пресс, и никогда не оставляют кладки и птенцов. Нам известна всего одна кладка (1 яйцо), оставленная по неизвестной причине.

Неразвившихся яиц в кладках зарянки относительно много: неоплодотворенные («болтуны») – 5,2%, с замершими эмбрионами – 2,6% от исходного числа яиц (табл. 11), или же 7,3 и 3,7% от числа яиц ($n=218$), сохранившихся до момента вылупления птенцов. Процент «болтунов» выше при наземном гнездовании (10,5% от числа сохранившихся яиц), в летних (июнь – июль) кладках (9,0%), а также в кладках из 5–6 яиц (8,2%), которые в большинстве

случаев являются летними. В ИГ, в весенних (апрель–май) кладках и кладках из 7–8 яиц этот же показатель составляет 5,3, 6,6 и 5,3% соответственно.

Статистика эмбриональной смертности также показывает определенную ее зависимость от экологических факторов: при гнездовании на земле «задохлики» разного возраста составили 2,3%, в искусственных гнездовьях – 4,5%; при весеннем гнездовании – 2,9%, при летнем – 0,9%; в кладках из 5–6 яиц – 1,2%, из 7–8 яиц – 5,3%. То есть здесь прослеживается увеличение эмбриональной смертности в крупных кладках, характерных для 1-го цикла размножения, и для гнездований в ИГ. В отдельных кладках бывает по 1 (5 случаев)–2 (2) «задохлика» или по 1 (11 случаев)–2 (3) «болтуна», и только в одной кладке они были совместно.

Иногда гибель потомства может быть вызвана случайными причинами, например падением скворечника (разбились 4 яйца). Несколько чаще регистрируется исчезновение из гнезд отдельных (2, 1, 1, 1, 1) яиц – несомненно, они были выброшены наседками (некоторые из них найдены рядом с гнездом). В одном случае исчез (был удален) птенец. Еще в 1 гнезде, возможно по причине гибели родителей, умерли все 6 птенцов выводка.

Основной причиной гибели потомства зарянки является деятельность хищников, которые погубили 22,9% яиц и птенцов (62,8% от всего числа репродуктивных потерь). В лесостепных дубравах главными врагами зарянки являются четвероногие

Таблица 10

Продуктивность (птенцы/активное гнездо) кладок разной величины
Productivity (nestlings/active nest) in clutches of the different size

Величина кладки	n гнезд	Новорожденные		Слетки	
		% от числа яиц	в среднем на 1 пару	% от числа яиц	в среднем на 1 пару
5–6 яиц	20	72,6	4,25 ± 0,52	60,7	3,55 ± 0,61
7–8 яиц	24	75,7	5,46 ± 0,47	71,7	5,17 ± 0,53

хищники, в первую очередь лесная куница (*Martes martes*) и лесная соя (*Dryomys nitedula*), в меньшей мере желтогорлая мышь (*Sylvaemus tauricus flavicollis*). Так, куница погубила 4 полные

Гибель потомства зарянки в разных условиях гнездования
 Death of Robin's offsprings in different breeding conditions

Таблица 11

Причина гибели	Откладка яиц		Насиживание		Выкармливание		Всего погибло	
	п	%	п	%	п	%	п	%
Гнезда на земле (n = 18; исходное число яиц – 111)								
Неоплодотворенность яиц	9 (6)*	8,1					9	8,1
Эмбриональная смертность			2 (1)	1,8			2	1,8
Выброшены самкой или исчезли по другим причинам			4 (4)	3,6			4	3,6
Умерли по неизвестной причине					6 (1)	5,4	6	5,4
Хищничество	4 (1)	3,6	6 (1)	5,4	3 (1)	2,7	13	11,7
Всего	13	11,7	12	10,8	9	8,1	34	30,6
Гнезда в искусственных гнездовьях (n = 33; исходное число яиц – 199)								
Брошены	1 (1)*	0,5					1	0,5
Неоплодотворенность яиц	7 (7)	3,5					7	3,5
Эмбриональная смертность			6 (5)	3,0			6	3,0
Выброшены самкой или исчезли по другим причинам			2 (1)	1,0	1 (1)	0,5	3	1,5
Хищничество	13 (4)	6,5	34 (5)	17,1	11 (2)	5,5	58	29,1
Падение гнездовья	4 (1)	2,0					4	2,0
Всего	25	12,6	42	21,1	12	6,0	79	39,7
Суммарные данные (n = 51; исходное число яиц – 310)								
Брошены	1 (1)*	0,3					1	0,3
Неоплодотворенность яиц	16 (13)	5,2					16	5,2
Эмбриональная смертность			8 (6)	2,6			8	2,6
Выброшены самкой или исчезли по другим причинам			6 (5)	1,9	1 (1)	0,3	7	2,3
Умерли по неизвестной причине					6 (1)	1,9	6	1,9
Хищничество	17 (5)	5,5	40 (6)	12,9	14 (3)	4,5	71	22,9
Падение гнездовья	4 (1)	1,3					4	1,3
Всего	38	12,3	54	17,4	21	6,8	113	36,5

* В скобках число гнезд с определенными потерями

* Number of nests with fixed losses are in brackets.

кладки (всего 29 яиц), 2 выводка (всего 11 птенцов) и 2 самки зарянки, соя – 5 кладок (всего 15 яиц) и 1 самку, желтогорлая мышь – 1 кладку (6 яиц). Еще 1 кладка и 1 выводок уничтожены неустановленным хищником. По времени разоренные хищниками гнез-

да распределяются почти равномерно: в мае разорено 6, в июне – 5, в июле – 3 гнезда. В ИГ потери потомства зарянки от хищничества примерно в три раза выше, чем при наземном гнездовании – соответственно 29,1 и 11,7% урона. Несомненно,



это связано с большой концентрацией ИГ в наших условиях, что привлекает различных животных-разорителей. Следы хищничества лесной куницы,двигающейся по линии синичников, весьма характерны. Судя по разбросанному материалу гнезд (иногда его клочки застряют в летке), маховым перьям с обгрызенными концами, зверек достает содержимое гнезда через летное отверстие, сидя на крышке гнездовья, причем иногда сбрасывает его вставную переднюю стенку. Лесная соя выпивает яйца через боковые прогрызы скорлупы, материал гнезда свивает в кубло, оставляет помет.

В целом успешность гнездования местной популяции зарянки достаточно высока. По усредненным многолетним данным, цикл прироста и убыли популяции в гнездовой период (за 2 репродуктивных цикла) можно представить в виде следующей схемы: 2 взр. птицы + 12,99 (6,76 + 6,23) яиц – 0,06 взр. птицы = 1,94 взр. птицы + 7,50 (4,09 + 3,41) слетков = 9,44 взр. птиц. Эти данные определенно завышены, поскольку не все пары размножаются дважды. Также совершенно неизвестен уровень популяционной выживаемости вне периода размножения. Несомненно, однако, что годовой баланс численности популяции зарянки в лесостепных дубравах Сумщины положительный.

Некоторое представление о причинах смертности зарянки в послегнездовой период дают следующие наблюдения: в разные годы остатки 2-х особей найдены среди запасов пищи сорокопута-жулана (*Lanius collurio*) (Кныш, 2001); иногда взрослые, в основном мигрирующие зарянки гибнут на дорогах от движущегося автотранспорта – за все годы исследований всего 5 случаев, в том числе в июне – 1, августе – 2, сентябре – 1, октябре – 1; также известна гибель зарянок (2 самца) на окнах зданий, что происходит в период осенней миграции (Кныш, 2007). Впрочем, это достаточно случайные причины гибели этих птиц.

Известно, что зарянка является основным видом-воспитателем кукушки в лесном

поясе Европы и горных районов Кавказа (Нумеров, 2003). Примерно такой же статус она имеет в Сумском Полесье (Афанасьев, 1998), однако южнее, в лесостепной части области, известна лишь одна находка птенца кукушки в гнезде зарянки (Кныш, 2000). Таким образом, в настоящее время здесь паразитизм кукушки оказывает минимальное влияние на отсев потомства зарянки.

Осенний отлет и зимовка

По завершению гнездового периода зарянки становятся менее заметны, количество их уменьшается, видимо, за счет дисперсии молодняка. Так, 29.08.1970 г. в старой дубраве на 4-километровом маршруте учтено «по треску» 9 особей.

Заметное движение зарянок, которое можно принимать за начало отлета, наблюдается в последнюю декаду августа (24.08.1985, 27.08.2000), причем в это время, видимо за счет пролетных особей, зарянки становятся более многочисленными. Массовый пролет происходит в сентябре и октябре. Как правило, число зарядок значительно увеличивается вместе с волнами осеннего холода. Держатся они в одиночку или небольшими рассеянными стайками. Приходилось наблюдать, как зарянки кормились семенами бересклета европейского (*Euonymus europaea*) и ягодами черной бузины (*Sambucus nigra*). Последние пролетные особи встречаются, в среднем по 21 году, 26.10 ± 3,4 дня (15.10.1967, 12.10.1969, 11.12.1970, 27.10.1971, 29.10.1972, 27.10.1973, 15.10.1975, 16.10.1976, 10.10.1978, 23.10.1986, 30.11.1992, 25.10.1993, 28.10.1994, 17.10.1995, 26.10.1997, 20.10.1998, 7.11.1999, 23.10.2003, 16.10.2004, 29.10.2007, 12.10.2008).

В окрестностях с. Мутино Кролевецкого района, что на сотню километров севернее места наших наблюдений, последних зарядок В.Н. Грищенко (2008) наблюдал 13.10.1977, 10.10.1978, 12.10.1979, 20.10.1981, 14.10.1985, 30.10.2007, в среднем 17.10. На крайнем севере Сумщины, в Деснянско-Старогутском НПП, они отлетают, в среднем, 19.10 (14.10.2001, 19.10.2003,



20.10.2004, 22.10.2005 – Гаврись та ін., 2007).

Незначительная часть зарянок практически ежегодно остается у нас на зимовку, в разные годы встречено не менее 30 особей, в том числе 7 – в лесных биотопах (как правило, в болотистых низинках и возле водоемов), остальные – в пределах г. Сумы и 1 – в г. Путивль, чаще всего во дворах и возле речки. Держатся они как в одиночку (17 встреч), так и по двое (5 встреч) и трое (1 встреча). Кормятся в зарослях возле воды, на помойках, иногда на птичьих кормушках, а однажды зарянка клевала мерзлую рябину на улице.

Благодарности

Искренне благодарю всех коллег, которые способствовали проведению моего исследования. Ценные материалы по распространению зарянки в г. Сумы предоставила мне Г.М. Скворцова (Сумской областной краеведческий музей). Студенты Сумского педагогического университета Н.И. Гусеница и А.И. Статива помогли в проведении наблюдений за явлениями годового цикла зарянки. Также выражаю признательность В.Н. Грищенко (Каневский заповедник) и А.П. Шаповалу (Зоологический институт РАН) – за предоставленные сведения по гнездованию зарянки в искусственных гнездовьях и большую помощь в поиске малодоступных изданий, а также за ценные советы при подготовке данной работы к печати.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев В.Т. (1998): Птицы Сумщины. Киев. 1-93.
- Белик В.П., Москаленко В.М. (1992): Фенология весеннего прилета птиц в Сумском Полесье. - Сез. миграции птиц на терр. Украины. Киев: Наук. думка. 240-243.
- Благосклонов К.Н. (1968): Гнездование зарянки в искусственных гнездовьях. - Орнитология. М.: МГУ. 9: 336.
- Благосклонов К.Н. (1991): Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: МГУ. 1-251.
- Вакал А.П., Карпенко К.К. (1998): Рослинність урочища «Вакалівщина» Піщанського лісництва Сумського лісгоспу. - Вакалівщина: До 30-річчя біологічного стаціонару Сумського педінституту. Суми. 183-189.
- Гаврись Г.Г., Кузьменко Ю.В., Мішта А.В., Коцержинська І.М. (2007): Фауна хребетних Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Суми: Козацький вал. 1-120.
- Гладков Н.А. (1954): Дроздовыя Turdidae. - Птицы Советского Союза. М.: Сов. Наука. 6: 398-621.
- Грищенко В.Н. (2008): Матеріали по фенології міграції птахів Сумського Посейм'я. - Авіфауна України. 4: 71-83.
- Езерскас Л.И. (1963): Реже гнездящиеся виды птиц в искусственных гнездовых лесов Литвы. - Тез. докл. Пятой Прибалт. орнитол. конфер. Тарту. 71-74.
- Зайцева Г., Придеткевич С. (2008): Динаміка заселення деревними тваринами штучних гніздівель на території Кам'янецького Придністров'я. - Раритетна теріофауна та її охорона. Луганськ. 157-164.
- Зарудный Н.А. (1910): Птицы Псковской губернии. - Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд. Сер. 8. 25 (2): 1-181.
- Ильичев В.Д., Бутьев В.Т., Константинов В.М. (1987): Птицы Москвы и Подмосковья. М.: Наука. 1-272.
- Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х. (1977): Зарянка на северо-западном Кавказе. - 7 Всесоюзн. орнитолог. конфер. Тез. докл. Киев: Наук. думка. 1: 246-248.
- Кашенцева Т.А., Постельных А.В. (1979): О весеннем пролете зарянки и лесной завирушки в районе Окского заповедника. - Экология гнездования птиц и методы ее изучения. Самарканд. 98-99.
- Климов С.М., Сарычев В.С., Недосекин В.Ю., Абрамов А.В., Землянухин А.И., Венгеров П.Д., Нумеров А.Д., Мельников М.В., Ситников В.В., Шубина Ю.Э. (1998): Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона. Липецк: ЛГПИ. 1-120.
- Кныш Н.П. (2000): Обыкновенная кукушка и ее воспитатели в лесостепье Сумщины. - Беркут. 9 (1-2): 51-73.
- Кныш Н.П. (2001): О накальвании (запасании) добычи сорокопутом-жуланом. - Беркут. 10 (2): 218-225.
- Кныш Н.П. (2007): Опасные столкновения птиц со стеклами окон и способы их предотвращения. - Птицы басс. Сев. Донца. Харьков. 10: 128-132.
- Ковшарь А.Ф. (1979): О трех уровнях изучения экологии гнездования птиц. - Экология гнездования птиц и методы ее изучения. Тез. Всесоюзн. конфер. молодых ученых. Самарканд. 106-107.
- Костин Ю.В. (1983): Птицы Крыма. М.: Наука. 1-240 с.
- Коцюрба В.В., Малихина Т.В., Кротовська Т.В. (2002): Особливості фауни і біології дроздових птахів Гурівського лісництва (Дніпропетровська область). - Авіфауна України. 2: 34-39.
- Ломадзе Н.Х., Казаков Б.А. (1983): К этологии зарянки. - Механизмы поведения. Мат-лы 3 Всесоюзн. конфер. по поведению животных. М.: Наука. 1: 230-232.



- Майхрук М. (1999): Деякі особливості приваблення птахів-дуплогнізників у залізничні лісосмуги Тернопільщини. - Екологічні аспекти охорони птахів: Мат-ли 7 наради орнітологів Західної України присвяч. пам'яті В. Дзедушицького. Львів. 63-64.
- Мальчевский А.С., Покровская И.В., Овчинникова Н.П., Геракова Т.Н. (1954): Об экологических закономерностях распределения птичьих гнезд в лесу. (По наблюдениям в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле»). - Уч. зап. Ленинград. ун-та. Сер. биол. наук. 18 (38): 77-101.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. (1983): Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л.: ЛГУ. 2: 1-504.
- Мартьянов Е.Н. (1973): Шкала светлолюбия лесных воробьиных птиц. - Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: ЛГУ. 1: 72-75.
- Матвеев Н.Д. (1994): Сравнительный анализ заселяемости искусственных гнездовых в нагорных дубравах лесостепной зоны Украины. - Птицы басс. Сев. Донца. Харьков. 2: 35-37.
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П. (1989): Птицы Белоруссии: Справочник-определитель гнезд и яиц. Минск: Вышэйшая школа. 1-479.
- Новиков Г.А. (1959): Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л.: ЛГУ. 1-352.
- Нумеров А.Д. (2003): Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 1-517.
- Панченко С.Г. (2007): Птицы Луганской области. Луганск. 1-137.
- Поливанов В.М. (1981): Экология птиц-дуплогнезdnиков Приморья. М.: Наука. 1-171.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. (1968): Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: МГУ. 1-461.
- Симкин Г.Н. (1990): Певчие птицы. М.: Лесн. пром-сть. 1-399.
- Смогоржевский Л.А., Смогоржевская Л.И. (1988): Синантропные и полусинантропные птицы Каневского заповедника (Сообщение 3). - Деп. в ВИНТИ 22.04.1988 г. № 3134-B88. 1-111.
- Сомов Н.Н. (1897): Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков: Тип. А. Дарре. 1-680.
- Теплова Е.Н. (1984): Случаи гнездования зарянки в искусственных гнездовьях. - Тр. Окского гос. зап-ка. 5: 237-238.
- Ткаченко А.А., Ткаченко Е.А. (2003): Зависимость эффективности размножения зарянки от повторного гнездования. - Птицы басс. Сев. Донца. Харьков. 8: 96-97.
- Урядова Л.П., Щерблякина Л.С. (1981): К экологии дроздовых птиц Псковской области. - География и экология наземных позвоночных Нечерноземья (Птицы). Владимир. 84-92.
- Харькова О.Ю., Бёме И.Р. (2005): Закономерности расположения гнезд птиц в дубраве заповедного участка «Лес на Ворскле». - Беркут. 14 (2): 201-213.
- Brandner J. (1987): Kurzmitteilung: Rotkehlchen, *Eri-thacus rubecula* (L.), in Nistkästen (Aves). - Jahrb. Naturwiss. Abt. Landesmus. Joanneum Graz, 1984. 1986. Graz. 70.
- Enemar A. (2002): Holkhackande rodhake *Eri-thacus rubecula* – en slumbetingad tillfallighet? - Ornis Svecica. 12 (1-2): 90-92.

Н.П. Кныш,

Сумської педуниверситет,

каф. зоології, ул. Роменська, 87,

г. Сумы, 40002

Україна (Ukraine).

Критика і бібліографія	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	60
------------------------	--------	----	----------	------	----

Паевский В.А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб.-М.: КМК, 2008. 235 с.

Книга известного российского орнитолога посвящена обобщению многолетних результатов изучения демографических аспектов и динамики численности популяций воробьиных птиц на Куршской косе.

Она состоит из Введения, 5 основных глав и Заключения. Автор рассматривает методические подходы при популяцион-

ных исследованиях птиц, детально анализирует годовые и сезонные различия поло-возрастной структуры популяций, возрастные аспекты территориального поведения, закономерности выживаемости птиц. Особенности демографических параметров и их динамики рассматриваются на нескольких модельных видах. Отдельная глава посвящена динамике численности популяций певчих птиц и проблемам изучения ее механизмов. Анализируется динамика численности европейских птиц, зимующих в Африке.

В.Н. Грищенко

Екологія	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	61 - 66
----------	--------	----	----------	------	---------

MORPHOMETRIC MEASUREMENTS, DIET AND BREEDING OF THE COMMON BABBLER IN SOUTHEASTERN IRAN

Tayebeh Arbabi, Mehdi Barahuei-Avval, Alireza Shahriari,
Abolghasem Khaleghizadeh, Masoumeh Seifzadeh

Abstract. Field observation on ecology and breeding biology of Common Babbler were made around Zabol region from January to July 2008. In total 26 morphometric characteristics of 10 birds were measured with a 0.05 mm precision caliper and were compared based on univariate and multivariate analyses using SPSS and Past programs. Tail length, lacrymal breadth (LB) and height of ramus mandible (HRM) were significantly different between two sexes ($p < 0.05$). Of 9 gizzards Orthoptera, Coleoptera and Formicidae were present among 88%, 77% and 22% respectively. In Zabol area egg-laying period was between mid-March to late June. Nests were built on tamarisk, pomegranate and date trees. Nests were located at 152.2 cm ($n = 6$) above the ground. Average of outer and inner diameter of nests ($n = 6$) was 14.5 and 8.3 cm respectively, and height and depth of cup of nests ($n = 2$) were 8.5 and 7.6 cm respectively. The eggs were weighed as 2.81 g ($n = 20$) and egg diameter was determined as 22.53×16.77 mm ($n = 20$). Clutch size was 5.0 ($n = 6$) and hatching from early May to early June.

Key words: Common Babbler, *Turdoides caudatus*, Iran, morphology, breeding, nest, egg, feeding.

Address: A. Khaleghizadeh, Ornithology Lab., Agric. Zool. Res. Dep., Iranian Research Institute of Plant Protection, Tehran, Iran; e-mail: akhaleghizadeh@yahoo.com.

Морфометрические параметры, питание и гнездование длиннохвостой дроздовой тимелии на юго-востоке Ирана. - Т. Арбаби, М. Барахуй-Аввал, А. Шахриари, А. Халеджизаде, М. Сейфзаде. - Беркут. 17 (1-2). 2008. - Полевые исследования проводились в районе г. Забол с января по июль 2008 г. Были измерены 26 морфометрических параметров 10 птиц. Длина хвоста, лакримальная ширина черепа и высота отростка мандибулы достоверно различались у двух полов ($p < 0.05$). В 9 желудках обнаружены Orthoptera, Coleoptera и Formicidae (соответственно 88, 77 и 22%). Яйца откладывались тимелиями с середины марта до конца июня. Гнезда строились на тамариске, гранате, финике. Средняя высота расположения гнезд – 152,2 см ($n = 6$). Средний диаметр гнезда 14,5 см, диаметр лотка – 8,3 см ($n = 6$). Средний вес яйца 2,81 г, размеры – 22.53×16.77 мм ($n = 20$). Во всех 6 гнездах было по 5 яиц. Вылупление птенцов наблюдалось с начала мая до начала июня.

INTRODUCTION

The Common Babbler (*Turdoides caudatus*) has a large range. The global population size has not been quantified, but it is believed to be large as the species is described as 'frequent' in at least parts of its (BirdLife International, 2008).

Common Babbler extended in Iraq, Iran, Afghanistan, Pakistan and India and has four distinctive subspecies: *T. c. salvadorii* (Iraq and southwest Iran); *T. c. huttoni* (southeast Iran, southern Afghanistan and western Pakistan); *T. c. eclipses* (northwest Pakistan (west of Indus river), grading into nominate subspecies in northern Pakistan (east of Indus) and in Himachal Pradesh and Punjab in northwest India); *T. c. caudatus* (plains of India from Punjab east to Calcutta and from foot of Hima-

layas to southern India, Rameswaram island, and Laccadives) (Cramp, Simmons, 1993).

Although Common Babbler is a resident in southern Iran and inhabitant of cultivated and dry regions with scattered bushes and trees (Mansoori, 2008) little is known about its biology and ecology. A few literature studied very few morphometric measurements of this species from Iran (Vaurie, 1953; Diesselhorst, 1962; Desfayes, Praz, 1978; Cramp, Simmons, 1993). This work was conducted to study morphometric measurements, breeding biology and diet of subspecies *T. c. huttoni* in Southeastern Iran.

STUDY AREA

Study areas consisted of outskirts of Doust-Mohammad city, Kul village (date and grape

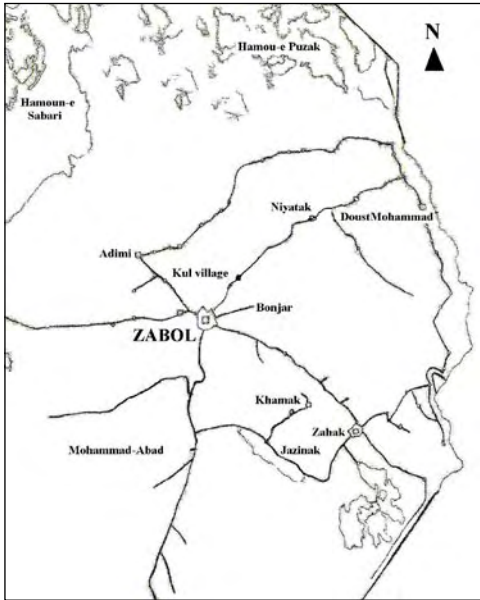


Fig. 1. Study area.

Рис. 1. Район исследований.

trees), outskirts of Zahak city and Emam-Ali Forest Park (Jazinak), 51 ha, 15 km south-east of Zabol (Zahak to Jazinak road) and Niyatak forest (Zabol to Doust-Mohammad road) (Fig. 1). Tamarisk trees and scattered date and grape trees located in eastern part of



Photo 1. Common Babbler taken in Zabol area.
Фото 1. Длиннохвостая дроздовая тимелия, пойманная в районе исследований.

Doust-Mohammad city in addition to a river makes this area suitable for living Common Babblers. Emam-Ali Forest Park is densely covered with *Tamarix* sp., *Atriplex* sp. and *Eucaliptus* sp. is an important habitat for nesting the species too.

MATERIAL AND METHODS

Field observation on ecology and breeding biology of Common Babbler were made from January to July 2008. During January – March 2008, 10 specimens of Common Babbler (three males and seven females) were collected around Zabol (Kul village and Niatak forest, 20 km East of Zabol). The specimens

(Photo 1) were taken by mist net or air gun. Gizzards were removed and their contents separated in different insects. First specimens weighted with a 0.01 g precision weighing-digitizer scale.

In total 26 morphometric characteristics were measured with a 0.05 mm precision caliper and were compared based on univariate and multivariate analyses using SPSS and Past programs. These factors were body length, tail length, wingspan, wing length, wing breadth, bill length (BL), bill depth, shield width, nares to tip, mandible length (MdL) and height of ramus mandible (HRM), profil length (PL), brain-case height (BcH),

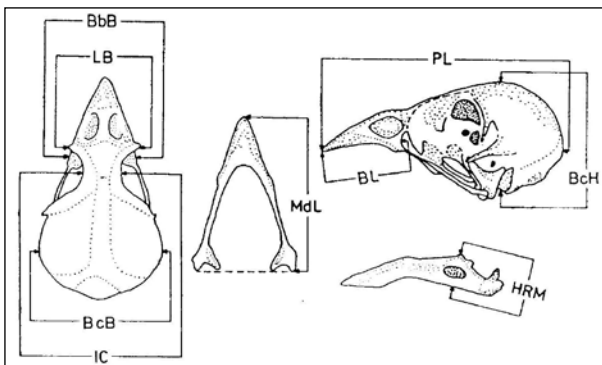


Fig. 2. A scheme for skull measurements: profil length (PL), brain-case breadth (BcB), bill length (BL), lacrymal breadth (LB), interorbital constriction (IC), brain-case height (BcH), mandible length (MdL) and height of ramus mandible (HRM) (Ruprecht, 1984).

Рис. 2. Схема измерений черепа.



brain-case breadth (BcB), interorbital constriction (IC), lacrymal breadth (LB), humerus, radius, ulna, carpo-metacarpus, coracoid, femur, tarso-metatarsus length, tarso-metatarsus (from bone), tibiotarsus, and mid-toe length (Fig. 2).

RESULTS AND DISCUSSION

Measurements

Table 1 shows results of 26 morphometric characteristics of Common Babbler. Of these, the measurements of six major characteristics consisted of wingspan, total length, wing length, bill length, tail length and profil length for the specimens in Zabol areas on average were as 263.2, 246.8, 88.6, 17.8, 122.9 and 42.5 mm respectively (Table 1). Table 2 shows differences in measurements of wing, tail and Bill to skull lengths in four subspecies of Common Babbler. In subspecies *T. c. huttoni* in southwest Afghanistan wing length were measured as 88.0 mm (87–89, n = 3) and 85.8 (85–88, n = 5) and tail length were as 116 (112–125, n = 3) and 118 (113–122, n = 3) (Paludan, 1959, Table 2).

On average the weight of specimens of Zabol was as 44.7 g (Table 1). Birds of subspecies *T. c. hut-*

toni taken in Afghanistan and Iran in February – March were weighed as 47–48 g (n = 2) in males, and 43.0 g in females (41–44, n = 3) and in June a female 46 (Paludan, 1959; Desfayes, Praz, 1978). The nominate *T. c. caudatus* in Delhi (India) is much smaller as 35.2 g (± 2.6 , n = 31) for males and 32.1 (± 2.3 , n = 37) for females (Cramp, Simmons, 1993). The subspecies *T. c. eclipse* in Pakistan is also small as 38 for females (Ali, Ripley, 1971).

Comparison of biometric data revealed that

Table 1

Measurements of 26 characteristics of 3 male and 7 female specimens of Common Babbler collected from Zabol area (mm)
Промеры 26 характеристик 3 самцов и 7 самок длиннохвостой дроздовой тимелии, добытых в районе исследований (мм)

Parameter	Male	Female	Total
Body length	240.7	249.8	246.8
Tail length	117.0	125.4	122.9
Wing-span	259.3	265.2	263.2
Wing length	88.3	88.7	88.6
Wing breadth	80.0	82.4	81.7
Profil length (PL)	44.0	41.9	42.6
Brain-case breadth (BcB)	18.9	18.3	18.5
Brain-case height (BcH)	15.0	14.8	14.9
Bill length (with cover)	21.5	22.2	22.0
Bill depth (figure of skull)	6.3	6.5	6.4
Shield width	4.7	4.7	4.7
Nares to tip	16.1	16.6	16.5
Lacrymal breadth (LB)	8.4	7.8	8.0
Interorbital constriction (IC)	4.9	4.3	4.6
Mandible length (MdL)	31.7	32.0	31.9
Height of ramus mandible (HRM)	3.0	3.3	3.2
Carpometacarpus	12.3	13.1	12.9
Ulna	20.1	19.8	19.9
Radius	22.6	22.8	22.7
Humerus	22.2	22.8	22.6
Coracoid	20.6	20.5	20.5
Tibiotarsus	40.7	41.3	41.1
Femur	24.0	24.2	24.2
Tarsometatarsus length (bone)	29.5	30.1	30.0
Tarsometatarsus length (with skin)	31.7	32.6	32.3
Mid-toe length	17.2	16.3	16.6
Weight (g)	43.18	45.28	44.65



Table 2

Measurements of wing, tail and bill to skull of all races, sexes combined (mm)

Промеры крыла, хвоста и клюва до черепа нескольких форм для обоих полов (мм)

Subspecies and source	Sampling areas	N	Wing		Tail		Bill to skull (S)	
<i>T. c. salvadorii</i> (Vaurie, 1953)	Iraq and SW Iran	21	89.6	84–93	123	113–132	24.5	22–26
<i>T. c. salvadorii</i> (Diesselhorst, 1962)	Iraq and SW Iran	19	89.7	87–93	120.1	115–130	23.8	21.9–25.8
<i>T. c. huttoni</i> (Vaurie, 1953)	SE Iran and S Afghanistan	20	87.8	82–92	121	115–128	24.0	21–25.5
<i>T. c. huttoni</i> (this study)	SE Iran	10	88.6	85–90	122.9	114–130	22.0	20.5–23.0
Intermediates between <i>T. c. eclipes</i> and nominate <i>T. c. caudatus</i> (Vaurie, 1953)	NE Pakistan and N India	9	81.1	78–84.5	117	107–128	20.5	20–21.5
Nominate <i>T. c. caudatus</i> (Vaurie, 1953)	SE Pakistan and India, S Punjab	44	78.3	74–80	107	98–116	20.9	20–23

tail length, Lacrymal breadth (LB) and Height of ramus mandible (HRM) were significantly different between two sexes ($p < 0.05$). In subspecies *T. c. salvadorii* in southwest Iran sex differences was significant for wing and bill lengths. Wing length in southeast Iran was 86 (86–88, $n = 3$) while in Baluchistan (Pakistan) it was 81.0 (78–85.5, $n = 5$). The same subspecies birds taken in Iraq and southwest Iran in September – May exposed culmen on average 3.4 mm less than bill to skull (Diesselhorst, 1962).



Photo 2. A Common Babbler nest with clutch of 5 eggs.

Фото 2. Гнездо длиннохвостой дроздовой тимелии с кладкой из 5 яиц.

Diet

Of 9 gizzards (1 empty gizzard was not accounted) Orthoptera, Coleoptera and Formicidae were present among 88%, 77% and 22% respectively. Parents were feeding their nestlings with insects in particular Orthopteran ones and some insect larvae.

In the Western Palaearctic, there is no details for food when account is mainly based on data from India. Omnivorous, taking insects, fruit and seeds (Ali, Ripley, 1971). Diet in India includes the following: Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae), larval Lepidoptera (including Sphingidae), large ants *Monomorium*, beetles (Carabidae), and spiders (Araneae). Plant material includes berries (especially Lantana), cereal grain and seeds (Gramineae, Leguminosae), seeds and leaves of grass (Poaceae), seedlings, and Capparis nectar. Young are fed entirely on invertebrates, mainly Orthoptera (Cramp, Simmons, 1993).

As Sistan is a windy area, the bird found some compatible ways to overcome this problem. They are flying in windy days or are seeing on lower branches of trees. In windy and cold days they can not fly at long distances thus they should feed on some food around their perching sites. According to local farmers they were feeding on larvae in farms. In a

few times they were occasionally feeding on animal corpses (Khamari, 2005).

Nest and eggs

In Zabol areas egg-laying period was between mid-March to late June. In India egg-laying varies locally to cover almost whole year, but mostly March – July, extending into October (Ali, Ripley, 1971); in Delhi area, peaks March – May and June – September (Cramp, Simmons, 1993).

Nests were built on tamarisk trees on Zahak road, Jazinak, and on date and pomegranate trees around Kul village near Zabol Airport. Nests were in cup shape constructed (Photo 2) with tamarisk twigs and its egg compartment with soft tissues including feathers. In Al-Jadriya (Iraq) avoids poplar and prefers low tamarisks and dense thorny bushes, none built in reeds (Al-Dabbagh, Bunni, 1981). Nest is founded of thorny twigs, roots, and grass, with compact inner cup of finer grass stems and rootlets, often lined with hair, mosses, and leaves (Hüe, Etchécopar, 1970).

Nests were located at 134–170 (average 152.2, $n = 6$) cm above the ground (Table 3) but nests on date trees were higher than on tamarisk trees so they could not be measured indicating the height of nest considerably higher than in Iraq where all nests were slightly lower down averaging 135 cm (Al-Dabbagh, Bunni, 1981).

In Zabol area average of outer and inner diameter of nests ($n = 6$) was 14.5 and 8.3 cm respectively, and height and depth of cup of nests ($n = 2$) were 8.5 and 7.6 cm respectively (Table 3). In Iraq average outer diameter was 15.8 cm, inner diameter 10.0 cm, height 13.0 cm, depth of cup 6.8 cm ($n = 3$) (Al-Dabbagh, Bunni, 1981).

Eggs were sub-elliptical, smooth and glossy and more bluish than green (Photo 2) as mentioned by Cramp, Simmons (1993).

In Zabol area eggs of *T. c. huttoni* weighed 2.81 g (2.3–3.4, $n = 20$) and egg diameter was determined as 22.5×16.8 ($21.21 \times 16.15 - 23.65 \times 17.69$, $n = 20$) (Table

Species of tree	Niyatak		Kul village		Total
	Tamarisk	Pomegranate	Pomegranate	Pomegranate	
Height from the ground (cm)	170	168	142	134	152.2
Height (cm)	8.6	8.5	–	–	8.5
Depth of cup (cm)	6.8	7.1	–	–	7.6
Inner diameter (cm)	8.5	8.1	8.4	8.5	8.3
Outer diameter (cm)	13.8	14.1	14.7	14.9	14.5
Egg numbers	5	5	5	5	20
Egg length (mm)	–	–	22.79 ± 0.49	22.85 ± 0.73	22.53 ± 0.68
Egg diameter (mm)	–	–	16.98 ± 0.39	17.05 ± 0.19	16.77 ± 0.44
Egg weight (g)	–	–	2.84 ± 0.28	3.02 ± 0.30	2.81 ± 0.28

Mean (\pm SD) of some characteristics of six Common Babbler nests in Zabol area
Средние значения (\pm SD) некоторых параметров 6 гнезд длиннохвостой дрозда в районе исследований



3). In Iraq egg diameters of *T. c. salvadorii* were as 24.3×17.3 (18.2–25.1×16.2–21.9, n = 13 eggs from 3 clutches) (Al-Dabbagh, Bunni, 1981) while egg diameter of nominate *caudatus* in India is smaller (21.2×16.2, n = 180) (Ali, Ripley, 1971).

Clutch size in Zabol area was 5.0 (n = 6) but in Iraq, average of three nests was 4.3 (Al-Dabbagh, Bunni, 1981). In Delhi average of 39 clutches was 3.4, 24 nests with 3 eggs and 15 nests with 4 eggs (Cramp, Simmons, 1993). Hatching was occurred from early May to early June.

* * *

However less knowledge is available on threats to this species. Human activities such as touching nests and eggs are one of threatening factor. Snakes are the most natural enemies of Common Babblers in Sistan area.

REFERENCES

- Al-Dabbagh K.Y., Bunni M.K. (1981): The breeding habits of the Iraqi Babbler, *Turdoides altirostris* (Hartert). Baghdad: Iraq Natural History Museum. 34: 1-109.
- Ali S., Ripley S.D. (1971): Birds of India and Pakistan. Oxford University Press.
- BirdLife International. (2008): Species factsheet: *Turdoides caudata*. Downloaded from <http://www.birdlife.org>.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (1993): Handbook of the Birds of the Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. V. Flycatchers to shrikes. Oxford: Oxford University Press.
- Desfayes M., Praz J.C. (1978): Notes on habitat and distribution of montane birds in southern Iran. - Bonner Zool. Beiträge. 29: 18–37.
- Diesselhorst G. (1962): Anmerkungen zu zwei kleinen Vogelsammlungen aus Iran. - Stuttgarter Beitr. Naturk. 86: 1–29.
- Hüe F., Etchécopar R.D. (1970): Les oiseaux du Proche at du Moyen Orient. Boubee, France.
- Khamari M. (2005). Introduction to ecology and biology of Common Babbler in Sistan region. BSc thesis, faculty of Environment, Zabol University.
- Mansoori J. (2008). [A Guide to the Birds of Iran]. Tehran: Farzaneh Publishing. 1-520. [In Persian]
- Paludan K. (1959): On the birds of Afghanistan. Zoological Results 25. - Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening I København. 122: 1-332.
- Ruprecht A.I. (1984): Correlation of skull measurements in the postembryonic development of the house sparrow *Passer domesticus*. - Acta Orn. 20: 147-158.
- Vaurie C. (1953): Systematic notes on Palearctic birds. No. 3, *Turdoides caudatus* and *Turdoides altirostris*. - American Museum Novitates. 1642: 1-8.

Книжкова полиця

Вийшли з друку:

- Пекло А.М. Каталог колекцій Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Вып. 4. Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2008. 410 с.
- Бескаравайный М.М. Птицы морских побережий Южного Крыма. Симферополь: Н. Орианда, 2008. 160 с.
- Новітні дослідження соколоподібних та сов. Мат-ли III Міжнар. наук. конфер. «Хижі птахи України», м. Кривий Ріг, 24–25 жовтня 2008 р. Кривий Ріг, 2008. 420 с.
- Знахідки тварин Червоної книги України. Київ, 2008. 418 с.
- Голоса птиц России. Часть 1. Европейская Россия, Урал и Западная Сибирь. Звуковой справочник-определитель. CD. 2007.
- Панов Е.Н. Сорокопуть мировой фауны. Экология, поведение, эволюция. М.: КМК, 2008. 650 с.
- Редкие виды птиц Нечерноземного центра. Материалы III совещания «Редкие виды птиц Нечерноземного центра» (Москва, 1–3 декабря 2000 г.). Москва, 2008. 327 с.
- Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии: Мат-лы V Междунар. конф. по хищным птицам Северной Евразии (Иваново, 4–7 февраля 2008 г.). Иваново: Ивановск. гос. ун-т, 2008. 360 с.
- Изучение и охрана большого и малого подорликов в Северной Евразии: Мат-лы V Междунар. конф. по хищным птицам Северной Евразии (Иваново, 4–7 февраля 2008 г.). Иваново: Ивановск. гос. ун-т, 2008. 256 с.
- Навколишні середовище і здоров'я людини: Мат-ли Міжнар. наук. конф., м. Кам'янець-Подільський, 18–20 листопада 2008 р. Кам'янець-Подільський: Кам'янець-Подільський нац. ун-т, 2008. 276 с.

Екологія	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	67 - 78
----------	--------	----	----------	------	---------

ОСОБЕННОСТИ ГНЕЗДОВОЙ БИОЛОГИИ СОРОКИ В ХАРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

О.А. Брезгунова

Peculiarities of breeding biology of the Black-billed Magpie in Kharkiv region. - O.A. Bresgunova. - Berkut. 17 (1-2). - The study was carried out on three plots in 2002–2007 (two plots within Kharkiv city and one plot in the flood-plain of Siverskiy Donets river). Magpies build nests since early March till mid April. 13.3% of pairs prefer to repair old nests. Building of new nests lasts from 18 to 30 days, on average 27 days (n = 20). In the city magpies start egg laying 10 days earlier than at Siverskiy Donets river. The full clutch has from 1 to 9 eggs, on average 6.5 (n = 65). Incubation lasts 24 days. Fledging usually lasts about 27–30 days. Hatching is asynchronous and as a results smallest nestlings died because of siblicide. The breeding success of Black-billed Magpies was described and discussed. The breeding pair produced on average 1.6 fledglings, the successful pair – 3.5. The main cause of nest destruction is predation. The anti-predator behaviour of parents and their offspring is described. [Russian].

Key words: Black-billed Magpie, *Pica pica*, ecology, nest, egg, breeding success, behaviour.

Address: O.A. Bresgunova, Institute of Biology, V.N. Karasin National Kharkiv University, Svobody sq. 4, Kharkiv, 61077, Ukraine; e-mail: o_bresgunova@mail.ru.

Сорока (*Pica pica*) – обычный вид в Харьковской области и в целом в Украине. В пределах Харьковской области она является оседлым видом, поддерживает свои гнездовые территории круглый год. На гнездовании сороки встречаются в пойменных ивняках и терновниках по берегам рек, занимают кустарниковые заросли в овражно-балочной местности при отсутствии рек и озер, гнездятся в парках, садах, а также в районах одноэтажной и многоэтажной застройки.

Несмотря на то, что сорока является обычным, а местами и многочисленным видом, ее гнездовая биология изучена недостаточно, а некоторым вопросам, например, особенностям гнездования, характеру насиживания, успешности размножения, не уделяется должного внимания.

Материал и методика

Исследование гнездовой биологии сороки проводили в пойме р. Харьков недалеко от Журавлевского водохранилища (г. Харьков) в 2002–2007 гг., в пределах Шишковской балки (север г. Харькова) в 2003–2005 гг. и в пойме р. Северский Донец в окрестностях пос. Черемушное Змиевского района Харьковской области в

2002–2003 гг. Для трех участков рассматривали особенности периода гнездования, выявляли предпочтение в выборе растительного опор для постройки гнезда, определяли величину кладок, относительные размеры яиц и их массу, а также рассчитывали объём и индекс формы (Мянд, 1988). В пойме р. Северский Донец проанализированы 114 яиц из 21 кладки, в городе – 130 яиц из 24 кладок.

При сравнении выборок применяли непараметрический U-критерий Уилкокса (Манна-Уитни), т.к. распределение данных было отлично от нормального. Использовали коэффициент корреляции рангов (коэффициент Спирмена) для оценки зависимости величины кладки сороки от даты появления первого яйца.

Успешность размножения сорок, гнездящихся в пойме р. Харьков, мы рассчитывали по методике Т. Беркхеда (Birkhead, 1991). Мы оценивали следующие показатели: а) среднее число птенцов, покинувших гнездо, приходящееся на одну размножающуюся пару; б) среднее число птенцов, покинувших гнездо, приходящееся на одну успешную пару; в) долю пар, вырастивших, по крайней мере, одного птенца; г) число пар, птенцы которых дожили до 50-дневного возраста.



Результаты и обсуждение

Гнездостроение

Строительство гнезд в городе сороки начинают в первых числах марта, в период интенсивного таяния снега (хотя «оживление» у гнезд можно наблюдать еще в середине февраля). Заканчивают строить гнезда 26–28.03 40% птиц, 7–12.04 – 47%, а 13% затягивают строительство до середины апреля. Большое влияние на гнездостроительное поведение сорок в пойме р. Северский Донец оказывает половодье. Отдельные гнезда сороки достраивают к концу марта (5%), большинство птиц затягивает строительство до середины апреля (более 95% пар).

На строительство гнезд сороки тратят от 5–8 (Абреимов, 1977) до 30 дней (Сметана, 1977). На территории Харьковской области 13,3% размножающихся пар предпочитают реставрировать старые гнезда, остальные сооружают новые постройки. В других частях ареала птицы используют в среднем 25,3% старых гнезд (Родимцев, 1990).

Продолжительность строительства новых гнезд – 18–30 дней, в среднем 27 ($n = 20$), повторных – 10–14, в среднем 12 дней ($n = 5$). Реставрация занимает до 15 дней. В размерах гнезд существенных различий между тремя участками не обнаружено: диаметр – 49–85 см, высота – 62–105 см, диаметр лотка – 14–20 см, глубина лотка – 7–19 см. Повторные гнезда, как правило, значительно меньше первых (высота – 47–50 см, диаметр – 48–60 см), и на их строительство тратится меньше материала.

Предпочтения сороками тех или других видов деревьев не выявлено, вероятно, они выбирают деревья и кустарники с приемлемой для них архитектоникой (Турчин, 2000), селятся на самых распространенных видах деревьев, которые дают возможность прочного прикрепления гнезда (Хохлова, Кривцов, 1984). Так, сорока может строить гнезда на елях и соснах (Ковшарь, 1986), тополях, осинах (Смиренский, Бабенко, 1984), березах, каштанах (Пасічник, 1995),

ивах (Левин, Губин, 1977), вязах, ясенях, акациях (Коцюруба, 1991), бересклетах (Турчин, 2000). В Харьковской области эти птицы гнездятся также на лохе узколистном, боярышнике, терне, иве пепельной, клене американском, лещине и др. (табл. 1). Чаще высота расположения гнезд варьирует от 1 до 12 м. В других частях ареала высота расположения гнезд составляет от 0,3 до 20 м (Смиренский, Бабенко, 1984; Родимцев, 1990; Коцюруба, 1991; Лыков, 2002).

Гнезда, включая повторные, сороки достраивают до того момента, когда на деревьях появится листва. За шесть лет наблюдений мы не отметили ни одного случая гнездостроения после того, как кустарники покроются листвой.

Анализируя процесс гнездостроения у сороки, можно выделить основные этапы постройки гнезда. Во-первых, сооружается небольшая чаша из сухих веток, или птицы полностью достраивают каркас гнезда, включая стены. При этом для каркаса сороки используют сухие ветки, собранные недалеко от гнезда (Бабенко и др., 1979; наши данные). Во-вторых, чаша наполняется доверху землей и достраиваются стены и крыша. Затем сороки выстилают лоток, на что уходит 2–3 дня. При этом крыша долгое время остается рыхлой (Бабенко и др., 1979). При повторном размножении на первом этапе постройки гнезда птицы сооружают рыхлый каркас со стенами, чаша может оставаться недооформленной. В единичных случаях (2 из 127) у сорок, гнездящихся в пойме р. Северский Донец повторные гнезда могут использоваться практически без крыши, что отмечается также другими исследователями (Блинов, 1981; Березовиков и др., 1991; Шергалин, 1992; Бундзяк, 1993; Лыков, 2002; Сотников, 2006). Встречаются гнезда, расположенные вторым ярусом на старых гнездах (Миллер и др., 1989; 3,2% гнезд по нашим данным).

Выстилка в гнездах сорок бывает нескольких типов. Так, в пойме р. Северский



Таблица 1

Расположение гнезд сороки на трех участках района исследований
Nest location of the Black-billed Magpie at three plots of the study area

Вид дерева, кустарника	Пойма р. Харьков				Шишковская балка				Пойма р. Северский Донец			
	Число гнезд		Высота		Число гнезд		Высота		Число гнезд		Высота	
	n	%	lim	M	n	%	lim	M	n	%	lim	M
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	71	89,9	1,5–8	5,2	–	–	–	–	2	7,4	3–5	4
<i>Acer negundo</i>	3	3,8	5,5–12	5,9	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pinus sylvestris</i>	1	1,3	10	10	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Salix cinerea</i>	1	1,3	3,5	3,5	–	–	–	–	10	37,0	1–4	2,6
<i>Crataegus</i> sp.	–	–	–	–	20	95,2	2,5–5	3,4	1	3,7	3	3
<i>Corylus avellana</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	3,7	2,3	2,3
<i>Rosa</i> sp.	–	–	–	–	1	4,8	3	3	–	–	–	–
<i>Prunus spinosa</i>	2	2,5	2,5	2,5	–	–	–	–	13	48,2	1,8–3,5	2,8
<i>Populus nigra</i>	1	1,3	9,5	9,5	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего	79				21				27			

Донец они выстилают лоток гнезда сухими ветками ивы, которые сверху покрывают мелкими корешками травянистых растений. В г. Харькове встречаются гнезда, выстланные конским волосом (7,1%), корешками с конским волосом (14,3%), сухой травой (7,1%), хотя наиболее обычной остается выстилка из корешков (71,4%). Известны случаи использования шерсти и перьев для выстилки лотка (Смиренский, Бабенко, 1984).

Гнезда, имеющие нехарактерное расположение, нами обнаружены не были, хотя известны случаи гнездования сорок в различных постройках (Давыгора, 1984; Самарин, 1989), на опорах высоковольтных линий (Аметов, 1977; Касаткин, 1981; Дугинцов, Панькин, 1991; Бундзяк, 1993), на стрелах строительных кранов и уличных фонарях (Самарин, 1989), в тростнике (Костюченко, 1929; Кошелев и др., 1989), на земле (Касаткин, 1981; Хохлова, Кривцов, 1984; Березовиков и др., 1991).

Известно, что гнезда сорок часто содержат материалы антропогенного происхождения. Соотношение материалов естественного и искусственного происхождения в гнездах зависит от степени антропогенной нагрузки на среду.

Характерно, что 44,3% ($n = 70$) гнезд в пределах г. Харькова (в пойме р. Харьков и в Шишковской балке) содержали алюминевую, медную, стальную проволоку и медные детали. Тонкая медная проволока в полихлорвиниловой изоляции и леска могут использоваться птицами при выстилке лотка. Более того, гнезда зачастую полностью пронизаны проволокой, которая используется для укрепления гнезда на дереве. Известны случаи постройки гнезд почти полностью из металлических отходов (Бокотей, Потапенко, 1990; Березовиков и др., 1991). Кроме того, в состав выстилки может входить бумага, кусочки ваты (Хохлова, Кривцов, 1984). В пойме р. Северский Донец отмечено 18,5% гнезд ($n = 27$), в которых капроновая нить и леска применялись сорокой для уплотнения и утепления лотка.

При размножении птицы занимают гнездо для откладки яиц спустя 3–7 дней после завершения постройки, хотя иногда этот период может растягиваться до 15 и даже 30 дней (один случай). Характерное явление, когда сороки откладывают яйца через одну – две недели после завершения строительства гнезда, можно объяснить разной степенью готовности репродуктивной



системы самок или неопытностью птиц. 14,4% гнезд сороки бросают без выстилки или, в отдельных случаях, полностью достроенными. Причины, по которым птицы бросают гнезда, – обильные снегопады в марте – апреле, сильные половодья, приводящие к затоплению гнезд, фактор беспокойства, гибель одного из партнеров.

Период откладки яиц

Первые яйца в гнездах сорок в пределах г. Харькова появляются с 30.03 – 1.04. Средние даты начала откладки яиц приходятся на первую – вторую декады апреля: 2003 г. – 11.04 (n = 16), 2004 г. – 9.04 (n = 8), 2005 г. – 13.04 (n = 13), 2006 г. – 10.04 (n = 5), 2007 г. – 5.04 (n = 5). В пойме р. Северский Донец первые яйца в гнездах сорок появляются с 18.04, в среднем – 20.04 (данные 2004 г., n = 11). Другими словами, в условиях города сороки приступают к откладке яиц минимум на 10 дней раньше, а разница в появлении первых яиц в ранних кладках у сорок, гнездящихся в городе и в пойме р. Северский Донец, составляет 17 дней (данные для 2003–2004 гг.). Различие в сроках начала гнездостроения и откладки яиц между городскими популяциями сорок и птицами, гнездящимися в естественных биотопах (в сельской местности), характерно и для других частей ареала (Куранов, 1979; Хохлова, Кривцов, 1984).

Яйца откладываются ежедневно в утренние часы, что также отмечено В.А. Ковшарь (1986) и Т. Беркхедом (1991), хотя имеется информация об откладке яиц с интервалом около суток (Birkhead, 1991; Сотников, 2006).

Спорным оставался вопрос о характере насиживания у сороки. Считается, что дневное насиживание у сорок обычно начинается с предпоследнего яйца (Бакаев, 1984). Однако, в литературе имеется информация о плотном насиживании с первого-третьего яйца (Абдреимов, 1977; Левин, Губин, 1977; Климов, 1979; Stiefel, 1979; Бакаев, 1980; Родимцев, 1990). Некоторые данные показывают наличие у

сорок одной популяции и того, и другого поведения (Сотников, 2006). Есть сведения о том, что сорока может днем не насиживать кладку, но при этом ночевать в гнезде (Mugaas, King, 1981). Проверка нами семи гнезд сорок в разное время суток показала, что дневное насиживание начинается перед откладкой предпоследнего яйца, хотя ночевать в гнезде самки начинают с момента откладки первых яиц. Период инкубации яиц (от откладки первого яйца до вылупления птенцов) длится до 24 дней.

В среднем величина кладок в пределах г. Харькова составила 6,5 (n = 45), в пойме р. Северский Донец – 6,6 (n = 20), для Харьковской области – 6,5 (n = 65), что в целом соответствует литературным данным (Касаткин, 1981; Паевский, 1984; Вакаренко, Михалевич, 1986; Бакаев, 1989; Дугинцов, 1989; Иванчев, 1989; Родимцев, 1990; Скільський та ін., 1996). Однако, полные кладки у сорок у г. Харькове могут состоять из 1–9 яиц, в пойме р. Северский Донец – из 5–8. 34% кладок сорок в городе включают 7 яиц, 31% – 6 яиц, 20% – 8 яиц (рис. 1).

Повторные кладки сорок включают от 3 до 4 яиц в пойме р. Северский Донец и от 4 до 8 в г. Харькове, в среднем 5,2 (n = 11). Нами установлены достоверные различия оологических параметров яиц сороки, таких как длина (U = 4098; p < 0,01), диаметр (U = 4087; p < 0,01), объем (U = 3562; p < 0,01) и индекс формы (U = 5260; p < 0,01), между птицами, гнездящимися в поймах р. Харьков и р. Северский Донец. Наибольшей изменчивостью характеризуется длина, диаметр, объем, наименьшей – индекс формы (табл. 2.) (Коноваленко, Чаплыгина, 2003а, 2003б).

В одном гнезде (с кладкой из 8 яиц) было обнаружено аномальное карликовое безжелтковое яйцо размерами 27,1 x 17,9 мм, массой 4,17 г, подобное известно как для сороки (Бакаев, 1984; Сотников, 2006), так и для других птиц (Кныш и др., 1984).

Масса свеженасиженных яиц в пойме р. Северский Донец изменяется в преде-



лах от 8,8 до 11,3 г (M = 9,88, n = 21), в пределах г. Харькова – от 7,8 до 12,8 г (M = 10,92, n = 13).

Для кладок сорок характерен полиморфизм окраски яиц. Основной фон варьирует от светло-зеленого, зелено-голубого, голубого до бежевого с крапом по всей поверхности. Часто формируется «шапочка» на тупом, реже на остром конце яйца. Встречаются яйца

светло-голубые вообще без пигмента (г. Харьков) и яйца с белым основным фоном (пойма р. Северский Донец). Известно, что яйца сорок с удаленных друг от друга участков могут различаться по окраске и локализации рисунка на скорлупе (Скильский, Годованец, 1991).

Период выкармливания птенцов и успешность размножения

Известно, что старшие птицы откладывают большие кладки, чем молодые, и, зачастую, крупные кладки появляются раньше остальных (рис. 2.). Возможно, гнездовых

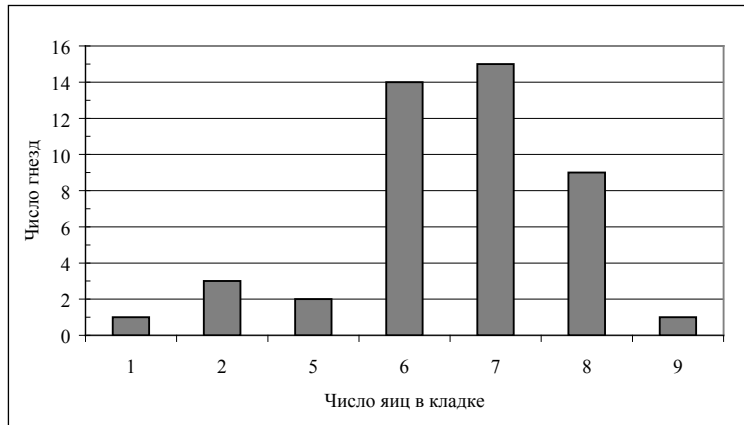


Рис. 1. Распределение кладок различной величины у сороки в пойме р. Харьков (n = 45).

Fig. 1. Distribution of clutches of different size in the Black-billed Magpie in flood-plain of Kharkiv river (n = 45).

участков более опытных взрослых птиц больше возле территорий коллективных ночевок сорок, где размножающиеся самцы с прилегающих гнездовых территорий ночуют совместно с неразмножающимися птицами (Брезгунова, 2006). Среднее число яиц для гнезд, удаленных более чем на 700 м от территории ночевки – 6,4, а для, расположенных вблизи коллективных ночевок – 6,7 (статистически различия не достоверны: U = 122,5, p = 0,46). Вблизи территории ночевки 61% кладок состоит из 7–8 яиц, а в удалении от нее таких кладок 43,8 %. Интересно, что среднее число яиц

Таблица 2

**Морфометрические параметры яиц сороки в Харьковской области
Morphometric parameters of eggs of the Black-billed Magpie in Kharkiv region**

Место	L, мм		B, мм		V, см ³		Sph, %	
	lim M ± m	CV, %	lim M ± m	CV, %	lim M ± m	CV, %	lim M ± m	CV, %
Пойма р. Сев. Донец (n = 114)	30,3–37,7 33,9 ± 0,1	4,3	21,3–25,1 23,8 ± 0,1	3,3	7,9–11,8 9,9 ± 0,1	8,1	61,7–78,4 70,5 ± 0,4	5,2
Пойма р. Харьков (n = 130)	28,0–39,1 32,3 ± 0,2	7,2	20,0–27,0 23,1 ± 0,1	5,1	5,9–14,5 8,8 ± 0,1	16,8	62,4–83,1 71,6 ± 0,4	5,5

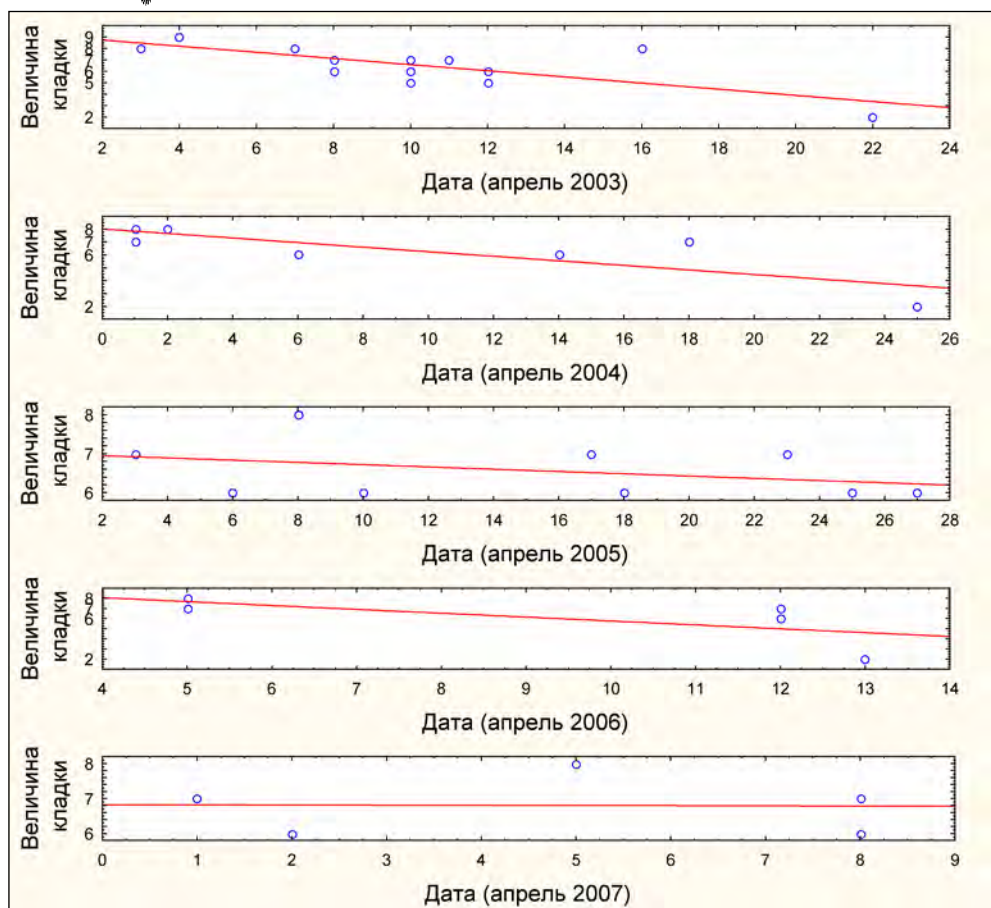


Рис. 2. Зависимость величины кладки сороки от даты появления первого яйца. Статистически достоверно только для 2003 г. ($r = 0,73$; $p < 0,001$) и 2004 г. ($r = 0,82$; $p < 0,01$).
 Fig. 2. Dependence of clutch size of the Black-billed Magpie on date of the first egg laying. Significant for 2003 ($r = 0,73$; $p < 0,001$) and 2004 ($r = 0,82$; $p < 0,01$).

в повторных кладках также больше в гнездах, расположенных вблизи территории коллективной ночевки (6,3), по сравнению с теми, что удалены от нее (5,5).

Среднее число птенцов на одну размножавшуюся пару на двух участках в г. Харькове составило 1,6, а среднее число птенцов на успешную пару – 3,5 (табл. 3). В разных частях ареала число птенцов на одну размножающуюся пару варьирует в пределах от 1 до 4,4 (Мальчевский, 1959; Love, Summers, 1973; Воронин, Марголин, 1974; Сметана, 1978; Яминский, Козулин, 1979; Бакаев, 1980, 1989; Baeyens, 1981).

Обычно успешность размножения сороки оценивается в пределах 50–60% при вылете птенцов из гнезда (от числа отложенных яиц) (Сметана, 1977).

В случае разорения гнезда на стадии откладки яиц в 52,6% ($n = 19$) случаев сороки приступают к строительству повторного. Интересно, что повторное гнездо может строиться всего один раз и только после разорения гнезда с кладкой, а не с выводком (Egrino, 1969; наши данные). При этом отмечены случаи трех попыток гнездования после разорения первого гнезда, т.е. всего четыре, а также повторное гнездование



Успешность размножения сороки в г. Харькове в 2003–2006 гг.
Breeding success of the Black-billed Magpie in Kharkiv in 2003–2006

Критерий	Нормальное размножение (n = 45)	Повторное размножение (n = 10)
Среднее число птенцов на одну размножавшуюся пару	1,6	2,9
Среднее число птенцов на успешную пару	3,5	2,9
Пары, вырастившие по крайней мере одного птенца на вылете из гнезда (%)	44,4	100,0
Пары, у которых по крайней мере один птенец дожил до 50-дневного возраста (%)	82,3	80,0

после разорения гнезда с птенцами (Birkhead, 1991).

Если две или три соседние пары потеряли кладки, птицы собираются в стаи и несколько дней держатся вместе, пока не появится повторное гнездо (Brown, 1924). Возможно, размножающиеся пары могут присоединяться к нерамножающимся стаям. Так, 29.04.2003 г. восемь гнезд сорок в пойме р. Харьков были разорены (массовое изъятие кладок), и птицы образовали крупное скопление, которое перемещалось в пределах 5 гнездовых территорий.

Основная причина гибели кладок в разных частях ареала – это хищничество, преимущественно куньих (Кричкевич, 1979) и серой вороны (*Corvus cornix*). Возможно разорение гнезд другими сороками (табл. 4, 5).

Интересно, что сорока, у которой в пойме р. Харьков 86% кладок состоят из 6–8 яиц (рис. 1), обычно выкармливает от 1 до 5 птенцов (большее число птенцов на вылете из гнезда нами не зафиксировано), и то доля последних составляет всего 19% случаев (рис. 3). Хотя другими исследователями отмечены случаи вылета 6–8 птенцов из одного гнезда (Климов, 1979), чаще из

уцелевших гнезд вылетает по 2–3 птенца (Венгеров, Свиридов, 1989), иногда до подъема на крыло дорастает до 5 птенцов (Сотников, 2006). При этом пропажа яиц и птенцов в Харьковской области наблюдается в 47,7% гнезд (n = 44), при повторном размножении яйца и птенцы исчезают в 60% гнезд (n = 10).

Известно, что сорока может избавляться от конспецифических яиц в условиях эксперимента (Underwood et al., 2004) и от яиц гнездовых паразитов, таких как хохлатая кукушка (*Clamator glandarius*) (Soler et al., 1999a, 1999b, 2001), так и принимать их (Bolen et al., 2000). Другие врановые также выбрасывают из гнезд яйца представителей своего вида при отсутствии доказательств внутривидового паразитизма. Так, голубая сорока (*Cyanopica cyanus*) в условиях эксперимента выбрасывает до 42,8% яиц других особей (Aviles, 2004).

Очевидно, что ночевка самок сорок в гнездах, начиная с откладки первых яиц (при отсутствии дневного насиживания), т.е. прерывистая инкубация, впоследствии приводит к гетерохронности эмбрионов в кладках и асинхронному вылуплению птенцов. Вероятно, младшие птенцы (разница



Причины разорения гнезд сороки в Харьковской области
Causes of nest destruction of the Black-billed Magpie in Kharkiv region

Стадия цикла размножения	Причина разорения	Число разоренных гнезд (%)	% от всех гнезд
Откладка яиц и инкубация	Хищничество	10 (41,7)	25,6
	Изъятие яиц человеком	7 (29,2)	17,9
	Брошено	5 (20,8)	12,8
Вылупление и выкармливание птенцов	Хищничество	1 (4,2)	2,6
	Смерть от голода	1 (4,2)	2,6

может составлять до 5 дней) могут быть затоптаны старшими, а зачастую скормлены им родителями (Сотников, 2006). Действительно, обращает на себя внимание случаи исчезновения яиц (Потапов, 1976) и птенцов из гнезд в ходе выкармливания (Потапов, 1976; Блинов, 1981). У сорок доказаны случаи сиблициды (Reynolds, 1996). Явление каннибализма описано и у других врановых (Нанкинов, 1970). Например, смертность птенцов серой вороны по причине каннибализма составляет 7% (Шутенко, 1979). Искусственное увеличение числа птенцов в выводке сорок приводит к увели-

ла птенцов в выводке – это поведенческая стратегия сорок (Husby, 1986 цит. по: Birkhead, 1991).

При повторном размножении среднее число птенцов на пару – 2,9. Все пары, приступившие к повторному гнездованию, вырастили, по крайней мере, одного птенца, хотя среднее число яиц в кладке – 5,8, что значительно меньше, чем при нормальном размножении. До 50-дневного возраста доживают птенцы 80% пар. В Шеффилде (Англия) успешность размножения в течение сезона уменьшается (Birkhead, 1991). В Томской области России процент

разорения гнезд у сороки уменьшается от ранних кладок к поздним (Блинов, 1981). Сходное явление наблюдается у грачей (Дьяконов, 1981; Болотников и др., 1989) и других видов птиц (Neve, 2004). Наши данные показали, что успешность размножения в возобновленных кладках сороки выше, чем в основных (табл. 4). Во-первых, повторные гнезда лучше замаскированы, т.к. кустарники, на кото-

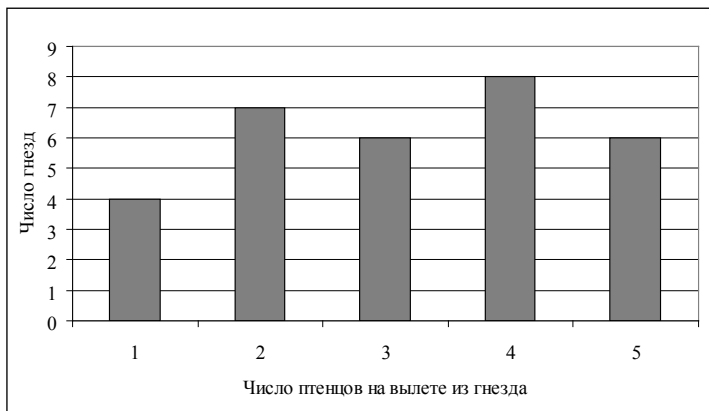


Рис. 3. Распределение числа птенцов в успешных гнездах сороки в пойме р. Харьков (n = 31).

Fig. 3. Distribution of number of fledglings in successful nests of the Black-billed Magpie in flood-plain of Kharkiv river (n = 31).



рых гнездится сорока (лох узколистный, боярышник), к началу откладки яиц уже покрыты листьями (Родимцев и др., 1989). Во-вторых, за 4 года наблюдений, в конце апреля – мае снижается действие антропогенного фактора, а именно, не проводятся строительные работы, не выжигается тростник и не наблюдается изъятие яиц человеком. Кроме того, в период первого гнездования, в начале апреля, гнезда часто оказываются полностью засыпанными снегом, возможны сильные похолодания. Также повторные гнезда сорок могут реже разорять из-за большей осторожности птиц, потерявших первую кладку (Родимцев и др., 1989).

Вторжение на гнездовые территории потенциальных хищников (серая ворона, ястреб, человек) приводит к коллективной

защите гнезд (Иванютенко, 1989; Родимцев и др., 1989), в которую вовлекаются от 4 до 30 сорок ($M = 10,8$; $n = 13$). Известно, что для сорок характерна отсроченная дисперсия (Birkhead, 1991), и выводки прошлого года могут держаться на гнездовой территории родителей до того момента, как самка приступит к плотному насиживанию. Нам удалось проследить это явление всего для одной гнездовой территории, на которой окольцованный выводок оставался в течение года и участвовал в ее активной охране, в том числе в формировании «живых изгородей» (коллективная охрана гнездовых территорий), в течение 11 дней (2005 г.). Годовалые (точный возраст – 11 месяцев) сороки исчезли с гнездового участка родителей после того, как в гнезде появилось последнее шестое яйцо. Вы-

Таблица 5

Основные причины гибели гнезд сороки в различных регионах
Main causes of nest destruction of the Black-billed Magpie in different regions

Место	Кладка	Птенцы	Источник
Шеффилд, Англия	Заброшенность, хищничество, неудачное вылупление	Хищничество, истощение	Birkhead, 1991
Дублин, Ирландия	Исчезновение, хищничество	Хищничество	Birkhead, 1991
Нидерланды	Неудачное вылупление, заброшенность	Изъятие, истощение	Baeyens, 1981
Юта, США	Исчезновение	Истощение	Reese, Kadlec, 1985
США		Истощение, каннибализм	Reynolds, 1996
Низовья Урала, Россия	Хищничество серой вороны, сороки	Хищничество серой вороны, сороки	Левин, Губин, 1977
Кемеровская область, Россия	Хищничество (серая ворона)	Хищничество (серая ворона)	Родимцев, 1990
Воронежская область, Россия	Хищничество (каменная куница)	Хищничество (каменная куница)	Родимцев, 1990
Узбекистан	Деятельность человека	Деятельность человека	Бакаев, 1980, 1984
Харьков, Украина	Хищничество, изъятие человеком	Истощение, хищничество	Наши данные



водок еще одной пары (по крайней мере, один годовалый птенец, 2006 г.) участвовал в преследовании ушастой совы (*Asio otus*) совместно с взрослыми птицами. Кроме того, в коллективную защиту вовлекаются пары, занимающие соседние гнездовые территории (Родимцев, 1989). Необходимо отметить, что в период, когда размножающиеся птицы принимают участие в охране гнездовых территорий, их гнезда остаются без присмотра. Такие скопления, в состав которых входят выводки предыдущего года и пары с соседних территорий, держатся на гнездовом участке хозяев в течение длительного времени. Выводки предыдущего года покидают гнездовые территории родителей после откладки в их гнездах последних яиц. Коллективная защита гнезд может продолжаться более 9 часов.

В целом, птенцы проводят в гнезде до 27 суток, в отдельных случаях – до 30. После вылета из гнезда в течение 20–40 дней птенцы ночуют на гнездовой территории, затем, в 50–65 дневном возрасте покидают гнездовые территории на ночь, присоединяясь к коллективным ночевкам (в сопровождении взрослых птиц), а в дневное время выводки соседних гнездовых территорий объединяются и перемещаются в пределах нескольких соседних гнездовых участков.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрейнов Т. (1977): К биологии сороки в низовьях Амударьи. - VII Всес. орнит. конф.: тез. докл. Киев: Наукова думка. 1: 178.
- Аметов М. (1977): Влияние урбанизации на экологию и поведение птиц в низовьях Амударьи. - VII Всес. орнит. конф.: тез. докл. Киев: Наукова думка. 2: 94-95.
- Бабенко В.Г., Константинов В.М., Марголин В.А. (1979): Особенности гнездостроительной деятельности сорок. - Экология гнездов. птиц и методы ее изуч.: Тез. докл. Всес. конф. мол. ученых (Самарканд, 23–25 мая 1979 года). Самарканд. 22-24.
- Бакаев С.Б. (1980): Экология гнездования массовых видов птиц Юго-Западного Узбекистана. Ташкент: Фан. 1-136.
- Бакаев С.Б. (1984): Экология размножения вороновых птиц в Узбекистане. Ташкент: Фан. 1-112.
- Бакаев С.Б. (1989): Гнездовая жизнь сороки в антропогенных ландшафтах аридной зоны Узбекистана. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 2: 145-147.
- Березовиков Н.Н., Хроков В.В., Карпов Ф.Ф., Коваленко А.В. (1991): Аномальное гнездование сороки в Уральской области. - Мат-лы 10-й Всес. орнит. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 58-59.
- Блинов В.Н. (1981): Материалы по экологии гнездового периода сороки, серой вороны и галки в пойме верх. Оби. - Экология и биоэкологические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 109-127.
- Бокотей А.А., Потапенко В.А. (1990): О гнездовании сорок в металлических гнездах в черте г. Львова. - Орнитология. М.: МГУ. 24: 123.
- Болотников А.М., Дьяков Ю.В., Тарасов В.А. (1989): Использование оологических данных для оценки колонии грача как популяции. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 1: 18-19.
- Бундзяк П.В. (1993): Гніздування сороки на електролінії. - Беркут. 2: 33.
- Вакаренко В.И., Михалевич О.А. Гетерогенность кладок сороки в степных районах Украины. - Изуч. птиц СССР, их охрана и рац. использование: тез. докладов I-го Съезда ВОО и IX Всес. орнит. конф. Л. 1: 110-111.
- Венгеров П.Д., Свиридов М.В. (1989): Биология размножения сороки в урбанизированных экосистемах. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 2: 110-112.
- Воронин А.А., Марголин В.А. (1974): К гнездовой биологии сороки в Калужской области. - Мат-лы VI Всес. орнит. конф. М. 2: 41-42.
- Давыгора А.В. (1984): Необычное место гнездования сороки. - Орнитология. М.: МГУ. 19: 177.
- Дьяконов Ю.В. (1981): Особенности инкубации яиц возобновленных кладок грача. - Экология и охрана птиц: тез. докл. VIII Всес. орн. конф. Кишинев: Штиинца. 78-79.
- Дугинцов В.А. (1989): К гнездовой биологии сороки на Зейско-Буреинской равнине. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 3: 22-23.
- Дугинцов В.А., Панькин Н.С. (1991): Гнездование врановых на металлических опорах линий электропередач. - Мат-лы 10-й Всес. орнит. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 203.
- Иванчев В.П. (1989): Размножение сороки в агроландшафтах Воронежской области. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 3: 16-18.
- Иванютенко А.Н. (1989): Состояние популяций синантропных врановых птиц Белоруссии. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 2: 15-17.
- Касаткин В.И. (1981): О гнездовании сороки в песках Астраханского Заволжья. - Орнитология. М.: МГУ. 16: 168.



- Климов С.М. (1979): Вопросы гнездовой жизни сороки в условиях Липецкой области. - Экология гнездования птиц и методы ее изучения: тез. докл. всес. конф. молодых ученых. Самарканд. 101-102.
- Кныш Н.П., Сербобаба С.А., Любимый Н.П. (1984): Аномально малые и безжелтковые яйца птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 19: 201.
- Ковшарь В.А. (1986): Особенности экологии сороки в ботаническом саду города Алма-Ата. - Изуч. птиц СССР, их охрана и рац. использование: тез. докл. I-го Съезда ВОО и IX Всес. орнит. конф. Л. 1: 300-301.
- Коноваленко (Брезгунова) О.А., Чаплыгина А.Б. (2003а): Сравнительная характеристика оологических параметров сороки (*Pica pica*) в естественном и антропогенном ландшафтах. - Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Мат-лы II Междунар. научной конф. Днепрпетровск: ДНУ. 205-206.
- Коноваленко (Брезгунова) О.А., Чаплыгина А.Б. (2003б): К характеристике оологических параметров сороки (*Pica pica*) в Харьковской области. - Актуальные проблемы оологии: Мат-лы III Междунар. конфер. стран СНГ (24-26 октября 2003 г., г. Липецк). Липецк: ЛГПУ. 48-50.
- Костюченко А. (1929): Пристосованість сороки. - Укр. мисливець та рибалка. 6: 23-24.
- Кошелев А.И., Пересадько Л.В., Калякин М.В. (1989): Особенности гнездования сороки в тростниковых зарослях на юге Украины. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 3: 3-5.
- Кощоруба В.В. (1991): Врановые птицы Кривого Рога. - Мат-лы 10-й всес. орн. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 317-318.
- Кричевич Н.Г. (1979): Гнездование сорок в поймах рек Сумской области. - Экология гнездования птиц и методы её изучения: тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых (Самарканд, 23-25 мая 1979). Самарканд. 117.
- Куранов Б.Д. (1979): Приуроченность сороки к культурному ландшафту в разных частях ареала. - VII Всес. зоогеогр. конф.: тез. докл. М.: Наука. 209.
- Левин А.С., Губин Б.М. (1977): Материалы по биологии размножения сороки в низовьях Урала. - VII всес. орн. конф.: Тез. докл. Киев: Наукова думка. 1: 272-274.
- Лыков Е.Л. (2002): Гнездовая биология сороки в условиях Калининграда. - Беркут. 11 (2): 181-187.
- Мальчевский А.С. (1959): Гнездовая жизнь певчих птиц. Л. 1-282.
- Миллер И.Д., Ткаченко А.А., Яговцева Л.И., Циганова Е.Н. (1989): Об адаптации врановых к урбанизированным ландшафтам Тульской области. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 2: 52-153.
- Мянд Р. (1988): Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин: Валгус. 1-194.
- Нанкинов Д.Н. (1970): Случаи каннибализма у врановых птиц. - Сб. статей по птицеводству и орнитологии. Пермь. 99: 105-106.
- Паевский В.А. (1984): Анализ географического вариаций величины кладки у 17 видов птиц в пределах Евразии. - VII Всес. зоогеограф. конф. (Ленинград: 6-8 февраля 1985 г.): тез. докл. М. 344-345.
- Пасічник А.О. (1995): Гніздове розміщення сороки у Львові. - Беркут. 4 (1-2): 47-49.
- Потапов Р. (1976): Тигровая Балка. Неизвестный Памир. Изд. 2-е, испр. и доп. М.: Мысль. 1-317.
- Родимцев А.С. (1990): Биология размножения массовых синантропных видов птиц (*Sturnus vulgaris* L., *Pica pica* L., *Corvus cornix* L.) на юге Западной Сибири. - Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 1-18.
- Родимцев А.С., Ваничева Л.К., Якушев Ю.А., Родимцев П.Г. (1989): Взаимоотношения серых ворон и сорок в период размножения. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всес. совещ. Липецк. 3: 47-48.
- Самарин Е.Г. (1989): Гнездование сороки в г. Харьковске. - Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всесоюз. совещ. Липецк. 2: 139.
- Скільський І.В., Годованець Б.І. (1991): Сравнительная оологическая характеристика двух удаленных популяций сороки. - Мат-лы 10-й всес. орнит. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (2): 212.
- Скільський І.В., Годованець Б.І., Школьнік І.С., Бундзяк П.В., Бучко В.В., Кучінік Л.В. (1996): Деякі аспекти гніздової біології сороки у м. Чернівцях та на прилеглих територіях. - Урбанізоване навколишнє середовище: охорона природи та здоров'я людини. Київ. 135-138.
- Сметана Н.М. (1977): Некоторые вопросы гнездовой биологии галки и сороки в Наурузмском заповеднике. - VII Всес. орн. конф.: тез. докл. (Черкассы, 27-30 сент. 1977 г.). Киев: Наукова думка. 1: 323-324.
- Сметана Н.М. (1978): Экология сороки в Наурузмском заповеднике (Северный Казахстан) в период инкубации яиц и выкармливания птенцов. - Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. Алма-Ата. 38: 20-28.
- Смиренский С.М., Бабенко В.Г. (1984): Материалы по экологии врановых среднего Приамурья. - Орнитология. М.: МГУ. 19: 95-99.
- Сотников В.Н. (2006): Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 2. Воробьинообразные. Ч. 1. Киров: ООО «Триада плюс». - 1-448.
- Турчин В.Г. (2000): Аннотированный список видов весенне-летней орнитофауны Каменной степи. - Беркут. 9 (1-2): 1-8.
- Хохлова Н.А., Кривцов С.К. (1984): Изменчивость биологии сороки при гнездовании в населенных пунктах. - Наземные и водные экосистемы. 7: 22-29.
- Шергалин Е.Э. (1992): Синантропизация птиц в Северной Эстонии. - Соврем. орнитология. М.: Наука. 208-212.



- Шутенко Е.В. (1979): О размножении серых ворон на одной территории в разные годы. - Экология гнездования птиц и методы ее изучения: Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых (Самарканд, 23–25 мая 1979). Самарканд. 240-242.
- Яминский Б.В., Козулин А.В. (1979): К изучению экологии сороки в условиях культурного ландшафта Белоруссии. - Экология гнездования птиц и методы ее изучения: Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых (Самарканд, 23–25 мая 1979). Самарканд. 245-246.
- Aviles J.M. (2004): Egg rejection by Iberian Azure-winged Magpies *Cyanopica cyanus* in the absence of brood parasitism. - *J. Avian Biology*. 35: 295-299.
- Baeyens G. (1981): Functional aspects of serial monogamy: The magpie pair-bond in relation to its territorial system. - *Ardea*. 69: 145-166.
- Birkhead T.R. (1991): The Magpies. The ecology and behavior of Black-billed and Yellow-billed Magpies. New York: Academic Press. 1-270.
- Bolen G.M., Rothstein S. I., Trost C.H. (2000): Egg recognition in Yellow-billed and Black-billed magpies in the absence of interspecific parasitism: implications for parasite-host coevolution. - *Condor*. 102 (2): 432-438.
- Brown R.H. (1924): Field-notes on the magpie, as observed in Cumberland. - *Brit. Birds*. 18: 122-128.
- Erpino M.J. (1969): Seasonal cycle of reproductive physiology in the Black-billed Magpie. - *Condor*. 71: 267-279.
- Husby M. (1986): On the adaptive value of brood reduction in birds: experiments with the magpie (*Pica pica*). - *J. Avian Ecology*. 55: 75-83.
- Love J.A., Summers R.W. (1973): Breeding biology of Magpies in Aberdeenshire. - *Scot. Birds*. 7 (8): 39-403.
- Mugaas J.N., King J.R. (1981): Annual variation of daily energy expenditure of the Black-billed Magpie: A study of thermal and behavioral energetics. - *Studies in Avian Biology*. 5: 1-78.
- Neve D.L., Soler J.J., Soler M., Pérez-Contreras T. (2004): Differential maternal investment counteracts for late breeding in magpies *Pica pica*: an experimental study. - *J. Avian Biology*. 35: 237-245.
- Reese K.P., Kadlec J.A. (1985): Influence of high density and parental age on the habitat selection and reproduction of Black-billed Magpies. - *Condor*. 87: 96-105.
- Reynolds P.S. (1996): Brood reduction and siblicide in Black-billed Magpies (*Pica pica*). - *Auk*. 113 (1): 189-199.
- Soler J.J., Sorci G., Soler M., Moller A.P. (1999a): Change in host rejection behavior mediated by the predatory behavior of its brood parasite. - *Behav. Ecology*. 10 (3): 275-280.
- Soler J.J., Soler M., Perez-Contreras T., Aragon S., Møller A.P. (1999b): Antagonistic antiparasite defenses: nest defense and egg rejection in the magpie host of the Great spotted cuckoo. - *Behav. Ecology*. 10 (6): 707-713.
- Soler J.J., Martinez J.G., Soler M., Møller A.P. (2001): Life history of magpie populations sympatric or allopatric with the brood parasitic Great Spotted Cuckoo. - *Ecology*. 82 (6): 1621-1631.
- Stiefel A. (1979): Ruhe und Schlaf bei Vögeln. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 1-216.
- Underwood T.J., Spencer G.S., McLaren C.M. (2004): Experiments on egg discrimination in two North American corvids: further evidence for retention of egg ejection. - *Can. J. Zool.* 82 (9): 1399-1407.

О.А. Брезгунова,
 НИИ биологии, Харьковский
 национальный университет
 им. В.Н. Каразина,
 пл. Свободы, 4,
 г. Харьков, 61077,
 Украина (Ukraine).

Орнітологічні спостереження	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	78
-----------------------------	--------	----	----------	------	----

Лелека білий (*Ciconia ciconia*). Луганська обл., Сватівський р-н. 29.01.2008 4 ос. біля м. Сватове.

Д.В. Чичиль

Лелека чорний (*Ciconia nigra*). Сумська обл., Великописарівський р-н. 9.08.2008 р. 4 ос. біля с. Ямне.

О.Ю. Скляр

Соловейко західний (*Luscinia megarhynchos*). Миколаївська обл., Арбузинський р-н. 7.05.1991 р. 1 ad спійманий у лісовому масиві біля с. Агрономія.

В.А. Костюшин

Етологія	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	79 - 157
----------	--------	----	----------	------	----------

ЭВОЛЮЦИЯ СИСТЕМ СИГНАЛИЗАЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ: ФАКТОРЫ, ФОРМЫ И ТЕНДЕНЦИИ

В.С. Фридман

The evolution of vertebrates signalization systems: factors, forms and basic tendencies. - V.S. Friedmann. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - We investigated features of vertebrates signalization systems evolution. There are two groups of such features for different levels of communicative system progress – motivational signals and referential signals. Demonstrations for motivational signals (releasers) play a role of motivation level and following animal behavior indicators. Demonstrations for referential signals have an external referent and reflect alternative categories of problem situations, which are generated in interaction. These categories are «names» of different situations and programs to solve them. Motivational signals force something to react as it necessary for next process stage. Referential signals let something to choose its reaction freely. They are arbitrary signs in its structure and function. Ritualisation is an evolutionary process, which turn the individual expressions, provoke with arousal in situation «conflict the interests», in species-specific signals; their meaning promote the solution all this situations or support more effective actions in solution this conflict in own interests. Contrary opinion classical ethologists it is showed that ritualization process consists in two distinct stages. The first stage is the ritualization in true sense – the transformation individuals expressions, intention movements, and other «demonstration precursor» in complete system of species-specific ritualized demonstrations used in threat, combat, courtship, danger warning and other contexts. The demonstrations are organized in rows and placed along the specific motivational gradients so the different demonstrations this row convey the different level of aggression, alarm, fear, risk, sexuality and other motivational conditions which connect with interactional situations. So appear some systems of motivational signals. The demonstration at this stage in their communicative function are similar with pantomime, not signs – there are signals of motivation lever and intentions the animals, their forms is not steady and vary connectly with dynamic of motivation conditions a.o. The second stage of ritualization process we can name «signification» because during this on the base of former demonstration row develop the sign system, every demonstration develop into sign, support the information change in interaction this context, old motivational signals develop in referential signals with keeping homologues in signal forms but increasing the stereotypy and differentiation between signals. During the second stage of ritualization faintly differentiated forms of former motivational signals in ancestor species this clade evolved into discrete forms of referential signals in derived species, which are well-differentiate and contrasts with one to another as the logical oppositions. As this process will complete, all demonstrations next stage get true signs, are independent from motivation underground and mark different essential situations, which can appear in interaction the animal with their outer world. On this stage different elements in row of referential signals «name» the different essential elements of animals' outside in this specific communication process such as counteracting demonstrations of other animal in the threat, combat, territory defence, courtship etc., or different classes of raptors, or different kinds of food. The referential signals as signs of essential communicative situations in animal's outward are comparable with sign systems in men communication for example the gestures in sign languages. They inform all interaction's participants about some possibilities in solution the conflict of interests and/or motivation conflict through change the behavior model which will be effective against this opponent but not manipulate its behaviour. In contrary the motivational signals are specific stimulus which manipulate the opponent's and reduce to react so as in needed on the next stage of behavioral process. Further we investigate the question: what is the role of demonstrations in social interaction of birds before developing their signal functions, on the first stage of ritualization process? We prove that this period the courtship or agonistic demonstrations were used as a specific barrier prevented immediate rapprochement the participants. Due to ritualized demonstration change they remain from directed aggressive or sexual actions one to each other. The demonstration freeze the rapprochement on the period required from doing the signal and releaser effects of demonstration forms and participants «remove» the motivation conflict create during partner's act on next stage of process. Without solution the motivational conflict in the «dance» of ritualized demonstration change both participants will be scared and copulation or other interaction result will fail. For example, in successfully agonistic interaction threat demonstration must inhibit the direct attacking and escaping from participants so that the will be similar the increasing rate of restrain effect by further winner demonstrations and the decreasing rate of resistance possibility by further loser. The role of demonstrations as barrier lightening the motivational conflict in all participant in animal communication is similar of role the ritualized dances in sum men cultures, as was described by Konrad Lorenz still 1950's. [Russian].

Key words: ethology, animal communication, signal, ritualization, demonstration, display.

Address: 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.



С точки зрения натуралиста, социальная коммуникация у животных – это, прежде всего, обмен воздействиями. Взаимосвязь стимула и реакции выступает здесь настолько явно и четко, что в каждом отдельном взаимодействии наличие информационного обмена между особями, а тем более специализированной знаковой системы, обслуживающей этот обмен, кажется избыточным допущением, «лишней сущностью». Однако более тщательный анализ показывает, что это совершенно необходимо. Обоснованию данного тезиса и посвящена статья.

В каждом отдельном случае наблюдения актов демонстрации и ответов партнера непонятно, что нового информация, передаваемая знаком, может добавить к эффекту ключевых раздражителей, обеспечивающих достижение биологически осмысленного результата взаимодействия.

Так, Е.Н. Панов (2006) описывает систему коммуникации желтобрюхого сурка (*Marmota flaviventris*). Показав, что она включает в себя 8 разных звуков, притом, что акустическая коммуникация составляет наиболее существенную часть социальных взаимодействий у вида, Е.Н. Панов замечает: «Если внимательно присмотреться к приведенной выше табличке и к описанию прочих способов сигнализации у сурков – с помощью запаха и демонстративных поз, то легко заметить, что суркам и не так уже много нужно “сказать” друг другу. Каждое животное должно позаботиться о своем “самоутверждении” в колонии, чтобы занять в ней лучшее место, например одну или несколько нор в самом центре поселения, где условия жизни и возможность успешного размножения оптимальны. Весной, в пору начала размножения, каждая особь должна найти себе брачного партнера, известить о своем присутствии и о готовности к спариванию, обезопасить себя от вмешательства других животных в эти интимные стороны жизни. Самки должны вырастить потомство и по возможности уберечь своих отпрысков от

многочисленных врагов – койотов и хищных птиц. Кроме того, безопасность колонии – дело всех ее членов. Именно поэтому у сурков звуковые сигналы предупреждения об опасности столь многочисленны. Будучи животными общественными, сурки вынуждены постоянно вступать в контакт друг с другом. Если бы столкновения интересов всех обитателей колонии вели к постоянным дракам, это неизбежно должно было бы отразиться на состоянии здоровья всех ее членов и сообществу грозило бы постепенное вымирание. Поэтому открытому проявлению агрессивности противопоставляются ритуализованные формы угрозы, также служащие составной частью их “языка”».

Это противопоставление ритуализованных форм угрозы (ухаживания, поиска партнера) прямым действиям агрессии (спаривания, поиска партнера и т.п.) обычно описывается в системе оппозиций «тонкие и специфические» воздействия демонстраций vs «грубые и неспецифические» эффекты прямого действия в отношении партнера. Или как противопоставление демонстраций и демонстрируемых ими морфоструктур (выростов, удлинненных хвостов, цветowych пятен и т.п. эксцессивных структур) то есть «турнирного оружия», используемого ритуальным образом в борьбе за существование, прямым действиям животного в отношении противника – «оружию настоящему». Мы доказываем недостаточность данного подхода для объяснения происхождения специализированных сигналов, их прогрессивной эволюции в ряду позвоночных и даже «просто» функционирования сигналов в коммуникативном процессе. Альтернативность ритуализованных и неритуализованных проявлений одной и той же активности (ухаживания, угрозы, предупреждения об опасности, поиска партнера и пр.), необходимо рассматривать как противопоставление информирования и манипуляции, сигнала и стимула.

Тем более что альтернативность тех



и других постоянно «подчеркивается» в коммуникативном процессе, в виде «подчеркивания границ» при переходе от одних демонстраций к другим и в выделении демонстраций на фоне континуума недемонстративных поведенческих элементов (обзор эмпирических данных на эту тему см. Фридман, 2007, 2008). При таком противопоставлении с одной стороны будут демонстрации, образующие видоспецифический репертуар, с другой – прямые действия, связанные с соответствующим побуждением, и экспрессивные реакции, связанные с общим возбуждением животного. Первые характеризуются специфическим инвариантом формы, однотипно воспроизводящимся в разных актах демонстрирования разных особей, в разных видовых группировках и т.п., вторые носят характер пантомимы, зависящей от индивидуальности особи и уникальных обстоятельств взаимодействия.

Статья обосновывает эволюционную необходимость разделения поведенческого репертуара видов на первые и вторые, и придания первым сигнальной функции, тогда как вторые, кроме непосредственного достижения цели, могут осуществлять лишь неспецифическую стимуляцию партнера. С этим разделением связано возникновение систем специфических сигналов позвоночных. Кроме того, обсуждаются факторы и закономерности эволюции сигнальных систем, зафиксированные в ряде работ (Guilford, Dowkins, 1991; Tanaka, 1996; Maynard Smith, Harper, 2003; Searcy, Nowicki, 2005; Wright, 2006).

Доказывается, что:

1) они следуют из той же необходимости, что обусловила появление специфических сигналов-посредников во взаимодействиях индивидов, между действием одного и контрдействием другого партнера и

2) сигналы-посредники производят информационный обмен, позволяющий обоим скорректировать эти действия в соответствии с вероятным будущим развитием процесса в целом и поведения каждого из

участников, то есть производить «опережающее отражение» происходящего.

Вообще этологи сильно дискутируют о степени специфичности стимулов, обмен которыми обеспечивает адекватное разрешение взаимодействия. Часть исследователей считает демонстрации знаковыми стимулами, жестко связанными с определенной ситуацией извне демонстратора и мотивацией внутри него. Другие придерживаются мнения о неспецифичности как действия демонстраций, так и их мотивационной подосновы. Демонстрации выступают сигналами уровня общего возбуждения животного, их эффект неспецифически возбуждает последнее и «толкает» продолжать взаимодействие дальше, сильнее демонстрировать и т.п. Таблица показывает разнообразие существующих концепций коммуникации. Каждая из них определяется специфическими представлениями о том, как действует сигнал, «что передается» (каково информационное содержание сообщений) и «как кодируется» значение сигнала в тех или иных характеристиках формы последнего (внешнего образа материальных носителей сигнала – демонстраций, в процессе предъявления которых «очерчивается» сигнал, как огонек сигареты в темноте «чертит» фигуры).

В анализе функции и эволюции сигнальных систем нам существенно противопоставление информации и воздействия, как разных режимов употребления демонстрации, вместо обычного противопоставления специфических и неспецифических стимулов (это всего лишь различные оттенки воздействия). Тем более что этологи всегда стремились узнать, «что значит» данный конкретный сигнал, а не только, каким образом он побуждает партнера к определенной реакции, ведь адекватный ответ на сигнал дают также третьи особи, «зрители», не вовлеченные во взаимодействие. Они не испытывают ни эффекта непосредственной стимуляции, ни «давления» мотивационных изменений, связанных с собственным демонстрированием, и тем не менее кор-



Разнообразие существующих концепций коммуникации
The diversity of modern communication concepts

	0	1	2	3
I	<i>А, Б</i>	<i>Б, В</i> деритуализация <i>deritualization</i>		
II			<i>В, Г1</i> сигналы-стимулы <i>motivational signals</i>	
III				<i>Г2</i> сигналы-символы <i>referential signals</i>

Обозначения. *Строки* – степень выделенности специфических элементов (демонстраций) из общей канвы поведения, предполагаемая данной концепцией.

I. Развертывающееся поведение представляет собой идеальный континуум. Обособленные элементы – «демонстрации», могут быть выделены из него предельно условно, как набор «характерных кадров», иллюстрирующих разные этапы развертывания процесса.

II. Специфические элементы (демонстрации) выделяются на фоне недемонстративного поведения по «устойчивому впечатлению» наблюдателя (в позиции которого находятся все социальные партнеры животного), благодаря существенно большей стереотипности и шаблонности телодвижений, составляющих демонстрацию, по сравнению с движениями несигнальных элементов «фона». Разница в стереотипности исполнения демонстраций и не-демонстраций чисто количественная, поэтому в принципе мыслимы плавные переходы между ними, затрудняющие выделение, но предполагается, что демонстративное поведение конструируется так, чтобы промежуточные и переходные варианты встречались редко по сравнению с «типичными».

III. Демонстрации территориального или брачного ряда – дискретные структуры, строго дифференцированные друг от друга и от «фона» в виде несигнальных и недемонстративных элементов поведения. Значащие единицы поведения – демонстрации обладают «двойным членением», то есть образуются из незначащих единиц – элементарных движений. Набор последних у каждого вида задан некоей системой оппозиций, общей для всех демонстраций ряда, в соответствии с которыми моделируются элементарные экспрессии движений крыла, клюва, корпуса, шеи и других частей тела. Разные демонстрации образуются как устойчивая комбинация элементарных движений, исполняющихся строго скоррелированно во времени (хотя до объединения в демонстрацию они были моторно независимыми, и происходили из разных сфер повседневной активности каждое). Поэтому формы разных демонстраций ряда противопоставлены друг другу как альтернативные образы (с обязательным «подчеркиванием альтернативности» при всяком увеличении шума в канале связи), а не связаны плавными переходами как в II.

Столбцы – представления этологов о значениях сигналов («что передается?»).

0. Сигналы – признаки общего уровня возбуждения животного, т.е. неспецифические средства коммуникации.

1. Сигналы – признаки мощности поведения индивида: физической силы, уровня агрессивности, способности удерживать ресурсы и др. собственных характеристик особи, влияющих на конкурентную мощность.

2. Сигналы состояния или намерений животного: выражают уровень специфической мотивации в связи с ситуацией и через ритуализированную форму выражения последней специфическим образом воздействуют на партнера, побуждая к выдаче реакции, соответствующей стимулу (сигнал как индивидуальная пантомима).

3. Сигналы возможностей разрешения «конфликта интересов», связанного с данной ситуацией, через выбор действий, эффективных в отношении именно данного партнера и зависящих от его предшествующей демонстрации (-ий), сигнал как общий знак.

Существующие концепции коммуникации (их классификацию см. Фридман, в печати).

А. Вероятностно-статистическая концепция Е.Н. Панова (1978, 1989): специфические результаты коммуникации достигаются неспецифическими средствами.



Б. Социобиологические концепции коммуникации, включая концепцию «войны нервов» (*war of nerves*). Сигналы здесь – средства манипуляции, но никак не информирования партнера. Степень специфичности сигнальных средств и степень выделенности демонстраций из остального поведения гибко меняется в зависимости от уровня возбуждения животного, степени внешнего беспокойства, конкретных обстоятельств взаимодействия и других факторов, влияющих на соотношение платы/выигрыша для индивида, но не связана с собственно сигналом (Maynard Smith, Price, 1973; Maynard Smith, Parker, 1976; Caryl, 1979; Enquist, 1985; Enquist, Leimar, 1987; Enquist et al., 1998).

В. Релизерная концепция коммуникации классических этологов, использует диалоговую модель «ключа и замка» (Lorenz, 1975, 1989; Tinbergen 1975).

Г. Знаковая концепция коммуникации (Evans, 1997, 2002; Evans, Evans, 2007; Фридман, 2008, в печати). Коммуникативные сигналы позвоночных эволюционируют в направлении от стимула к знаку, с соответствующим увеличением выделенности от I к II, а затем от II к III, каждый сигнал обладает двойным действием на партнера: информирует его о возможностях разрешения проблемной ситуации (или о состоянии и намерениях особи в связи с ситуацией), и одновременно манипулирует его поведением, «понуждая» к выдаче определенной реакции как знаковый (или специфический) стимул.

По мере увеличения выделенности и дискретности формы сигнала от стадии I до стадии II они представляют собой сигналы состояния и намерений животного в связи с ситуацией, в которую оно втянуто поведением партнера или взаимодействием с внешним объектом и которую вынуждено разрешить выбором следующей демонстрации (*motivational signals*, Evans, 1997; Blumstein, 2002, **Г1**). При дальнейшем продолжении процесса дифференциации сигнальных средств друг от друга и от «фона» развитие форм демонстраций до стадии III делает их сигналом дифференцированных ситуаций взаимодействия и сигналом возможностей разрешения проблемы («конфликта интересов»), связанных именно с данной ситуацией (*referential signals*, **Г2**).

Прочие объяснения см. текст.

Designations. Rows – a degree of distinguishing the specified behavior patterns (ritualized demonstration) by developed behavioural process, which postulate in different concepts (increase from I to III). Columns – ideas about signal meaning in different concepts (signal specify increase from 0 to 3). Other designations see text.

ректируют собственные модели поведения по сигналам участников взаимодействия, разворачивающегося на их глазах, столь же эффективно, как непосредственные участники процесса, а иногда и более того.

Так, территориальные самцы краснокрылого трупяла (*Agelaius phoeniceus*) постоянно отслеживают ход и результат территориальных конфликтов, в которые вступают соседи. Конфигурации пограничных линий изменяются достаточно редко, длинные периоды стабильности чередуются с каскадом быстрых перераспределений территорий. Последние охватывают все сообщество как цепная реакция именно потому, что птицы следят друг за другом, и вторгаются преимущественно на участок соседей, только что проигравших конфликт, но усиленно обороняют границы от соседей, только что победивших противника. Затем по итогам наблюдения за соседями

структура визуальных и акустических демонстраций птиц-наблюдателей, корректируется так, чтобы они имели максимальный успех и при обороне границ, и в своих попытках территориальных захватов корректируется по результатам (Beletski, Oriance, 1987).

В периоды стабильности частота побед в серии конфликтов у всех резидентных особей статистически устойчива и четко коррелирует с другими показателями ранга, например, со степенью развития красных эпюлет самца или средним числом самок в гареме на его территории (Eckert, Weatherhead, 1987a, 1987b, 1987c). Следовательно, победы одних или поражения других птиц существенны как «вторичные сигналы» для «зрителей» на соседних участках.

Непрерывное слежение компетентных участников коммуникации за всеми *процессами и результатами* общения соседей,



точность «прогнозирования» территориальных реакций последних и точность корректировки собственных демонстраций для максимально мощного противостояния «вероятной угрозе вторжения» лучше отражает *специфическую территориальную мотивацию* животного, чем характер индивидуального участия в конфликтах и экспрессия соответствующего поведения. Резко повышенное внимание к «чужим» взаимодействиям и строгая направленность внимания на сигнальные элементы заставляет считать это внимание *коммуникативным*, а поведение, реализованное после «подглядывания» – следствием специфического эффекта сигналов.

Действительно, опыты с подстановкой чучел самцов на участки краснокрылых трупиалов показали, что соседи много чаще (и успешней) вторгаются на участки особей, проявивших недостаточную агрессивность при атаке чучела или совсем не реагирующих на данный сигнал. Если сосед-наблюдатель лишь недавно занял территорию рядом с особью, подвергнутой эксперименту, то вторжения на ее участок следовали сразу же после тестирования, если «наблюдатель» занял соседнюю территорию уже давно, изменение границ происходило только на следующий день (Freeman, 1987).

Далее, самки воловьих птиц (*Molothrus ater*) оценивают доминантный статус самца, наблюдая его взаимодействия с другими самцами (Yokel, Rothstein, 1991). Территориальные самцы певчих птиц оценивают «качество» друг друга, наблюдая устойчивость выдачи сигнальных последовательностей и успешность использования сигналов в ситуациях территориальной агрессии и привлечения самки. Активность животного в его индивидуальном пространстве постоянно воспроизводит обе ситуации, что обеспечивает стагистическую устойчивость «оценок качества», точность сравнительных оценок «качества» индивида его соседями, с соответствующей перестройкой стратегии

поведения всех особей, связанных «подглядыванием» друг за другом (Freeman, 1987; Rothstein, Fleischer, 1987; McGregor et al., 2000). Под «качеством» понимается эффективность охраны территории «в обе стороны» – успех защиты индивидуального пространства при вторжении захватчиков, успешность территориальных захватов владельца в случае расширения охраняемого пространства (*resource holding potential*, Eckert, Weatherhead, 1987a, 1987b), плюс привлекательность территории для самок. Необходимость «оценок качества» соседей, выполненных на основе «подглядывания» за их демонстрациями в конфликтах, для выбора собственной тактики поведения, показана для большинства территориальных позвоночных (McGregor, Peak, 2000).

Другие исследования воловьих птиц показали, что именно «оценки» самок определяют становление индивидуального напева у данного самца. Влияние самца-учителя на развитие песни певчих птиц хорошо известно и активно изучается, но влияние коммуникативных взаимодействий с самкой у данных видов оказывается не меньшим, если не большим. Взаимодействия молодых самцов с самцом-учителем (в целом сводимые к территориальности и агрессивному доминированию взрослых и/или лучше поющих особей над молодыми или поющими хуже) обеспечивают кристаллизацию в песне последних видоспецифических «образцов». Реакция самок, наоборот, разнообразит и модифицирует «образцы», создавая индивидуальный напев или набор напевов, присущий именно данной особи, но с сохранением видоспецифических паттернов структуры, позволяющих распознать песню как принадлежащую данному виду.

Например, у восточной воловьей птицы (*M. a. ater*) демонстрации самки формируют репертуар самца, обеспечивая включение в него вариантов песни, привлекательных для данной конкретной самки, и увеличивая вероятность исключения остальных. В опытах использовали молодых самцов,



отловленных в возрасте около 50 дней, и взрослых самок ($n = 8$ пар). Песенное поведение самцов стимулируется почти любым сильным звуком или объектом (скажем, самкой канарейки). 94% песен не вызвали ответной реакции самок, но иногда те начинали демонстрационные взмахи крыльев. В ответ самцы часто прерывали пение и наблюдали за действиями самки, гораздо реже видимой реакции не было. Через год от 5 экспериментальных из этих 8 записали пять серий песен, каждая из которых включала 8 песен «перед взмахами крыльев», одной – одновременно со взмахами и 7 – после. При проигрывании песен самкам, готовым к яйцекладке, обнаружено, что максимальную реакцию подставления вызывают «одновременные» песни, минимальную – «последующие». До демонстраций самки самцы обычно не повторяли песню несколько раз подряд, после – повторяли от 2 до 6 раз (West, King, 1988).

Изучение локальных диалектов песни буроголовой воловьей птицы показало, что сигнализация, соответствующая диалекту, прямо пропорциональна привлекательности самца для самок и успешности спаривания. На востоке Сьерра-Невады выделено 3 диалекта свистов, издаваемых самцом в полете: в центре каждой диалектной зоны частота самцов со смешанной песней 0–6%, в зонах контактов двух диалектов – 38% и 54%. Диалекты отличаются по структурным, а не фонетическим характеристикам. Не обнаружено межгодовой изменчивости диалектов, диалектный состав популяций *M. a. ater* стабилен на обширных территориях (Rothstein, Fleischer, 1987).

Формирование песенных диалектов восточной воловьей птицы под управлением самочьих демонстраций получило прямое подтверждение в эксперименте. Всего в популяции фиксируется 12 типов песен, из которых только 6 с высокой вероятностью вызывают реакцию подставления самки (классический ключевой стимул, «понуждающий» к определенной реакции). В возрасте 30–50 дней восемь молодых

самцов помещали в паре с взрослой самкой той же популяции, и проигрывали им смесь 12 типов песен. Затем фиксировали их собственный песенный репертуар в возрасте 150 и 300 дней (King, West, 1989).

В возрасте 150 дней вокализация самцов еще не дифференцировалась на типы песен. В 300 дней 6 «привлекательных» диалектов составляли только 20% вокализации, 6 «непривлекательных» – 26%, 54% было представлено оригинальными типами песни (уже не стимул, а сигнал для межсамцовой коммуникации). Иные результаты дал аналогичный опыт с пятью самцами воловьей птицы, которым те же песни проигрывали в присутствии самки канарейки. Здесь вокализация самцов дифференцировалась уже в возрасте 150 дней при явном доминировании «привлекательных» типов песни (49%). «Непривлекательные» составили 22%, неклассифицируемые вокализации – 26%. В возрасте 300 дней «привлекательные» типы песни составили 81%, «непривлекательные» – 16%. Оригинальные типы песни отсутствуют вовсе (King, West, 1989).

Следовательно, без коммуникативного взаимодействия с консpezifичной самкой вокализация самца насыщается релизерами, вызывающими «автоматические» реакции партнерши, но в ней так и не формируются *сигналы*, демонстрация которых позволяет самке *той же популяции* произвести «*оптимальный выбор*» определенного самца по критериям, существенным для всех самок – таким, как принадлежность к местному диалекту, поведенческая стратегия, качество территории и пр.

В этом естественно видеть формообразующее влияние сигнальной информации, циркулирующей по коммуникативной сети группировки, на развитие оригинальной сигнализации у всех социально-компетентных членов группировки, самцов и самок. Оригинальной в том смысле, что сигнальная продукция особи в разных ситуациях отражает «качество поведения» особи в данной ситуации, а сигнальная продукция «в среднем», за период устойчивого



существования в данном сообществе отражает качество особи «вообще».

Для территориальных особей большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*) нами показано, что не только резиденты, но и вселенцы эффективно оценивают «качество» других индивидов как вероятных противников. Они постоянно отслеживают последовательность побед и поражений соседних особей в территориальных конфликтах друг с другом и с прибывающими вселенцами (Фридман, 1995, 1996). На основании того, какие именно территориальные демонстрации вызвали победы или поражения животного, с каким последствием, они затем точно выбирают оптимальную стратегию поведения в следующем конфликте с особью-объектом «подглядывания» еще *до получения непосредственного опыта* территориальных взаимодействий с ним (Фридман, 1995, 1998, 1999). Другой пример – луговые собачки (*Synotus gunnisoni*) оценивают степень опасности, наблюдая за скоростью бегства в укрытие или интенсивностью вокализации особей, находящихся ближе к потенциальной опасности или дальше от нее (Slobodchikoff et al., 1991).

Стимул вызывает адекватное поведение партнера уже своим непосредственным эффектом, что исключает возможности иного поведенческого выбора: животное может лишь «сопротивляться» действию стимула, но не выбрать наиболее приемлемый ответ. Информация, передаваемая сигналами, сохраняет свободу выбора особью всех альтернативных возможностей развития поведенческого процесса, дальше уже выбор действий на основании сигнальной информации направляет развитие процесса в сторону исхода, наиболее благоприятного для животного. Соответственно, при использовании сигналов, проигрывающие особи могут «отыграть» ситуацию в любом акте обмена демонстрациями, до момента завершения процесса включительно, перенаправив развитие процесса в сторону более благоприятного для них исхода, за счет большей эффективности ответа на сигнал

в следующий момент стычки. При использовании стимулов подобное невозможно – их действием состояние животного уже изменено (специфический эффект воздействия стимула заключается в оставлении специфического «следа» в виде изменений уровня мотивации или поведения индивида, достаточно устойчивых и необратимых), и сперва должно восстановиться прежнее состояние (Фридман, 2008, в печати).

Рабочая гипотеза

В исследовании функции и эволюции сигналов классические этологи и социобиологи равно концентрировались на эффектах воздействия их материальных носителей – демонстраций – на поведение партнера и/или на последующее поведение самой особи. То есть самой постановкой вопроса они самоограничились исследованием стимулов и закрыли возможность исследования собственно сигналов, информирующих реципиента без «принуждения» к определенной реакции (Evans, Marler, 1995; Evans, 2002). Это существенный минус, ведь такие сигналы встречаются не реже, чем стимулы, и подавляющее большинство специфических сигнальных средств демонстраций характеризуется наличием обоих эффектов, дифференцированное проявление которых зависит от временного режима коммуникации или других внутренних характеристик процесса.

Поэтому мы вместо эффектов сигналов сосредоточились на актах выбора поведения, сделанных на основании сигнальной информации или под «давлением» стимула, и на способности выбранных элементов поведения, чаще всего демонстраций, перенацеливать развитие процесса в сторону исхода, предпочтительного для животного. Эта способность характеризует качество совершенного выбора, а точность и адекватность действий, которыми совершается выбор, характеризует качество эффектов воздействия сигналов, на основании которых это произошло.



Выбор проявляется в смене текущей демонстрации на следующую (также удерживаемую с нужной стереотипностью до следующего акта смены), характер которой продолжает прежнее направление смен демонстраций или прерывает его. Информирование сигналами делает этот выбор свободным, позволяет обоим участникам процесса в широком диапазоне корректировать модели поведения, сложившиеся на прошлых этапах. Здесь следующим может быть выбран любой элемент поведения из списка «допустимых ответов на сигнал во взаимодействиях данного типа» – любая демонстрация территориального ряда в территориальном конфликте, демонстрация ухаживания при образовании пары и т.д., или соответствующие им прямые реакции нападения, бегства, побуждения к спариванию и пр. Далее, животное может корректировать программы поведения сильно позже самого акта восприятия сигнала, а акт корректировки не обязательно связан с моментом демонстрации сигнала другой особью (Wolfgram, Todt, 1982; Sinnoff, 1987; Freeman-Gallani, Rotstein, 1999; Schwagmeyer, Mock, 2003; Endler et al., 2005).

Воздействие стимулов, даже знаковых стимулов – релизеров, есть манипуляция поведением реципиента (а через механизм стимуляции подобного подобным – и поведением самого демонстратора, с той же силой, но в противоположную сторону): избираемая реакция должна точно соответствовать стимулу, выбор демонстраций жестко ограничен одним адекватным ответом, который следует произвести почти сразу после демонстрации оппонента. Иначе сигнал не подействует специфически, но лишь дестабилизирует уже реализующиеся модели поведения участников коммуникации (Гомелюк, 1979; Карасева, Готфрид, 1983; Baker et al., 1991; Hurd, 1997, 2004; Hurd, Enquist, 2001).

Теоретический анализ коммуникации с вышеописанных позиций ведет к следующим заключениям общего характера:

- о необходимости появления «сквозно-

го» информационного обмена в социальной системе, основанной на взаимодействиях вышеописанного характера (на коммуникативной сети, *communicative network*, к которой «подключаются» резидентные члены сообщества, McGregor et al., 2000; McGregor, Peak, 2000);

- о необходимости появления специализированных знаковых систем, обслуживающих этот информационный обмен «всех со всеми» и обеспечивающих дальное действие сигналов и событий в соответствующей системе отношений между индивидами;

- что необходимые специализированные знаковые системы выделяются из экспрессивных реакций (движений намерения, смещенных действий и т.п. преддемонстраций), выражающих эмоции участников в связи с ситуацией. Поскольку разные уровни общего возбуждения и разная интенсивность двигательной активности отражает предпочтительность разных стратегий поведения в разрешении соответствующей проблемной ситуации¹ (стратегии ранжированы по градиенту «максимальная уступательность претен-

¹ Проблемность ситуации связана с конфликтом, который характеризует всякое социальное взаимодействие. Во внешнем мире (умельте) особей-участников он проявляется в форме «конфликта интересов», связанных с конкуренцией индивидов за соответствующий социальный ресурс, во внутреннем мире – в конфликте мотиваций, вызванном тем, что приближение партнера и его демонстрации, адресованные животному, вызывают у того два (три, четыре) несовместимых побуждения одновременно. Скажем, приближение самки и ее ответ на ухаживательные демонстрации самца одновременно вызывает стремление приблизиться к самке для спаривания, бежать от нее и напасть на нее. Поэтому конфликт в равной мере присутствует и в агонистическом взаимодействии, и в процессе ухаживания: здесь конфликт интересов связан с выбором наиболее подходящего партнера именно для данной особи. Этот процесс конкурентного выбора получил наименование «война полов», поскольку в нем тоже есть выигравшие и проигравшие (Wiley, 2000, 2006).



зиям чужой особи – максимальная наступательность в собственных претензиях»), эти телодвижения также оказываются признаками вероятного использования разных стратегий. Эти признаки ожидаемой мощности конкурентного поведения индивида в процессе ритуализации превращаются в знаки возможностей разрешения данных «конфликтов интересов», «предусмотренных» той системой отношений (видовой социальной организацией), которая поддерживается активностью данных особей и всех их возможных социальных партнеров. Но это уже тема отдельной работы.

Популяция как система и задачи коммуникации

Биологический смысл всех перечисленных «нововведений», усложняющих структуру популяционной системы (ведь к обмену воздействиями добавляется еще информационный обмен), совершенствующих организацию взаимодействий индивидов в системе, ее внутреннюю саморегуляцию, состоит в следующем.

Во-первых, популяция как система строится на иерархии локальных группировок разной плотности и степени постоянства, связанных между собою в территориальную сеть, единство популяции поддерживается потоками нерезидентных особей. Последние направлены из тех группировок, которые нерезиденты покинули, или из которых были вытеснены, к поселениям, в которых они пытаются закрепиться. В таком случае появление специализированных знаковых систем, обслуживающих информационный обмен на расстояния, превышающие ближнее окружение особей, резко снижает «цену» отбора.

Особи, не выдерживающие интенсивной конкуренции в плотных группировках, не элиминируются, но в ответ на сигнал о высокой интенсивности социальной конкуренции заблаговременно уклоняются от взаимодействий на этой «арене» и перемещаются в менее плотные или менее

постоянные группировки. Там интенсивность социальной конкуренции ниже, и для приобретения территории, партнера или размножения требуется меньшая конкурентная мощность, так что данные особи будут иметь в них существенно лучшие перспективы.

Главное, что при «оттеснении» менее конкурентных особей в поселения меньшей плотности их модель территориальной или брачной коммуникации с высокой вероятностью оказывается именно в той среде, в которой будет наиболее эффективна. То же можно сказать и о «высоко конкурентных» особях, успешно занимающих территории/конкурирующих за партнера в плотных группировках – теми же силами территориальной и /или брачной коммуникации они закономерно оказываются в той социальной среде, к которой стратегия поведения у них приспособлена изначально и успешно «укореняются» там (см. Lewis, 1982; Beletski, Oriance, 1987; Jakobsson, 1987; Rådesater et al., 1987; Picman, 1987; Щипанов, 2000; Dingemanse et al., 2002, 2003; McDonald, 2003; Щипанов, Купцов, 2004; Postma, van Noordwijk, 2005; Garant et al., 2005).

Следующий факт служит красивым доказательством связности всех территориальных элементов популяционной системы вида и «проточности» группировок, между которыми перемешаются особи, исходя из успешности коммуникации при попытках закрепления. Видовая песня певчих птиц существует в разнообразии вариантов, географических (диалекты) и индивидуальных (типы песни): поскольку песня выучивается, разнообразие вариантов песни в каждой конкретной группировке отражает ее историю, степень изолированности по отношению к другим группировкам и пр.

При этом у самых разных видов периферийные изоляты характеризуются большим, а не меньшим разнообразием типов песни, по сравнению с центральными популяциями, как норвежский изолят садовой овсянки (*Emberiza hortolana*) (Osiejuk et al., 2003). Очевидно, что это связано



с существованием устойчивых потоков особей между популяциями, связывающих отдельные подразделения системы в единое целое, одновременно реагирующее на изменения среды, иначе бы в условиях изоляции и отсутствии направленного потока переселенцев, разнообразие напевов в краевых изолятах быстро сократилось бы до минимума.

Кроме того, разнообразие напевов садовой овсянки в аналогичном шведском изоляте совпадает с таковым в независимо сформированном норвежском (Osiejuk et al., 2003). Самопроизвольное возникновение таких сходств невозможно по статистическим причинам, остается предположить направленную регуляцию переселений нерезидентных особей между группировками.

Благодаря дальнедействию информационного обмена, производимого специфической системой сигнализации, все особи в популяции оказываются в выгоде. Участвуя в социальных взаимодействиях с конспецификами, «перемещаясь» естественными последствиями коммуникации из одной группировки в другую или, наоборот, закрепляясь в них, расширяя территории, приобретая подходящих партнеров, индивиды с любой стратегией поведения направлены «транспортируются» именно туда, где социальная среда будет благоприятна для реализации именно их стратегии.

Главным эволюционным следствием направленных переселений особей между группировками оказывается то, что дисперсия становится средством внутривидовой дифференциации, а не гомогенизации, как считали ранее. Причем дифференциации, адекватной степени экстремальности среды и поведенческим потенциалам особей, формирующих дифференцирующиеся группировки, между которыми устанавливается устойчивый переток (Goltsman, 2005). От этого «выигрывает» популяционная система вида в целом: повышается ее устойчивость к средовой нестабильности (включая изменения соци-

альной среды, связанные с перенаселением, «волнами жизни» и перераспределением особей внутри ареала). «Россыпь» группировок, распределенных по «островам» мозаики местообитаний, связывается направленными потоками нерезидентов в единое целое, гибко реагирующее перераспределением индивидов на локальные изменения среды, с постоянной сортировкой особей с разными поведенческими потенциалами между поселениями с разной плотностью социальной среды.

Всякое местное улучшение или ухудшение условий существования здесь быстро компенсируется «силами всей популяции», что благоприятно сказывается на устойчивости пространственно-этологической структуры вида в условиях непрерывных напряжений «внутри» и возмущений «извне» системы. Так, уничтожение городских поселений серых крыс (*Rattus norvegicus*) и домовых мышей (*Mus musculus*) в ходе дератизации вызывает быструю компенсаторную реакцию популяционной системы в целом (а не только тех особей, что остались в живых). В дератизируемых помещениях относительное обилие домашней мыши не только не снижается, но в 1,4 раза выше, чем в контроле. При этом из-за воздействия яда на организм в дератизируемых помещениях доля беременных самок снижается в 1,1 раза, доля резорбирующихся эмбрионов растет до 32,5% с 12,8% в контроле, что означает снижение общей плодовитости резидентов в 1,4 раза.

Восстановление численности после дератизации идет за счет активного подтока нерезидентов, заново «складывающихся» прежнюю структуру микрореселений *M. musculus*, но при несколько большем уровне численности. В отличие от обычной замены «вакансий» выбывших особей мигрантами в устойчивых группировках, при восстановлении полностью или частично уничтоженных поселений в миграции активно участвуют беременные самки, за счет чего сокращается до минимума интервал между восстановлением и началом функциониро-



вания группировки как «узла» в системе группировок местной популяции. Быстрое вселение новых зверьков на «освобожденную» территорию и ускоренное размножение мигрантов контрастирует со сниженной плодовитостью сохранившихся резидентов. Восстановление уничтоженных группировок домовых мышей и крыс при нерегулярных обработках происходит почти без задержки, чего не бывает при «обычном» обмене нерезидентными особями между стабильными группировками внутри популяции (Щипанов, 2000, 2003).

Восстановленный уровень численности превышает исходный на некоторый процент, примерно пропорциональный скорости восстановления численности и скорости размножения на новой территории (видоспецифические параметры, определяемые соотношением «контролирующих» и «восстанавливающих» субъединиц в популяционной системе данного вида, Щипанов, 2000, 2003). Быстрое восстановление городских популяций серых крыс, домовых мышей, сизых голубей (*Columba livia*), многих «диких» видов-синурбанистов после прямого уничтожения или разрушения местообитаний сопровождается перестройкой популяционной структуры с изменением спектра биотопов на менее уязвимые к испытанному воздействию.

Таким образом, популяционная система вида восстанавливает численность отдельных группировок на своей территории *даже не «с превышением», а «точно»* (с учетом возрастающей устойчивости популяции и увеличенной емкости местообитаний).

Пример точности внутривидовой регуляции показывают исследования полиморфных группировок сизого голубя в г. Томске А.С. Ксенца с соавторами (1987). При элиминации в зимнее время 75–80% особей численность и плотность колонии уже через год восстанавливается до оптимальных величин.

При изъятии всех птиц скорость восстановления прямо пропорциональна расстоянию до источников массового корма, в

целом оно занимает 2–4 года. Важно подчеркнуть, что восстановленные колонии не отличаются от прежних по соотношению «собираателей», «летунов» и «помоечников» – трех альтернативных стратегий, определяющих разнокачественность особей в городских популяциях сизаря, хотя имеют иную численность и образованы иммигрантами, без преемственности с группировкой-предшественником. Половой и возрастной состав вселенцев в «сокращенную» колонию также не отличался от исходного (Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1987; Ксенц, 1990).

Отсюда можно определить критерии, по которым выделяется популяция как отдельная система, обособленная от других таких же эколого-территориальных систем. Во-первых, если картирование с прослеживанием перемещений меченых особей выявляет сеть из *N* местных поселений вида, объединенных потоками нерезидентов (направляемых и регулируемых процессом коммуникации в группировках и образующимся в поселениях сигнальным полем), в замкнутое целое. Во-вторых, если данная сеть обособлена от других аналогичных сетей даже в отсутствие физических барьеров расселения, резких ландшафтных границ и т.п. средовых преград, что видно по направленности потоков нерезидентов, претендующих на «вакансии» в постоянных поселениях. Аналогичные сети группировок, представляющие соседние популяции, также связаны потоками переселенцев в другую целостность; территориальная и брачная коммуникация в группировках оказывается «рулем и мотором» – движущим, направляющим и распределяющим эти потоки (Щипанов, 2003; Щипанов, Купцов, 2004).

Коммуникация связана с двумя сторонами социальной жизни группировки. Во-первых, с конкуренцией между резидентами за территорию и/или партнера, что достигается через выигрыш взаимодействий и увеличение собственного социального статуса или (у территориальных видов) че-



рез улучшение позиции в системе – занять территорию ближе к центру группировки, или расширить ее в этом направлении и пр. Во-вторых, пытаясь закрепиться в данной группировке, занять территорию или образовать пару, активные вселенцы «давят» на резидентов, чем «испытывают» их поведение на эффективность; «не прошедшие испытания» резиденты заменяются вселенцами на соответствующих «позициях» в системе, а сами теряют территорию или партнера и оказываются в потоках нерезидентов, распределяемых в менее плотные группировки. Благодаря такой «проточности» группировок, постоянному «давлению» активных вселенцев возникает отбор на максимальное соответствие стратегии особи занимаемой «позиции» в структуре системы в целом, который дополняет конкуренцию за социальный статус внутри группировок и оптимизирует пространственно-этологическую структуру всей популяции.

То есть благодаря «дальнодействию», связанному с коммуникацией, и общевидовым системам сигналов, обслуживающим информационный обмен в популяционной системе в целом (а не только между конкретными участниками взаимодействия, как это делает индивидуальная пантомима), популяция *не платит большую цену* за устранение массы «неуспешных» особей. Благодаря устойчивому информационному обмену и специализированным знаковым системам, обеспечивающим эту устойчивость, в популяции происходит прямо обратное – *сортировка индивидов по потенциалам* развития присущих им моделей поведения в специфической социальной среде. В результате нее индивид, наиболее предрасположенный к развитию определенной поведенческой стратегии, с максимальной вероятностью оказывается в среде, наиболее подходящей для ее успешного осуществления.

Иными словами, дальное действие сигналов и событий в системе, осуществляемое через информационный обмен, обеспечи-

вает то, что «должные особи оказываются в должное время и в должном месте» внутри популяции. То есть основная масса особей закономерным образом оказывается именно в тех группировках, экологические условия и социальная среда которых наиболее благоприятны именно для них. За счет этого увеличивается дифференцированность разных типов поселений внутри популяции, соответствующих разным уровням экстремальности экологической и разным плотностям социальной среды, и одновременно связанность разнородных поселений в единое целое, как это было показано выше.

Необходимость дального действия сигналов и событий в системе связана с тем, что животное может контролировать лишь свое окружение, но его «перспективы» улучшения социального статуса и возможности максимизации приспособленности определяются столкновением особей далеко за пределами зоны персонального контроля. Животные должны учитывать эти события при принятии решений о выборе модели поведения и корректировке существующей модели, при переключении между возможностями стратегиями и т.п., а для этого надо быть информированными о них. Кроме того, невозможность прямого влияния на значимые события за пределами зоны индивидуальной активности особи можно компенсировать *опосредованным влиянием* через коммуникативную сеть, по которой информация о взаимодействиях животного с соседями быстро распространяется по сообществу и влияет на поведение индивидов, прямые взаимодействия с которыми никак невозможны.

Становится острой необходимостью в системе информационного обмена, распространяющей такую «позиционную информацию» в пределах всего сообщества и даже всей популяции. В процессе эволюции она удовлетворяется через выделение системы сигналов, обслуживающих этот обмен. Сигналы должны быть общими у всех потенциальных участников взаимодействий



данного типа, то есть максимально видоспецифическими и минимально связанными с индивидуальностью животного, его собственными особенностями внутреннего состояния и пр., и максимально – с типологическими особенностями тех ситуаций взаимодействия, которые участникам «по сигналам» придется различать.

Необходимость сигналов для дальнего действия в системе

На первый взгляд покажется, что это не так: если действия партнера воспринимаются непосредственно, специфические сигналы совсем не нужны – смысл действия также непосредственно учитывается в ответной реакции, и опосредующие демонстрации с сигнальным значением лишние. Так человек уклоняется от удара, и нет нужды «специально обозначать» замехом угрозу, чтобы мы поняли, что нам угрожает. Экспрессивные гримасы (т.е. «демонстрации») у участников конфликта появляются лишь тогда, когда происходящим противостоянием оба уже сильно раздражены, и поэтому ни о чем сигнализировать не могут, просто показывают раздражение (таково, например, представление о сигнальных функциях демонстраций Е.Н. Панова, 1978). Это суждение кажется правдоподобным, но при более подробном рассмотрении взаимодействий животных в сообществе совершенно неверно.

Дело в том, что на самом деле выбор ответа на реакцию партнера всегда *трихотомичен, а не дихотомичен*. Кроме двух вариантов – сменить поведение, выбрав следующую демонстрацию в ответ на демонстрацию партнера, или прежнюю демонстрацию удерживать дальше, всегда возможен *уход от взаимодействия* и перемещение в другую часть группировки для взаимодействия с другими особями. Обрыв начавшегося обмена сигналами и инициация нового взаимодействия в другой части участка часто выгодней продолжения прежнего и т.д. (Непомнящих, 2003, 2004).

«Степень» ухода животного от взаимодействия с социальными партнерами может варьировать от слабой до средней и сильной. В первом случае индивид «временно выключается» из обмена демонстрациями, как бы «пропускает ход» и после демонстрации партнера на время вообще прекращает демонстрировать. «Пауза» заполняется перемещениями, смещенной активностью, просто бездействием, пребыванием в обыденной позе и т.д., затем прерванный обмен демонстрациями возобновляется.

Во втором начатое взаимодействие срывается полностью, особь перемещается в совершенно другую часть участка, на период перемещения и обследования данной территории также «выключаясь» из взаимодействий со всеми соседями. В третьем животное совсем оставляет территорию и перемещается в соседнюю группировку либо пополняет «подвижный резерв» популяции, вливаясь в потоки нерезидентов, связывающие отдельные поселения. См. тщательные исследования бродячих особей у черноголовых гайчек (*Parus atricapillus*) и пухляков (*P. montanus*): в течение всей зимы они перемещаются между территориальными группами, построенными на системе иерархии, и способны заполнять вакансии, возникшие в группах при выбытии части птиц (Ekman, 1989). Такой же «резерв» присутствует у всех территориальных видов позвоночных, подвижность соответствующих особей представляет собой как бы оборотную сторону территориальности резидентов, также как их периодические дальние выходы за пределы собственного участка и рейды по участкам соседей не в контексте попыток территориальных захватов (Иваницкий, 1998).

Смена поведения или продолжение прежней активности – это *положительные реакции* на сигнал, уход от взаимодействия всех трех степеней – *отрицательные реакции*. Положительные – поскольку продолжают начатое общение и увеличивают «включенность» индивида в коммуникативную сеть группировки, отрицательные



– поскольку уменьшают его. Важно подчеркнуть, что отрицательная реакция на сигнал должна быть не менее адекватной, эффективной и точной, чем *положительная*. Даже больше: ведь всякое решение, «выключающее» животное из сообщества полностью или временно, уменьшает ожидаемый выигрыш, и увеличивает риск возможной потери социального статуса, риск перемещения, риск, связанный с неинформированностью и неопределенностью будущего данной особи и т.п.

Поэтому в поведении партнеров животного (а, следовательно, и в его собственном поведении, ввиду положительной обратной связи первого со вторым, см. ниже), между телодвижениями, связанными с целями самой особи во взаимодействии, должны быть «вкраплены» специфические сигналы, информирующие о тех ситуациях конфликта, которые последовательно создаются и разрешаются особями по ходу процесса, как позиции в шахматной игре или в домино, и которые (ситуации) участникам следует различать между собой, чтобы в нужный момент выбрать нужную реакцию, положительную или отрицательную. Прямые действия несигнального характера тут не годятся, их «сигнальность» позволяет выбрать лишь положительную реакцию, но не отрицательную: удар и неритуализованная угроза подсказывают, как заслониться, или как выразить ответную угрозу, но не подсказывают, насколько силен противник и можешь ли ты его победить вообще, стоит ли дальше связываться и пр. Поэтому прямые действия или экспрессивные реакции животных должны ритуализоваться и превращаться в сигналы конфликтных состояний индивидов в связи с ситуацией, а затем и в сигналы самих ситуаций, чтобы решить задачу максимизации приспособленности индивида в популяционной системе (и одновременно максимизации устойчивости воспроизводства специфической структуры системы).

Опять же, для определения подходящего момента «выключения» особи из коммуни-

кативной сети (или нужной степени «выключения») животное должно сравнивать собственную ситуацию, развивающуюся в данном взаимодействии, с возможностями, наличествующими в однотипных взаимодействиях в других частях территории, с другими соседями или в другой группировке. А для этого надо иметь информацию об однотипных ситуациях в месте предполагаемого перемещения особи (т.е. о ходе и результатах прошлых взаимодействий там, предопределяющих возможные ситуации), причем приходящую к индивиду в форме тех же сигналов, которые он продуцирует в собственных взаимодействиях с ближайшими соседями. Тогда события, случившиеся вне зоны прямого наблюдения особи, будут сопоставимы с событиями, вызванными социальной активностью данного животного, как бы выраженными в одной и той же валюте. Продолжая эту продуктивную аналогию, конкурентные усилия особей во взаимодействиях, успешные и неуспешные, представляются как бы «товаром», который животное пытается всучить партнерам по коммуникации.

Ритуализированные демонстрации, отражающие качественно разные стадии реализации конкурентного усилия индивида здесь своего рода деньги, показывающие «цену товара». Способность а) предъявлять «нужные» демонстрации в «нужных» ситуациях процесса, б) стереотипно удерживать их вопреки сопротивлению оппонента, в) по мере изменения ситуации своевременно менять их на следующие более эффективные демонстрации изоморфна способности выложить нужную сумму в нужный момент «торга», чтобы удачная сделка была совершена (Фридман, 2008, в печати).

Необходимость развития системы сигналов, обеспечивающих сопоставимость существенных событий в разных частях группировки, случившихся с самой особью и с другими индивидами, непохожими на него, определяется еще двумя факторами. Во-первых, сколько-нибудь удаленные части территории группировки недоступны



непосредственному наблюдению животного, да и за своим окружением невозможно наблюдать непрерывно. Как бы ни было мотивировано животное к отслеживанию ситуации на соседних участках, оно должно с определенной периодичностью переключаться на кормодобывание, отдых, взаимодействовать с социальным партнером. Да и при реализации сколько-нибудь специализированных форм поведения – демонстраций или специализированных кормовых методов – способность отслеживать события в своем окружении снижается резко, почти до нуля (Резанов, 2000).

Так, у соснового чижа (*Spinus tristis*) на кормушке обработка более крупных семян подсолнечника в среднем требует больше времени, чем более мелких семян чертополоха (1,45 и 0,12 сек соответственно). Чем больше времени занимает обработка каждого отдельного семени, тем менее бдительны птицы в течение периода кормления соответствующими семенами (в среднем 6,5 и 38 оглядываний/мин). При кормлении на соплодиях сложноцветных в природе различия еще существенней (Рорр, 1988).

Во-вторых, с учетом трихотомической схемы оказывается, что сигнальная информация реализуется в поведении в кардинально иных обстоятельствах места и времени, чем те, в которых был подан сигнал, и произошли события, вызвавшие сигнализацию. Всегда или почти всегда есть принципиальное несходство предыдущей ситуации взаимодействия, о которой сигнализируют, с последующей ситуацией реализации сигнала в выборе поведения, которое, как правило, настолько велико, что не устраняется даже непрерывным отслеживанием изменений ситуации самой особью. Поэтому «идеальные» коммуникативные сигналы животных также должны передавать информацию идеального характера, чтобы отмеченный разрыв преемственности между ситуациями минимально влиял на точность сигнализации и эффективность поведения, выбранного на основании сигналов.

Даже внутри одного процесса взаимодействия за период от момента сигнализации до выбора ответной демонстрации партнера обстоятельства существенно изменяются, в первую очередь потому, что соответствующая демонстрация партнера не только сигнализирует, но действует, изменяя уровень мотивации и уровень общего возбуждения реципиента и, в случае успеха воздействия – самого демонстратора. Это существенно изменяет контекст общения, и чтобы сигналы, которыми обмениваются животные, оставались общепонятными на всем протяжении процесса, контекстуальные изменения, связанные с релизерными эффектами демонстраций, должны минимально влиять на «значение» демонстраций при восприятии их как сигналов. Соответственно, при передаче сигналов изменения уровня мотивации и других параметров состояния особи, связанные с прошлым воздействием стимуляции от партнера и/или самостимулирующим эффектом собственных демонстраций, должны минимально искажать формы следующих демонстраций животного и не должны дестабилизировать их, снижая стереотипность исполнения. То же самое относится и к эффектам внешних воздействий, когда, скажем, риск нападения хищника влияет на уровень внешнего беспокойства.

Устойчивость форм демонстраций к риску и к внешнему беспокойству – индикатор сигнальной ценности образов, воспроизводимых данными демонстрациями

Действительно, анализ сигнальных систем позвоночных показывает существенную устойчивость формы сигналов к искажающим/дестабилизирующим воздействиям мотивационных изменений внутри животного и/или степени беспокойства извне. Эффект во всех случаях выражен тем лучше, чем выше сигнальная эффективность демонстрации (если сравнивать разные демонстрации ухаживания,



угрозы, предупреждения об опасности и пр., различающиеся эффективностью, или гомологичные демонстрации близких видов, различающиеся стереотипностью исполнения, см. Dane et al., 1959; Schleidt, 1982; Schleidt, Crowley, 1980).

Так, успех спариваний самцов тетерева (*Lyrurus tetrix*) четко коррелирует с центральным положением территории на току, суммарный успех спариваний за жизнь – со скоростью постепенного перемещения охраняемого пространства с периферии в центр за несколько сезонов, в которые петух посещает именно этот ток. Поведенческий признак, лучше всего коррелирующий с успехом спаривания самца – частота присутствия на току на протяжении всего года, а также частота демонстрации «лиры» (выгнутых украшающих перьев хвоста) непосредственно во время токования (Rintamäki et al., 2001).

Развитость «лиры» самцов увеличивается с возрастом, украшающие перья хвоста становятся длиннее и более изогнутыми. Именно они, в сочетании с экстравагантными демонстрациями на своих ключевых участках определяют повышенный риск гибели от хищника в момент пребывания на току. Например, под гнездом беркута (*Aquila chrysaetos*) в Калининской области в поедях преобладали остатки глухаря (*Tetrao urogallus*) и тетерева. У того и другого вида риск погибнуть в когтях беркута повышен именно у самцов в период пребывания на току (в 1,5–3 раза).

Риск гибели самца тетерева почти вдвое больше, чем самца глухаря – остатки первых составляют 80%, вторых – только 60% поедей своего вида (Авданин, Карху, 1998). Как известно, система токов у тетерева развита значительно сильнее и более специализирована, чем у глухаря. Глухарям свойственен т.н. «разреженный ток», где самцы конкурируют непосредственно за самок, а не за возможность улучшить позицию собственной территории на току (Hjorth, 1970; Лысенко, 1987).

Далее, у бурого анолиса (*Anolis sagrei*)

описаны три угрожающие демонстрации – кивки головой (*head-bob display*), отжимания на лапах (*push-up*) и раздувание боков (*dewlap*) (перечисление в порядке падения сигнальной эффективности и одновременно заметности демонстраций, их энергетической цены и т.п.). При моделировании ситуации нападения хищника значительно сокращается частота использования «отжиманий» и «раздуваний боков», но не более эффективных «кивков» (Simon, 2007).

Большая устойчивость более эффективных демонстраций к риску хищничества, внешнему беспокойству и другим дестабилизирующим факторам также зафиксирована в социальной коммуникации рыб.

У южноамериканской цихлиды *Nannacara anomala* исследовали влияние риска гибели от хищника на агонистическую коммуникацию (демонстрация – вычурный, «неестественный» комплекс действий, поэтому хищнику легче схватить демонстратора, чем животное в обыденной позе). Обмен демонстрациями начинается с реакций низкой интенсивности (например, ритуализированные удары хвостом), затем особи постепенно переходят ко все более интенсивным и «экстравагантным» реакциям, таким как толчки рылом и «борьба ртов». Сцепившись широко раскрытыми ртами, рыбы толкают друг друга рылом, как борцы сумо, пытаясь выкинуть противника за круг, очерченный движениями их тел (Hurd, 1997; Brick, 1998).

При переходе от низкоинтенсивных реакций к реакциям высокой интенсивности обе цихлиды с определенной скоростью «перебирают» демонстрации агонистического ряда. Реакции высокой интенсивности более ритуализованы и исполняются с большей стереотипностью. Они эффективней как стимулы – их предъявление вызовет реакции подчинения и бегства партнера с большей вероятностью, чем под воздействием низкоинтенсивных демонстраций, но и более рискованны, так как вероятность спровоцировать прямую агрессию партнера в ответ на демонстрацию также возрас-



тает. Также выше и риск стать жертвой хищника при их исполнении (Hurd, 1997; Brick, 1998).

В качестве меры рискованности демонстрации использовали минимальную дистанцию, с которой предъявление модели хищника вызовет бегство демонстратора. Оказалось, что у обоих противников прогрессивно снижается дистанция бегства от хищника по ходу коммуникации: она максимальна в начале процесса, когда доминируют демонстрации низкой интенсивности, и падает в последующие периоды, «заполняемые» все более интенсивными демонстрациями. Специальное изучение двух «полярных» демонстраций, «борьбы ртов» и ритуализированных ударов хвостом также показывает, что при предъявлении первой, наиболее интенсивной, дистанция бегства от хищника много ниже, чем при предъявлении наименее интенсивной второй.

Сам процесс удержания демонстраций, исследованный О. Brick (1998) и Р. Hurd (1997), не представляет собой непрерывного действия. Время от времени он прерывается периодами возврата к повседневной активности, или к низкоинтенсивным реакциям. Предъявление модели хищника рыбкам, уже вступившим в обмен демонстрациями, вызывает реверсию процесса к демонстрациям низкой интенсивности и даже к проявлениям неритуализованной агрессии. В присутствии модели хищника даже самые интенсивные демонстрации из комплекса «толчки ртом» в среднем длятся много короче, чем аналогичные демонстрации в условиях отсутствия беспокойства.

Более интенсивные демонстрации обладают и *большой устойчивостью к реверсиям* под воздействием потенциальной опасности, раз уж рыба выбрала определенную демонстрацию и исполняет ее. До начала исполнения «толчков ртом» вероятность реверсий к открытой агрессии в ответ на модель хищника в 4–5 раз выше, чем если демонстрация уже началась.

Следовательно, биологический смысл

демонстраций как комплексов фиксированных действий животного состоит не в самом совершении телодвижений, обладающих некой степенью выразительности и стереотипности, ради, скажем, удовлетворения побуждений животного за счет определенного рода воздействия на партнера (как считали классические этологи). Телодвижения, образующие демонстрацию, необходимы для закономерной реализации специфических «значащих структур» и специфических образов, репрезентирующих эти структуры партнеру в «нужные» моменты процесса, связанные с закономерным появлением и сменой дифференцированных проблемных ситуаций по ходу взаимодействия. Биологический смысл демонстрирования состоит в «очерчивании» формы сигналов на том уровне точности¹, который необходим для устойчивой дифференциации N сигналов соответствующего контекста друг от друга и от «фона» несигнальных реакций всеми потенциальными участниками подобных взаимодействий, при том уровне «шума», которым обычно сопровождается процесс.

Точное распознавание и эффективное разрешение таких ситуаций необходимо для устойчивого и направленного развертывания взаимодействия к некому биологически осмысленному результату (исходу взаимодействия = продукту коммуникации). Дифференцированные сигналы, «поданные» определенным набором «общих» демонстраций-посредников, позволяют выигрывать взаимодействие именно тем особям, которые демонстрируют большую коммуникативную компетент-

¹ Достигаемой стереотипностью и шаблонностью исполнения «нужных» комплексов фиксированных действий в «нужных» ситуациях процесса и переходом от одного КФД к другому не непосредственно и постепенно, а скачком через «точку 0» – состояние обыденной позы, из которого принимают следующую демонстрацию (Finley et al., 1983).



ность, большую эффективность действий на основании сигнальной информации и, следовательно, в процессе общения идут на наибольший риск ради получения последней.

Это и зафиксировано в опытах с демонстрациями *N. anomala*. Адекватная реакция обоих партнеров на «значашие структуры» процесса, воспроизводимые в обмене демонстрациями между особями, удерживает течение взаимодействия как целого в рамках некой «типической» временной и ритмической организации процесса. Для реципиента сигналов это так же справедливо, как для самого демонстратора. Но тогда демонстрации, благодаря которым «значашие структуры» устойчиво воспроизводятся в «ключевые моменты» процесса, будут ничем иным, как знаками знаковой системы, поддерживающей информационный обмен в специфических контекстах общения вроде поиска партнера, ухаживания за партнером в образовавшейся паре, угрозы, предупреждения об опасности и пр.

Если индивиды рискуют при исполнении демонстраций и не отказываются от начатого исполнения, несмотря на риск, то риск компенсируется получением ценной информации, и ничем иным компенсирован быть не может. Информация, передаваемая демонстрациями, необходима для выбора/корректировки модели поведения здесь и сейчас ... или сильно потом, когда соответствующая проблемная ситуация наступит в соответствии с ходом процесса. Она заставляет демонстрировать, несмотря на риск, и степень «несмотря» пропорциональна сигнальной эффективности демонстрации (Enquist et al., 1985; Hansen, 1986; Kikkawa, 1987; Popp, 1987a, 1987b, 1987c; Waas, 1991; Фридман, 1993, 1994; Wilson, 1994).

Более того, «считывание» информации с демонстраций партнера, исполненных в соответствии с названными «правилами игры», то есть стереотипно и «появившихся вовремя», в определенный момент разрывания общей последовательности,

будет происходить так же «автоматически», как «автоматически» прирастает риск при переходе к более эффективным демонстрациям.

Поэтому формы демонстраций должны *минимально* зависеть от обстоятельств контекста, связанных с изменением мотивации внутри или стимуляции извне, и маркировать только качественные различия в ситуациях взаимодействия, в намерениях особей и т.п., в общем, именно то, о чем «надлежит сообщить» по ходу процесса. Особенно формы демонстраций в их максимальном развитии – когда *сигнал*, информирующий о ситуации, максимально отличается от *экспрессии*, выражающей неспецифическое возбуждение по поводу ситуации, и от прямого действия, разрешающего данную ситуацию непосредственно. Или, точнее, в меру обладания сигнальной функцией (и по мере совершенствования сигнальной функции в эволюционном процессе) зависимость форм демонстраций от контекста должна быстро ослабевать, дифференцированность форм разных демонстраций данного контекста общения – быстро усиливаться, также специфическая связь формы демонстрации с ситуацией, «маркируемой» образованием данной формы на время, необходимое для действительности сигнала.

Этим коммуникативный процесс на уровне популяции с ее специфической структурой сети группировок изоморфен онтогенезу (сопоставление коммуникации с онтогенезом предложено К. Лоренцем (1998), и это более чем продуктивная идея, см. Фридман, 2008). Сам процесс информационного обмена в популяционной системе, основанной на конкуренции «эгоистических индивидов» и структурированной асимметричными отношениями по результатам их оказывается изоморфен рынку (капиталистической экономике).

Рынок, как экономическая система, обеспечивает «сквозной» информационный обмен между участниками рынка (массой конкурирующих покупателей и продавцов).



С помощью системы цен, котировок акций, валютных курсов он информирует каждого субъекта экономики о «цене» и «стоимости» его собственных конкурентных усилий, также как коммуникация в популяционной системе «направляет» индивидов в среду обитания, соответствующую их стратегии поведения, чем содействует специализации в ней.

Вообще, популяция как система построена на отношениях конкуренции между «эгоистическими индивидами» за возможность эксплуатировать больше ресурсов (или существующие ресурсы эксплуатировать с большей устойчивостью). Этим она изоморфна рыночной экономике, построенной на аналогичной конкуренции между «экономическими индивидами». Последние мыслятся такими же, как «эгоистические индивиды» социобиологической теории: первые всю энергию вкладывают в максимизацию прибыльности своего бизнеса, а вторые – в максимизацию итоговой приспособленности. При выборе поведения в проблемной ситуации те и другие оценивают отношение платы и выигрыша для всех потенциально возможных вариантов, и выбирают решение, наилучшее по данным критериям (Eрsmark et al., 2000; Maynard Smith, Harper, 2003).

Индивиды в популяционной системе конкурируют за такой ресурс, как социальные партнеры определенного «качества», которые привлекаются и удерживаются в зоне досягаемости для индивида на время, необходимое для успешной эксплуатации. Например, за самок для воспроизводства собственных генов в потомках (для чего необходимы затраты на ухаживание, прокормление их и птенцов, строительство гнезда и т.п.). Другой пример эксплуатации социальных ресурсов – удержание в зоне досягаемости подчиненных особей, ранее побежденных во взаимодействиях агрессивного доминирования, чтобы следующими взаимодействиями с ними подтверждать собственный доминантный статус и способность контролировать си-

туацию (Searcy, Yasukawa, 1983; Searcy, Nowicki, 2005).

Поэтому в популяционной системе следует ожидать появления коммуникативной сети, обеспечивающей взаимодействие «всех со всеми» в информационном плане, чем преодолеваются «разрывы» в мозаике местообитаний, а сеть поселений остается устойчивой вопреки нестабильности среды, циклическому чередованию благоприятных и неблагоприятных сезонов и т.п. «возмущениям» (Curry, Grant, 1991). То есть популяция – это динамическая система, устойчивость которой – своего рода серфинг на волне средовых изменений и «давления» внутренних напряжений, созданных перераспределением особей между группировками (Goltsman, 2005). Тогда здесь закономерно появляются специализированные системы сигнализации, обслуживающие информационный обмен, с последующим эволюционным совершенствованием сигналов и механизмов коммуникации – тем большим, чем более они задействованы в воспроизводстве популяционной структуры в череде поколений.

Это происходит с необходимостью по тем же причинам, по каким в системе обмена ценностями неизбежно появляются деньги – товар, выполняющий роль всеобщего эквивалента, и естественное функционирование экономической системы, игры обмена совершенствуют сигнально-информационную функцию денег, развивают их от денежных суррогатов, талонов и бонов по направлению к «настоящим деньгам». Естественно, все эти процессы системной трансформации идут в эволюционных масштабах времени.

Соответственно на этом пути увеличивается способность благодаря финансовой системе «измерять» количество и качество производительных усилий разных членов общества, соотносить их друг с другом и показывать «цену» каждого. Верно и обратное: всякое административное уменьшение свободы купли-продажи товаров ведет к искажению рыночных механизмов це-



нообразования и поэтому «портит» деньги, превращает их в денежные суррогаты, делает рыночные оценки цены или стоимости товаров неточными и неадекватными.

Также всякая дезинтеграция популяционной системы, неустойчивость и прерывистость потоков нерезидентов, объединяющих отдельные группировки в системное целое (или ухудшение условий обитания, снижение ресурсобеспеченности индивидов) ведет к обратному превращению знаков используемой ими системы сигнализации в «просто стимулы». Это сопровождается частичной или полной деритуализацией материальных носителей сигналов (демонстраций), степень которой пропорциональна степени экстремальности условий существования, как показано в опытах К.Н. Благосклонова (1988, 1991). При ухудшении снабжения кормом ритуальное кормление самцом самки (обычное у синиц и других мелких воробьиных птиц), превращается в настоящую доставку пищи. Степень превращенности социального ритуала в действия, непосредственно полезные особям, прямо пропорционально трудности доставки корма.

Отсюда лучшими кандидатами на роль сигналов ситуаций, о которых следует информировать «весь круг» индивидов, включенных в коммуникативную сеть, будут самые специализированные элементы поведения из используемых в социальном общении – демонстрации и ритуалы. Ситуации, о которых следует сигнализировать, связаны с системообразующими типами «конфликтов интересов», определяющими основные варианты столкновений индивидов в сообществе и основные способы разрешения конфликта. Они же, как правило, исполняются наиболее стереотипно и наиболее выделены на фоне других элементов, не являющихся демонстрациями (Dane et al., 1959; Schleidt, Crowley, 1980; Finley et al., 1983; Peters, Evans, 2007).

В силу этого разные демонстрации, последовательно сменяющие друг друга в поведенческой цепи, четко дифференциро-

ваны друг от друга на уровне формы, часто даже с «подчеркиванием границ» между ними демонстрациями при увеличении «шума» в канале связи. Подробный анализ показывает, что дискретность форм последовательных демонстраций сохраняется даже в случае, когда на уровне последовательных телодвижений животного виден переход от одного комплекса фиксированных действий к другому, так что процесс демонстрирования в рамках коммуникации – это «слайд-шоу», а не «фильм» (Schleidt et al., 1984; Фридман, в печати).

То есть демонстрации обладают инвариантностью формы, необходимой для кодирования сигнальных значений и успешного распознавания дискретной последовательности сообщений в том континууме экспрессивных телодвижений и/или звуков, каким поведение животного во взаимодействии предстает перед наивным наблюдателем. Поэтому именно демонстрации естественно считать теми структурами поведения, которые в эволюционном процессе выделяются из исходного континуума двигательных реакций индивида для того, чтобы специализироваться в отношении сигнальной функции.

В том же самом процессе соответствующие структуры поведения «обретают форму» и дискретизируются друг от друга благодаря увеличению стереотипности исполнения и скачкообразности перехода между демонстрациями. В результате последовательно воспроизводимые формы сигналов противопоставляются друг другу так же, как в логике одна оппозиция противопоставляется другой, хотя сами движения, воспроизводящие данные демонстрации, естественным образом связаны переходами, ведь одну на другую не сменишь мгновенно. Так реализуется дискретность форм и дифференцированность образов демонстраций, благодаря которой реципиент различает две разные «порции» информации и два разных специализированных воздействия стимула, переданных этими формами/образами, оценивает вре-



мя исполнения каждой демонстрации, фиксирует момент перехода между ними и пр. (Ракитов, 1971; Evans, Marler, 1995; Blumstein, 2002).

Наличие переходов между отдельными элементами сигнального ряда отнюдь не препятствует выделению отдельных демонстраций как дискретных и специфических единиц процесса коммуникации, так же как наличие почти идеального континуума мотивационных состояний, выраженных определенным рядом демонстраций, не только не препятствует, но и требует дискретности элементов последнего, если во взаимодействиях те функционируют как сигналы. Так, у озерных чаек (*Larus ridibundus*) имеется диагональная поза угрозы и «распластывание», между которыми существуют все возможные переходы. Киносъемка агонистических взаимодействий показала, что в большинстве агонистических ситуаций нападения и бегства, во-первых, сами позы встречаются чаще, чем переходные движения, во-вторых, обе позы и переходы между ними – намного чаще, чем незавершенные попытки демонстрации поз №1 и №2. Главное, что даже при наличии переходов существуют два уровня реагирования оппонента, соответствующие первой и второй позе (Tinbergen, 1959, 1975).

Вообще, «подчеркивание» границ между отдельными сигналами, резкость переходов между последовательными демонстрациями встречается столь же часто, как и постепенный континуальный переход. Но, в отличие от последнего, оно усиливается, а не ослабевает с ростом напряженности взаимодействия (Фридман, в печати).

Дело в том, что при сильном эмоциональном возбуждении отправителя композиционный строй сигнала нарушается, иногда искажается даже акустическая структура самого сигнала (что в равной мере относится к визуальным и к акустическим демонстрациям). При этом случаи нарушения структуры звуковой последовательности с появлением высоко изменчивых и неустойчивых конструкций (конгломератов

активности по Е.Н. Панову, 1978) нельзя путать с гетеротипической последовательностью звуковых сигналов.

Пример нарушения структуры сигнала при сильном эмоциональном возбуждении – так называемые сигналы с приращением: например, вилохвостые чайки (*Xema sabini*) в преддверии вылупления птенцов к крику посадки присоединяли высокоизменчивый фрагмент позывки при кормлении птенца (Никольский, 1990). Последний хорошо иллюстрирует особенности внешнего выражения неспецифического возбуждения в виде экспрессивной реакции, не обладающей достаточно устойчивой формой – «достаточно» для того, чтобы быть однозначно распознаваемой потенциальным партнером по коммуникации (позывки, адресуемые уже вылупившимся птенцам, такой формой вполне обладают).

Иного толкования требуют звуковые реакции, в которых (при том же уровне возбуждения демонстратора) состыкованы без переходов и сращивания элементы двух разных акустических демонстраций («разных» по структуре и обычному контексту использования сигнала). Чайка, издающая крик предостережения об опасности на наблюдателя «кха-кха-кха», в момент атаки крачки мгновенно меняет его на другой крик, уже соответствующий конфликтам внутри группы. Образуется так называемая «посылка-монстр», которая сочетает физические формы первого и второго сигнала, с характерной структурой каждого из них и без каких-либо переходов между ними. Такие сигналы постоянно отмечались в смешанной колонии из озерных чаек и речных крачек (*Sterna hirundo*) (Никольский, 1982, 1990).

В этих случаях (а их большинство) рост возбуждения не только не разрушает специфической структуры сигнала, но, напротив, лучше «подчеркивает» ее, четче дифференцирует данный сигнал от предшествующего и последующего (Фридман, в печати). Такое невозможно объяснить вне концепции ритуализованных демонстраций



и специализированных сигналов; смена сигналов точно соответствует изменениям ситуации во внешнем мире животного и явно не зависит от роста или падения возбуждения в «мире внутреннем». Вообще, всякий рост напряженности взаимодействия и возбуждения участников в общем случае усиливает дискретизацию сигнальных (и вообще специфических) элементов в составе секвенции, а не ослабляет ее. Это работает в пользу знаковой концепции коммуникации, но против релизерной и неспецифической концепций (табл.).

Об «обязательной дискретности» сигналов, имеющих значение, в отличие от стимулов, характеризующихся только действием, хорошо написал К. Леви-Строс (2001: с. 89): *«Как и музыкальные гаммы, фонологические структуры представляют собой как бы вторжение культуры в природу, искусственное средство, налагающее логические правила расчленения на звуковой континуум».*

Вообще, всякая знаковая система (язык) в процессе функционирования производит специфическое разложение континуума объектов внешнего мира, когда пытается собственными средствами передать сообщение о существенных (с точки зрения воспринимающего субъекта) элементах реальности (Ракитов, 1971). Подобное разложение существенно и при использовании стимулов в процессе коммуникации, используется несколько стимулов, каждый со своим специфическим эффектом, и стимуляция производится через специфические формы демонстраций, связанных с соответствующим мотивационно-типологическим градиентом.

Эта точка зрения исследуется в статье как рабочая гипотеза, включая ответ на вопрос – чем были демонстрации до того, как стать сигналами? Какова их функция в момент, когда:

а) демонстрации уже ритуализированы настолько, что сами животные (и наблюдатели) выделяют их из обычной поведенческой канвы как некие отдельности и

связывают со специфическими ситуациями взаимодействия (которые участникам процесса необходимо разрешить выбором «лучшей» модели поведения в проблемной ситуации, связанной с соответствующим «конфликтом интересов»), но

б) они еще не исполняются настолько стереотипно, чтобы обладать специфическим инвариантом формы сигнала, устойчиво распознаваемым в разных ситуациях, при разном уровне шума в канале связи и т.п.?

Необходимость выделения «языка» – специализированных знаковых систем, обслуживающих взаимодействия индивидов внутри популяции

Обращаясь к наиболее общим вопросам теории информации и теории систем¹, видим дополнительные аргументы в пользу появления информационного обмена, помимо обмена воздействиями и над ним, и системы знаков-посредников – специализированного «языка», обслуживающего подобный обмен.

Особь в популяции находится в непрерывном взаимодействии. Без направленного воздействия друг на друга их существование также же немислимо, как без взаимодействия с внешней средой. Направленное воздействие эффективно, если возможен прогноз существенных изменений поведения противника на каждом следующем шаге процесса; сигналы как раз позволяют производить подобный прогноз, причем обоим противникам сразу, притом, что выигрывает взаимодействие лучше использующий сигнальную информацию для корректировки собственных программ поведения (Кастлер, 1960).

По мере уточнения и совершенствования сигнального «прогноза» в последующих актах коммуникации, взаимная прогнозируемость поведения участников

¹ Особенно стохастических систем, к которым относятся популяции и сообщества.



процесса¹ устойчиво растет. Одновременно растет и готовность обоих ориентироваться на сигналы как предикторы возможных направлений развития процесса и исходов взаимодействий, достижимых при данном поведении особей (а не только как на источники специфической стимуляции, производимой «материальным носителем» сигналов – акустическими, визуальными и т.п. демонстрациями). Первое усиливает второе и наоборот, эта положительная обратная связь «направляет» развитие взаимодействия по определенной траектории к биологически осмысленному результату – образованию пары, успешному спариванию партнеров, эффективному изгнанию захватчика с территории и пр. (рис. 1).

Следовательно, коммуникация – всякая связь между переменными, осуществляемая специфическими средствами или нет, сознательно или бессознательно, ведущая к взаимному уменьшению неопределенности между участниками и обоюдному росту предсказуемости поведения в «зоне ближайшего развития» процесса взаимодействия. В самом общем плане коммуникация – это предсказуемое взаимодействие, в пределе – воздействие, целенаправленно регулируемое и контролируемое самими участниками, когда мощность внутренних систем управления и контроля превосходит мощность внешних воздействий (Кастлер, 1968).

Все признаки, подходящие для такого рода прогнозов, можно называть **сигна-**

лами. По способу действия на оппонента сигналы подразделяются на стимулы и знаки (сигналы в собственном смысле, информирующие, но не «принуждающие» реципиента). Коммуникация начинается, когда для определения существенных ситуаций взаимодействия животные направленно ориентируются по этим признакам (по их появлению и смене в потоке действий участников) и направленно продуцируют эти признаки в собственном поведении, как только оказываются «втянуты» в соответствующую ситуацию собственным поведением или поведением оппонента. То есть когда животные направленно используют некий набор элементов поведения, общий для всех потенциальных участников взаимодействий этого типа (скажем, определенный ряд демонстраций), с одной стороны, для «объявления» подобных «прогнозов», где разные демонстрации отражают попадание индивида в одну из N специфических ситуаций процесса. С другой – для реализации «объявленных прогнозов» в поведении, когда выбор следующей демонстрации в ответ на сигналы партнера корректирует ту цепочку сигналов, которая развивалась особью прежде (Фридман, 2008).

Эту предсказуемость, а особенно – рост предсказуемости по ходу взаимодействия вопреки проявляющемуся и также растущему антагонизму участников с их «интересами» Г. Кастлер (1960) рассматривал как главное доказательство существования информационного обмена в системе, воспроизводимой взаимодействиями такого рода. Рост предсказуемости носит взаимный характер, ведь участникам коммуникации равно выгодно «честно» информировать о ситуации или получать аналогичную информацию от другой особи, ведь прием и передача информации в равной мере повышают предсказуемость поведения отправителя и передатчика сигналов (Кастлер, 1960; Фридман, 2008).

Более того, рост предсказуемости поведения, выгодный обоим участникам, в случае «честной» коммуникации устойчив

¹ Точнее, должна расти в случае, когда коммуникация эффективна, и соответствующий процесс направленно развертывается по своей траектории, равно предсказуемой для участников и для «зрителей». Для этого взаимодействие должно развиваться в некоем оптимальном режиме; однако особи из-за излишнего возбуждения, внешнего беспокойства или предпочтения прямых действий в отношении партнера ритуализированным выражениям тех же побуждений в демонстрациях зачастую срывают процесс и делают его неэффективным. Подробнее см. ниже.



к воздействию разнообразных «помех», внешних и внутренних, и к стремлению участников все время противодействовать демонстрациям друг друга. Все это, вместе взятое, естественно, препятствует прогнозированию, но «прогностическое» воздействие сигналов преодолевает этот эффект и не допускает «накопления ошибок». Отсюда неизбежное выделение общих сигналов в структуре поведения участников, отделение сигналов от действий и экспрессивных телодвижений животного, и прогрессивное развитие сигнальности выделившихся поведенческих элементов.

Исследовательская программа Г. Кастлера (1960, 1968) направлена на изучение информационного обмена в живых системах, и разграничение ситуаций, когда он действительно происходит, от ситуаций «отсутствия коммуникации», когда животные ограничиваются обменом воздействиями, без сигналов и информирования. Поэтому она требует среди многообразия поведенческих реакций особей, специфических для взаимодействий с устойчивым ростом предсказуемости поведения участников, выделить те, что являются материальным носителем сигналов – специализированных посредников в обмене информацией между особями, отделить их от остальных элементов поведения по структурным характеристикам.

То есть коммуникация определяется через направленное развитие взаимодействия по определенной траектории от инициации до терминации – достижения биологически осмысленного исхода процесса, где важны предсказуемость, эффективное управление развитием процесса в целом и/или поведением менее успешного партнера. По ходу процесса участники конкурируют за то, чтобы оказаться в положении управляющего, а не управляемого, собственными сменами демонстраций определять смены демонстраций партнера, не испытывая ответного воздействия (рис. 1).

Сигналы определяются как специфические управляющие воздействия процесса,

определенный набор которых животные используют в решении следующих задач:

а) развития процесса в сторону исхода, приемлемого для данной особи и

б) пресечения иных возможностей развития процесса (в сторону исходов, выгодных для партнера).

Взаимодействия определенного типа постоянно воспроизводятся в сообществах животных, поскольку необходимы для поддержания их специфической социальной структуры, воспроизводящей социальную организацию вида в конкретных условиях данной группировки (Попов, Чабовский, 2005; Попов, 2006). Каждое отдельное взаимодействие создает (или усиливает) устойчивую дифференциацию поведенческих ролей между выигравшей и проигравшей особью, поведение которых оказывается взаимно-комплементарным, что обеспечивает прочную социальную связь. Уже существующая дифференциация поведенческих ролей (и социальных статусов, возможностей контролировать ситуацию, связанных с этим статусом и пр., Жуков, 1997) побуждает взаимодействовать снова и снова, причем в равной мере выигравших и проигравших особей. Первые пытаются «улучшить свой результат», обеспечить себе еще большее превосходство над вторыми. Проигравшие взаимодействуют, чтобы удержаться в сообществе, не быть вытесненными вселенцами, претендующими на их территории или партнеров, чтобы скорректировать исходы прошлых взаимодействий инициацией новых (Popp, 1987c; Senar, 1990; Baker et al., 1991; Wilson, 1994).

Отсюда следует неумещающаяся необходимость коммуникации для решения взаимодействий животных в сообществе. Они воспроизводят снова и снова определенный набор проблемных ситуаций, связанных со специфическими типами «конфликтов интересов» между индивидами (заданных специфической социальной организацией каждого такого сообщества), а конфликт разрешается через

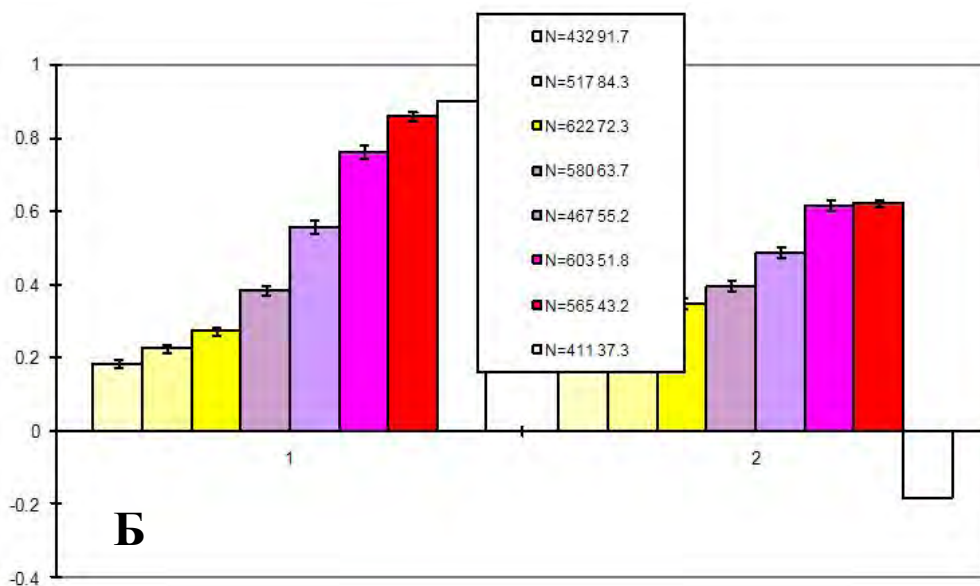
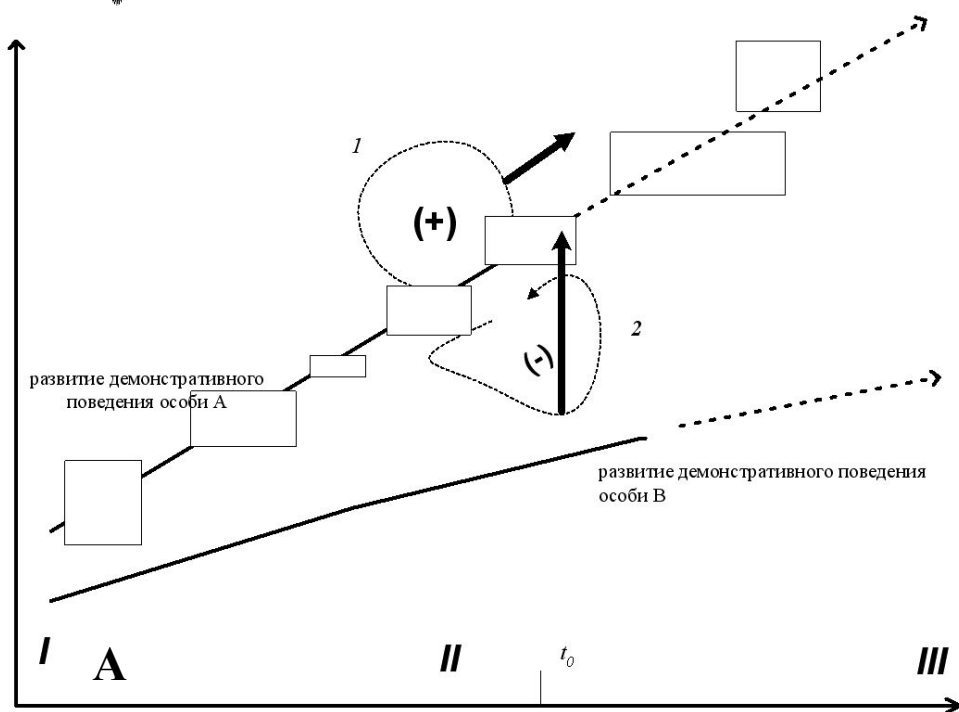


Рис. 1. Направленное развитие взаимодействия от инициации (исходный «конфликт интересов», I) до терминации (установление социальной асимметрии, дифференциация поведенческих ролей, III) через организованный обмен демонстрациями (собственно взаимодействие, II).

Fig. 1. Directional developing of communicative process, from the initial point in «conflict of interests» between birds (I) to establishing the steady social asymmetry and differentiation



the behavioural roles (III). II – smooth-running change of ritualized demonstrations between participants, which immediately promote this process.

А. Общая схема.

Обозначения. Ось абсцисс – время взаимодействия от инициации до терминации, настоящее время (момент выбора поведения) – t_0 , до этого – прошлое, далее – будущее (зона ближайшего развития процесса). Ось ординат – эффективность демонстраций, избранных для противодействия противнику в соответствующий период процесса (сигнальная эффективность и эффективность воздействия на оппонента, см. ниже).

Линии графика – развитие поведения обеих особей в ходе взаимодействия, связанное с попытками достичь превосходства одной особи над другой, прямоугольники – последовательные демонстрации, стереотипно удерживаемые в соответствующие периоды. Сплошные линии – траектории развития поведения участников, уже реализованные в прошлом, точки – потенциально возможные траектории в будущем, t_0 – момент выбора поведения для следующего этапа процесса, на основании сигнальной информации, с ее частичным использованием или без него, под действием одних несигнальных факторов (рис. 2).

Положительные обратные связи в системе (сигнал – ответ – следующий сигнал) «двигают» взаимодействие вперед, по траектории, предсказуемой для обеих особей (1), отрицательные обратные связи (стимул – реакция, демонстрация – мотивация – следующая демонстрация) не позволяют особям «сойти» с общей траектории, возвращают на нее после отдельных «сбоев», связанных со слишком сильным «давлением» стимуляции партнера извне или собственной мотивации изнутри (2).

А. Common scheme.

Designations. X-axis: time, Y-axis: signal effectiveness (average level of effectiveness of all behavioral elements, especially demonstrations, which were used against opponent in this period). Lines A–B – trajectories of behavioural changes in both opponents. 1 – positive feedback between using last behavioural elements and changing optimal behavior for next stage of process (which could make with due regarding the signal information, partially or completely, or without signals, on the ground of non-signal factors only), 2 – negative feedback, which return participants' behavior to common developing trajectory after departures, caused with pressure of opponent's releaser or pressure own endogenic factors, for example motivation level).

Б. Пример направленных траекторий рис. 1А. Динамика развертывания обмена демонстрациями в территориальных конфликтах больших пестрых дятлов (Лосиный остров, 24 особи, сентябрь 1985 – февраль 1986 гг., Фридман, 1999, 2006).

Обозначения. Ось абсцисс – время взаимодействия (использовали относительную оценку времени, в % до окончания процесса, с 1-го по 9-й децили), ордината – средняя эффективность демонстраций, адресованных оппоненту, рассчитана по периодам, соответствующим децилям. 1 – динамика поведения будущего победителя, 2 – динамика поведения проигравшей особи.

Примечание. Представлен сценарий «наращивания ставки» ритуализированной агрессии, когда оба противника конкурируют за победу в конфликте и, соответственно, за захват соответствующей части индивидуального пространства одного из них (или за возможность его удержания). Считали, что победа вызвана той демонстрацией победителя (= сигнал победы), который удерживается и после прекращения сопротивления побежденного, переставшего отвечать клевками, выпадами и отскоками на демонстрации и прямую агрессию победителя и принявшего позу подчинения (демонстрация распластывания, Фридман, 1999, 2006). Эта реакция побежденного значима для победителя, поскольку после этого его клевки сразу же становятся ритуализованными и он останавливает клюв при ударе, не пытаясь, как раньше, реально поранить оппонента. Сигналом поражения считали те демонстрации побежденной особи, что изданы перед прекращением сопротивления и принятием позы № 8.

B. An example to fig. 1A – the directional trajectories of behavioural development during ritualized demonstration changes in territorial conflicts by Great-Spotted Woodpecker.

Designations. X – axis – time of conflict (% of time, pass from the beginning of the conflict), Y-axis: signal effectiveness. 1 – behavioural changed in future winner (effectiveness of influence on the opponent quickly increase), 2 – behavioural changed in future loser (effectiveness increase slowly).



организованные процессы обмена сигналами – коммуникацию.

С точки зрения внешнего наблюдателя, коммуникация происходит «всякий раз, когда активность одного животного направленно влияет на активность другого и наоборот» (Alexander, 1960: 38). Специфический результат социальной коммуникации проявляется в создании устойчивой *асимметрии поведения* (а позднее и статуса) особей, бывших исходно «равных» и «равноправными» до начала процесса. *Вообще говоря, обратное неверно*. В отсутствие коммуникации сколь угодно резкая неравноценность партнеров по силе, возрасту, массе, уровню агрессии, обеспеченности участка ресурсами и иным характеристикам, влияющим на способность бороться, не воплощаются в столь же резкую и устойчивую асимметрию отношений и в поведенческую асимметрию между ними, данных особей, сколь бы долго и ожесточенно ни взаимодействовали животные.

То есть коммуникация эффективна, если создает специфическую дифференциацию ролей, социальную связь и социальную зависимость между индивидами и поддерживает устойчивость всего созданного в течении периода, большего, чем средний временной интервал между двумя последовательными взаимодействиями в данном сообществе.

О коммуникации говорят, если в соответствующих взаимодействиях выделяется *система сигналов-посредников* и их материальных носителей – демонстраций, набор которых отделен от остальных поведенческих элементов поведенческого репертуара и специализирован к передаче управляющих воздействий. Все прочие (несигнальные) элементы образуют «фон», по контрасту с которым выделяются сигналы – специфические элементы поведения, используемые индивидами как управляющие воздействия на поведение партнера и на развитие всего процесса. Набор таких элементов должен быть общим для всех

особей – потенциальных участников взаимодействий этого типа, иначе невозможны взаимное управление и направленное развитие процесса. Поэтому он практически всегда является видоспецифическим.

Как писал Л.Д. Троицкий (1990): «*Борющиеся армии всегда более или менее симметричны, и, если б в их методах борьбы не было ничего общего, они не могли бы наносить друг другу ударов*». То, что обе особи-участника взаимодействия, непрерывно противодействующие друг другу по ходу процесса, используют один и тот же набор видовых сигналов для управления поведением партнера и «перенаправления» развития процесса в собственных (взаимно-противоположных) интересах как раз обеспечивает ту зеркальную симметрию поведения сторон в борьбе, которая делает успешное развитие взаимодействия возможным.

Поэтому все конкурентные взаимодействия между конспецификами имеют тенденцию превращаться в коммуникацию, в том смысле, что в них развивается система сигналов-посредников, обеспечивающих рост взаимной предсказуемости поведения участников и большую эффективность разрешения «конфликтов интересов» в ходе взаимодействия через дифференциацию поведенческих ролей и установление «нужной» степени социальной асимметрии. В свою очередь, рост предсказуемости поведения участников за счет сигналов-посредников увеличивает предсказуемость развития взаимодействия в целом, в последовательном течении процесса появляется и укрепляется определенная организация, которой подчиняются все обмены сигнальными элементами между участниками. Возникает положительная обратная связь, обеспечивающая прогрессивное развитие сигнальных систем в сторону увеличения «сигнальности» поведенческих элементов, выделившихся как посредники между конкурентными усилиями индивидов, регулярно «сталкивающихся» во взаимодействиях данного типа (буде таковые системы уже



раз выделились в определенный момент эволюции группы).

Эволюционная необходимость их выделения проистекает не только из получения выигрыша от роста предсказуемости поведения всех участников, но также от уменьшения платы в виде гибели, запредельного стресса, физического и психического травмирования особей, если они взаимодействуют напрямую, без сигналов-посредников, как бы боксируют без перчаток. Второй компонент важнее первого, пока «яркий» и «выразительный» комплекс телодвижений, ставший признаком и маркером специфической проблемной ситуации, разрешающейся через специфический выбор поведения в следующем моменте процесса – еще не вполне превратился в сигнал, и остается движением и действием (см. ниже).

Во всех вышеперечисленных случаях передавать информацию другому животному так же выгодно, как и получать ее от партнера (Кастлер, 1960). Поведение животного, оптимизирующего собственное поведение на основании сигнальной информации от Другого, делается более предсказуемым ровно в той же степени, что и поведение этого Другого (= вероятного противника или партнера в данном сообществе), «честно» сигнализирующего всем остальным о собственном поведении в данной проблемной ситуации. То есть ориентация на сигналы при разворачивании поведения и продуцирование «нужных» сигналов в «нужных» ситуациях взаимодействия взаимно усиливают и поддерживают друг друга у обоих особей-потенциальных участников коммуникации.

Рост предсказуемости собственного поведения при «честной» сигнализации и рост предсказуемости поведения других членов сообщества, адекватно реагирующих на данные сигналы, происходят одновременно, за счет использования общего набора сигналов с «общепонятными» значениями. Последние связаны с «типовыми» проблемными ситуациями взаимодействия,

которые всем животным приходится решать, или с «типовыми» состояниями животного, втянутого в эти ситуации. Но не с чисто индивидуальными характеристиками – индивидуальным соотношением платы и выигрыша от выбора данного конкретного действия/демонстрации в ответ на действие/демонстрацию противника, уровнем общего возбуждения, «степенью эмоциональности» в реагировании на проблемные ситуации и пр.

Такое взаимное увеличение предсказуемости поведения во взаимодействии одинаково выгодно для непосредственных участников взаимодействия. Почти в той же степени они выгодны для всего круга потенциальных участников взаимодействий этого типа, прежде всего членов сообщества, связанных отношениями, основанными на этих взаимодействиях, и «активных вселенцев», пытающихся закрепиться в данном сообществе, для чего надо выигрывать эти взаимодействия «на уровне» резидентных особей. После первых случаев эффективного использования предсказуемости для выбора действий в проблемной ситуации «опора на предсказуемость», созданную интерпретацией некоторых форм поведения как сигналов, а не действий или воздействий, делается совершенно необходимым обоим, так что быстро оказывается – без обмена сигналами и сообщениями не обойтись (Кастлер, 1968).

Общая выгода увеличения предсказуемости заставляет из всего набора телодвижений животного выделить некоторые элементы, движения и их комплексы, в качестве специфических сигнальных средств, обмен которыми в процессе взаимодействия обеспечивает эту предсказуемость. Как только соответствующие элементы будут выделены (то есть дифференцированы друг от друга и от «фона», пусть вначале неполно), запускается положительная обратная связь, при которой всякое увеличение «сигнальности» таких элементов увеличивает эффективность использования их в качестве общих знаков ситуаций, а не



индивидуальных движений, выражающих состояние и стремление к цели, и наоборот. Это резко увеличивает предсказуемость поведения всех участников такого рода взаимодействий и, в свою очередь, создает потребности в еще большей «сигнальности» демонстраций, еще большей дифференцированности демонстраций от «просто движений», экспрессивных реакций и т.п. элементов моторики индивида. Здесь, естественно, речь идет об эволюционных масштабах времени (Фридман, 2008).

«Раскручиваясь» благодаря перечисленным положительным обратным связям, все эти тенденции ведут к совершенствованию сигнальной функции сигнальных элементов, постепенно отделяющихся от прямых действий, с одной стороны, экспрессивных реакций с другой. Будущие сигналы возникают как экспрессии, телодвижения или звуки – признаки состояния индивида в связи с конфликтом, обособляющиеся между действием одного и контрдействием другого участника. В силу перечисленных выше причин следует ожидать их быстрой трансформации в знаковые стимулы, специфика воздействия которых связана со спецификой ситуации столкновения индивидов, так что сигнал (*motivational signals*, Evans, 1997) отражает состояние животного в связи с тем конфликтом, в который оно втянуто активностью партнера и/или внешними обстоятельствами.

Дальнейшие эволюционные изменения превращают знаковые стимулы в знаки ситуаций, характеризующие специфику тех «конфликтов интересов» внутри системы, которые проявляются в данном столкновении данных особей – ее элементов (*referential signals*, Evans, 2002; Фридман, 2007, 2008). Естественно, другая сторона того же процесса – еще большее структурное «оформление» специфического сигнала: его образ, демонстрируемый партнерам, делается все более инвариантным. Постепенно «идеальные образцы» формы сигналов видового репертуара делаются устойчивей (и в этом смысле реальной,

Любишев, 1971) конкретных актов воспроизведения этих форм в демонстрациях индивидов, так что первые корректируют вторые в процессе продуцирования и/или восприятия сигналов, а не наоборот, дедуцируются из вторых путем «обобщения и усреднения» конкретных образов конкретных демонстраций.

Этот комплекс положительных обратных связей, «увеличивающих сигнальность» демонстраций, и одновременно превращающих стимул в знак, зафиксирован в самых разных исследованиях (обзор см. Фридман, 2008); судя по всему, он обеспечивает прогрессивную эволюцию сигнальных систем. Далее в статье рассматривается необходимость появления сигналов-посредников между действием животного и контрдействием его партнера, их обособление в виде специфических элементов – демонстраций, где сигнальное значение кодируется структурными характеристиками формы, а не эффектом воздействия («следом» произведенной стимуляции), реконструируются основные тенденции увеличения сигнальности в эволюционном процессе от пантомимы к знакам и символам (Фридман, в печати).

Необходимость демонстраций-посредников для уменьшения риска взаимодействия, проистекающего из борьбы

Здесь нужны терминологические уточнения. Прямое действие агрессии, спаривания, обороны, бегства и т.п. пытается разрешить проблемную ситуацию напрямую, удовлетворить побуждения животного непосредственно здесь и сейчас, для чего противодействие другой особи (пытающейся удовлетворить те же побуждения в то же время и в той же точке пространства за счет социального ресурса, общего для обоих) преодолевается силой. Экспрессивные реакции выражают неспецифическое возбуждение животного в связи с соответствующей проблемной ситуацией:



в отличие от прямых действий, связанных со специфическими побуждениями, требующими специфического удовлетворения, эти вызваны общим увеличением тревожности и стресса в ситуации «столкновения индивидуальных амбиций» (Blumstein et al., 2006; Blumstein, 2007).

В отличие от прямых действий, направленных на достижение цели и поэтому минимально демонстративных, эти по броскости, заметности, неестественности телодвижений (по всему, что входит в обычные представления о «демонстративности») не отличаются от ритуализированных демонстраций. И даже, пожалуй, превосходят их, однако не имеют специфической формы, которую можно было бы зафиксировать в описании или в устойчивом впечатлении наблюдателя (в роли которого оказываются партнеры животного), а затем отличить от других реакций по некому дифференциальному диагнозу, описывающему формы той и другой.

Ситуации взаимодействия для животного конфликтны уже в силу того, что вызваны «столкновением интересов» противников, каждому из которых нужно найти модель поведения, позволяющую их разрешить максимум с выигрышем взаимодействия, минимум – с сохранением и укреплением существующей социальной связи. Неуспешность взаимодействия в целом ведет к риску ослабления существующих социальных связей вплоть до исключения особи из сообщества, тогда как проигрыш взаимодействия позволяет сохраняться в нем в подчиненном статусе. Отсюда вторая задача коммуникации – обеспечить устойчивое развитие процесса взаимодействия к биологически осмысленному результату, минимизировав риск срыва или завершения процесса ничем.

Прямые действия и экспрессивные действия разрешают этот «конфликт интересов» или выражают его вовне непосредственно в моменты возникновения. Ритуализированные демонстрации выражают его:

а) опосредованно – содержание ситуации «кодируется» в специфических характеристиках структуры сигнала, почему формы демонстраций, «очерчивающих» эти структуры в стереотипизированных телодвижениях, как огоньком сигареты чертятся буквы в темноте;

б) отсроченно – удовлетворение побуждений откладывается до завершения взаимодействия, достижения осмысленного биологического результата процесса (изгнание захватчика, образование пары, покрытие самки, разделение «равных» особей на доминантов и подчиненных и пр.). Демонстрации в отличие от действий не удовлетворяют побуждения немедленно и не разрешают соответствующий «конфликт интересов» напрямую, но предоставляют информацию о том, как следует скорректировать модель поведения, чтобы соответствующую проблемную ситуацию разрешить (для чего специфические формы сигналов стереотипно воспроизводятся в телодвижениях животного), выигрыш же достается участнику, лучше воспользовавшемуся информацией.

Кроме увеличения предсказуемости поведения, необходимость «обособления» сигналов-посредников, их «помещения» между действием и контрдействием участников процесса следует из проблемы уменьшения риска, созданного эффектом «стимуляции подобного подобным» (обоснование эффекта см. Гольцман, 1983; Крученкова, 2002). Если интегрально рассмотреть поведение животных в конфликте, то употребление более опасных (и вообще сильнее мотивированных) действий в отношении партнера толкает последнего на еще более опасные ответные действия и т.д. Соответствующая эскалация зафиксирована для элементов ритуализированной угрозы, ухаживания, и т.п., то есть для демонстраций, и для открытых действий агрессии, сексуальных действий в отношении партнера и пр., соответствующих демонстрациям по мотивационному состоянию исполнителя.

Анализ взаимодействий открытой



агрессии, драк и погонь у разных видов позвоночных показывает, что такая же *позитивная связь эффективности и риска* обнаруживается у неритуализированных проявлений открытой агрессии, ухаживания, страха и т.п. прямых действий. Они оказываются столь же рискованны, как демонстрации¹, для которых позитивная связь эффективности и риска показана уже давно (обзор см. Фридман, 2009).

Но в отличие от демонстраций угрозы, прямые агрессивные действия, хоть и вызваны той же самой мотивацией, неспособны передать информацию, необходимую особям для препятствования экспоненциальному росту рискованности собственного поведения, чтобы «выигрыш» от взаимодействия превосходил «плату». Многочисленные наблюдения показывают, что без актов информационного обмена, сопровождающих обмен воздействиями, соотношение «платы» и «выигрыша» будет проигрышно даже у победителя в схватке. Так, анализ видеозаписей 5 драк бурчеллиевых зебр (*Equus burchelli*) и 4 онагров (*E. hemionis*) показывает, что в отсутствие ритуализации любые действия особей по дальнейшему развитию конфликта обязательно ведут к открытой борьбе в экстремальных формах. Схема поведения при открытой агрессии у обоих видов лошадиных вполне идентична. Соперники располагаются друг к другу ближе, чем на длину тела, и 77% времени проводят, «прыгая» с оскаленными зубами, пытаясь укусить или избежать укуса самим (к этому вели 2608 действий из 3017 всех отмеченных поведенческих актов, 322 действия были собственно попытками укусов и 78 – реализованными укусами).

К успешному укусу (без ответного укуса противника) приводят маневры, направленные на потерю противником равновесия. Особи, потерявшие равновесие, за 68 с

получили 21 укус, не потерявшие – 66 укусов за 1680 с. К сходному результату вели также постоянные и настойчивые попытки противника, и быстрота обратного перехода от защиты к нападению. Именно последнее чаще всего связано с потерей равновесия и внезапным укусом врага (Bekger, 1981).

Поэтому во всех неритуализированных стычках увеличение интенсивности и настойчивости атак обязательно ведет даже у самых сильных и ловких особей к увеличению уязвимости для ответных действий обороняющегося противника, даже если тот уступает во всех отношениях. Более того, все поведенческие акты, увеличивающие вероятность успешного нанесения укуса, также увеличивают уязвимость атакующего и поэтому связаны с повышенным риском.

В драках побеждают именно те животные, которые наилучшим образом сопрягают действия нападения и действия защиты, и, несмотря на растущее возбуждение от сопротивления противника, могут своевременно и точно переключаться с одного на другое сообразно изменениям ситуации (Bekger, 1981). Но только немногие особи по своей физической и нервной конституции способны к столь точному переключению поведения в проблемной ситуации без ритуализированных сигналов-посредников (как показывают наблюдения, не более 1/4–1/2). То же самое обнаружено и в исследовании борьбы между щенками койотов (Bekoff et al., 1981).

Как только появляются эти сигналы-посредники, они резко уменьшают риск ответного укуса, даже если оба партнера производят эскалацию ритуализированной агрессии. В брачном поведении кроме увеличения риска агрессии в ответ на сближение с ухаживательными демонстрациями также существует риск ухода партнера от взаимодействия (в том числе в самый критический момент копуляции), который также уменьшается с использованием демонстраций.

Увеличение риска, «не снятого» демонстрациями, ответственно за неуспех пода-

¹ Экспрессии в отличие от тех и других не рискованны, но и безрезультатны – только возбуждают животное и противника, не разрешая конфликта и не удовлетворяя побуждений индивида.



вляющего большинства сближений самца и самки с целью копуляции (последняя не состоится или срывается сближение в целом), несмотря на высокий уровень сексуальной мотивации. Задача предшествующих демонстраций ухаживания – побудить самку принять «позу подставления» именно при приближении демонстрирующего самца (пока у того не перевесил страх перед самкой), и затем произвести соответствующие согласованные движения партнеров с минимальным риском агрессии или ухода самки во время самого спаривания. Далее «автоматизм» действий самца и самки при четкой координации каждого действия с ожидаемой реакцией партнера исправляет «сбои» и позволяет быстро завершить консумматорный акт. Высокая синхронизация действий партнера при копуляции наиболее важна в предсвокупительном поведении низших позвоночных и/или птиц (Хайнд, 1975; Halliday, 1975; Гомелюк, 1979).

Точность и согласованность действий партнеров при копуляции особенно существенна для птиц с их отсутствием наружных половых органов (кроме гусеобразных, страусов и некоторых других групп). Например, из 102 парящих приближений самца зеленушки (*Chloris chloris*) только 25 окончились успешным спариванием. В 7 случаях самка даже перешла к агрессии, уже дав самцу спуститься на спину. Адекватно реагируя на брачный сигнал, партнеры настолько синхронизируют свои двигательные реакции, что спустя некоторый период их попытки копуляции оказываются успешными даже без предварительного обмена демонстрациями, а действия самца и самки при копуляции оказываются быстрыми, согласованными и точными, при том, что сначала они неточны, с множеством «сбоев» (Хайнд, 1975).

Столь высокой синхронизации действий партнера невозможно достичь без продолжительного процесса эффективной брачной коммуникации, одним повышением уровня сексуального возбуждения обоих (а тем более только самца).

Так, в силу несоординированности копулятивных действий самца и самки мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), в период наибольшей вероятности оплодотворения внутри пары были успешными примерно 25% копуляций, тогда как вне пары с участием того же самца – только 1–5%. То же свойственно другим моногамным видам воробьиных, где внебрачные копуляции и бигамия самцов являются нормой. Это сравнение корректнее всего отражает увеличение эффективности поведенческих процессов, достигаемых за счет брачной коммуникации в процессе образования пары, так как проведено при «равных условиях». В исследованных группировках мухоловок уровень сексуальной мотивации самцов в парных и внебрачных копуляциях оказывается сопоставимым, риск сопротивления самки действиям самца во вторых существенно ниже, и тем не менее они существенно менее успешны (Ross, 1994).

Следовательно, рецептивность самок в обоих случаях одинакова, также как готовность «собственной» и «чужой» самки к копуляциям с данным самцом. Неуспех копуляции с «чужой» самкой можно приписать лишь отсутствию координирующего воздействия предшествующих актов брачной коммуникации, из-за чего согласованность копулятивных действий партнеров будет недостаточна.

Другой пример – у серых крыс взаимная координация телодвижений партнеров перед спариванием обеспечивается специфической ультразвуковой вокализацией. В эксперименте проверяли влияние «выключения» ультразвукового «щебета» на сексуальное поведение самок и самцов. В опытах регистрировали различные поведенческие реакции самок и самцов, разными способами нарушая акустическую коммуникацию между партнерами во время ссаживаний (White, Barfield, 1987):

- самок, лишенных голоса оперативным путем, подсаживали к интактным самцам;
- интактных самок подсаживали к глухим самцам;



– отсутствие голоса у самок компенсировали магнитофонной трансляцией «щебета»

При всей важности обонятельного и осязательного канала связи у крыс «выключение» ультразвуковых сигналов приводит к существенному замедлению копуляции, резкому росту частоты исследовательских действий самца и самки, магнитофонная трансляция частично восстанавливала положение (White, Barfield, 1987). То что раньше легко достигалось «автоматической» реакцией на сигналы, обоим партнерам приходится делать «вручную», что неизбежно сказывается на результате.

Далее, специальные исследования показывают, что специфические элементы с сигнальной функцией, те же демонстрации, не так уж необходимы для обеспечения предсказуемости развития событий при низком уровне или отсутствии «помех» – вполне достаточно наблюдения за ситуацией самой особи в обычном или слегка усиленном режиме. Как только интенсивность «помех» доходит до уровня, делающего собственное наблюдение за ситуацией невозможным или дающего заведомо искаженные (запоздавающие) результаты, выделение специфических элементов с сигнальной функцией становится безусловной необходимостью.

Сигналы используются в преодолении средовой нестабильности

Специальные эксперименты показывают, что ориентация на сигналы резко усиливается при увеличении «шума», нестабильности среды, в которой животному приходится ориентироваться при осуществлении некой деятельности – поиске корма, партнера, ухаживании за партнером, привлеченным на данную территорию, при изгнании захватчика и т.д. С возрастанием «шума» растет и способность особей выделять сигнальные элементы в структуре поведения партнера и ориентироваться по им, используя их именно как сигналы и иг-

норируя другие эффекты соответствующих элементов. То же относится и к сигнальным свойствам компонентов внешней среды, скажем к неким характеристикам структуры растительности в том биотопе, что обследуется животными при кормлении.

Так, скворцов (*Sturnus vulgaris*) учили искать корм под кругами разного цвета в предсказуемой и непредсказуемой среде. Предсказуемость среды определялась точностью соответствия между определенным цветом кружков и наличием/отсутствием мучных червей под ними. Кружки разного цвета постоянно перемещали друг относительно друга, так что птицы могли ориентироваться либо на цвет кружков, либо (второй вариант) на поведение других особей (*informing demonstrators*), успешное кормление которых оказывается сигналом, под какими кружками следует искать корм. Оказалось, что:

1) акты кормодобывания других особей (специфические действия, связанные с извлечением и схватыванием добычи) обладают сигнальностью лишь в нестабильной среде, когда нельзя ориентироваться на цвет кружка и

2) (что особенно важно) скворцы, в нестабильной среде ориентирующиеся на поведение других кормящихся скворцов как сигнал, добывают больше червей в единицу времени, чем кормящиеся «без сигнальной поддержки» в стабильной среде (Rafacz, Templeton, 2003).

Далее, на разных видах показана, что сигнальная ценность «обычных» телодвижений животного, также как экспрессивных реакций, связанных с общим возбуждением, возрастает с увеличением стереотипности исполнения действий и их выделенности из всего остального, несигнального поведения, а также по мере их дифференцированности между собой, если таких действий несколько. То есть «сигнальность» увеличивается прямо пропорционально приближению телодвижения или действия животного к «идеалу» видовой демонстрации, как ее понимали класси-



ческие этологи, хотя многие несомненные демонстрации сильно отклоняются от этого «идеала» в силу того же самого «за шумляющего» эффекта противодействия партнера, собственного возбуждения и т.п. (Schleidt, 1974, 1982; Golani, 1976; Moran et al., 1981; Golani, Moran, 1983).

Это верно даже для полностью неспецифических «сигналов». Так, индукция пищевой активности в террариумной группе кавказских гадюк (*Vipera kaznakovi*), отказывающихся брать корм, достигается подсадкой змеи, хорошо берущей корм. При первых проявлениях пищевой реакции «новой змеи» (поднятая голова, учащенное мелькание языка), прежде неактивные особи начали проявлять признаки пищевого поведения. Когда подсаженная змея начала поиск укушенной жертвы, все змеи в террариуме стали проявлять беспокойство и активно двигаться, когда охотившаяся змея заглаывала добычу, некоторые соседи делали явные попытки ее перехватить, а затем сами начинали охотиться и питаться. Такая стимуляция пищевой активности характерна для ямкоголовых и гадюковых змей, особенно для подвижных змей сем. *Colubridae*, а среди них более всего батрахофагам, которым свойственны резкие броски на добычу.

При передаче даже столь неспецифических сигналов наиболее существенны особенности динамической формы стимулирующих движений. Стимуляция возможна среди особей одного вида и между разными видами, имеющими однотипные движения и специфические особенности локомоции в момент охоты. Например, красноспинный полоз (*Elaphe rufodorsalis*) не реагирует на бросок и удушение лягушки зеленым питоном (*Chondropython viridis*), но его пищевое поведение может быть стимулировано охотой другого вида полозов или ужей *Natrix*. У полозов и ужей первые стадии охоты принципиально сходны, и лишь затем красноспинный полоз добычу душит и заглаживает, тогда как уж глотает живьем (Ананьева, Орлов, 1983).

Тем более это верно в случае специфических паттернов поведения, используемых именно в социальных взаимодействиях между индивидами, вроде демонстраций ухаживания и угрозы. Так, исследование критериев, по которым самка выбирает демонстрирующего самца, показывает, что в отсутствие помех нет прямой связи между изменением характеристик самцового образа, и выбором самки. Однако связь сразу появляется, стоит только в систему ввести помехи (Björklund, 2002).

Во всех случаях социальной коммуникации противодействие партнера оказывается мощным «генератором нестабильности» среды, в которой происходит выбор поведения. Рост нестабильности, неопределенности выбора «ожидаемых реакций» партнера и возможных направлений развития процесса заставляет индивидов цепляться за малейшие возможности использования сигнальных свойств в телодвижениях (звуках, запахах и т.п.) противодействующего оппонента для прогноза всех этих существеннейших параметров. Выгода от использования последних для разрешения взаимодействий определяет целенаправленное увеличение «сигнальности» в эволюционном процессе, к еще большему выделению данных элементов из остального поведения и большей дифференциации друг от друга.

Тем более что степень противодействия партнера прямо пропорциональна «давлению» на него самой особи. В соответствии с правилом стимуляции подобного подобным, последнее вызывает рост специфического возбуждения, поддерживающего эскалацию ритуализированной угрозы, ухаживания и других демонстративных форм противодействия оппоненту. Если прямые действия противника препятствуют непрерывному отслеживанию событий, так как непосредственная реакция на текущие попытки укусов (спаривания, агрессивные выпады и пр.) подавляет возможность прогнозирования следующих укусов, то его демонстрации-релизеры подавляют «фик-



сированное» осуществление действий, что делает их мало прогнозируемыми для партнера. Таким образом, взаимная неопределенность поведения обоих в неритуализированном взаимодействии ухаживания или угрозы быстро растет, требуя введения сигналов-посредников, чтобы восстановить предсказуемость.

С другой стороны, «зашумляющее» действие сопротивления партнера и/или возбуждения самой особи, по ходу взаимодействия устойчиво растет, что заставляет прибегать к элементам со все большей сигнальностью (в том числе определяет направленный переход от менее эффективных демонстраций территориального или брачного ряда к более эффективным, несмотря на сопряженное увеличение риска, см. выше). И действительно, подобные элементы всегда появляются в тех филогенетических ветвях, где в них «нуждаются» (Lorenz, 1989; Serpell, 1989; Blumstein, 2007; Фридман, в печати).

Сигналы-посредники обеспечивают строгую сопряженность сигнала и действия, о котором сигнализирует демонстрация. Благодаря последней особи оценивают серьезность намерений оппонента настолько точно, что победитель и побежденный могут построить стратегии поведения в конфликте так, чтобы минимизировать риск проявлений открытой агрессии. Например, из 541 агрессивных стычек белоголовых орланов (*Haliaeetus leucocephalus*), кормящихся на трупах лососей и защищающих корм друг от друга, лишь в 10 случаях наблюдали соприкосновение когтей с телом оппонента (Hansen, 1986, ср. с данными I. Bekker по дракам зебр и онагров).

Отсюда прямо следует, что агонистические демонстрации несут информацию о возможных действиях партнера и допустимых ответных действиях животного в отношении *данного противника*, чем снижают вероятность драки и травмы (и этот вывод делается в исследовании J. Popp, 1987a, 1987b).

То же верно в отношении всех осталь-

ных видов прямого действия и соответствующих им ритуализированных форм поведения – демонстраций: актов силового удержания самки для спаривания, с одной стороны, и брачных демонстраций, с другой, движений бегства в укрытие vs демонстраций предупреждения об опасности и пр. Эскалация ухаживания или агрессии во взаимодействиях продолжается до тех пор, пока не возникнет риск поражения, вплоть до угрозы жизни, запредельного стресса и т.п., что «выводит из строя» одного из участников, но выводит неизбежно, так что совершенствование сигнальной системы должно этот риск уменьшать настолько возможно.

Важно подчеркнуть, что только сами демонстрации снижают риск ранения при использовании ритуализированной агрессии или брачных демонстраций по сравнению с прямыми действиями агрессивного или брачного характера. Напротив, использование «турнирного оружия» в составе демонстраций никак не страхует от ранений, вопреки традиционному мнению этологов на этот счет. Другой вариант уменьшения риска – при использовании ритуализированных демонстраций ранения от смежных с ними действий силовой борьбы концентрируются на других частях тела по сравнению с ситуациями, когда демонстрации не используются – спина и загривок вместо морды и шеи (Mos et al., 1989), и поэтому менее опасны и менее болезненны для животного.

Например, ранения, нанесенные рогами, более чем обычны у самцов всех североамериканских видов оленей. Исследовали 72 дубленные и лишённые волосяного покрова шкуры разных видов: 7 самцов и одной самки лося (*Alces alces*), 15 самцов вапити (*Cervus elaphus canadensis*), 20 самцов и 5 самок белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*) и 9 самцов чернохвостого оленя (*O. hemionus*). В большинстве случаев возраст обладателей шкур был известен и колебался в пределах 6 месяцев – 10,5 лет. На всех шкурах найдены раз-



нообразные повреждения – следы шрамов от ранений, нанесенных сучьями, пулями и рогами во время брачных турниров, причем последние часто доминировали (Geist, 1986).

Шрамы от рогов противников найдены у 83% из 55 самцов оленей в возрасте более 1,5 лет. Шрамов вообще не найдено только у 7 годовалых самцов белохвостых оленей и у 1 из 4 годовалых самцов вапити. Следы ранений рогами обнаружены и у самок: они не были найдены только у одной самки лося. Большинство шрамов было расположено на бедрах и шее (75%), остальные на груди и передних конечностях, в том числе и у самок, так что они прямо связаны с турнирами. Число шрамов на теле животного варьировало от 0 до 225 у самцов, от 0 до 18 у самок, длина 20% шрамов превышала 10 см, самый длинный шрам у самца вапити составлял 42 см (Geist, 1986).

Оценки травмирования, приведенные V. Geist (1986), были занижены ввиду отсутствия участков шкуры с головы. Соответственно, больше нельзя утверждать, что турнирные бои самцов – это безвредный ритуал, тем более что стратегия отказа от боев заведомо слабейшего самца встречается редко (Bartos et al., 1987). Единственное объяснение этому – в отличие от демонстраций, обладающих сигнальной функцией, турнирное оружие вроде рогов, выростов и т.п. – такой же способ воздействия на оппонента, как удар и укусы, только более «точный» и точный, поэтому оно не сдерживает агрессивную мотивацию, не переплавляет ее в ритуал.

Следовательно, сигналы передают информацию о «нерискованных» траекториях развития поведения участников конфликта, с учетом «предписанных системой» возможностей развития данного «конфликта интересов» вообще и жесткости сопротивления конкретного противника в частности. Материальные носители сигналов – акустические, визуальные, запаховые и т.п. демонстрации, воспроизводимые индивидами в соответствующих ситуациях

процесса, – переносят эту информацию в ходе коммуникативного акта. Последний включает демонстрацию животного, ответную демонстрацию оппонента и выбор следующей демонстрации, которая, с одной стороны, преемственно следует модели поведения, уже реализованной в прошлых актах, с другой – корректирует модель с учетом демонстрации партнера (рис. 2).

Соответственно, системы ритуализованных сигналов-посредников специально развиваются для «обслуживания» соответствующих взаимодействий, для осуществления бесперебойного приема-передачи специфических «порций» информации в специфических проблемных ситуациях конфликта, которые индивиды вынуждены разрешать через выбор следующих демонстраций, продолжающих прежний процесс и еще на один этап приближающих его к «наиболее выгодному» исходу.

Каждый сигнал агонистического, территориального, или брачного ряда передает информацию об *оптимальной (или необходимой) пропорции действий нападения и защиты*, в которой противоположные элементы должны одновременно присутствовать в следующем поведенческом акте животного, чтобы можно было воздействовать на противника с наибольшей силой и одновременно минимизировать риск для себя. Необходимость определенного сочетания противоположных действий нападения и бегства для устойчивого перевеса над противником в следующем моменте процесса по смыслу соответствует необходимости бойцу в рукопашном бою одновременно действовать щитом и мечом (когда уже не действует копьё – аналог релизерного эффекта демонстраций).

Ритуализированные демонстрации угрозы, подчинения, ухаживания как бы символизируют то «оптимальное сочетание» противоположных действий в активности следующего шага процесса, которое позволяет его участникам «устойчиво двигаться вперед», при том, что один получает все больший перевес над другим

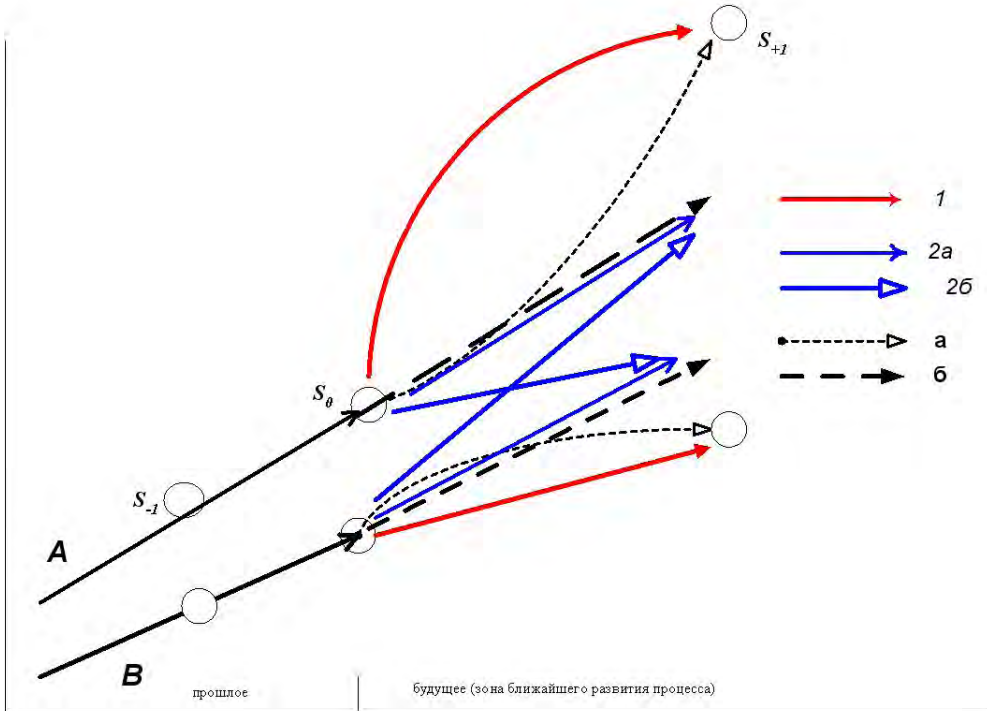


Рис. 2. Структура «элементарного акта» коммуникации в процессе взаимодействия: сигнал → ответ → следующий сигнал, скорректированный по сигнальной информации от партнера (S_{-1} , S_0 , S_{+1}).

Обозначения. Сплошные линии – развитие демонстративного поведения участников, уже реализованное в прошлом, t_0 – момент выбора поведения для следующего этапа взаимодействия, пунктир – возможные траектории развития поведения участников в зоне ближайшего развития процесса, в зависимости от учета (а) и неучета (б) сигнальной информации. Разрыв между а и б – приращение эффективности, связанное с выделением в поведенческой системе специализированных элементов с сигнальной функцией – демонстраций. Красные стрелки (1) – выбор действий на основании сигнальной информации, синие – выбор действий на основании несигнальных факторов: «давления» собственной мотивации изнутри (2а), побуждающее разворачивать более эффективные демонстрации или стимуляция от партнера извне, подавляющая это разворачивание (2б). Видно, что выбор действий на основе сигнальной информации обеспечивает большее приращение эффективности демонстрирования по сравнению с партнером, чем собственные усилия особи по «давлению» на него. Прочие обозначения см. рис. 1. I. Разрыв между противниками продолжает увеличиваться, шансы проигрывающей особи победить только уменьшаются. II. Проигрывающая особь успешно сокращает разрыв и может стать победителем за счет большей эффективности использования сигнальной информации, хотя явно уступает в «мощности воздействия» на оппонента.

Fig. 2. The «elementary communication act» in structure of interaction process (signal → response → next signal, correcting on the base of information received opponents' behavior (S_{-1} , S_0 , S_{+1})).

Designations. Lines A–B – trajectories of behavioural changes in both opponents. The solid lines – past time of interaction, the dotted lines – the future, in which is possible to change the different trajectories of development the own behavior. a – the trajectories, connected with choosing next demonstrations on the base of signals' information (+ red arrows, 1), б – the trajectories, connected with choosing next demonstrations through fore of owns motivation level (2a) or under pressure of stimulation from opponent (2б). I. The gap in behavior development between participants will increase further, the losing animal is quite out of the running. II. The losing animal reduce this gap successfully at the expense of effective using of signal information (more effectively as their opponent). In this case their chances to win increase despite lesser «power of influence» upon the opponent. Other designations see Fig. 1.



и в конце концов выигрывает. Тогда коммуникация определяется как направленный обмен демонстрациями (специфическими элементами поведения, предположительно выполняющими сигнальную функцию), организованный в соответствии с определенной схемой или планом и опосредующий собственно обмен действиями и контрдействиями между участниками. Неспецифические элементы поведения (прямые действия плюс экспрессивные реакции) рассматриваются как противоположные специфическим и специализированным элементам – демонстрациям: они не «оформлены», направлены на непосредственное удовлетворение побуждений животного, а не на сигнализирование о ситуации или о состоянии демонстратора. Наконец, в своем наиболее развитом виде демонстрации всегда отделены от прямых действий и экспрессивных реакций тонкой, но четко проводимой гранью, специально «подчеркиваемой» участниками процесса, как бы ни были неспецифические элементы сходны с демонстрацией внешне (Карасева, Готфрид, 1983; Peters, Evans, 2003a, 2003b; Фридман, в печати).

Как и в вышеприведенном примере, разные демонстрации ряда сопряжены с разными действиями в отношении партнера, что позволяет прогнозировать изменение риска по «неопасным» элементам ритуализированного поведения, а не по прямым действиям, существенно более рискованным для реципиента.

Ряд опытов с подстановкой чучел и/или зеркал к птицам, готовым защищать территорию или ухаживать за партнером, показывает, что направленное развитие взаимодействия по рисунку 1 и его успешное завершение требуют поддержания некоей «нужной пропорции» между ритуализированной и открытой агрессией, между ритуализированным ухаживанием и прямыми попытками спаривания и пр. Это оптимальное соотношение ритуализированных форм поведения и неритуализированных вариантов той же активности

направленно меняется по мере эскалации ритуализированного ухаживания или угрозы, в процессе перебора партнерами демонстраций агонистического или брачного ряда от менее эффективных ко все более эффективным. Внешне это проявляется в том, что преобладание ритуализированных демонстраций над неритуализированными формами той же активности устойчиво растет по некоей предсказуемой траектории, задающей направление развития процесса. Подстановка чучела, неспособного прогнозировать поведение партнера и отвечать на его демонстрации в соответствии с «общим прогнозом» траектории развития процесса (рис. 1), вызывает неустрашимый сбой демонстрирования самой особи, что, в конце концов, делает взаимодействие с чучелом полностью безуспешным¹.

Так, речным крачкам (*Sterna hirundo*) в период насиживания подставляли чучела в разных положениях, имитирующих разные демонстративные позы из числа используемых в территориальных конфликтах – от наиболее агрессивных до выражающих подчинение. Подстановка чучела с низким положением головы вызывает не агрессивные проявления, а страх. После подстановки хозяин территории был встревожен, о чем свидетельствует долгое зависание над гнездом, и сразу взлетел после первой посадки. С каждой следующей посадкой время пребывания на гнезде увеличива-

¹ Безуспешным, конечно, с точки зрения внешнего наблюдателя; подобное завершение наблюдается также в «естественных» взаимодействиях между особями, и тогда оно также говорит о полной безрезультатности процесса. Птицы или разлетаются, теряя друг к другу интерес (нулевой исход взаимодействия), или бросаются друг на друга и ожесточенно клюют до полного изнеможения (отрицательный исход). См. описание исходов «дуэлей кивания» между самцами тетеревов на току (Лысенко, 1987) или исходов конфликтов между большими пестрыми дятлами, охраняющими одиночные территории в осенне-зимний период (Фридман, 1995, 1998).



лось, и на 61-й минуте тревожная реакция на чучело исчезла совсем.

Если чучело с низким положением головы вызывает тревогу и страх приближения, то чучело в «позе зависания» вызывает нападение при установке прямо на гнездо и тревогу – при установке на высоте 30 см над гнездом. Такой конфликт между страхом и агрессией разрешается неритуализованной атакой на чучело. Интенсивность клевков увеличивается с каждой следующей посадкой на гнездо. На 50-й минуте хозяин территории прочно занимал гнездо и, находясь в нем, непрерывно клевал «противника». По истечении 68 мин. агрессия по отношению к чучелу резко ослабевает, чтобы снова повториться на 105-й минуте и совсем закончиться к 180-й (Стойловский, Стоянов, 1983).

Следовательно, «демонстрируемые» чучелом позы есть сигнал, вызывающий специфический двигательный ответ владельца территории, соответствующий его ответу на тот же сигнал в «нормальных» столкновениях с конспецификами. Важно подчеркнуть, что при подстановке чучела фиксировали двигательный, но не демонстративный ответ на сигнал. Для последнего у речных крачек требуются адекватные демонстрации «антагониста», который должен не только демонстрировать, но и отвечать на демонстрации, то есть быть вовлеченным в обмен сигналами.

Подобная реакция хорошо моделируется подстановкой зеркала к гнезду владельца территории: в этом случае птица продлевает всю последовательность поз, отвечающих увеличению уровня агрессивной мотивации. Происходит строгое чередование поз, каждая из которых сопровождается определенной порцией клевков и нападений; дойдя до высшей точки, этот перебор заканчивается дракой. Агрессивные «столкновения» с зеркалом идут до полного изнеможения птицы: крачка ложится рядом со своим отражением, широко раскинув крылья. В начале эксперимента тревожные крики звучат очень громко, в

конце затихают и переходят в хрипенье (Стойловский, Стоянов, 1983).

Характерно, что в отличие от обмена демонстрациями в территориальных конфликтах, аналогичные элементы ритуализованной (и неритуализованной агрессии), адресованные чучелам, никогда не сопрягались друг с другом с той же точностью, что в реальном взаимодействии, и были предельно рассогласованы между собой. У одних птиц и в одной части экспериментов абсолютно преобладали первые, у других и в другой части опытов – вторые, тогда как в «настоящих» конфликтах за территорию соотношение ритуализированной и неритуализированной агрессии определяется характером демонстраций, адресованных оппоненту на соответствующем временном интервале, а не индивидуальностью животного или обстоятельствами данного конкретного случая.

То есть опыты с чучелом и зеркалом показывают важность поддержания некой оптимальной пропорции между демонстрацией и действием на всем протяжении процесса, при неспособности индивидов поддерживать ее самостоятельно, *без обратной связи в виде ответных демонстраций* партнера. Самые действенные релизеры эффективны только тогда, когда специфический эффект ключевых раздражителей согласуется с информацией, переданной через специфические характеристики форм демонстраций животного, и неэффективны, если действие стимула «расходится» с содержанием сигнала, поданного той же демонстрацией, через которую производится стимуляция. Неудача «коммуникации» с чучелом и успех – с отражением в зеркале определяется именно рассогласованием между ритуализованным и неритуализованным компонентами сообщения.

Так, изучение «обманных» сигналов статуса больших синиц (*Parus major*) в Швеции (как известно, это ширина черной полосы на брюхе птицы, Järvi, Bakken, 1984) показало, что релизерное воздействие самой полосы – лишь одна из состав-



ляющих образа сигнала, причем не самая значимая. Благодаря экспериментальному изменению ширины полосы сигналы статуса оказывались «обманными»: широкая черная полоса искусственно создавалась у подчиненных птиц, не способных эффективно угрожать оппоненту и, наоборот, полосу искусственно заужали у доминантов, угрожающих самыми эффективными демонстрациями.

90 зимующих синиц были пойманы и распределены в четыре группы по ширине брюшной полосы (две с широкой и две с узкой полосой). Анализировали уровень активности и успех участия в агрессивных стычках низкоранговых особей с узкой полосой, подвергнутых следующим манипуляциям: 1) узкая полоса подчиненной особи перекрашена в широкую, 2) подчиненная особь получает инъекцию тестостерона, и уровень агрессивности увеличивается без каких-либо изменений окраски, 3) подчиненной особи инъецировали тестостерон, и окраской расширяли брюшную полосу, 4) птиц оставляли интактными.

Затем во всех четырех группах фиксировали поведенческие изменения во время стычек с теми же подчиненными и с доминантными особями. В трех группах из четырех агонистическое поведение не изменилось, включая группу инъецированных птиц без изменений брюшной полосы. Только в группе № 3 (инъецированные, с искусственно расширенной полосой) агонистические взаимодействия достоверно чаще переходят в драку. Частота агрессии подчиненных птиц при этом не меняется, хотя их увеличенная полоса вызывает дополнительные атаки со стороны доминантов (Järvi et al., 1987). Аналогичные атаки на подчиненных птиц с искусственно увеличенным черным галстуком – сигналом статуса – предпринимают самцы домовых воробьев (*Passer domesticus*). Настоящие доминанты «терпят» агрессию, реагируют на нее увеличением стереотипности демонстрирования, большей точностью и устойчивостью переходов от менее эффективных

демонстраций к более эффективным, даже в ответ на немногочисленные демонстрации оппонента, теряющиеся в открытой агрессии, почему и выигрывают конфликт. Подчиненные особи с увеличенным «галстуком» отвечают такой же открытой агрессией, демонстрирование у них практически исчезает, после чего они проигрывают конфликт (Møller, 1987, 1988).

Это доказывает необходимость обратной связи именно от демонстраций партнера (не от поведения вообще) для успешного развития взаимодействия в целом. Просто реакций на стимулы здесь недостаточно: выбор ответной демонстрации после демонстрации партнера должен продолжить прежнюю траекторию развития взаимодействия, как она сложилась в прошлых актах обмена сигналами у обоих.

Ведь взаимодействие в целом завершается успешно только тогда, когда демонстрации особей «не сходят» с траектории рисунка 1, какой бы остроты и накала не достигла борьба противостоящих индивидов. Для этого обе особи должны «уметь» прогнозировать траекторию развития процесса в будущее на основании информации прошлых сигналов. Во-вторых, опыты с подстановкой зеркала (или чучела в угрожающей позе) показывают, что взаимодействие «движется» к биологически осмысленному результату именно управляющими воздействиями птиц друг на друга, а не изменением мотивации обоих в ходе взаимного возбуждения, «саморазогревания» и т.п. эндогенных процессов.

Опыты с чучелами показывают, что не-сигнальные факторы развития взаимодействия – «давление» изменений мотивации внутри и «давление» стимуляции извне – сами по себе ведут только к дезорганизации общения. Чтобы они направленно «вели» взаимодействие по предсказуемой траектории к биологически осмысленному результату, эффекты обоих «давлений» в каждом отдельном акте взаимодействия должны корректироваться сигнальным эффектом демонстраций. Противоположные



им несигнальные эффекты демонстраций выражаются в «принуждении» к выбору определенных ответов (обычно двигательных, неритуализованных, но иногда и демонстраций) в ответ на соответствующее «давление» стимула.

Так, исследованный нами репертуар агонистических реакций большого пестрого дятла (Фридман, 1993, 1995, 1998, 2006) по контексту появления распадается на демонстрации угрозы, позы подчинения и амбивалентные сигналы. В ходе исследования был уточнен состав репертуара территориальных демонстраций этого вида, выделено восемь дискретных элементов – демонстраций, обладающих специфическим эффектом воздействия на партнера. Кроме того, выделено шесть «эмоциональных» сигналов, выражающих высокий уровень общего возбуждения (как правило, связанный с длительной безуспешностью взаимодействия), и показывающих специфического воздействия на оппонента. Первые передают противнику информацию о возможных действиях по отношению к оппоненту, эффективных программах поведения, позволяющих разрешить «конфликт интересов» положительным исходом. Вторые – неспецифические «выключатели» процесса общения: появляются при устойчивом неуспехе обмена сигналами и ведут к неэффективности сигналов первой группы.

Было показано, что сигнальная система *D. major* в контексте охраны территории носит смешанный характер: одно и то же предъявление сигнала в функциональном отношении является одновременно предъявлением сигнала, т.е. информированием, и воздействием на оппонента знаковым стимулом (вызывающим направленные и специфические изменения в поведении противника, которые канализуют последующий выбор сигналов). Каждый из 8 территориальных сигналов *D. major* при коммуникации в территориальных конфликтах может функционировать а) как знак, передающий информацию о возможностях

решения конфликта, или же б) как стимул – знаковый (релизер), специфический или неспецифический (Фридман, 1998, 1999, 2006). Выбор режима функционирования территориальных демонстраций в конкретном взаимодействии, как знаков, или как стимулов, не определяется самой особью, а устанавливается «автоматически» как функция параметров «социальной плотности» в сообществе животных, куда входят также и участники данного взаимодействия (Фридман, 1995, 1998). По-видимому, такого рода «двойственность» сигнальных систем (демонстрация – одновременно сигнал и стимул) является универсальной для других видов птиц, вероятно также и для всех позвоночных (подтверждения см. Peters, Evans, 2003b, 2007; Ord, Evans, 2003; Evans, Evans, 2007).

Соответственно, сигнальный эффект демонстраций, который был обоснован выше, есть корректировка прежней модели поведения на основании сигнальной информации. Последняя, отличаясь адекватностью и точностью выбора, приводит поведение «следующего шага» процесса в максимальное соответствие с наиболее вероятным следующим выбором поведения партнера. Эта корректировка происходит естественным образом при помощи тех же демонстраций. Последние в таком случае получают «двойное действие»: они обладают одновременно и релизерным эффектом воздействия на партнера (отражающим мотивационное состояние особей в связи с ситуацией) и «сигнальным значением» (отражающим специфику самой ситуации и приемлемые системой способы ее разрешения через определенные выборы следующих демонстраций).

Поэтому при коммуникации постоянно проигрывают особи, которые в ответ на демонстрации партнера предпочитают не «увеличивать ставку», не переходить к более эффективным сигналам, опережая в таком переходе противника, или *не демонстрировать, а действовать*. Особенно те, что отвечают нападением или отступлени-



ем на *демонстрации угрозы*, вместо демонстраций того же рода (обычно следующих по эффективности в сигнальном ряду). Или которые в ответ на брачные демонстрации пытаются непосредственно сблизиться с самкой, силой удержать ее и копулировать вместо обмена брачными сигналами, который и создает возможность более тесного сближения и телесного контакта партнеров (Diamond, 1981; Иваницкий, 1982; Kikkawa, 1987; Neat, Huntingford, 1997; Neat, 1998; Neat et al., 1998).

Эта реакция прямым *действием* в ответ на *сигнал* лишь на первый взгляд кажется естественной и оправданной. Запуск реакции легко объясним на основе действующей причины – побуждения, вызванного «давлением» соответствующих демонстраций партнера, в том числе и сигнальным. В таком случае действие выглядит непосредственной реакцией на возможности, «объявленные» сигналом. Однако это лишь потенциальные возможности совершения соответствующих действий, они еще только будут созданы в процессе организованного обмена демонстрациями. Сам факт успешной агрессии в отношении захватчика (он изгнан и не возвращается), эффективного удержания самки и спаривания с ней – всегда результат предшествующей эффективной коммуникации.

Закономерности выделения коммуникативной системы во взаимодействиях

На основании вышесказанного можно очертить разные аспекты эволюционной необходимости, по которой появление специализированных сигналов-посредников во взаимодействиях индивидов оказывается глубоко закономерно, также как следующая за ним эволюция систем сигнализации видов от дифференцированных форм стимуляции партнера к специализированному «языку», знаки которого переносят информацию идеального характера. То есть условием эффективности коммуникации

является точное соответствие «между поведением и идеей»¹, между демонстрацией и действием партнера, прогнозируемым на основании демонстрации, с предсказуемым изменением соответствия по ходу процесса, по мере предсказуемого же перехода к следующим демонстрациям ряда. Дифференцированные демонстрации угрозы, ухаживания, предупреждения об опасности и т.п., связанные с одним из мотивационных градиентов каждая, образуют как бы «сигнальную прослойку» между дифференцированными действиями партнеров «против» друг друга. Благодаря этому прямые действия партнеров в отношении друг друга, агрессивные, сексуальные или иные, делаются узнаваемыми, типизируемыми и предсказуемыми по «сопровождающим» их демонстрациям, они как бы «одеваются в боксерские перчатки» и становятся менее рискованными по сравнению с ситуацией, когда в однотипных взаимодействиях опосредующих демонстраций нет.

Последняя ситуация («отсутствие коммуникации») встречается достаточно часто. Далеко не все типы взаимодействий между индивидами опосредованы организованным обменом демонстрациями, часто действия и контрдействия животных в отношении друг друга проявляются напрямую, а не опосредуются демонстрациями, или направленный обмен демонстрациями по вышеописанной схеме не происходит, срывается.

¹ «Согласие между поведением и идеей» – это определение ритуального танца и смысла той коммуникации, которая осуществляется через обмен взаимно скоординированными ритуальными позами и телодвижениями партнеров (Зигфрид, 1995). Изоморфизм коммуникации в человеческом танце и коммуникации через обмен специфическими комплексами телодвижений (сочетаниями звуков, следовых меток и пр.) в специфических ситуациях общения животных друг с другом или взаимодействия с внешним объектом (нахождение корма, приближение хищника) утверждал еще К. Лоренц (Lorenz, 1952).



«Взаимодействия без коммуникации» эффективны в том смысле, что приводят к успешному спариванию половых партнеров, агрессивному доминированию сильной особи над слабой, к удалению захватчиков с участка и т.п. значимым исходам взаимодействия совершенно также, как в случае коммуникации. Но участие в них для животного – просто самоубийство: обмен действиями в отношении друг друга без «смягчающего эффекта» сигналов-посредников (точнее сказать, просто демонстраций, чтобы не утверждать «сигнальность» таких элементов заранее), ведет к опасным ранениям и/или к развитию запредельного стресса, несовместимого с жизнью.

Таковы, например, взаимодействия у мелких австралийских сумчатых рода *Antechinus* (сумчатые мыши). Это мелкие плотоядные с интенсивным энергообменом, для которых типично сезонное, очень резкое повышение агрессивности, никак не опосредованной ритуализированными демонстрациями, со столь же резкой и быстро развивающейся патологической стресс-реакцией. Для изученных представителей рода характерны синхронно протекающие циклы жизнедеятельности. Самки приносят потомство австралийской весной, в конце сентября. Детеныши становятся самостоятельными в январе следующего года, но остаются с матерью до мая. Затем молодые расселяются, и зимой, в августе, начинается следующий репродуктивный цикл (Bradley et al., 1980; McDonald et al., 1981, 1986).

Поведение самцов совершенно неритуализированно – ни агрессивное, ни сексуальное, и физиологический механизм стресса активируется сразу одновременно с сезонной активацией гонад. Тестостерон стимулирует агрессивность самцов; проникая на участки самок, они вступают в жесткие схватки друг с другом. Ухаживание за самками также отсутствует полностью (в смысле, нет обмена демонстрациями или иными ритуализированными реакциями,

опосредующими взаимное сближение партнеров, только непосредственные попытки спаривания). У *A. swainsoni* спаривание включает элементы агрессии со стороны самца и может продолжаться до шести часов.

Высокий уровень тестостерона подавляет синтез транскортина в печени. Высокая агрессивность (о чем говорят многочисленные ранения) выступает в качестве стресс-стимула. В сочетании с низкой связывающей емкостью крови она ведет к резкому росту концентрации в крови самцов свободного кортизола (Bradley et al., 1980; McDonald et al., 1981, 1986).

В течение двух-трех недель репродуктивного сезона *все самцы погибают*, не достигнув годовалого возраста. У погибших фиксируются типичные физиологические проявления дистресса: десятикратное увеличение концентрации свободных глюкокортикоидов в плазме крови, подавление клеточного и гуморального иммунитета. Вследствие этого обильны геморрагические пятна на стенках кишечника, язвы двенадцатиперстной кишки, некрозы печени бактериальной природы, паразитарные инфекции, приводящие к гибели самцов в течение короткого времени. Самки живут существенно дольше, и после месяца беременности рожают детенышей.

Если самцов отловить вне сезона размножения и держать в изоляции друг от друга, они, как и самки, живут около двух лет. Гибель агрессивных самцов *Antechinus* снижает внутривидовую конкуренцию, увеличивает выживаемость молодняка и одновременно специализирует молодых к высокой агрессивности и воспроизводству «короткой» жизненной стратегии (Bradley et al., 1980; McDonald et al., 1981, 1986).

Аналогичное отсутствие коммуникации зафиксировано во взаимодействиях сибирского бурундука (*Eutamias sibiricus*). В отличие от других (американских) видов бурундуков демонстрации угрозы здесь никогда не предшествуют нападению, которое следует без предупреждения и само по



себе служит сигналом для атакуемой особи. Единственное предупреждение, которое владелец территории посылает «чужаку», это то, что он замирает на несколько секунд перед броском, давая возможность нарушителю отбежать на некоторое расстояние (из акцентирования этого замирания и ритуализации акцентирующих движений развиваются демонстрации угрозы американских видов). И то, «предупреждение» действует только летом: осенью, при расселении молодняка, взрослые зверьки нападают молниеносно и наносят «чужаку» серьезные травмы укусом в затылок, вплоть до смертельных (Смирин, 1976, цит. по Громов, 2008).

Такие формы социального поведения, как скучивание и взаимные чистки (аллогрумминг) у азиатского бурундука практически не встречаются, особенно во взаимодействиях взрослых. Скучивание отличается только у самок с детенышами и у молодых до распада выводков. При скучивании молодые зверьки не подлезают под партнера и не укладываются на него сверху, а лишь касаются боками, когда сидят рядом. В игровом поведении молодых в первые дни после выхода из гнезда отмечаются борьба и преследование, затем почти единственной формой взаимодействия становится имитация спаривания; с началом расселения молодняка в репертуаре молодых остается только агрессия (Смирин, 1976, цит. по Громов, 2008).

Сходным образом организованы взаимодействия самца и самки тритона *Tylotriton andersoni*. У этого вида нет полового диморфизма, отсутствует сколько-нибудь видимая реакция самца на движения самки, он не демонстрирует перед ней, а ее просто «берет» (Utsunomiya, Matsui, 2002).

Насильственные копуляции речных уток – пример взаимодействий некоммуникативного характера, которые тем не менее входят обязательной составной частью в социальную жизнь соответствующих видов. Между самкой и самцом в паре происходят нормальные копуляции, которым

предшествует обычный обмен видоспецифическими демонстрациями ухаживания, опосредующими сближение партнеров, который и позволяет им на определенном этапе развития отношений координировано копулировать с частотой и эффективностью, достаточной для успешного оплодотворения. Помимо этого, самцы из пар и холостые самцы всегда совершают насильственные копуляции с самками соседних пар в присутствии их партнеров, которые не сопровождаются демонстрациями до и после события (Johsgard, 1965).

В вольерной группе из 8 пар чирков-свистунков (*Anas crecca*) насильственные копуляции всегда происходили с самками, уже готовыми к яйцекладке или приступившими к ней. Самое интересное – партнер самки, принуждаемой к копуляции, стремился держаться в непосредственной близости от нее и самца-преследователя, но никогда не нападал на последнего раньше, чем тот начнет садку (McKeeny, Stolen, 1982).

Причина неспособности дать отпор «насилынику» – именно в отсутствии специфических сигналов-посредников для разрешения «конфликта интересов» двух самцов – «насилыника» и партнера – именно в этом специфическом контексте поздних этапов ухаживания, когда оно завершается, и утки переходят к яйцекладке. Если бы самцы преследовали «чужих» самок с демонстрациями или выбирали находящихся на более раннем этапе ухаживания, несомненно, выработались бы ответные сигналы, позволяющие самцам конкурировать за внимание таких самок.

Здесь же неспособность дать отпор сохраняется, хотя насильственные копуляции явно причиняют ущерб воспроизводству группы. У 7 из 8 наблюдавшихся самок свистунка зафиксировано от 2 до 15 насильственных копуляций. 2 самки погибли от травм и стресса, только 3 отложили яйца, полностью не закончила кладку ни одна (McKeeny, Stolen, 1982).

Иными словами, вышеописанные взаимодействия **некоммуникативного**



характера результативны не менее, чем однотипные с ними процессы коммуникации, в смысле, направленные к тому же биологическому результату – спариванию с самкой, изгнанию противника с территории и пр. Отличие от коммуникации в том, что взаимодействия без обмена демонстрациями травматичны для всех участников, они создают запредельный стресс, чреватый психическим истощением и гибелью животного, а результаты неустойчивы и неспецифичны.

Поэтому коммуникация определяется как взаимодействие, вызванное конкуренцией за социальный ресурс, в котором индивиды используют некий общий набор демонстраций для «обозначения» дифференцированных ситуаций процесса и одновременно возможностей разрешения «конфликта интересов», породившего взаимодействие, в том числе данную ситуацию. Взаимодействие без коммуникации – просто смертоубийство: здесь биологически адекватный результат достигается ценой исключительно сильного травмирования самих особей, и коммуникация развивается, чтобы его прекратить.

Тогда понятна биологическая роль демонстраций – посредников, исходно снимающих этот стресс, и поэтому быстро оказывающихся признаком уровня стресса, а немного погодя (в эволюционных масштабах времени) – сигналом, маркирующим стрессирующую ситуацию конфликта. Разные типы сигналов при этом маркируют разные категории ситуаций, последовательно складывающиеся по ходу взаимодействия.

Это *первый аспект необходимости* появления специфических сигналов – посредников: снятие стресса, вызванного истощающим воздействием «конфликта интересов», который неразрешим прямым действием животных в отношении друг друга, без обмена демонстрациями, «снимающего» конфликт и «откладывающего» его разрешение на потом. Простой анализ показывает, что для разрешения таких кон-

фликтов необходима «прокладка» между прямыми действиями в виде сопровождающих их демонстраций. Просто потому, что без информации последних индивид не способен выбрать одно из альтернативных действий, связанных с противоположными побуждениями, формирующих данный конфликт. То есть не может действовать в данной ситуации вообще, как буриданов осел между двумя противоположными побуждениями внутри; демонстрации же сигнализируют, какое из них «предпочтеть» и «как выразить» вовне, благодаря чему соответствующий ступор снимается.

Элементарный анализ показывает: когда втянутость индивидов в проблемную ситуацию вовне вызывает мотивационный конфликт, то он *в принципе неразрешим* без введения системы сигналов-посредников, информирующих животное о возможности и эффективности выбора определенных моделей поведения, соответствующих ситуации. Такие сигналы *лишь образуются* комбинированием выразительных движений животного, определенное сочетание которых выражает определенные состояния и намерения в связи с конфликтом, подобно пантомиме. Но, функционируя как сигналы-посредники, информирующие «всех» заинтересованных особей о выборе специфических моделей поведения в специфических проблемных ситуациях взаимодействия, эти самые комплексы действий уже «относятся» не к тому индивиду, движениями которого нужные демонстрации воспроизводятся в нужные моменты процесса. Они «относятся» к виду в целом и к видоспецифической социальной организации, в которой обмен соответствующими структурами поведения поддерживает и обсуживает информационный обмен. Отдельные особи только «пользуются» сигнальной информацией, воспроизводя соответствующие формы сигналов в нужные моменты процесса, как бы берут видовые сигналы в лизинг.

Схема рассуждения заимствована у Р. Докинза (1993), но логика анализа прямо



противоположна. Я хочу показать необходимость появления групповых адаптаций (в частности, общих сигналов, «честно» ретранслирующих «позиционную информацию» всем участникам взаимодействия) в системе, основанной на свободной конкуренции «всех со всеми», для того чтобы поведение каждого участника – эгоистического индивида – было закономерным и предсказуемым для всех, в том числе для него самого.

В этих условиях «честно» передавать информацию так же выгодно, как и получать ее, ведь переданная информация делает поведение партнера более предсказуемым в той же степени, как полученная информация закономерным образом трансформирует поведение самого животного, а, значит, делает его более предсказуемым для партнеров. И не только для непосредственных участников взаимодействия, но для всех потенциальных участников (актуальных зрителей) коммуникации очевидны выгоды от возможности прогнозировать поведение партнеров, не утруждая себя дополнительным отслеживанием ситуации внутри сообщества, лишь на основании сигналов.

Действительно, сигнал угрозы, ухаживания, предупреждения об опасности, выраженный соответствующей демонстрацией, влияет существенно сильнее, чем прямое действие агрессивного/сексуального характера, или прямое наблюдение хищника, разворачивающегося для атаки, сильнее модифицирует поведение реципиента, с большим последствием и т.п. Большие синицы, услышавшие сигнал тревоги, возобновляют кормежку *позже*, чем увидевшие хищника непосредственно. В полевом эксперименте использовали пары синиц (ранее незнакомых друг с другом), одна из которых видела хищника, а другая реагировала на тревожные крики первой особи (Lind et al., 2005).

Дальше, представим себе животных – «эгоистических индивидов» – поставленных в условия острой конкуренции

за территорию или партнера ввиду необходимости максимизировать итоговую приспособленность. Морских львов на лежбище, тетеревов на току, трупиалов, распределяющих территории и пытающихся максимально расширить собственный участок, чтобы сконцентрировать на нем больше самок и т.п.

Рассуждая «от имени индивида» в первом лице, моя готовность ко включению в структуру группировки требует решения проблемы, какое место в составе группы именно мне необходимо занять, с какой именно особью вступить в конкуренцию, какой стратегии поведения здесь придерживаться, чтобы баланс платы и выигрыша свести с максимальным плюсом. И тут встает неразрешимое противоречие, связанное с невозможностью выбора из двух взаимно-несовместимых стратегий, которые на психологическом уровне «одинаково хорошо обоснованы» побуждениями, вызванными ситуацией.

С одной стороны, если потенциальный противник уверенно вторгся на мою территорию, сразу же начал ее рекламировать, если его участок в центре колонии или им собран максимальный гарем, то прямой смысл противодействовать ему по максимуму, чтобы оспорить монополизированный им «лучший» ресурс. Всем своим «победительным» поведением (вроде «комплекса главного самца» у песчанок *Rhombomys opimus* (Громов, 2008)) они показывают, что именно «их» стратегия поведения наиболее эффективна. Поэтому на первый взгляд, чтобы «мне» победить в конкуренции, «моя» собственная стратегия должна ее превзойти по «наступательности».

Поддавшись таким побуждениям «противостоять и взять верх», индивид должен выбрать самую агрессивную и конкурентную стратегию поведения из диапазона вообще возможных в данной ситуации. Последний градуируется по шкале «максимальное давление на противника, подчинение противника своим собственным амбициям ↔ максимальная



«уступчивость» амбициям противника, подчинение им собственного поведения». То есть появление «мощного» противника побуждает индивида осуществить максимальное давление на него и реализовывать наибольшую мощность поведения, какую только он способен развить.

С другой стороны, тот же чувственный опыт столкновения с «мощным противником» в тот же самый момент побуждает животное к действиям прямо противоположного рода: именно, уступить, подчиниться и сдаться. Если оппонент так уверенно действует и/или владеет столь ценным ресурсом (большой гарем, центральная территория и т.п.), он более чем способен защитить его от покушений, аналогичных моим собственным и уверенно побеждает противников, аналогичных мне (так могло бы рассуждать животное, если бы соответствующие побуждения у него отображались в мыслях).

Переключение внимания на эти причины требует противоположного вывода – «надо минимизировать риск неизбежного поражения и сразу занять подчиненное положение относительно поведения другой особи, чтобы не испытывать судьбу». Из чувственного опыта животного этот «вывод» следует с той же определенностью, что и противоположное «решение» активно оспаривать соответствующий вожаемый ресурс. Поэтому индивидам, попавшим в проблемную ситуацию вроде вышеописанной, действием только на основании своих собственных побуждений *никогда не удастся* разрешить данный конфликт. Поскольку побуждения противоположны и взаимно несовместимы, то наблюдение животного ведет к двойственным выводам.

Необходима информация извне, устраняющая эту двойственность и показывающая, какая именно пропорция «наступательной» и «уступательной» компонент должна быть смешана в стратегии конкретной особи, чтобы с наибольшей вероятностью взять верх в данном взаимодействии с данным противником, естественно, с учетом его

собственной стратегии. Эту информацию и передают сигналы, «очерченные» демонстрациями в соответствующих актах процесса взаимодействия.

Почему именно информация, а не воздействие стимула? Ведь последнее тоже сместит равновесие «конфликта мотиваций» в пользу доминирования одного из двух несовместимых побуждений и таким образом разрешит его. Потому, что мотивационный конфликт, описанный выше, обоюден и вызван столкновением стратегий поведения двух разных особей в конкуренции за общий социальный ресурс (повторив рассуждения, приведенные выше, легко видеть, что и противник «нашей» особи испытывает тот же самый конфликт).

Разрешить внешний «конфликт интересов» (а конфликт мотиваций служит просто внутренним отражением внешнего конфликта) можно единственным способом – через дифференциацию поведенческих ролей. Тогда в каком-то спектре мест, участков, территорий, и/или в некоем спектре ситуаций животное реализует поведение, соответствующее максимуму собственного давления с максимальными притязаниями на соответствующий ресурс, а в других местах, ситуациях, временных интервалах, противоположных первым – поведение, соответствующее максимальному подчинению притязаниям партнера. Оппонент в тех же случаях ведет себя противоположным образом, так что поведение оппонентов в прошлом конфликте *после него* делается взаимно-комплементарным = между ними возникает социальная связь, делающая активность обоих взаимозависимой, не хуже чем между Г и Ц в ДНК–РНК.

Прочная социальная связь обязательна, чтобы соответствующее разделение ролей было устойчивым, и обе особи в полной мере могли получать выгоды, связанные с подобной информацией в виде меньших затрат на взаимодействие и большей легкости достижения результата в каждой из ситуаций, где особи с дифференцированными ролями встречаются для взаимодействия.



Очевидно, набор типологически различных «ситуаций», в которых одно животное реализует амбициозное, а другое – «уступчивое» поведение, должен быть *общим для них обоих*. И, шире, для всего круга потенциальных конкурентов за соответствующий социальный ресурс – «лучшую» территорию, «подходящую» самку и пр. Общим должен быть (или стать) и набор градаций «давления» на соседа и реализация собственного поведения «в уступку» ему. А, значит, нужна информация следующего характера: где дифференциация активностей обоих будет оптимальной? В какой степени следует дифференцировать поведение исходно «равноправных» особей? В каком хронотопе реализует доминантную модель поведения, в каком – уступительную, и где то же самое делает его прежний партнер?

Более того, соответствующие градации ситуаций и градации моделей поведения, реализуемых в соответствующей ситуации, должны быть дискретны и типологически разделены. Ведь переход от одной градации к другой требует переключения особей на запуск противоположных аспектов стратегии, реализованных элементами поведения с противоположными свойствами, а не плавного перехода от одних элементов к другим, смежным с ними.

Отсюда очевидно, где именно «вставляются» знаки-посредники, специфические формы которых указывают на тип проблемной ситуации (и одновременно на программу поведения для следующих моментов взаимодействия, разрешающую эту ситуацию) – между действием одного и контрдействием другого животного «по поводу» общего «конфликта интересов». Для этого (в эволюционных масштабах времени) прямые действия нападения, бегства, сексуального характера как бы останавливаются и, остановленные, ритуализуются, превращаясь в вычурные демонстрации.

Данный филогенетический процесс повторяется в онтогенезе соответствующих видовых демонстраций. Так, у птенцов

озерных чаек все 3 основных агонистических демонстрации («кашлянье», «распластанная» и «наклонная» позы) развиваются непосредственно из движений страха и агрессии путем ритуализации отдельных действий, осуществляющих эти намерения индивида. Агрессивные действия появляются в возрасте около 1 недели, достигают пика около 2-х недель и становятся снова редкими в возрасте 6 недель (примерное время подъема на крыло). Основные проявления страха – затаивание и бегство; частота обоих действий медленно, но постоянно растет в период пребывания в гнезде.

Во внутригрупповых конфликтах молодые чайки защищаются от врага эффективней взрослых. Они затаиваются и вблизи врага неожиданно подпрыгивают, резко и сильно клюются, после чего отбегают назад. Это типичный, еще не ритуализованный конфликт стремлений к нападению и к бегству, которые одновременно присутствуют у животного. Если враг не уходит, но продолжает двигаться вблизи к затаившемуся птенцу, агрессия пересиливает, и часто неожиданно для него самого.

По мере превращения врага в *оппонента* и *социального компаньона* по агрессивным взаимодействиям в данной группе у чайчат происходит ритуализация прямых действий страха и агрессии. Молодые чайки после атаки пришельца вместо завершающего клевка все чаще и чаще *останавливаются*, сами действия нападения ингибируются все в большей степени, завершающий отскок просто исчезают. Отдельные движения становятся все более «гротескными» и «демонстративными», как будет демонстративным любое движение, если его резко остановить и удерживать «остановленным», не «смазывая» (без тремора, перерывов и пр.). То есть открытая (неритуализованная) агрессия сменяется ритуализованной, и из задержанных движений нападения развиваются агонистические демонстрации.

Первые пять недель они еще очень изменчивы по форме. Это именно экс-



прессивные реакции (выразительные движения), а не демонстрации определенных сигналов в определенных ситуациях, тем более что их появление в потоке действий птицы определяется именно внутренними факторами. Затем все 4 демонстрации становятся фиксированными по форме, их употребление определяется целиком социальными факторами, именно коммуникативным «значением» каждого сигнала в данной группе (Groothuis, 1989).

Итак, перманентное столкновение «эгоистических» индивидов требует конституирования в конкурентной системе некой типологии ситуаций, в которых возникают разные варианты конфликта интересов, и параллельно с ней – типологии программ поведения, способных конструктивно «снять» соответствующий конфликт. Последние ординированы по шкале «максимальное давление на противника» – «максимальная уступчивость его амбициям». Во-вторых, внешние «конфликты интересов» во внутреннем мире индивидов, втянутых в них или просто зрителей, конституируются в виде конфликта двух противоположных интенций реагирования на поведение компаньона (давление – уступка, при установлении отдельных градаций каждой из них).

Поэтому демонстрации до того, как стать сигналами, судя по всему, были специфическими орудиями манипуляции поведением партнера, использование которых позволяет обоим особям «снять» мотивационный конфликт, связанный с сближением и взаимодействием. Если конфликт не разрешается через ритуализированный обмен демонстрациями, взаимодействие будет сорвано. Так, ухаживание самца за самкой, предполагающее постепенное сближение партнеров, опосредованное обменом брачными демонстрациями, всегда срывается, если самец пытается сблизиться без демонстраций и тем более сразу спариться. Подобные «сбои» процесса чаще всего обнаруживаются у молодых животных или у прибывших в поселение слишком поздно,

не занявших территорию и играющих роль аутсайдеров (Хайнд, 1975).

Мотивационный конфликт, если он не разрешается быстро и необратимо, для животного создает исключительно сильный стресс, связанный с невозможностью выбора между «наступательной» и «уступательной» стратегиями поведения в конкуренции за ресурс, основываясь лишь на собственных впечатлениях от ситуации. Этого рода стрессы сильны настолько, что ведут к развитию «внутренней» угрозы жизни (Carere, 2003; Роговин, Мошкин, 2007). Другое негативное следствие мотивационного конфликта, не разрешенного или не «снятого» через обмен демонстрациями – быстрый рост риска травмирования до гарантированных серьезных ранений (см. выше). Все эти последствия не зависят от конкретного вида мотивационного конфликта и в равной мере развиваются в конфликтах типа «приближение-приближение», «приближение-избегание», «приближение-бегство» и пр.

Для развития стресса, риска травмирования и других проблем существенно, во-первых, что конфликтное состояние создано социальной активностью особей как таковой, их побуждением вступать в «столкновения» определенного типа, при неустранимой двойственности возможных реакций на противодействие партнера и невозможности выбора в условиях конфликта иначе как на основании сигнальной информации. Во-вторых, что конфликт «снимается» лишь использованием специальных средств – обменом ритуализованными демонстрациями определенного рода (ухаживание; угроза, предупреждение об опасности и пр.). Развиваясь в специфическом временном режиме, обмен демонстрациями быстро и необратимо разрешает данный конфликт, иначе у обоих особей возникает стресс (включая тех, на стороне которых явный перевес) и/или взаимодействие «срывается» в открытую агрессию или уход одного из партнеров.

Не случайно оба типа неблагоприятных



последствий затягивания мотивационного конфликта, связанного со сближением и взаимодействием (стресс, развивающийся во внутреннем мире животного, и растущая угроза травмирования во внешнем мире) наиболее выражены и особенно травматичны у видов с максимально ритуализованным социальным поведением. Это демонстрации ухаживания у фазанов-аргусов (*Argusianus argus*), «шалаша» и привязанное к ним брачное поведение птиц-шалашников, демонстрации ухаживания и угрозы на току у манакинов рода *Chiroxiphia*, агонистические демонстрации «социальных» видов грызунов, таких как монгольская песчанка (*Meriones unguiculatus*) и полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti*).

Также перечисленные виды обладают наиболее сложными, дифференцированными и экстравагантными демонстрациями, если сравнивать с близкородственными видами с близким типом социальных систем. Каково бы ни было их функциональное «значение», по сравнению с гомологичными элементами поведения близких видов они стереотипней исполняются, обладают более определенной формой (инвариант которой воспроизводится существенно более точно) и лучше «выделены» из общей канвы повседневного поведения. Так, для демонстраций ритуализированной агрессии песчанок рода *Meriones* (и вообще грызунов) это показано в работах С.В. Попова (1986, 2005) и В.С. Громова (2005, 2008).

При анализе механизмов коммуникации оказалось, что тот и другой параметр связаны положительной обратной связью – без выделенности, четкости и однозначности образов сигналов на данном этапе взаимодействия птицы неспособны выдерживать устойчивое и направленное течение процесса на следующем этапе (Фридман, 2008, в печати). Взаимодействие «рассыпается», а секвенции поведения особей из ансамблей, подчиненных определенной структуре, прежде всего временной, превращаются в неструктурированный конгломерат (термины Е.Н. Панова, 1978).

Гипертрофия ритуализованных демонстраций у видов с наиболее сложными и многоступенчатыми процессами сближения партнеров строго коррелирует с тем, что именно у них негативные последствия мотивационного конфликта наиболее выражены, тяжелы и опасны для особи. И именно у этих видов обмен ритуализованными демонстрациями обладает наибольшей способностью снимать внутреннее напряжение и снижать риск травмирования, связанный с каждой попыткой сближения и взаимодействия соответствующих компаньонов. Например, комплекс агонистического поведения грызунов включает прямые действия так называемой жесткой агрессии (движения нападения и бегства, непосредственно нацеленные на партнера или от него), плюс элементы «мягкой» или альтернативной агрессии. Это угрожающие выпады и позы, защитные стойки, боксирование, агрессивный груминг (принудительные чистки победителем побежденной особи) и ряд других форм поведения (Громов, 2005).

Все перечисленные реакции можно рассматривать как ритуализованную форму проявления той же агрессивной мотивации, что и прямые действия нападения и бегства. Вообще, если ритуализованность поведения вида достаточно высока, всякое побуждение выражается вовне в двух дискретных формах – в виде прямого действия, удовлетворяющего побуждение немедленно, и в виде ритуализованных демонстраций. Последние удовлетворяют побуждение косвенно – через конкурентный обмен демонстрациями течение взаимодействия «направляется» в сторону исхода, более подходящего данной особи, чем ее партнеру (и конкуренту), так что мотивационный конфликт «снимается» в пользу данного животного, а не другого.

Так, боковая стойка угрозы у грызунов настолько ритуализованна, что трудно предположить, какая была ее первоначальная функция. Главной функцией ритуализованной агрессии у грызунов оказы-



вается снятие мотивационного конфликта, например, между ухаживанием и угрозой при сближении потенциальных партнеров. Ритуализованная агрессия самца подавляет агрессивную реакцию самки на вторжение незнакомого самца на ее территорию. Поскольку самки пассивнее самцов в поисках противоположного пола, но более склонны к агрессивной реакции на появление любых чужаков на их индивидуальном участке, самцам приходится преодолевать территориальную агрессию самок при контактах с ними в репродуктивный сезон (Громов, 2005).

Успешным спариваниям всегда предшествуют демонстрации элементов ритуализованной агрессии самцом (боковые стойки угрозы, теснение, боксирование, выпады). «Снятие» конфликта между ухаживанием и угрозой демонстрациями ритуализованной агрессии особенно существенно у видов с семейно-групповым образом жизни (*Meriones unguiculatus* и *Lasiopodomys brandti*), где речь идет о контактах самцов с самками из разных, преимущественно соседних групп. Точно такую же роль элементы ритуализованной агрессии играют в снятии конфликта «нападение-бегство», возникающим в агрессивных взаимодействиях самцов *M. unguiculatus*, что проявляется в тех же демонстрациях боковой стойки (Громов, 2005).

У шалашников демонстрации настолько усложнены, что включают в себя не только действия, но и артефакты – создание «беседок» или «точков» определенной конструкции. В наиболее развитом варианте «беседки» самец постоянно достраивает и перестраивает «шалаш», который используется много (до 15) лет и усложняется с возрастом. Самец ежедневно обновляет прежние «украшения» (лепестки цветов, перья попугаев и т.п.), добавляет новые. Из 18 видов шалашников только три не строят «беседок»: так, самцы *Scenopoetes dentirostris* только расчищают токовые площадки, а затем украшают их перевернутыми листьями. Подобное поведение зафик-

сировано у райских птиц рода *Diphillodes* (Diamond, 1982).

У некоторых видов (например, *Archboldia papuens sanfordi*) «беседки» сконцентрированы на токах, что показывает гомологию демонстраций у «шалаша» с демонстрациями самцов райских птиц *Paradisaeidae* на токах. По всей видимости, строительство «шалашей» возникает путем ритуализации обычного гнездостроительного поведения, украшение же «беседок» происходит из брачных демонстраций самца, когда, демонстрируя, птица держит в клюве яркий цветок, плод или иные предметы (Diamond, 1987).

У подавляющего большинства видов «беседки» разных самцов находятся достаточно далеко друг от друга. Конкурентный характер взаимодействий самцов подтверждается тем, что во время посещений чужих участков, нечастых, но регулярных, самец пытается прежде всего разрушать чужие беседки и воровать «украшения». Это именно конкуренция за самку, только опосредованная «качеством», «архитектурной сложностью» беседки-объекта, также предъявляемого самцом в процессе ухаживания, как он предъявляет ей брачные демонстрации и в дополнение к ним.

Само по себе отношение самца к чужим «беседкам» довольно точно соответствует отношению к запаховым меткам «чужака» у разных видов млекопитающих и, в общем, является его гомологом. У видов с достаточно развитыми «беседками» (атласный шалашник (*Ptylonorhynchus violaceus*), шалашник МакГрегора (*Amblyothis macgregoriae*)) самки привлекаются именно беседкой, а не песней самца, выполняющей только территориальные функции (Pruett-Jones, Pruet-Jones, 1983).

У шалашников также зафиксирован самый сложный процесс выбора самками подходящих партнеров, с гипертрофированной свободой выбора на каждом этапе. Сперва самка осматривает разные шалашы в отсутствие самцов, затем посещает несколько заранее выбранных шалашей.



На этом этапе «избранные» самцы уже могут ухаживать за самкой, тогда как на предыдущем не должны даже показываться ей на глаза. Тут самец демонстрирует уже не саму постройку, но собственное оперение и украшение «шалаша». Затем самка уходит и строит гнездо. Построив, возвращается на площадку того самца, на котором остановила свой окончательный выбор, и спаривается с ним (Endler et al., 2005).

Я бы даже сказал, процесс выбора самкой самца настолько сложен и многоступенчат, что кажется усложненным и избыточным в той же степени, в какой таковы же постройки и демонстрации ее партнера. При столь сложном и продолжительном ухаживании шалашников, предполагающем частые сближения партнеров, копуляции между самцом и самкой очень редки. Для самки копуляция оказывается сильнейшим стрессом и может сопровождаться физической травмой, особенно в случае посещения площадок более молодых самцов с более простыми «беседками». Ухаживание более старых самцов с наиболее сложными постройками оказывается минимально травмирующим для самки в силу наибольшей опосредованности ритуалом, минимизации прямого контакта.

Тем не менее, в момент прилета самки самец максимально агрессивен, часто гонит самку прочь. Лишь последовательный обмен ритуализованными демонстрациями постепенно готовит самку к копуляции тем, что позволяет обоим партнерам достаточно долго находиться друг около друга на территории «шалаша». Но даже после этого у всех видов шалашников копуляции протекают так бурно и настолько травмируют самку, что та с трудом покидает площадку с «беседкой» в состоянии сильнейшего психоэмоционального стресса (Diamond, 1982).

Типичный пример «снятия» мотивационного конфликта в процессе обмена ритуализованными демонстрациями – конфликт между ухаживанием и угрозой в процессе образования пары. Последний

ясно виден в песенных ответах самок краснокрылых трупялов (*Agelaius phoeniceus*) на пение самцов, которые у трупялов прилетают первыми, делят между собой территории и привлекают на них от одной до семи самок. Самки чаще всего появляются на территориях самцов последовательно, одна за другой, и делят участки самцов на мелкие субтерритории, охраняемые от вторжения чужих самок, но практически не защищаемые от других самок того же гарема. Границы территории самца и субтерриторий самок в целом заданы конфигурацией песенных постов, с которых птица высматривает и атакует нарушителей.

Как самцы, так и самки имеют два типа песен: первый используется для поддержания контакта в паре, второй исполняется лишь в присутствии нарушителя. На заключительной стадии ухаживания (консолидация пары) области употребления первого и второго типов песни строго разделены; и второй тип используется против нарушительниц – самок. Но в начале сезона размножения самки часто поют второй тип песни сразу после песни партнера, в первые 2/3 секунды после начала песни самца или на половине ее исполнения. Следовательно, в процессе образования пары самец воспринимается то как потенциальный партнер, то как захватчик и объект территориальной агрессии, и продолжительный период оба восприятия существуют совместно и одновременно (Beletsky, Corral, 1983).

Последующий обмен демонстрациями в процессе ухаживания призван обеспечить победу первого восприятия над вторым и за счет этого – сближение птиц до такой степени, когда успешная копуляция из потенциальной возможности (следующей из сближения партнеров и устойчивого обмена демонстрациями между ними) станет закономерным, частым и успешным событием. Простого усиления сексуальных влечений партнеров здесь совершенно недостаточно. Успех копуляции и других форм прямого действия животного на своих компаньонов определяется не столько



уровнем мотивации, сколько точно и скордированностью действий обоих партнеров, возможностью быстро согласовать свои действия вновь, если вдруг произошел «сбой».

Другой пример – у большого аргуса описано 11 брачных демонстраций, начиная от специфических для самца (подготовка токовой площадки), и кончая многоступенчатым ухаживанием на ней за самкой. Самцы аргуса токуют в одиночку. Конфликт мотиваций приближения и бегства при первой встрече партнеров здесь настолько силен, что в момент прихода самки самец периодически покидает токовую площадку и вновь возвращается на нее. Самка всегда преследует самца при любой попытке сближения без сопровождающих демонстраций.

Вместе с тем, наблюдали только одно посещение самки самцом, которое завершилось копуляцией. Столь высокая эффективность ухаживания при исключительно сильном мотивационном конфликте обязана интенсивному демонстрированию самца не только непосредственно при сближении с самкой, но и в одиночку.

Все 11 брачных демонстраций самца развиваются путем ритуализации кормового и комфортного поведения, а также амбивалентных движений намерения в связи с конфликтом (Davison, 1982). То же самое верно не только для брачных, но и для агонистических демонстраций у самых разных видов птиц (Wingfield, 1994).

Резюмируя, снятие мотивационного конфликта во взаимодействиях ухаживания, угрозы, предупреждения об опасности и т.п. требует специфической «позиционной информации» о ситуациях конфликта, их развитии в данном процессе взаимодействия и пр., передаваемой специфическими «материальными носителями» информации в виде дифференцированных демонстраций ухаживания, угрозы, предупреждения об опасности и пр.

«Снятие» осуществляется выбором эффективных программ поведения на

основании сигнальной информации, которые позволяют достичь превосходства над противником быстрее и необратимей, чем программы поведения, избранные менее успешным оппонентом животного на основании *той же самой* (общей) информации, переданной одними и теми же (общими) сигналами. Тем самым внешний «конфликт интересов» разрешается последовательно и шаг за шагом. По мере разделения участников на активного и пассивного партнеров переносимость мотивационного конфликта облегчается для каждой из них, так как по ходу обмена демонстрациями поведенческие роли особей все больше дифференцируются в меру разрешения проблемной ситуации.

А сама специфика каждой из этих ролей обеспечивает все большее преобладание одного из несовместимых побуждений, причем обеспечивает как бы «само собой», без целенаправленных действий особей по изменению ситуации, только через стереотипное воспроизведение «нужных» форм демонстраций в «нужные» моменты процесса. Тем самым разрешается конфликт «наступательной» и «уступательной» стратегии, описанный в нашем мысленном эксперименте, и разрешается так, что поведение особи дифференцируется относительно поведения оппонента (дифференцирующегося в противоположном направлении), а то и другое оптимальным образом «вписывается» в структуру социального целого.

Ориентируясь только на развитие ситуации, без информации, переданной сигналом извне, животные не могут «решить», какое именно «пропорциональное соотношение» несовместимых побуждений атаки и бегства, спаривания и угрозы должно быть в результирующем действии. Поэтому акт поведения, разрешающий мотивационный конфликт, не может быть прямым действием, но лишь ритуализованной демонстрацией, то есть косвенным, опосредованным действием, которое не столько выражает конфликт побуждений, сколько обозначает,



указывает на него – и тем самым информирует партнеров. Именно в силу косвенности выражения того самого «соотношения сил» альтернативных побуждений животного, которое составляет суть всякого конфликта, в форме ритуализированных телодвижений с сигнальной функцией, демонстрации позволяют особи-демонстратору все-таки совместить оба *взаимно несовместимых* побуждения в одном и том же комплексе действий, причем именно в нужной пропорции.

Поэтому обмен ритуализированными демонстрациями в коммуникативном процессе – способ не столько выразить¹, сколько «снять» мотивационный конфликт, «указав» такой выбор следующей демонстрации, которая продолжит взаимодействие, направив его к одному из возможных исходов, и тем самым усилит превосходство одной особи над другой, буде она воспользуется соответствующей информацией. Далее, мотивационный конфликт создан самим поведением участников взаимодействия и углубляется в той мере, в какой оба используют прямое действие, не опосредованное ритуализированными демонстрациями. Поэтому организованный обмен демонстрациями – единственный способ уйти от разрушительных последствий мотивационных конфликтов и создать положительные.

Положительные последствия развития мотивационного конфликта состоят в трансформации специфической мотивационной «энергии» *внутри особей*, толкающей их к действиям по «снятию» конфликта, в «идеальные формы» социальной организации *между ними*, происходящей по ходу взаимодействия. Трансформации, во-первых, в устойчивую асимметрию социальных связей между выигравшими и проигравшими участниками коммуникации, во-вторых, в дифференцированность поведенческих ролей и готовность особей

поддерживать *тип* соответствующих отношений в сообществе в целом, и активно инициировать следующие взаимодействия «по тем же правилам» ради корректировки *собственных социальных связей в сторону* улучшения социального статуса.

В таком случае обмен ритуализированными демонстрациями в «снятии» мотивационного конфликта участвует дважды (одновременно у каждого из участников процесса).

Первый раз – когда демонстрация партнера выступает в качестве *сигнала извне*, информирующего о «необходимой пропорции» альтернативных побуждений в результирующем действии особи и о том, какая из демонстраций видového репертуара, обладающая соответствующей мотивационной подосновой, будет эффективна именно против данного противника и в данном моменте взаимодействия. Обзор работ, где показаны «честная» передача информации о состоянии и эффективных действиях особи по отношению к противнику и, главное, ее адекватное использование индивидами, ведущее к выигрышу взаимодействия, был выполнен нами раньше (Фридман, 2008, в печати).

Второй раз – когда ответная демонстрация животного на сигнал – *продукт выбора поведения* на основании сигнальной информации, в следующие моменты процесса сама выступает таким результирующим действием, которое снимет мотивационный конфликт у животного и одновременно, являясь сигналом, продолжит коммуникацию дальше, на следующий этап. В условиях мотивационного конфликта, порожденного коммуникативной ситуацией, прямые действия животного не только неэффективны, но и просто вредны. Соответственно, ритуализированные демонстрации и/или эксцессивные структуры, отягчающие свободные действия животного, вначале выступают просто как способы:

1) создать препятствие прямым действиям партнеров в отношении друг друга, поставив между ними своего рода

¹ Для выражения мотивационного конфликта пригодно и прямое действие животного.



«устойчивую преграду», характер которой не менялся бы в зависимости от экспресс-изменений уровня возбуждения обоих (стереотипно исполняемые демонстрации именно таковы)

2) направить соответствующую «энергию побуждения» животного на выражение тех же действий в ритуализированной форме, что позволяет получить тот же результат в условной и отсроченной форме – при условии эффективного снятия мотивационного конфликта данными демонстрациями.

Фактически именно к этому сводятся представления Нико Тинбергена об эволюционном развитии сигнальной функции демонстраций как средств выражения и снятия мотивационных конфликтов в соответствующих взаимодействиях (Tinbergen, 1975; Lorenz, 1989).

Действительно, анализ брачных демонстраций 13 видов шалашников четко показывает, что основная функция шалаша как материальной структуры – это пространственное разграничение самца и самки, создание между ними препятствия с определенной степенью прочности. Последнее должно снизить риск форсированных и неритуализованных попыток спаривания, особенно травмирующих самку (Uy, Borgia, 2000).

Шалаш как определенной формы «перегородка», отделяющая активного самца от привлеченной его токованием самки – это воплощенный в материале брачный ритуал соответствующего вида, который имеет целью снятие мотивационного конфликта у обоих партнеров и именно в этом направлении совершенствуется отбором, а не просто продукт сексуальной активности только самца. На той стадии, когда для привлечения самки и успешного развития ее взаимоотношений с самцом имеет значение не просто конструкция определенной формы, но в первую очередь индивидуальные вариации этой формы у самцов разного возраста, опыта и «качества», шалаш превращается в знак «качества» брачных

усилий самца, обращенных к самке (Uy, Borgia, 2000).

Здесь ритуализация определенной активности взаимодействующих особей сменяется означиванием, а ритуал, имеющий целью эффективное удовлетворение определенной мотивации в условиях конфликта, превращается в знак того, какую именно из поведенческих программ, возможных в данной ситуации, следует запустить партнеру (-ше), взаимодействующей именно с данным самцом.

Шалашы разных видов эволюционируют как системы произвольных знаков, например, стословные списки языков, родственных между собой, а не так, как морфоструктуры – с высокой инерционностью и преемственностью в последовательных вариантах структуры. Поэтому в филогенетических рядах близких видов шалашников возможны резкие, неожиданные и радикальные изменения формы шалаша (родство видов определяли на основании дерева, построенного по сходству генов цитохрома *c*).

Аналогичный пример наблюдается с танцевальными сетками папуасов эйпо и ин, когда определенное *изделие* превращается в *знак* и получает символические функции, причем сперва в системе отношений сообщества папуасов ин, а уже потом – в идеях и представлениях каждого отдельного папуаса. Если бы было иначе, сетки с «символической функцией» выбраковывались бы как безусловно непригодные для танца (Эйбль-Эйбесфельдт, 1995). Представляется, что все «языки животных» – специализированные знаковые системы, обслуживающие информационный обмен в определенных типах взаимодействий между особями «внутри» видоспецифической социальной организации (о них Фридман, 2007, 2008) берет начало именно из этого источника.

Важно подчеркнуть: у атласного шалашника самцы без «шалашей» характеризуются меньшим уровнем тестостерона в плазме крови, чем самцы со сложными



постройками. Далее, уровень тестостерона коррелирует с «качеством» (стереотипностью и интенсивностью) исполнения основных демонстраций, которыми самец демонстрирует постройку самкам (Borgia, Wingfield, 1990). Обычно больший уровень тестостерона позитивно коррелирует с большей интенсивностью территориальной агрессии и брачной активности самца = с большей силой воздействия на обоих партнеров – самца, оспаривающего территорию у данного владельца, и на рецептивную самку в плане побуждения к спариванию (Wingfield, 1994).

Если агрессивное и брачное поведение вида слабо ритуализованы, больший уровень тестостерона обеспечивает больший риск для партнера, поскольку интенсивность использования ритуализированных демонстраций во взаимодействиях положительно коррелирует с использованием открытой агрессии или неритуализированных попыток спаривания. В частности, такой результат был получен для «несоциальных» видов песчанок рода *Meriones* (Попов, 2005)

Если степень ритуализации поведения высока, а соответствующие демонстрации сложны, разнообразны и хорошо «выделены» из канвы недемонстративной активности, больший уровень тестостерона должен обеспечивать меньший риск для партнеров животного. Здесь интенсивность использования ритуализированных демонстраций *отрицательно коррелирует* с использованием прямых действий, выражающих те же самые побуждения индивида, что естественным образом уменьшает риск травматических последствий. Это обнаружено у «социальных» видов песчанок, таких как *Meriones unguiculatus* (Попов, 2005).

Действительно, у агласного шалашника уровень тестостерона коррелирует с ритуализованностью и структурированностью брачной активности самца, с выделенностью сложных и разнообразных демонстраций вокруг постройки, соединенными в специфический ритуал. На первом этапе

многоступенчатого процесса выбора партнера самки привлекаются постройками самцов (поэтому возможно изменение уровня привлекательности самцов подкладыванием синих пластин или изъятием части «украшений»). На конечном этапе, непосредственно предшествующем копуляции, экспериментальные манипуляции с «украшениями» или с самой постройкой никак не влияли на «качество» самца, последнее зависело исключительно от стереотипности исполнения демонстраций, обращенных к самке, точности их соединения в видоспецифический ритуал и пр. (Coleman et al., 2004). На всей выборке самцов – и старых, и молодых, – использование брачных демонстраций отрицательно связано с использованием прямых действий, обращенных к самке. Поэтому воздействие самца оказывается и «менее травмирующим», и «более точным» (Patricelli et al., 2006).

Оба эффекта объяснимы только исходя из следующей гипотезы. Когда социальное поведение вида уже в достаточной степени ритуализованно, а демонстрации дифференцированы, «оформлены» и «выделены» на «фоне» континуума несигнальной активности, они *передают информацию*, позволяющую «снять» мотивационный конфликт, разрешить его в одной из приемлемых моделей поведения самки. Причем «качество исполнения» демонстраций самцом непосредственно влияет на «качество передачи» информации с помощью данных носителей – даже минимальная ритуализация поведения в социальных взаимодействиях запускает положительные обратные связи, действием которых демонстрации «отделяются» от фона из действий/экспрессивных реакций и дифференцируются между собой.

Поэтому, раз возникнув как посредники между действием и контрдействием участников, как своего рода препятствие для их непосредственного телесного контакта, для прямых действий в отношении друг друга, демонстрации рано или поздно достигают



уровня, при котором положительная зависимость между уровнем тестостерона и риском ухаживательных/агонистических взаимодействий сменяется отрицательной. Сходный результат получен и в исследованиях других видов птиц (у которых уровень тестостерона везде коррелирует с интенсивностью сексуальных реакций самца), когда выражение сексуальных реакций последнего (подогреваемых ростом уровня тестостерона) находит специфического посредника в виде ритуализованных демонстраций.

Следовательно, в процессе эволюционного развития демонстраций простая ритуализация брачной активности взаимодействующих особей сменяется *означиванием* брачными демонстрациями тех возможностей выбора партнеров оптимального качества, которые соответствующая система взаимоотношений полов (социосексуальная система, Плюснин, 1990) предоставляет активным самцам и самкам.

Если исходной была разделительная функция демонстраций, то они задерживали немедленное сближение партнеров на время, за которое обе особи успевали продемонстрировать знак, «очерченный» формой соответствующей демонстрации и сменить ее на следующую, соответствующую ожидаемой демонстрации партнера. То есть произвести выбор действий на основании сигнальной информации: так, у ткачика-вдовушки *Euplectes jakstoni* успешность спаривания самца с привлеченной самкой прямо пропорциональна длине его главного украшения – хвоста, а также частоте демонстративных прыжков на токовой площадке. Но привлекательность самих площадок (выраженная частотой их посещений самками) определяется продолжительностью пребывания самца и интенсивностью демонстраций, которые рекламируют токовые площадки для самок. В сезон размножения каждый взрослый самец сооружает коридор в форме кольца радиусом около 60 см. Оказавшийся в центре пучок травы он подравнивает, срезая

самые длинные стебли. Самец привлекает самок на площадку интенсивными прыжками в коридоре. По прибытию партнерши он садится так, чтобы самку от него отделял центральный пучок травы, производит предкопуляционные движения хвостом, и предпринимает попытку спариться (Andersson, 1989).

Следовательно, эффективность использования ключевого стимула (длинный хвост), влекущая за собой успех или неуспех попыток спаривания, определяется эффективностью поведения самца в предшествующей коммуникации, а не стимулирующим воздействием хвоста (хотя последний из-за своей гипертрофированности кажется очень мощным релизером). Задача ухаживания, предшествующего демонстрации хвоста, состоит в увеличении привязанности самок к данной площадке и подъеме привлекательности данного самца до уровня, позволяющего разрешить самочий конфликт мотиваций в пользу сексуальных реакций (подставление), а не, например, бегства прочь или агрессии по отношению к самцу, для ткачиков вполне обычной.

Следовательно, чтобы форма демонстрации успела подействовать как сигнал = могла «показать» обоим участникам «предусмотренной системой» набор возможностей развития процесса, позволяющих «привести» его к желательному для особи результату, демонстрация как специфическое телодвижение и/или стимуляция, должна физически разделить партнеров и сдержать прямые действия обоих на время, необходимое для распознавания, восприятия и отреагирования сигнала. То есть как бы «заморозить» партнеров или оппонентов на период приема-передачи «порций» информации, связанных с соответствующими сигналами.

По мере эволюционного развития демонстраций их сигнальная функция все сильнее превалирует над эффектом воздействия в виде «замораживания» демонстраций партнера и удерживания его от прямых



действий в отношении данного животного на время приема-передачи информации. Первая осуществляется специфическими формами демонстраций как объектами идеального мира, второй – вполне материальным воздействием моторных актов, стереотипное исполнение которых образует данную демонстрацию – комплексы фиксированных действий животного. У сигналов-символов, информирующих о ситуации, первая увеличивается в максимальной степени, а второй падает практически до нуля, у сигналов-стимулов обе функции демонстраций по степени развития сравнимы друг с другом (Фридман, 2008).

Иными словами, в ходе эволюции эффект опосредующих демонстраций расширяется. Помимо того, что они действуют как стимулы, специфически связанные с соответствующими побуждениями животного и их конфликтом, они обретают сигнальную функцию, при постоянном совершенствовании «сигнальности» и «знаковости» демонстраций в эволюционном процессе.

Следовательно, не может не возникнуть система дифференцированных демонстраций – посредников в согласованном выражении побуждений животного, находящихся в конфликте, причем посредников с сигнальной функцией, «обозначающих» разные степени развития конфликта и информирующих о них всех «заинтересованных» участников процесса. Действительно, у разных видов позвоночных показано, что информационный обмен, опосредованный демонстрациями, контролирует «честность» использования цветных пятен, хохлов, выростов и т.п. морфоструктур как сигналов статуса (соответствующие морфоструктуры предъявляются в составе демонстрации), и он же регулирует их воздействие как релизеров на партнера.

Так, в популяционных группировках краснокрылых трупиалов четко выделяются две категории самцов: владельцы территорий и «активные вселенцы», бывшие в группировку для того, чтобы

закрепиться, заняв территорию «на стыке» существующих участков самцов. Если владельцев отловить, «активные вселенцы» немедленно занимают их участки, иногда через несколько минут после отлова.

У владельцев территорий показатель социального ранга – красные плечевые пятна («эполеты»). С ним коррелируют 1) площадь охраняемого пространства, которое самец может удержать вопреки непрерывным вторжениям соседей и попыткам захватов со стороны «активных вселенцев», 2) успешность территориальной охраны самца (вероятность победы в конфликте со «средним противником») и 3) число самок в гареме.

Если резидентов удалить, их территории занимают нерезидентные особи, которые часто инициируют конфликты, но большинству из них не удается приобрести территорию, вытеснив резидентов или закрепившись «в стыке» между существующими участками. Если размер «эполет» коррелирует с рангом по успешности территориальных конфликтов в выборке резидентов, естественно ожидать устойчивых средних различий по этому признаку между изъятymi владельцами и новыми поселенцами, но ничего подобного обнаружено не было. Далее, меньшей части нетерриториальных особей (особенно из числа «активных» вселенцев) удастся закрепиться в плотных поселениях трупиалов и даже вытеснить прежних владельцев, если они более эффективно охраняют данное пространство и способны победить резидента в «ядре». Естественно ожидать у первых в среднем больший размер «эполет», чем у вторых, однако и здесь различия обнаружены не были (также как по другим признакам, коррелирующим с социальным статусом – длине крыла, общим размерам и величине красного пятна, Eckert, Weatherhead, 1987c).

Следовательно, жесткая корреляция между степенью развития красного пятна и социальным рангом поддерживается не за счет «правильной реакции» захватчика/



вселенца на релизер-пятно, а за счет системы «социального контроля» на уровне всей группировки. Последняя удаляет из сообщества тех индивидов, у которых уровень коммуникативной компетентности не согласуется с развитием «значащей» морфоструктуры. Соответственно конечный успех определяется коммуникативной компетентностью самца в рамках системы территориальных взаимодействий всего сообщества самцов, распределяющих территории (и самок) между собой, а не «соотношением сил» (точней, способностей удерживать ресурсы) двух данных конкретных противников.

Поэтому в экспериментах с устранением самцов краснокрылого трупиала не отмечено корреляции между рангом владельца территории и рангом захватчика, занявшего его участок. Важно подчеркнуть, что из 41 освобожденной территории только 3 были поделены между двумя захватчиками, в остальных случаях захватчики заняли точно то же пространство, которое охранял прежний владелец (это говорит в пользу занятия «вакансий», предоставленной системой, а не расширению зоны охраны «собственными силами», насколько позволяет сопротивление партнеров). Качество территории оценивали числом загнездившихся здесь самок, подразумевая, что оно одно и то же для сменяющих друг друга владельцев (это не вполне верно, если они ориентированы на долговременный выигрыш и устойчивый рост ранга в данной группировке, куда возвращаются и в следующие годы, как тетерева на ток).

Ранг самца оценивали длиной крыла, размером красного плечевого пятна, интенсивностью прямой агрессии, визуальных и акустических демонстраций в отношении выставленного чучела; все три показателя коррелируют друг с другом и с конкурентоспособностью самцов в борьбе за территорию. Однако эта корреляция существует *лишь в устойчивой группировке* и немедленно ликвидируется при искусственном нарушении территориальной структуры,

при отлове значительной части самцов. Когда освободившиеся «вакансии» будут заняты вселенцами или выпущенные самцы отвоеют собственные территории заново, соответствующая корреляция восстанавливается (Eckert, Weatherhead, 1987b).

Именно потому, что территориальная активность самцов регулируется и направляется той «разметкой» пространства группировки на участки разного качества, что была сформирована их предшествующими отношениями, конкурентоспособность самцов и качество занимаемых ими территорий, в конечном счете, не связаны друг с другом. Фактически на большом интервале времени все самцы вносят *равный вклад* в воспроизводство (конечно, если группировка многочисленна и благополучна).

Дополнительно проведенное исследование самок краснокрылого трупиала показывает, что размер «эполет» или яркость оперения – это именно сигнал о большей социальной компетентности их обладателя, а не внешнее проявление большей физической силы, готовности бороться и пр., которое птицы могут использовать в своих интересах (Muma, Weatherhead, 1991). Как у многих воробьиных, оперение самок краснокрылого трупиала повторяет основные элементы наряда самца, но у большинства самок они хуже выражены и более тусклые. Самые старые (или более крупные) самки по окраске сильнее всего приближаются к самцам: это особенно относится к яркости «эполет» и подбородка, так что степень полиморфности окраски самок существенно выше, чем у самцов.

В отсутствие территориальности содержащиеся в вольере самки краснокрылого трупиала выстраивают линейную иерархию, аналогичную возникающей при подстановке кормушек на территорию гарема самца. По сравнению с подчиненными, доминантные самки всегда тяжелей, и находятся в лучшей физической форме, но в этих искусственных группах степень развития «эполет» и яркость подбородка никак не коррелирует с социальным статусом, в



отличие от гнездовых поселений самцов. Когда в двух группах некоторым самкам экспериментально увеличили «эполеты», в двух других – яркость «подбородка», это не изменило социального статуса подопытных птиц (Muma, Weatherhead, 1991).

Итак, размер «эполет» коррелирует со статусом только в территориальных конфликтах самцов, связанных с их целенаправленной активностью по охране пространства, патрулированию границ и т.п. ритуализированным проявлениям территориального поведения. Напротив, система агрессивного доминирования в вольерных группах самок складывается вследствие вынужденных столкновений одних и тех же птиц на жердочках и у кормушки, но рассыпается при первой возможности подчиненным птицам уйти от контакта с доминантом. Здесь тот же самый признак не является ни коррелятом, ни сигналом статуса, хотя мог бы вполне ими быть – не является в силу отсутствия направленного стремления особей взаимодействовать друг с другом, и, выигрывая взаимодействия, повышать свой ранг.

У самцов мы видим прямо обратное – победы и поражения в территориальных конфликтах повышают стремление к новым контактам друг с другом: победители это делают с целью продолжения территориальных захватов, побежденные – с целью пресечения нарушений территориальных границ еще на стадии подготовки вторжения и отпора захватчикам. В группировках территориальных самцов (в отличие от самок) нет другого способа улучшить социальный статус и перераспределить территорию в пользу данного индивида, кроме инициации им новых конфликтов и выигрыша в них. При этом увеличивается вероятность победы животного в конфликтах со «средним противником» в данном сообществе, которая и репрезентирует социальный ранг, а поведенческие изменения за счет последствия результатов коммуникации делают ранги явными для всех членов сообщества, позволяют тре-

тым особям, не взаимодействуя, оценивать изменения ранга особей, произошедшее в прошлых конфликтах (Popp, 1987c).

Поэтому самцы тяготеют к наиболее плотным группировкам, стремясь занять и удерживать там много меньшие территории, чем могли бы приобрести в разреженных поселениях, чтобы охранять их в первом случае существенно менее успешно, чем во втором. Для «средней» особи эти обстоятельства негативно влияют на ее потенциальный ранг, но перевешивают плюсы высокой интенсивности конкуренции за территории и более четкой / более устойчивой дифференциации ролей.

Следовательно, использование потенциальной «сигнальности» цветковых пятен, выростов и иных «рекламных структур» возможно лишь при *вовлечении демонстраций и эксцессивных структур* в сферу социальной коммуникации в рамках всего сообщества, для этого недостаточно устойчивой асимметрии в парных отношениях отдельных особей, когда сложившаяся совокупность последних не образует оформленной и самоподдерживающейся системы (сообщества). В данном случае территориальные отношения между самцами делают *коммуникацию обязательной*: победа одного и поражение другого требует обмена акустическими и визуальными демонстрациями. Морфологические корреляты ранга в данном случае сигнализируют лишь об атомарных, собственных характеристиках самца. Реляционные характеристики, относящиеся к «позиции» особи в сообществе (Плюснин, 1990), требуют «проверки и контроля» со стороны всех партнеров животного, что и происходит в процессе коммуникации.

То же самое относится ко всем остальным «сигналам статуса» (показателям «мощности поведения» индивидов), вроде рогов оленей, белых пятен на голове зонотрихий, черных брюшных полос у большой синицы и черных галстуков у домового воробья. Совершенно неверно рассматривать их, как только релизеры, «принуждающие»



оппонента подчиняться самцу с более широкой полосой, если его собственная полоса уже. Если бы это было верным, то экспериментальные манипуляции, ведущие к расхождению релизерного эффекта полосы со значением демонстраций, в ходе которых предъявляются эти сигналы статуса¹, обеспечивали бы эффективный обман. На деле использование «нечестных сигналов» ведет к нарушению нормального хода обмена демонстрациями и срыву взаимодействия в целом. Самые активные усилия «перекрашенных» птиц по продолжению процесса вдруг оказываются неэффективными. Обмен демонстрациями ритуализированной угрозы «срывается» в драку, ухаживательными – в неэффективные попытки «насиловать» копуляций (Møller, 1987, 1988).

Аналогичное «тестирование доминантности» описано в агрессивных взаимодействиях банкивских петухов (*Gallus gallus*). Самки этого вида отчетливо предпочитают петухов с большим гребнем, и в целом размер гребня коррелирует с социальным статусом самца, но не всегда. В случае примерно равного размера гребня или введения чужого самца с крупным гребнем в новую группу ранг определяется непосредственным агрессивным взаимодействием между самцами, подробно изученным J. Kruijt (1964). Победа во взаимодействии почти всегда достается самцу с большей устойчивостью исполнения демонстраций, несмотря на акты открытой агрессии со стороны противника, в том числе способностью не опускать гребень на бок во время драки, а держать его вертикально. Описаны случаи поражения особей, обладающих большим гребнем по сравнению с оппонентом, но не могущих устойчиво удерживать его в бою. Такие петухи (и вообще все проигравшие в подобных «тестовых» стычках) занимают

подчиненное положение и всегда опускают гребень в присутствии доминанта, так что самке со стороны он кажется меньшим, чем на самом деле (Parker, Ligon, 2002).

Действительной коммуникативной значимостью обладает форма демонстраций, в составе которой предъявляется морфоструктура – релизер. Если соответствующий инвариант формы сигнала воспроизводится устойчиво, то релизер эффективен и коммуникация успешна, но если из-за противодействия противника или возбуждения самой особи форма демонстрации искажена, релизерное действие неустойчиво и неспецифично на фоне падения эффективности коммуникации. Это показано, в частности, для демонстрации белых «эполет» самцами зябликов (*Fringilla coelebs*) (Jablonski, Matyasiak, 2002), для демонстрации гребня самцами банкивских кур (Parker, Ligon, 2002), для демонстрации брачных украшений самцом дрофы (*Otis tarda*) (Morales et al., 2003).

Действительно, все релизеры – сигналы статуса (выразительные движения, «рекламные структуры» или цветные пятна), вызывают специфический эффект лишь в том случае, когда «объявленная» сила стимуляции «честно» соответствует сигнальной эффективности демонстраций, предъявляющих данную эксцессивную структуру. В этом случае более эффективным сигналам действительно соответствуют большее развитие эксцессивных структур, маркирующих социальный статус животного. Нарушение соответствия ведет к «нечестной» сигнализации; подобные индивиды исключаются из сообщества, как это описано выше.

Так, сами по себе более длинные, тяжелые и более ветвистые рога благородных оленей не гарантируют их носителю большую успешность в стычках и более высокий социальный ранг. Важно «умение владеть» этим турнирным оружием, причем в период, когда рога еще покрыты «бархатом» (*velvet period*) и всякое «неверное движение» при демонстрации

¹ У больших синиц это поза импонирующая и другие позы, когда «щит» брюшного оперения делается плоским и «предъявляется» оппоненту под углами 90° и 45° (Хайнд, 1975).



отзывается очень болезненно. Тогда рога употребляются для агрессивных взаимодействий у подкормки или в других местах, не связанных с разделом территорий и привлечением самок. «Умелое владение» рогами как турнирным оружием включает способность стереотипно демонстрировать рога противнику при встрече, а после начала столкновения – не менее стереотипное исполнение движений рогами в борьбе, когда оба противника ими сцепятся – примерно как борцы проводят те или иные приемы в зависимости от развития ситуации на ковре (Bartoš et al., 1987).

Также организованы демонстрации «вращения» у охраняющих гнездовую территорию лебедей-шипунцов (*Cygnus olor*). В период вождения птенцов самцы шипунцов часто вступают в пограничные конфликты с соседними самцами. На границе территории у них отмечаются демонстрации вращения: самцы, сидя на воде на расстоянии до полуметра друг от друга (иногда соприкасаясь клювами) одновременно вращаются на одном месте, причем оба поддерживают такой ритм вращения, при котором они никогда не окажутся клювом друг к другу.

«Повращавшись» несколько минут, самец демонстрирует позу угрозы: S-образно изгибает шею и поднимает кроющие крыла. Вращения и демонстрации угрозы чередуются с короткими остановками, в ходе которых самец контролирует перемещения и вращения противника. Останавливается обычно тот самец, который в данный момент обращен клювом к противнику. Постепенно у одной из птиц демонстрации угрозы и последующие остановки с контролем действий противника происходят все чаще, тогда как его визави все больше «вращается», не поворачиваясь к противнику клювом. В большинстве стычек первый становится победителем, второй – побежденным. Соответственно, во «вращениях» самцы демонстрируют друг другу ту самую изогнутую шею и «по-лебединому» распущенные крылья, которые так любят все

художники, развитость соответствующих структур обычно интерпретируется как сигналы статуса (Lind, 1984).

У тетеревов ту же роль выполняют «дуэли кивания» – ритуализованный компонент в территориальной агрессии самцов тетерева на току (Лысенко, 1987). Территориальный конфликт самцов иницируется двумя способами. Во время патрулирования петухи подходят друг к другу на границе или нарушитель летит навстречу владельцу демонстративным полетом. Затем самцы разворачиваются боком друг к другу и с бормотанием движутся в одном направлении, поддерживая небольшую дистанцию между собой.

Пока самец-нарушитель и владелец участка перемещаются друг относительно друга, их демонстрации образуют так называемую «параллельную дуэль». Собственно «дуэль кивания» начинается после остановки с переходом к более интенсивным демонстрациям на месте (Hjorth, 1970).

Пройдя несколько метров, петухи останавливаются, разворачиваются фронтально друг перед другом. Затем возможны два варианта. Во-первых, это срыв взаимодействия: совершив 2-3 демонстративных прыжка, самец вступит в драку. Во-вторых (чаще) птицы переходят к «дуэлям кивания» – упорядоченному обмену ритуализованными демонстрациями (ход и порядок которого позволяет четко зафиксировать исход взаимодействия и определить победителя с последствиями для дальнейшего поведения обеих птиц).

Несмотря на высокую интенсивность движений, последние остаются весьма стереотипными, а взаимодействия – ритуализованными на всем протяжении «дуэли кивания».

Противники так и не вступают в физический контакт, хотя головы разделяет лишь несколько см, корпус птицы слегка отвернут в сторону от противника, оси тел параллельны. С этой «стартовой позиции» птицы совершают резкие кивки, изгибая шею и наклоняя голову вниз. Обмен кив-



ками явно *соревнователен*, обе птицы убывают темп и экспрессию кивков, кивки следуют целыми сериями по 15–20, и при этом каждый петух старается следующую серию начать на мгновение раньше противника – чтобы устойчиво опережать его и в последующем (Hjorth, 1970).

Поэтому секвенции кивков сперва следуют почти синхронно, затем сопротивление одной из птиц ослабевает, и кивки обоих петухов чередуются друг с другом, причем четко выделяется ведущий и ведомый в этом процессе обмена демонстрациями. Перемены ролей самцов в таком «соревновании» бывают достаточно редко, лишь в 10–20% случаев, хотя это вполне возможное событие. С киванием сопряжены еще целый ряд сопровождающих экспрессивных реакций. Петухи часто переступают на месте, совершают синхронный поворот корпусом к противнику – но при полном сохранении параллельной ориентации тел (Krujt, Hogan, 1967; Krujt, de Vos, 1972).

Ритмика дуэлей кивания имеет два возможных исхода. Первый: если оба соперника выступают синхронно и не выявляется явный лидер в «кивании», они одновременно заканчивают взаимодействие и в вертикальной позе один мимо другого неторопливо двигаются на свои территории. Такие взаимодействия нельзя считать успешно завершенными в смысле безрезультатности контакта для установления асимметрии между партнерами. Потратив время на взаимодействие, они *так и не дифференцировали* поведение.

Второй вариант ведет к **положительному исходу** взаимодействия, который позволяет точно установить победителя и побежденного. Один из самцов прекращает кивки раньше другого, временами пытается восстановить их и снова останавливается, как будто демонстрации противника сбили его с некоторого устойчивого ритма.

Он пытается, но не может его найти. Этот (уже побежденный) самец встает перед победителем в вертикальной позе, иногда он поворачивается влево или вправо

вместе с поворотами победителя. В ответ на вертикальную позу самец-победитель переходит от кивания к выпадам в направлении красных бровей неподвижного самца, тот разворачивается боком и бежит на свою территорию. Победитель сперва бросается следом, но зайдя убежавшему противнику «в тыл» также принимает вертикальную позу и плавно следует обратно на участок (Лысенко, 1987).

Очевидно возрастание агрессивной мотивации самца на всем протяжении дуэлей кивания, как и то, что вплоть до завершения контакта их взаимная агрессия нигде не сбрасывает ритуализованной формы. Только ритуализованная форма выражения агрессии и любых иных побуждений (сексуальность, страх) позволяет внешнему наблюдателю четко зафиксировать результат конфликта и не только установить победителя, но и *точно указать на сигнал*, определивший именно данный исход (в нашем случае – тот «кивок», за которым оппонент замирает в вертикальной позе).

В «дуэлях кивания» самцы демонстрируют друг другу развитость «лиры» – признака, с которым в среднем по популяции (но только в среднем) коррелирует репродуктивный успех самца (Rintamäki et al., 2001). Но в каждом отдельном взаимодействии победа достается тому, кто стереотипней демонстрирует «лиру» вопреки противодействию партнера, и точнее меняет демонстрации сообразно изменению моментов этого взаимодействия, а не просто обладает более развитой «лирой».

Кстати, то же самое давно описано в брачных демонстрациях павлина (*Pavo cristatus*) (Arita et al., 1997; Фридман, 2008). Стереотипность демонстрирования самцом своего роскошного хвоста в погоне за самкой здесь настолько важнее развитости самого хвоста, что корреляций степени развития украшающих перьев самцов с их приспособленностью не обнаружено вообще в тщательных 15-летних исследованиях (Takahashi et al., 2008). Этот результат встретил резкое противодействие и критику



(Barras, 2008) ввиду распространенного непонимания того, что развитость турнирного оружия определяет статус не сама по себе, а через способность стереотипно демонстрировать «нужные» движения «оружием» в «нужные» моменты взаимодействия. И тем самым сигнализировать о тактике ведения борьбы, как доминошник сигнализирует о своей тактике выкладыванием кости.

Вернемся к тетеревам. Возможен еще один вариант срыва взаимодействия, когда взаимная агрессивность самцов не удерживается под ритуальной оболочкой уже в самом конце. Самцы, одновременно прекратившие «кивание», не двигаются, остаются в прежней позиции. После нескольких чуфыканий петухи клюют землю, затем обе птицы клюют в направлении бровей противника, дальше клевки сопровождаются прыжками, переходящими в драку (Лысенко, 1987).

В отличие от ритуализованных взаимодействий, в драках исход остается всегда неопределенным. Даже если один петух гонит противника с территории, перейдя через границу, он сразу же атакуется побежденной птицей. Следовательно, асимметрия в отношениях так и не установлена, и может быть установлена лишь средствами успешной коммуникации, – а для нее нужны максимальная ритуализация поведения и стереотипное демонстрирование «приемов» (они же сигналы) в ритуализованной борьбе – а не только высокая развитость самих орудий такой борьбы – рогов оленя, «лиры» у тетерева и пр.

Аналогичным образом самцы благородных оленей, сцепившись рогами, напрягают силы, чтобы одним из движений повергнуть противника на землю. При этом существенны как мощь и развитость рогов, сцепляющихся с рогами оппонента, общая физическая мощь животного, так и стереотипность исполнения движений рогами и шеей непосредственно во время ритуализованной борьбы. Каждое из движений одновременно является и непосредственно приемом борьбы, и сигналом

о тактике поведения индивида, избравшего данный прием в данной ситуации взаимодействия. Стереотипность исполнения движений рогами (фактически демонстраций) в ритуализованной борьбе даже важнее, чем развитость турнирного оружия сама по себе – самые длительные и напряженные стычки происходят между примерно равными самцами (Bartoš et al., 1987).

Если они изначально не равны, то более слабый может сдаться и уступить во время предварительной стадии демонстрации рогов друг другу, предварительно оценив их размер. А вот если стычка уже началась, тут стереотипность исполнения движений в ритуализованной борьбе приобретает ведущее значение – у оленей так же, как скажем и у волков (Morgan et al., 1981).

То есть можно предположить (как во всех вышеперечисленных случаях), что отношения между развитостью турнирного оружия и социальным рангом обратные. Не первое определяет второе, но все прямо наоборот – результаты агонистических взаимодействий (связанные со стереотипностью исполнения демонстраций и «умелым» использованием разных демонстраций в разные ситуации процесса) влияют на рост рогов или развитие других эксцессивных структур, и параметры полностью развитых рогов – следствие предшествующего социального ранга, а не наоборот.

Это предположение проверяли в исследованиях индивидуально помеченных самцов благородного оленя (*Cervus elaphus*) в Чехии в 1976–1983 гг. Каждого из 17 самцов прослеживали от рождения, взаимодействия анализировали у мест круглогодичной подкормки, для примеров использовали только сброшенные рога. Оказалось, что ранг самца в данном сезоне и параметры, характеризующие развитость рогов в том же сезоне, после сбрасывания, определяются результатами агонистических взаимодействий самцов в период, когда рога покрыты «бархатом». Более успешное использование рогов в то время, пока они еще рожки, не только



обеспечивает преобладание самца позже, в период гона, но и гарантирует ему лучшее развитие рогов. В следующем сезоне все начинается с «новой ступеньки» (Bartoš et al., 1987).

Видимо, пока рога еще покрыты «бархатом», всякое неточное (недостаточно стереотипное) использование рогов в стычке болезненно; тому, кто «хуже использует», легче подчиниться, чем уступить, тем самым «сорвав» взаимодействие и обеспечив повторение той же ситуации скоро и сразу (как в примере с неопределенным исходом стычек тетеревов).

Продолжая сравнение коммуникации животных с игрой в домино, а отреагирования инстинктивных сигналов – с «автоматическим» анализом шахматистами игровых позиций (Росс, 2006), можно сделать вывод, что у животных успешное использование «карт» предыдущего «хода» ведет к более благоприятному составу «карт», которые им сдадут в следующем «ходе» (сезоне). У них же нет промышленности и культуры, которая бы им делала фишки, карты, и другие знаки-посредники для игры, тратя на это природные ресурсы. Структуры для коммуникации приходится выращивать самим, и тратить собственные ресурсы на развитие рогов, брачных украшений цветковых пятен и пр. – отсюда и эта зависимость.

То есть параметры рогов – это признаки (индикаторы), а не сигналы социального статуса. Они действенны лишь тогда, когда плотность группы и природные условия позволяют индивидам осуществлять коммуникацию в необходимом режиме (которая в этом случае должна находиться в некоем оптимальном диапазоне, а вторые не быть слишком экстремальными).

При выполнении этих условий рога самцов-доминантов тяжелее, длиннее, с большим количеством отростков и более массивной перемышкой между третьим отростком и короной, более многочисленными и длинными отростками короны. Наилучший коррелят социального статуса быка в период роста рогов – это диаметр

розетки и короны, а также общая масса рогов, то есть не структурные, а суммативные характеристики (Bartoš et al., 1987).

Пример с оленями интересен тем, что здесь четко разделены моменты детерминации статуса в агрессивных взаимодействиях, влияющей на развитие турнирного оружия (*velvet period*), и момент использования готового оружия собственно в «турнире» (период гона). Поэтому возможно оценить роль процессов обмена демонстрациями в формировании той эксцессивной структуры, которая предъясняется демонстрациями, и не путать причину со следствием.

Другой вывод – без опосредования демонстрациями и «правил игры», по которым обмен демонстрациями ведет к выигрышу в одном случае и к проигрышу в другом, всякий сигнал статуса – просто признак, ни о чем не говорящий сам по себе. В коммуникации животных дела обстоят как в человеческой речи: *«Хорошо известно, что язык моделирует мир. Но одновременно он моделирует и самого пользователя этим языком, то есть самого говорящего. В этих условиях именно язык оказывается первичной феноменологической данностью»* (Успенский, 1996).

Так и здесь – видоспецифическая система сигнализации, проявленная в соответствующем наборе демонстраций, в каждый данный момент социальной жизни животного «создает себе» компетентного читателя сообщений, связанных с разными демонстрациями «турнирного оружия» и одновременно оказывает влияние на развитие морфоструктуры-«оружия» в следующий период.

Заключение

В силу вышеописанных закономерностей выделение видовых сигналов из общей массы поведения индивидов, взаимодействующих друг с другом в рамках популяционных систем, связанных друг с другом преимущественно эволюционного



процесса, конституирует определенные градации существенных (для системы) проблемных ситуаций и градации поведенческих программ, эффективно разрешающих проблемные ситуации (и в этом смысле адекватных набору ситуаций). Как все три компонента коммуникативной системы – сигнал, «обозначенные» им проблемные ситуации взаимодействия и программы поведения, запускающиеся в ответ на сигнал – выделяются из «фона» несигнальной активности индивидов, они ставятся во взаимно-однозначное соответствие друг с другом, а также с соответствующими уровнями «конфликта мотиваций» внутри животных-участников взаимодействия. Причем ставятся общеупотребительным способом, признанным и понятным как для резидентов, уже включенных в систему, так и для «активных вселенцев», старающихся включиться в нее.

Здесь неизбежно появление сигналов-посредников между типовой «проблемной ситуацией» в системе и «типичной» категорией конкурентных усилий, разрешающих соответствующую проблему, для того, чтобы информировать особей о тех и о других. Соответственно, некоторая определенная часть движений и действий животных, связанных соответствующими конкурентными отношениями, должна быть отдана в распоряжение социальной системе для обмена информацией системного характера, чтобы они могли осуществлять параметрическое управление в системе-социум. Для этого демонстрации, развивающиеся в направлении общих знаков системы, постепенно все больше и больше освобождаются (эмансипируются) от влияния мотивационной подосновы, так что специфические формы демонстраций делаются все менее и менее зависимыми от выражения мотивационного состояния животного в форме пантомимы. Индивидуализированное выражение состояния в таких демонстрациях вместе с динамикой состояния в связи с изменением ситуации в одном направлении производит стимуляцию партнера, в другом про-

исходит самостимуляция демонстратора, чем осуществляется силовое управление внутри конкретного взаимодействия (не охватывающего систему в целом).

Дальше процесс ритуализации уже «доводит» соответствующие движения и действия до максимальной эффективности функционирования в новой роли сигналов и тем самым превращает их в «демонстрации» (в понимании классических этологов). Однако при этом не прекращается их действие как специфических или неспецифических стимулов в тех довольно обычных случаях, когда коммуникативный режим выдержать не удастся и взаимодействие приобретает некоммуникативный характер (по крайней мере, не прекращается сразу).

Таким образом, знаки системы, передающие информацию о выборе действий в проблемной ситуации, берут начало из признаков (телодвижений и экспрессивных реакций индивида), специфически связанных с этой ситуацией и этим действием в силу самой природы вещей. Отсюда знаковые системы в социальной коммуникации животных развиваются на основе отличительных признаков и характерных черт тех самых действий и программ поведения, которые связаны с разрешением соответствующих ситуаций путем ритуализации, типизации и подчеркивания их наиболее отличительных черт.

Всякое прямое действие имеет потенцию превращения в демонстрацию, как только «с точки зрения индивидов» его связь с определенной ситуацией вовне и мотивацией внутри особи становится устойчивой и регулярной (законсообразной). Точно также всякая уже преобразованная демонстрация имеет потенцию к превращению в знак, если только взаимодействия в системе организованы так, что установлены взаимно-однозначные соответствия между проблемной ситуацией в социальной системе и стратегиями действия особей – ее элементов по разрешению соответствующей ситуации, где



эта демонстрация одновременно является и знаком, и действием.

По мысли В.Г. Черданцева (2006), естественный отбор вообще оперирует признаками, а не структурами. Удачный выбор признаков позволяет различать объекты независимо от структуры, и способность сигнализировать разными сигналами в разных ситуациях оказывается признаком конкурентоспособности особей, проявленной в рамках конкуренции за социальные ресурсы в системе, воспроизводство которой включает разрешение этих ситуаций. Паттерн наиболее существенных отношений между особями, образующий социальную организацию, должен контролироваться отбором с особенной жесткостью. Причем это стабилизирующий отбор, поддерживающий устойчивость воспроизводства «идеальных форм» социальной организации вида вопреки всему множеству «возмущений», созданных нестабильностью экологической среды, демографического состава, переменностью статуса и состояния особей и пр. Чтобы соответствующий отбор был действенным, нужны признаки, «указывающие» на возможности эффективного воспроизводства соответствующих отношений в системе.

А поскольку воспроизводство отношений в системе-социум осуществляется динамически, через их «оспаривание» в столкновении индивидуальных амбиций, создающем «конфликт интересов», проблемную ситуацию определенного типа, с воссозданием в последующем взаимодействии, то признаки, с которыми «работает» соответствующий отбор – это сигналы возможности разрешения конфликта одним из n «предусмотренных системой» исходов процесса. Последние в момент столкновения индивидов еще не реализованы и находятся только в потенции, возможность реализации этих возможностей (прошу прощения за тавтологию) индивиды не могут ощутить непосредственно и с трудом ощущают, отслеживая изменения ситуации, почему вынуждены ориентироваться пре-

имущественно на сигналы, «доверять» им более, чем непосредственным ощущениям от ситуации, мотивационным изменениям под воздействием ситуации и т.п. несигнальным воздействиям.

Поэтому сигналы животных, возникающие под действием отбора на оптимизацию системы, построенной на отношениях конкуренции за социальный ресурс, имеют значение «указателей» на реляционные характеристики индивидов, а не на собственные характеристики вроде силы, агрессивности и т.п. «показателей качества». Это характеристики большей или меньшей способности бороться за социальный ресурс, способность удерживать ресурс (*resource holding potential*), то есть вести борьбу за него на данном уровне успешности именно в данном конфликте и т.д. Соответственно, система сигналов этого рода оказывается в большей или меньшей степени символической и, главное, развивается в сторону все большей и большей символизации или не развивается вообще.

Когда демонстрация эффективно «снижает» мотивационный конфликт, информируя всех заинтересованных участников о «плате» и «выигрыше» выбора разных моделей поведения, когда последние представляют собой те же самые последовательности сигналов, она автоматически из действий, в ритуализованной форме выражающих намерения особи, превращается в знак системы. Эти знаки – те же самые «деньги» (*знаки стоимости конкурентных усилий* индивида), о которых шла речь в первой части.

Тем более что каждый мотивационный конфликт, в конечном счете, вызван именно противоречием между

- а) *стремлением контролировать ситуацию* (в той степени, в какой это необходимо для устойчивой реализации собственной поведенческой стратегии особью вопреки «сопротивлению», созданному аналогичными усилиями сочленов сообщества) и
- б) необходимостью определить оптимальное количество усилий, которые



должно направить на контролирование ситуации, с учетом ожидаемой эффективности контроля (Жуков, 1997), тем более что все животные в сообществе постоянно вынуждены оптимизировать свой бюджет энергии и особенно времени.

Благодаря знаковой системе, обслуживающей информационный обмен, эффективное использование знаков в процессе коммуникации, позволяют каждой особи получить информацию, необходимую для оптимального выхода из противоречия, исходя из собственных обстоятельств и целей поведения особи. Естественный отбор, оценивающий именно фенотипы и жизненные стратегии особей в целом, ликвидирует не столько «лишние», сколько «непроизводительные» расходы. Он поддерживает увеличение «сигнальности» и «знаковости» демонстраций, но пресекает «нечестную» коммуникацию и ошибочный выбор действий на основании сигнальной информации, также как конкурентная среда рыночной экономики удаляет неэффективных производителей и расточительных потребителей товара.

Роль сигналов в создании такой сети информационного обмена внутри социума и значение сигнальной информации для разрешения «конфликтов интересов» между индивидами подробно изучена в сообществах краснокрылого трупяла (Searcy, Yasukawa, 1983). Самцы этого вида занимают, охраняют и рекламируют территории в густых прибрежных зарослях околородной растительности, у воды и над водой, куда затем поселяются самки.

Успех размножения самца пропорционален площади пространства, которое самец сумел занять и оборонить от постоянного «давления» соседей и нетерриториальных бродячих особей. Чем больше площадь охраняемого пространства, тем больше самок самец привлекает к себе на участок. Самки, живущие на данной территории, спариваются почти исключительно с данным самцом, а число гнезд и число вылетевших птенцов на всех участках связаны

положительной корреляцией. Кстати, это подтверждает избыточность запасов корма даже на участках наименьшей площади в самых перенаселенных частях группировки и, следовательно, конкуренцию самцов именно за социальный ресурс.

Поэтому успех размножения самца прямо пропорционален величине гарема и положительно зависит от размера самой территории. Все самцы интенсивно конкурируют за территории: во время пика социальной активности достаточно 15-минутного отсутствия владельца на участке, чтобы его занял другой самец или соседи разделили между собой, но «социальное притяжение» территориальных самцов друг к другу сильней рассредотачивающих эффектов территориальной конкуренции. Большинство самцов не могут занять территории из-за перенасыщенности «лучших» местообитаний, однако стремятся именно к этому. При наличии свободных территорий и вполне подходящих местообитаний самцы в первую очередь стремятся закрепиться в самых плотных участках, даже если это снизит их репродуктивный успех, так как занятый участок в центре группировки будет много меньше, чем на периферии. Несмотря на это, территории в «свободных» местообитаниях занимают лишь самцы, не сумевшие удержаться в центре (Searcy, Yasukawa, 1983).

То есть первый акт территориальной конкуренции – это концентрация особей в будущем центре группировки, «обозначение» центра максимальной плотностью пения, визуальных демонстраций и прямых социальных контактов. Второй акт – расширение периферии поселения на «свободные» местообитания за счет вытесненных туда менее конкурентоспособных особей. В такой ситуации визуальные демонстрации и акустические сигналы оказываются средством конкуренции, более эффективным и менее затратным, чем физическая сила, если индивид подчинил использование сигналов в территориальной конкуренции «общим правилам системы» в большей



степени, чем собственным побуждениям сексуальности и агрессии.

Более конкурентоспособные (обычно старшие) самцы имеют большие территории, в среднем больше поют и демонстрируют. Самцы старших возрастов, имеющие репродуктивный опыт, чаще кормят птенцов своих самок по сравнению с более молодыми самцами. Там, где самки получают помощь от самцов в выкармливании выводка, их репродуктивный успех определяется степенью участия самца в выкармливании. Если самка кормит птенцов преимущественно в одиночку, репродуктивный успех определяется почти исключительно качеством территории, на которой поселяется самка. Здесь значимы густота растительности, степень расчлененности зарослей «по вертикали», и глубина воды в месте гнездования (обеспечивает меньший риск разорения гнезд).

Следовательно, самцы конкурируют друг с другом за территории в «лучших», т.е. переуплотненных районах внутри группировки. Самкам же выгодно выбирать либо лучшую территорию, более кормную и лучше защищенную, независимо от качества самца-владельца, либо лучшего самца, способного выкармливать ее потомство. Поэтому ей стоит ориентироваться на участки самых конкурентоспособных самцов, несмотря на их в среднем меньшую площадь – ведь они обычно (хотя и не всегда) располагаются в лучших местообитаниях, к тому же более конкурентоспособные самцы старших возрастов еще и будут лучшими отцами. Выигрыш от выбора более качественных в среднем местообитаний плюсуется с выигрышем от максимума поддержки со стороны самца (Searcy, Yasukawa, 1983).

Чтоб итоговый (суммарный) выигрыш был максимален, при выборе территории для поселения самка должна ориентироваться не на первичный сигнал, т.е. признаки самой территории, но на сигнал вторичный – интенсивность визуальных, акустических демонстраций, которыми

самец «обозначает» данное пространство в попытках воспрепятствовать территориальным захватам со стороны других птиц. Но тогда соответствующие сигналы самца (и тем более градиенты «пространственной плотности» таких сигналов внутри участка) должны давать надежную информацию о качестве самца всем «заинтересованным потребителям» – и самкам, и чужим самцам. Следовательно, все используемые сигналы – визуальные демонстрации, песни и другие акустические сигналы – должны «честно» показывать интенсивность претензий соседей на данный участок пространства и одновременно эффективно препятствовать попыткам захвата, если подаются владельцем регулярно и в необходимом режиме.

Тогда устойчивая подача сигналов в ключевых точках охраняемого пространства в определенном временном режиме для владельцев будет заменителем физической силы в конкурентной борьбе (а также способности бороться, степени агрессивности и других прямых средств конкурентной борьбы). Переход от прямых средств территориальной конкуренции к *непрямым, опосредуемым сигналами* и переносимой ими информацией об относительной конкурентоспособности разных самцов в разных участках удерживаемого ими пространства «уравнивает шансы» разных индивидов на приобретение гарема. Он позволяет вовлечь в выкармливание потомства любых особей, имеющих репродуктивный опыт и способных удержать территорию в центре группировки, а не только самых крупных и сильных (Searcy, Yasukawa, 1983).

То есть визуальные и акустические сигналы как знаки-посредники появляются для оптимизации всех трех типов конкурентных отношений в системе (конкуренция самцов между собой, самок между собой и самцов за самку). Обмен сигналами в территориальных и брачных взаимодействиях позволил оценивать «относительное качество» потенциальных партнеров, их готовность пойти на риск образования



устойчивой связи с данным самцом/самкой, тем самым отказываясь от возможности иного выбора. Именно эту функцию выполняют ритуализированные демонстрации, тем самым превращаясь в своего рода «деньги», которыми изменяется «плата» и «выигрыш» особей в соответствующих актах территориальной и брачной конкуренции, так что выигрыши и проигрыши соседей становятся известными всему обществу (Searcy, Yasukawa, 1983).

В свое время Александр Гамильтон говорил, что покупательная способность денег обладает одновременно и принуждающей силой. Ровно то же самое можно сказать о ритуализированных демонстрациях животных, представляющих собой стимулы и сигналы одновременно. Е.Н. Панов (2006) описывал, как прочтенная им лекция о социальности животных вызвала возражение одного из зоологов: «*Как животные могут быть социальны: у них же нет денег!*». Здесь заложен большой смысл: социальность всегда основана на *обмене ценностями* и поддерживается достижениями индивидов, составляющих общество, и не только у человека – муравьи, термиты и голые землекопы например, кормят друг друга.

Обмен ценностями, культивирование достижений индивидов требует «денег» – всеобщего эквивалента знаковой природы, который позволяет информировать все (членов сообщества) о величине и ценности вклада каждого в развитие (устойчивость, процветание...) данной системы. Ими оказываются коммуникативные сигналы, выраженные в ритуализированных демонстрациях территориального, брачного или иного ряда. Точнее ритуализированные демонстрации постепенно становятся такими «деньгами» (используемыми для оценки адекватности, своевременности и компетентности конкурентных усилий особи, «приложенных» в определенном процессе воспроизводства отношений системы) в эволюционном процессе под влиянием факторов, обсуждавшихся выше.

Главное, при переходе от прямого конфликта за территории к опосредованной территориальными сигналами для всех самок и всех самцов возникает возможность выбора *одной из двух альтернативных моделей поведения, коммуникативной и некоммуникативной*. Самка может ориентироваться на качество территории или на вторичный сигнал в виде территориальных демонстраций «лучших» самцов; самцы могут ориентироваться на само присутствие территориальных конкурентов в облюбованных районах группировки или на его знак в виде пения и визуальных демонстраций самца, «подаваемых» в определенном режиме. Обратите внимание: этот «знак» будет иметь одно и то же «значение» для самцов и самок, несмотря на частичную противоположность и даже конфликт «интересов» и другого пола.

Следовательно, обмен знаками, опосредующими территориальную конкуренцию самцов, превращает конкуренцию отдельных индивидов в сквозной процесс коммуникации внутри сообщества в целом. Он позволяет оптимальным образом «уравновесить» конфликтующие интересы самцов и самок, поселившихся на самцовых территориях, с учетом условий каждого года. Если плотность самцовых территорий высокая, а среда обитания стабильная (например, риск хищничества высок, но постоянен и предсказуем), самцам и самкам лучше в данный сезон следовать коммуникативной стратегии выбора. В следующий сезон они могут делать альтернативный выбор, например, при разреженности группировок и в случае нестабильности среды.

Эта вариабельность популяционных реакций, возможность постоянного переключения индивидов между разными альтернативными стратегиями в зависимости от социальной плотности группировки и стабильности среды в занимаемом ею пространстве будут увеличивать устойчивость пространственно-этологической структуры и репродуктивный выход популяции при чередовании «плохих»



и «хороших» сезонов... если территориальные демонстрации самцов, и особенно пространственно-временной градиент «подачи» соответствующих сигналов действительно является знаком относительной конкурентоспособности самца, эффективно фиксирующий зависимость конкурентоспособности владельца от интенсивности «претензий», с одной стороны, качества местообитаний, с другой.

Наблюдения за территориальной конкуренцией самцов и выбором самок *A. phoeniceus* подтверждают ключевую роль сигналов и сигнальной информации в видоспецифической системе отношений. Последняя частично (разными аспектами пространственных и брачных отношений полов) проявляется в группировках различной плотности.

При вольерном содержании краснокрылых трупалов между самцами складывается линейная иерархия (порядок клевания), поддержание которого не требует обмена демонстрациями (достаточно прямой агрессии), а иерархический ранг самца прямо пропорционален весу птицы. В природе более крупный самец чаще побеждает в неритуализированных стычках за территорию, в некоторых (не всех!) группировках более крупные самцы имеют в среднем более крупные территории и гаремы. Необходимость расширения и защиты территории в условиях территориальной конкуренции в принципе способствует увеличению размеров тела самца (Searcy, Yasukawa, 1983).

Хотя увеличение размеров территориальных самцов выгодно, оно лимитируется ростом потребления энергии. Размер территорий, особенно наиболее привлекательных в центре, недостаточен для обеспечения кормом владельцев. Самцы должны периодически оставлять участок и летать на кормежку. При наличии постоянной подкормки самец проводит на участке больше времени и может в принципе более эффективно охранять границы участка и привлекать самок, если он достаточно ак-

тивен в подаче территориальных и брачных сигналов. Действительно, интенсивность территориальных демонстраций обратно пропорциональна размеру самцов, причем как в центре участка, так и на периферии (Searcy, Yasukawa, 1983).

Независимо от размера самцов интенсивность территориальных демонстраций у каждого увеличивалась с возрастом, точнее, с числом прошедших сезонов репродукции (уже это делает ее эффективным вторичным сигналом для самки). Наконец, обратная зависимость частоты демонстраций от веса и физической силы у всех самцов оказалось более сильной и устойчивой, чем прямая зависимость между весом/физической силой самца и победой в неритуализированных стычках. Следовательно, самец может «компенсировать» физические недостатки за счет более интенсивной и устойчивой подачи сигналов, большей регулярности социального общения, предварительно обеспечив себе запас свободного времени для этого за счет инноваций в поведении самообеспечения. Наконец, экспериментальное воспроизведение песен на территориях разных самцов показало, что проигрывание сигнала эффективно снижает риск вторжения соседей в отсутствие владельца.

Степень понижения зависит от устойчивости/интенсивности подачи сигнала и (главное!) не зависит ни от конкретного самца, ни от того, в центре или на периферии участка подавали экспериментальный сигнал. Помимо устойчивости ритма подачи сигнала, частота вторжений претендентов на экспериментальных участках была обратно пропорциональна разнообразию воспроизводимого репертуара «самца» – числу типов песен в записи (Searcy, Yasukawa, 1983).

Следовательно, территориальные сигналы этого вида – более эффективный источник информации о конкурентоспособности самцов и о качестве территорий, чем прямое наблюдение местообитаний и конфликтов самцов за эти местообитания.



Сам сигнал при этом является знаком, «уравновешивающим» воздействие на особь основных типов конфликтов в этой системе. Это конфликт между самцами, конкурирующими за территорию, между физической способностью самца к охране определенного пространства, и ресурсами, необходимыми для поддержания этой способности, наконец, между самцами, максимизирующими число привлеченных самок, и самками, избирающими партнеров с наибольшей «гарантией» снабжения кормом потомства самки.

Оптимальное состояние всей популяционной системы вида (ему соответствует максимум устойчивости популяционной структуры, см. Семевский, Семенов, 1984) достижимо лишь при появлении системы знаков как всеобщего эквивалента для «уравновешивания» несовместимых влияний на особь внутри всей популяции. Оно происходит путем оценки вклада каждого из них в приспособленность данной особи в данный момент и в данной точке существования индивида, но именно в итоговую приспособленность, которую особь потенциально может иметь лишь на «финише» жизненного цикла, если остается в рамках системы и поддерживает «правила» обмена знаками по коммуникативной сети.

Итак, формирование специализированных знаковых систем – посредников между конкурентными усилиями особей *обязательно в каждой ситуации конкуренции за социальный ресурс*. Откуда берутся такие сигналы, тоже понятно – из экспрессивных телодвижений, связанных с возбуждением (или стрессированным состоянием) особи в связи с данной проблемной ситуацией. Для N дифференцированных ситуаций взаимодействия, отражающих разные градации изменения того, «о чем сообщается» в значениях сигналов, уровни возбуждения или стресса, или иной неспецифичной реакции также будут различны, что отразится на внешнем облике, интенсивности и других параметрах экспрессий. Дальше эти первичные различия между протосиг-

налами усиливаются в процессе ритуализации, превращающем экспрессивные телодвижения в демонстрации, и в процессе означивания, трансформирующего ряды демонстраций, выстроенные вдоль мотивационно-типологических градиентов агрессии, сексуальности и т.п. в специализированные знаковые системы. Тем уже формы разных сигналов ряда «строятся» в соответствии с некой системой оппозиций, разные комбинации которых задают разные элементы ряда, также как фонологическая система языка строит модели звуков – фонемы в соответствии с системой оппозиций присущей именно данному языку.

Следовательно, задача расшифровки «языка» животных состоит в реконструкции подобных рядов (или «решеток» или более сложных систем) таких сигналопосредников между типами проблемных ситуаций и типом конкурентных усилий особей, направленных на решение проблем (и «оформленных» в виде определенным образом организованной поведенческой последовательности).

Для этого «материальные структуры»-носители сигнала (демонстрации) должны быть очищены от несигнальных действий, особенно экспрессивных реакций, тем более, что последние часто «слиты» с демонстрациями в некий единый комплекс, так как рост общего возбуждения по ходу взаимодействия поддерживает готовность к предъявлению демонстраций и является материальной причиной (условием проявления) появления экспрессивных реакций – ярких, заметных, но семантически «пустых» (Фридман, 2008, в печати).

Во-вторых, необходимо отделить «типические» проблемные ситуации, закономерно возникающие в социуме с определенной организацией, в результате поведения особей, регулярно и направленно ищущих соответствующих контактов друг с другом, от случайных или вынужденных взаимодействий, возникающих нерегулярно в силу действия внешней причины, а не благодаря соответствующему направлению социаль-



ной активности самих особей («социальное притяжение»).

В-третьих, те адекватные стратегии поведения для следующего периода взаимодействия, которые выбраны особью в ответ на сигнал и сами являются сигналами, кодирующими начатый процесс общения и доводящими его до осмысленного результата, следует отличать от просто экспрессивных реакций на внешний стимул или изменения внутреннего состояния. Отличия состоят в том, что первые обладают типологически определенной формой, дифференцированной от формы других сигналов и от «фона» в виде континуума несигнальных реакций участников взаимодействия, а вторые – нет, хотя столь же «ярки» и демонстративны.

Соответственно, главная проблема этологического анализа коммуникации – как воспроизводимо и точно осуществить это «разделение» во всех трех случаях.

ЛИТЕРАТУРА

- Авданин В.О., Карху А.А. (1998): Беркут в Центральном Лесном биосферном заповеднике. - Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Мат-лы II совещания «Редкие птицы Европейского Центра России». М.: МПГУ. 145-149.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. (1983): Социально облегчаемые реакции в пищевом поведении змей. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конф. по повед. жив. М.: Наука. 64-66.
- Благосклонов К.Н. (1988): О биологическом значении брачного демонстративного поведения птиц. - Журн. общей биологии. 49 (3): 409-417.
- Благосклонов К.Н. (1991): Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: МГУ. 1-271.
- Гольцман М.Е. (1983): Принцип стимуляции «подобного подобным» и его роль в регуляции поведения. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука. 61-64.
- Гомелюк В.Е. (1979): Дивергенция полового поведения на примере двух представителей рода *Pungitius* Coste. - Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР. Рига: Латвийский госун-т им. П. Стучки. 6-25.
- Громов В.С. (2005): Ритуализованное агонистическое поведение грызунов. - Успехи соврем. биол. 125 (5): 509-519.
- Громов В.С. (2008): Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: КМК. 1-581.
- Докинз Р. (1993): Эгоистичный ген. М.: Мир. 1-318.
- Жуков Д.А. (1997): Психогенетика стресса: поведенческие и эндокринные корреляты генетических детерминант стресс-реактивности при неконтролируемой ситуации. СПб: СПбЦНТИИ. 1-176.
- Зигфрид В. (1995): Танец – искусство движения: красота как свойство поведения. - Красота и мозг. М.: Мир. 125-155.
- Иваницкий В.В. (1982): Социальное поведение каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) в период формирования гнездовой популяции. - Зоол. ж. 61 (1): 71-82.
- Иваницкий В.В. (1998): Пространственно-ориентированное поведение птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 28: 3-23.
- Карасева Е.В., Готфрид А.Б. (1983): Элементы агонистического поведения обыкновенных ежей. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука. 78-79.
- Кастлер Г. (1960): Азбука теории информации. Место теории информации в биологии. - Теория информации в биологии. М.: ИЛ. 9-53, 183-192.
- Кастлер Г. (1968): Общие принципы анализа систем. - Теоретическая и математическая биология. М.: Мир. 339-362.
- Крученкова Е.П. (2002): Принципы отношений мать – детеныш у млекопитающих. - Автореф. дисс. доктора биол. наук. М. 1-48.
- Ксенц А.С. (1990): Колониальность у сизого голубя: диалектика консерватизма и лабильности. - Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь – Мелитополь: СОНАТ. 33-37.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С. (1983): Этологическая структура городских популяций сизого голубя. - Прикладная этология. Мат-лы III Всесоюз. конфер. по поведению животных. М.: Наука. 127-129.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Х. (1987): Формирование и динамика состава колоний синантропных *Columba livia* Gm. - Экология. 4: 60-61.
- Леви-Строс К. (2001): Структурная антропология. М.: ЭКСМО-пресс. 1-522.
- Лоренц К. (1998): Обратная сторона зеркала. 1-488.
- Лысенко И.Г. (1987): Пространственно-этологическая структура тетеревиного тока. - Биологические основы охраны и воспроизводства охотничьих ресурсов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 14-25.
- Любичев А.А. (1971): О критериях реальности в таксономии. - Информационные вопросы семиотики, лингвистики и автоматического перевода. М.: ВИНТИ. 1: 67-83.
- Непомнящих В.А. (2003): Противоречие между оптимизацией и упорядоченностью в строительном поведении личинок ручейников *Chaetopteryx villosa* Fabr. (*Limnephilidae*, Trichoptera). - Журн. общ. биол. 64 (1): 45-54.
- Непомнящих В.А. (2004): Как животные решают плохо формализуемые задачи поиска. - Синерге-



- тика и психология: Тексты. Вып. 3: Когнитивные процессы. М.: Когито-Центр. 197-209.
- Никольский И.Д. (1982): Об одном ритмическом показателе в крике речной крачки. - Рукоп. деп. в ВИНТИ 6.07.1982 г. №3520-82. 1-11.
- Никольский И.Д. (1990): Звуковые корреляты функциональных связей в колониях чайковых птиц. - Совр. пробл. изуч. колониальности у птиц. Мат-лы II Совещ. по теор. аспектам колониальности. Симферополь – Мелитополь, СОНАТ. 157-159.
- Панов Е.Н. (1978): Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 1-303.
- Панов Е.Н. (1989): Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 1-750.
- Панов Е.Н. (2006): Сигнализация и язык животных. - <http://www.ethology.ru/library/?id=98%20>
- Плюснин Ю.М. (1990): Проблема биосоциальной эволюции. Теоретико-методологический анализ. Новосибирск: Наука. 1-240.
- Попов С.В. (1986): Социальные взаимодействия и социальная структура – возможные связи характеристик поведения и популяционных структур. Методы исследований в экологии и этологии. Пушино. 121-140.
- Попов С.В. (2005): Механизмы формирования устойчивых внутригрупповых отношений у песчанок (*Rodentia, Cricetinae*). - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 110 (4): 98-100.
- Попов С.В. (2006): Проблема адаптивности при исследованиях социальных структур. - Журн. общ. биол. 67 (5): 335-343
- Попов С.В., Чабовский А.В. (2005): Понятие социальной структуры в исследованиях млекопитающих. - Зоол. ж. 84 (1): 4-15
- Ракилов А.И. (1971): Курс лекций по логике науки. М.: Высшая школа. 1-174.
- Резанов А.Г. (2000): Кормовое поведение птиц. Метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа. 1-223.
- Роговин К. А., Мошкин М. П. (2007): Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине). - Журн. общ. биол. 68 (4): 244-267.
- Росс Ф. (2006): Как воспитать гения? - В мире науки. 11: 54-62.
- Стойловский В.П., Стоянов А.П. (1983): Демонстративное поведение речной крачки при антагонистических конфликтах. - Поведение животных в сообществах. Мат-лы III Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука. 47-49.
- Троцкий Л.Д. (1990): Их мораль и наша. - Вопр. философии. 5: 32-54.
- Успенский Б.А. (1996): Избранные труды. 2-е изд. М. 1: 1-280.
- Фридман В.С. (1993): Коммуникация в агонистических взаимодействиях большого пестрого дятла. - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 98 (4): 34-45.
- Фридман В.С. (1994): О территориальном и токовом поведении белоспинного дятла. - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 99 (4): 18-36.
- Фридман В.С. (1995): Территориальное поведение большого пестрого дятла в поселениях высокой плотности: типы социальной структуры в осенне-зимний период и их смена. - Орнитология. М.: МГУ. 26: 3-13.
- Фридман В.С. (1996): Поведение молодых больших пестрых дятлов при расселении. - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 101 (3): 22-25.
- Фридман В.С. (1998): Социальная структура популяций *Dendrocopos major* в изменчивой среде: как сохранить единство при разнонаправленных адаптациях особей? - Жизнь популяций в гетерогенной среде. Мат-лы II Всеросс. семинара. Йошкар-Ола. 1: 267-284.
- Фридман В.С. (1999): Пространство и время социальной жизни животных: ресурс нынешнего или когнитивная матрица будущего поведения? - Мир психологии. 4: 64-98.
- Фридман В.С. (2006): Территориальные демонстрации больших пестрых дятлов: мотивационный и семантический анализ репертуара. - Орнитологич. исследования в Северной Евразии: Тез. XII Междунар. орнитол. конфер. Северной Евразии. Ставрополь. 536-537.
- Фридман В.С. (2007): Ритуализированные демонстрации позвоночных в процессе коммуникации: знак и стимул. - Мастер-класс для «Пантоподы». М.: КМК. 86-100.
- Фридман В.С. (2008): Новые представления о сигналах и механизмах коммуникации позвоночных (основания знаковой концепции коммуникации). Вып. 1. Коммуникативные системы человека и животных. Происхождение языка. Сост. А.Д. Кошелев, Т.В. Черниговская. - Разумное поведение и язык. М.: Языки славянской культуры. 367-394.
- Фридман В.С. (в печати): Используются ли знаки (и символы?) в системах коммуникации позвоночных. - Проблемы эволюции.
- Хайнд Р. (1975): Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 1-855.
- Черданцев В.Г. (2005): Пух и кролик. Два взгляда на изменчивость и эволюцию биологических форм. - Знание – сила. 9: http://wsyachina.narod.ru/biology/bio_evolution_1.html
- Щипанов Н.А. (2000): Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих. - Успехи соврем. биол. 120 (1): 73-87.
- Щипанов Н.А. (2003): Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие. - Зоол. ж. 82 (4): 450-469.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В. (2004): Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции. - Успехи соврем. биол. 124 (1): 28-43.
- Эйбль-Эйбесфельдт И. (1995): Биологические основы эстетики. - Красота и мозг. Биологические основы эстетики. М.: Мир. 29-73.
- Alexander R.D. (1960): Sound communication in Orthoptera and Cicadidae. - Animal sounds and com-



- munication. A.I.B.S. Publication. Washington, D.C. 7: 38-92
- Andersson S. (1989): Sexual selection and cues of female choice in leks of Jackson's widowbird *Euplectes jacksoni*. - Behav. Ecology and Sociobiology. 25 (6): 403-410.
- Arita H., Toshikazu H., Mariko H.-H. (1997): Sexual ornamentation, display behaviour and male mating success in the blue peafowl, *Pavo cristatus*. - Advances in Ethology. Supplements to Ethology. Contr. of the XXV Int. Ethol. Conference. Vienna, Austria. 20-27 August 1997. 32: 196.
- Baker M., Boulan J., Goulart C. (1991): Effects of gargle vocalizations on behaviour of black-capped chickadees. - Condor. 93 (1): 62-70.
- Barras C. (2008): Have peacock tails lost their sexual allure? - New Scientist news. 27 March 2008. (<http://biology.queensu.ca/~bio210/pdf/2008Barras.pdf>).
- Bartoš L., Perner V. Procházka B. (1987): On relationship between social rank during the velvet period and antler parameters in a growing red deer stag. - Acta Theriol. 32 (21-31): 403-412.
- Bekger I. (1981): The role of risks in mammalian combat: zebra and onager fights. - Z. Tierpsychol. 56 (4): 297-304.
- Bekoff M., Tyrrell M., Lipetz V., Jamieson R. (1981): Fighting patterns in young coyotes: initiation, escalation, and assessment. - Aggress. Behav. 7 (3): 225-244.
- Belestky L., Corral M. (1983): Song response by female Red-winged blackbirds to male song. - Wilson Bull. 95 (4): 643-647.
- Belestky L., Oriance G. (1987): Territoriality among male red-winged blackbirds: I. Site fidelity and movement pattern. II. Removal experiments and site dominance. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 20: 21-34, 339-349.
- Björklund M. (2002): Optimal Mate Choice in a Neural Network. - J. Theor. Biol. 218 (2): 149-154.
- Blumstein D.T. (2002): The evolution of functionally referential alarm communication: multiple adaptations, multiple constraints. - Evol. Comm. 3: 135-147
- Blumstein D.T. (2007): The evolution of alarm communication in rodents: structure, function and the puzzle of apparently altruistic calling. - Rodent Societies. Univ. Chicago Press. 27: 317-327.
- Blumstein D.T., Patton M.L., Saltzman W. (2006): Faecal glucocorticoid metabolites and alarm calling in free-living yellow-bellied marmosets. - Biol. Letters 2: 29-32.
- Borgia G., Wingfield J. (1990): Hormone correlates of bower decoration and sexual display in the satin bower bird (*Ptilonorhynchus violaceus*). - Condor. 93 (4): 935-942.
- Bradley A.J., McDonald I.R., Lee A.K. (1980): Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stewarti*, Macleay). - Gen. Comp. Endocrinol. 40 (2): 188-200.
- Brick O. (1998): Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. - Animal Behav. 56: 309-317.
- Carere C. (2003): Personalities as epigenetic suites of traits: a study on a passerine bird. - <http://dissertations.ub.rug.nl/faculties/science/2003/c.carere/>
- Caryl P.G. (1979): Communication by agonistic displays: what can the game-theory contribute to ethology? - Behaviour. 68: 136-169.
- Coleman S.W., Patricelli G.L., Borgia G. (2004): Variable female preferences drive complex male displays. - Nature. 428: 742-745.
- Curry R., Grant P. (1991): Impact of climatic variation in Galapagos mockingbird social organization. - Acta XX Congr. Int. Ornithol., Christchurch, 2-9 Dec. 1990. Wellington. 3: 1333-1341.
- Dane D., Walcott C., Drury W.H. (1959): The form and duration of the display action of the golden-eye (*Bucephala clangula*). - Behaviour. 14: 265-281.
- Davison G. (1982): Sexual displays of the great argus pheasant *Argusia nusargus*. - Z. Tierpsychologie. 58 (3): 185-202.
- Diamond J. (1981): Birds of paradise and the theory sexual selection. - Nature. 293 (5830): 257-258.
- Diamond J. (1982): Evolution of bowerbirds' bowers: animal origins of the aesthetic sense. - Nature. 297 (5862): 99-102.
- Diamond J. (1987): Bower building and decoration by bowerbird *Amblyornis inornatus*. - Ethology. 74: 177-204.
- Dingemans N.J., Both C., Drent P.J., Van Oers K., Van Noordwijk A.J. (2002): Repeatability and heritability of exploratory behaviour in Great Tits from the wild. - Animal Behav. 64: 929-938
- Dingemans N.J., Both C., van Noordwijk A.J., Rutten A.L., Drent P.J. (2003): Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). - Proc. Royal Society London. Ser. B. 270: 741-747
- Eckert Ch., Weatherhead P. (1987a): Owners, floaters and competitive asymmetries among territorial red-winged black-birds. - Animal Behav. 35 (5): 1317-1323.
- Eckert Ch., Weatherhead P. (1987b): Competition territories in red-winged blackbirds: as resource-holding potential realised. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 20: 369-375.
- Eckert Ch., Weatherhead P. (1987c): Ideal dominance distribution: a test using red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). - Behav. Ecol. and Sociobiol. 20: 43-52.
- Ekman J. (1989): Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. - Wilson Bull. 101 (2): 263-288.
- Endler J.A., Westcott D.A., Madden J.R., Robson T. (2005): Animal visual systems and the evolution of color patterns; sensory processing illuminates signal evolution. - Evolution (USA). 50: 1795-1818.
- Enquist M. (1985): Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. - Animal Behav. 33: 1152-1161.
- Enquist M., Ghirlanda S., Hurd P.L. (1998): Discrete conventional signalling of continuously varying resource value. - Animal Behav. 56: 749-753.



- Enquist M., Leimar O. (1987): Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. - *J. Theor. Biol.* 127: 187-205.
- Enquist, M., Plane, E., Roed J. (1985): Aggressive communication in fulmars (*Fulmarus glacialis*) competing for food. - *Animal Behav.* 33: 1007-1020.
- Espmark Y., Amundsen T., Rosenquist G. (eds.) (2000): *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press. 1-496.
- Evans Ch. (1997): Referential signal. - *Perspectives in ethology*. 12: 99-143.
- Evans Ch.S. (2002): Cracking the code: communication and cognition in birds. - *The Cognitive Animal*. Cambridge: MIT Press. 315-322.
- Evans Ch.S., Evans L. (2007): Representational signalling in birds. - *Biol. letters*. 3 (1): 8-11.
- Evans C.S., Marler P. (1995): Language and animal communication: parallels and contrasts. - *Comparative approaches to cognitive science*. Cambridge: MIT Press. 341-382.
- Finley J., Ireton D., Schleidt W., Thompson T. (1983): A new look at the features of mallard courtship display. - *Animal Behav.* 31 (2): 348-354.
- Freeman Sc. (1987): Male red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) assess the RHP of neighbors by watching contests. - *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 21 (5): 307-311.
- Freeman-Gallani G.R., Rotstein M.D. (1999). Apparent heritability of parental care in savannah sparrows. - *Auk*. 116 (4): 1132-1136.
- Garant D., Kruuk L.E.B., Wilkin T.A., McCleery R.H., Sheldon B.C. (2005): Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. - *Nature*. 433: 60-65.
- Geist V. (1986): New evidence of high frequency of antler wounding in cervids. - *Can. J. Zool.* 64 (2): 380-384.
- Golani I. (1976): Homeostatic motor process in mammalian interactions: a choreography of display. - *Perspectives in ethology*. 2: 69-104.
- Golani I., Moran G. (1983): A motility-immobility gradient in the behavior of the «inferior» wolf during «ritualized fighting». - *Advances in the study of Mammalian Behavior*. Amer. Society of Mammalogists Special Publication. American Society of Mammalogists, Shippensburg, PA. 7: 65-94.
- Goltsman D.W. (2005): Differentiation by dispersal. - *Nature*. 433 (6): 23-24.
- Groothuis T. (1989): On the ontogeny of display behaviour in black-headed gull: I. The gradual emergence of the adult forms II. Causal links between the development of aggression, fear and display behavior: emancipation reconsidered. - *Behaviour*. 110 (1-2): 76-124, 161-204
- Guilford, T., Dawkins M.S. (1991): Receiver psychology and the evolution of animal signals. - *Animal Behav.* 42: 1-14.
- Halliday T. (1975): An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia, *Salamandridae*). - *Animal Behav.* 23 (2): 291-322.
- Hansen A. (1986): Fighting behaviour in bald eagles: a test of game theory. - *Ecology*. 67 (3): 787-797
- Hjorth I. (1970): Reproductive behavior in *Tetraonidae*. - *Swedish wildlife (Viltrevy)*. 7 (4): 181-596.
- Hurd P. (1997): Cooperative signalling between opponents in fish fighting. - *Animal Behav.* 54: 1309-1315.
- Hurd P. (2004): Conventional displays: Evidence for socially mediated costs of threat displays in a lizard. - *Aggressive Behaviour*. 30 (4): 326 - 341
- Hurd P., Enquist M. (2001): Threat display in birds. - *Can. J. Zool.* 79: 931-942.
- Jablonski P., Matysiak P. (2002): Male wing-patch asymmetry and aggressive response to intruders in the Common Chaffinch (*Fringilla coelebs*). - *Auk*. 119 (2): 566-572
- Jakobsson S. (1987): Male behavior in conflict over mates and territories. Stockholm. 1-124.
- Järvi T., Bakken M. (1984): The function of the variation in the breast stripe of the great tit (*Parus major*). - *Animal Behav.* 32 (2): 590-596.
- Järvi T., Walso O., Bakken M. (1987): Status signalling by *Parus major*: an experiment in deception. - *Ethology*. 76: 334-342.
- Johnsgard P. (1965): *Handbook of Waterfowl Behavior*. Ithaca, NY: Cornell Univ. Press. 1-378.
- Kikkawa J. (1987): Social relations and fitness in silvereyes. - *Animal societies: theories and fact*. Tokio: Scientific Press. 253-266.
- King A., West M., 1989. Presence of female cowbirds (*Molothrus ater ater*) affects vocal imitation and improvisation in males. - *J. Comparative Psychology*. 103 (1): 39-44.
- Kruijt J. (1964): Ontogeny of social behaviour in Burmese Red Junglefowl (*Gallus g.spadiceus* Bonaterre). - *Behaviour*. 12: 1-174.
- Kruijt J., Hogan J. (1967): Social behaviour on the lek in Black Grouse, *Lyrurus tetrix* (L.). - *Ardea*. 55 (3-4): 203-240.
- Kruijt J., de Vos G., Bossema J. (1972): The arena system of black grouse. - *Proc. 15th Int. Ornith. Congr. Leiden*. 339-423.
- Lewis D.L. (1982): Dispersal in a population of white-browed sparrow weavers. - *Condor*. 84 (3): 306-312.
- Lind H. (1984): The relation display of the mute swan *Cygnus olor*: synchronized neighbour responses as a instrument in the territorial defense strategy. - *Ornis Scand.* 15 (2): 98-104.
- Lind J., Jingren F., Nilsson J., Schinberg Alm D., Strandmark A. (2005): Information, predation risk and foraging decisions during mobbing in great tits *Parus major*. - *Ornis Fennica*. 82 (3): 89-96.
- Lorenz K. (1952): Über tanzähnliche Bewegungsweisen bei Tieren. - *Studium Generale*. 1: 1-11.
- Lorenz K. (1975): *The evolution of behaviour*. - *Animal Behaviour*. San Francisco. 119-128.
- Lorenz K. (1989): *Vergleichende Verhaltensforschung*. Wien-New York: Springer Verlag. 1-315.



- Maynard Smith J., Harper D. (2003). *Animal Signals: Oxford Series in Ecology and Evolution*. Oxf. Univ. Press, NY. 1-166.
- Maynard Smith J., Parker G. (1976): The logic of asymmetric contests. - *Animal Behav.* 24: 159-175.
- Maynard Smith J., Price G. (1973): The logic of animal conflicts. - *Nature*. 246: 15-18.
- McDonald D.B. (2003): Microsatellite DNA evidence for gene flow in neotropical lek-mating Long-tailed Manakins. - *Condor*. 105 (3): 580-586.
- McDonald I.R., Lee A.K., Bradley A.J., Than K.A. (1981): Endocrine changes in dasyurid marsupials with different mortality patterns. - *Gen. Comp. Endocrinol.* 44: 292-301.
- McDonald I.R., Lee A.K., Than K.A., Martin R.W. (1986): Failure of glucocorticoid feedback in males of a population of small marsupials (*Antechinus swainsonii*) during the period of mating. - *J. Endocrinol.* 108 (1): 63-68.
- McGregor P., Otter K., Peak T. (2000): *Communication Networks: Receiver and Signaller Perspectives*. - *Animal signals: signalling and signal design in animal communication*. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press. 405-416
- McGregor P., Peak T. (2000): Communication network: social environment for receiving and signaling behaviour. - *Acta ethol.* 2: 71-81.
- McKeeny F., Stolen P. (1982): Extra-pair-bond courtship and forced copulation among captive Green-winged Teal (*Anas crecca carolinensis*). - *Animal Behav.* 30 (2): 461-474.
- Morales M.B., Alonso J.C., Martin C., Martin E., Alonso E. (2003): Male sexual display and attractiveness in the great bustard *Otis tarda*: The role of body condition. - *J. Ethol.* 21 (1): 51-56.
- Moran, G., Fentress J.C., Golani I. (1981): A description of relational patterns of movement during ritualized fighting in wolves (*Canis lupus*). - *Animal Behav.* 29: 1146-1165.
- Mos J., Oliver B., Kruk M.R., van der Poel A.M. (1989): A reassessment bite targets as an indicator of agonistic motivation in the rat. - *Aggress. Behav.* 15 (1): 91-92.
- Møller A. (1987): Social control of deception among status signalling house sparrows *Passer domesticus*. - *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 20 (5): 307-311.
- Møller A. (1988): Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signaling. - *Animal Behav.* 35 (6): 1637-1644.
- Muma K., Weatherhead P. (1991): Plumage variation and dominance in captive female red-winged blackbirds. - *Can. J. Zool.* 69 (1): 49-51.
- Neat F.C. (1998): Mouth morphology, testes size and body size in male *Tilapia zilli*: implications for fighting and assessment. - *J. Fish Biol.* 53: 890-892.
- Neat F., Huntingford F.A. (1997): Proximate costs of fighting in male cichlid fish. - *Advances in Ethology. Supplements to Ethology. Contr. Of the XXV Int. Ethol. Conference. Vienna, Austria. 20-27 August 1997.* 32: 52.
- Neat F.C., Huntingford F.A., Beveridge M.M.C. (1998): Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. - *Animal Behav.* 55: 883-891.
- Ord T.J., Evans C.S. (2003): Display rate and opponent assessment in the Jacky dragon: an experimental analysis. - *Behaviour*. 140: 1495-1508.
- Osiejuk T., Ratynska K., Cygan J.P., Dale S. (2003): Song structure and repertoire variation in ortolan bunting (*Emberiza hortulana* L.) from isolated Norwegian population. - *Annales zool. Fen.* 40 (1): 3-16
- Parker T.H., Ligon J.D. (2002): Dominant male red junglefowl (*Gallus gallus*) test the dominance status of other males. - *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 52 (5): 20-24
- Patricelli G. L., Coleman S. W., Borgia G. (2006): Male satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female startling: an experiment with robotic females. - *Animal Behav.* 71: 49-59.
- Peters R.A., Evans Ch.S. (2003a): Design of the Jacky dragon visual display: signal and noise characteristics in a complex moving environment. - *J. Comp Physiol.* A. 189: 447-459.
- Peters R.A., Evans C.S. (2003b): Introductory tail-flick of the Jacky dragon visual display: signal efficacy depends upon duration. - *J. Experim. Biol.* 206: 4293-4307.
- Peters R.A., Evans C.S. (2007): Active space of a movement-based signal: response to Jacky dragon (*Amphibolurus muricatus*) display is sensitive to distance, but independent of orientation. - *J. Experim. Biol.* 210: 395-402.
- Picman J. (1987): Territory establishment, size and tenacity by male red-winged Blackbirds. - *Auk*. 104 (3): 405-412.
- Popp J. (1987a): Risk and effectiveness in the use of agonistic displays by American goldfinches. - *Behaviour*. 103 (1-3): 141-156.
- Popp J. (1987c): Agonistic communication among wintering Purple Finches. - *Wilson Bull.* 99 (1): 97-100.
- Popp J. (1987): Choice of opponents during competition for food among American goldfinches. - *Ethology*. 75 (1): 31-36.
- Popp J. (1988): Effects of food-handling time of scanning rates among American goldfinches. - *Auk*. 105 (2): 384-385.
- Postma E., van Noordwijk A.J. (2005): Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. - *Nature*. 433: 65-68.
- Pruett-Jones M., Pruett-Jones S. (1983): The Bower birds labor of love. - *Natur. Hist.* 92 (9): 49-54.
- Rafacz M., Templeton J.J. (2003): Environmental Unpredictability and the Value of Social Information for Foraging Starlings. - *Ethology*. 109 (12): 951-960.
- Radesäter T., Jakobsson S., Andbjørn N., Bylin A., Nyström K. (1987): Song rate and pair formation in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. - *Animal Behav.* 35 (6): 1645-1651.
- Rintamäki P., Höglund J., Alatalo R., Lundberg A. (2001): Correlates of male mating success on black grouse



- (*Tetrao tetrix* L) leks. - Ann. Zool. Fennici. 38 (2): 99-109.
- Ross D. (1994): Reproductive success in pied flycatchers measured with single locus DNA profiling. - J. Ornithol. Selected Contrib. 21st Int. Ornith. Contr. Vienna, 20–25 August 1994. 135 (3): 127.
- Rothstein S., Fleischer R. (1987): Vocal dialects and their possible relation to honest status signaling in the brown-headed cowbird. - Condor. 89: P.1-23.
- Schleidt W. (1974): How «fixed» is the fixed action pattern? - Z. Tierpsychologie. 34: 184-211.
- Schleidt W. (1982): Stereotyped feature variables are essential constituents of behavior patterns. - Behaviour. 79: 230-238.
- Schleidt W., Crawley J.N. (1980): Patterns in the behaviour of organisms - J. Soc. and Biol. Structures. 3 (1): 1-15.
- Schleidt W., Yakalis G., Donnelly M., McCarry M. (1984): A proposal for a standard ethogram, exemplified by an ethogram of a blue-breasted quail (*Coturnix chinensis*). - Z. Tierpsychol. 64 (3-4): 193-220.
- Schwagmeyer P., Mock D. (2003): How consistently are good parents? Repeatable of parental care in house sparrow. - Ethology. 109 (4): 303-313.
- Searcy W.A., Nowicki S. (2005): The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 1-288.
- Searcy W., Yasukawa K. (1983): Sexual selection and red-winged blackbirds. - Amer. Sci. 71 (2): 166-174.
- Senar J. (1990): Agonistic communication in social species: What is communicated. - Behaviour. 112: 270-283.
- Serpell J. (1989): Visual displays and taxonomic affinities in the parrot genus *Trichoglossus*. - Biol. J. Linn. Soc. 36: 195-211.
- Simon, V.B. (2007): Not all signals are equal: male brown anole lizards (*Anolis sagrei*) selectively decrease pushup frequency following a simulated predatory attack. - Ethology. 113: 793-801.
- Sinnoff J. (1987): Models of perceiving and processing information in bird song (*Agelaius phoeniceus*, *Molothrus ater*) and *Homo sapiens*. - J. Comp. Psychol. 101 (4): 355-366.
- Slobodchikoff C., Kiriazis J., Fisher C., Creff E. (1991): Semantic information distinguishing individual predators in the alarm calls of Gunnison prairie dogs. - Anim. Behav. 42: 713-719.
- Takahashi M., Arita H., Hiraawa-Hasegawa M., Hasegawa T. (2008): Peahens do not prefer peacocks with more elaborate trains. - Animal Behav. 75 (4): 1209-1219.
- Tanaka Y. (1996): Social selection and the evolution of animal signals. - Evolution. 50: 512-523.
- Tinbergen N. (1959): Comparative study of the behaviour of gulls (*Laridae*): a progress report. - Behaviour. 15: 1-70.
- Tinbergen N. (1975): The evolution behaviour of gulls. - Animal behaviour. San Francisco. 273-278.
- Utsunomiya T., Masafumi M. (2002): Male Courtship Behavior of *Tylototriton (Echinotriton) andersoni* Boulenger under Laboratory Conditions. - Current Herpetol. 21 (2): 67-74.
- Uy J.A., Borgia G. (2000): Sexual selection drives rapid divergence in bowerbird display traits. - Evolution. 54 (1): 273–278
- Yokel D.A., Rotstein S.J. (1991): The basic for female choice in an avian brood parasite. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 29 (1): 39-45.
- Waas J.R. (1991): The risks and benefits of signalling aggressive motivation: a study of cave-dwelling little blue penguins. - Behav. Ecol. Sociobiol. 29: 139–146.
- West M., King A. (1988): Female visual displays affect the development of male song in the cowbirds. - Nature. 334 (6179): 244-246.
- White N.R., Barfield R.J. (1987): Role of the ultrasonic vocalization of the female rat (*Rattus norvegicus*) in sexual behavior. - J. Comp. Physiol. 101 (1): 73-81.
- Wiley R.H (2000): Sexual selection and mate choice: trade-offs of males and females. - Vertebrate mating systems. Proc. 14th Course of the Int. school in Ethology. Singapour – New Jersey – London – Hon Kong: World Scientific. 8-47.
- Wiley R. H. (2006): Signal detection and animal communication. - Advances in the Study of Behavior 36: 217-247.
- Wilson J.M. (1994): Variation in initiator strategy in fighting by silvereyes. - Animal Behav. 47: 153–162
- Wingfield J. (1994): Hormone-behavior interactions and mating systems in male and female birds. - The differences between the sexes. Cambridge University Press. 303-330.
- Wolfgram J., Todt D. (1982): Pattern and time specifying in vocal responses of blackbirds *Turdus merula*. - Behaviour. 81 (2-4): 264-286.
- Wright T.F. (2006): The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems. - Condor. 108 (4): 988-991.

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

ХАРАКТЕРИСТИКА МИГРАЦИЙ ВОРОБЬИНООБРАЗНЫХ ПТИЦ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ ПО ДАННЫМ КОЛЬЦЕВАНИЯ И ВИЗУАЛЬНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

Е.В. Завьялов, В.Г. Табачишин, Н.Н. Якушев, Е.Ю. Мосолова

Characteristics of migrations of Passeriformes in Saratov region according to analysis of ringing data and visual observations. - E.V. Zavalov, V.G. Tabachishin, N.N. Yakushev, E.Yu. Mosolova. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - The analysis is based on the data of field surveys carried out within the region from April, 1992 till March, 2009, and the materials of Bird Ringing Center of Severtsov Institute of problems of ecology and evolution (RAS, Moscow) for the period since 1957 till now. Insectivorous species (Swallow, Yellow Wagtail and Sedge Warbler) winter in Central and Southern Africa, Starling winters in the countries of South-West Asia. Rook partially winters in the countries of Western and Southern Europe, and partially remains for wintering in its breeding area. Migrating corvids appear at their breeding sites earlier than other birds (the second decade of March), then arrive Starlings and fringillids (late March – early April). The insectivorous birds arrive in late April – early May. Three migration waves have been discovered for the Starling. They are related to different timing of migration for birds of different ages. A high degree of nesting conservatism has been established for Starling, Rook, Hooded Crow and Raven. [Russian].

Key words: Saratov region, migration, ringing, recovery, wintering, arrival, departure.

Address: V.G. Tabachishin, Saratov branch of IPPEE RAS, Rabochaya St. 24, Saratov, 410028, Russia; e-mail: hrustovav@forpost.ru.

Анализ миграций воробьинообразных птиц Саратовской области основан на данных полевых наблюдений, проведенных в пределах региона с апреля 1992 г. по март 2009 г., материалах Научно-информационного центра кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва) за период с 1957 г. до настоящего времени, а также литературных сведениях. Данные о возвратах, полученных от птиц, окольцованных или помеченных иными способами в пределах изучаемого региона, а также найденных при различных обстоятельствах в Саратовской области с кольцами, помещены в начале соответствующих видовых очерков. При этом материал представлен в хронологическом порядке (в соответствии с возрастанием даты кольцевания), а информация по каждой особи включает серию и номер кольца, дату кольцевания, пол или возраст (M, F, Juv или S), место кольцевания, дату и место находки, детали находки (shot – застрелена; caught & released – поймана и отпущена; controlled

– поймана, кольцо прочитано, отпущена с кольцом; details unknown – обстоятельства неизвестны; found injured – найдена раненой; found dead – найдена мертвой; found alive died soon – найдена умирающей).

Массивы первичных данных по возвратам обработаны авторами с использованием программы автоматизированной классификации, любезно предоставленной сотрудником Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва) С.П. Харитоновым. При этом были рассчитаны дистанция, азимут и интервал времени между мечением и находкой (в днях) для 113 возвратов, полученных от 17 видов. Наибольшее число возвратов обработано по обыкновенному скворцу (*Sturnus vulgaris*), грачу (*Corvus frugilegus*) и большой синице (*Parus major*).

Деревенская ласточка (*Hirundo rustica*). Данные кольцевания (n = 3): № Zoo Pretoria 601–89045. 6.04.1965 г. S. South Afrika, Natal, at Kwa Mashu. 19.07.1966 г. Саратовская обл., Турковский р-н, с. Перевесинка. Found



dead. 9146 км, 7 град., 469 дней; № Zoo Pretoria 662–01809. 26.01.1967 г. S. South Afrika, Kimberly, Escom Dam. Лето 1967 г. Саратовская обл., Краснокутский р-н, с. Комсомольское. Details unknown. 9044 км, 14 град., 126 дней; № Zambia 2A–2421. 28.11.1979 г. S. Zambia, Luanshya. 29.05.1980 г. Саратовская обл., г. Калининск. Found alive died soon. 7312 км, 12 град., 183 дня.

Пик весеннего пролета в пределах Приерусланской степи приходится на вторую декаду апреля (Волчанецкий, Яльцев, 1934), в более северных районах появляется несколько позже. В окрестностях г. Саратова прилет ласточек был отмечен в 1939 г. 1.05, в 1940 г. – 26.04, в 1941 г. – 24.04 (Козловский, 1949). Аналогичные сроки прилета были известны для вида и в конце XIX ст. Например, весной 1891 г. в окрестностях с. Пады Балашовского уезда первых ласточек встречали 23–24.04, но массовый прилет наблюдался через неделю (Силантьев, 1894).

Однако в некоторые сезоны эти птицы появляются на изучаемой территории и в более ранние сроки. Например, в окрестностях с. Орловки Марксовского района летающие над водной гладью прудов полевого типа ласточки наблюдались уже 4.04.2002 г., а в окрестностях пос. Горный (2-я магистраль Саратовского канала) Краснопартизанского района птица зарегистрирована 14.04.2004 г. Даже в условиях поздней весны 2005 г. первые особи отмечались в окрестностях с. Славянки Воскресенского района уже 16.04. В весенний период 2006 г. передовые мигранты наблюдались в пределах с. Дьяковки Краснокутского района уже 9.04, тогда как в середине этого месяца они были здесь уже вполне обычны.

После прилета птицы еще в течение нескольких недель большими стаями кочуют в пределах гнездовых территорий, общими для них являются и места ночевки. Например, подобные скопления ласточек до нескольких тысяч особей наблюдали 2–5.05.2003 г. в тростниковых зарослях непроточных водоемов в окрестностях с. Варфоломеевки Александровогайского

района. Во время трофических перемещений в середине мая многочисленные стаи деревенских ласточек, которые в большинстве еще не приступили к размножению на урбанизированных территориях, отмечаются в долинах правобережных волжских притоков – Курдюма, Чардыма, Елшанки и др. (Банадик и др., 2002).

Отлет ласточек начинается во второй декаде сентября. До этого времени семейные группы обычно держатся в местах гнездования. Здесь могут концентрироваться молодые птицы нескольких выводков одной пары. Подобные скопления, например, многократно наблюдали в окраинных районах г. Маркса 19 и 20.08.2007 г. Известны примеры миграции в составе смешанных стай с береговыми ласточками (*Riparia riparia*) (Козлов, 1953). Интенсивный пролет характерен для всего сентября. Так, стаи пролетных ласточек наблюдались 19.09.2007 г. в окрестностях г. Хвалынска. Последние птицы покидают изучаемую территорию во второй декаде октября или несколько позже. Наиболее поздние встречи зарегистрированы 15.10.1999 г. на западной окраине г. Красный Кут, 20.10.2002 г. вблизи с. Варфоломеевки Александровогайского района.

Места зимовки птиц из нижеволжских популяций находятся в Центральной и Южной Африке. Например, взрослая птица, помеченная в зимний период 28.11.1979 г. в Замбии, 29.05.1980 г. была найдена в г. Калининске, т.е. на расстоянии 7312 км от места мечения. Еще два примера связывают зимовки обитающих в изучаемом регионе (Турковский и Краснокутский районы) ласточек с территорией ЮАР: окольцованные там 26.01 и 6.04 птицы спустя соответственно 126 и 469 дней были зарегистрированы в Саратовской области.

Желтая трясогузка (*Motacilla flava*).

Данные кольцевания (n = 4): № Nairobi Mus. J–21789. 1.11.1968 г. F. Kenia, Kariobangi. 06.1971 г. Саратовская обл., пос. Дергачи. Found dead. 5916 км, 11 град., 942 дня; № Nairobi Mus. J–22655. 11.02.1969 г. M. Kenia, Kabete. 07.1974 г. Саратовская обл., Питерский р-н, с. Новотулка.



Found injured. 5829 км, 10 град., 1966 дней; № Nairobi Mus. J-35555. 9.02.1970 г. М. Kenia, Thembigna. 07.1974 г. Там же. Found injured. 5827 км, 10 град., 1603 дня; № Nairobi Mus. J-94220. 2.02.1975 г. М. Kenia, Kariobangi, Nairobi. 2.05.1977 г. Саратовская обл., Энгельсский р-н. Caught and released. 5895 км, 9 град., 820 дней.

На местах гнездования желтая трясогузка появляется в последней декаде апреля. Например, в окрестностях пос. Александров Гай первые пролетные птицы были отмечены 20.04.1941 г., в пригородных районах г. Саратова – 26.04.1941 г. (Козловский, 1949). Однако, известны и более ранние сроки прилета. Так, в конце первой декады апреля (10.04.2002 г.) вид зарегистрирован в учетах в долине р. Чардым в Новобураском и Воскресенском районах (Банадых и др., 2002). В окрестностях с. Дьяковка в Краснокутском районе на участках солончаков, граничащих с лесными массивами, первых одиночных самцов наблюдали 15.04.2006 г. Кроме того, несколько птиц отмечены 15.04.2005 г. на лиманах вблизи с. Н. Квасниковка сопредельного Старополтавского района Волгоградской области. На гнездовых участках пары в составе колоний наблюдаются с первых чисел мая.

В период пролета может встречаться в составе смешанных стай с другими видами трясогузок. Кроме того, в стаях мигрантов и на местах гнездования обычно наблюдаются особи, относящиеся к различным подвидам (фенотипам). Коллективные ночевки различных видов «желтых» трясогузок в тростниковых зарослях в заволжских южных районах сохраняются практически в течение всего мая. Например, желтые и желтоголовые трясогузки (*M. citreola*) в массе прилетали ночевать в тростниково-рогозовые крепи на водоеме балочного типа вблизи хут. Ветелки Александровогайского района в период с 9 по 11.05.2008 г. В дневное время они рассредотачивались по степи, а часть птиц придерживалась индивидуальных участков по лиманам и вдоль каналов.

Пролет трясогузок вдоль береговой полосы волжских островов в составе стай

из 50–75 особей наблюдали 20.09.2008 г. в средней зоне Волгоградского водохранилища в районе пос. Ровное. Отлет и пролет, очевидно, завершаются уже в первой декаде октября; в первых числах ноября трясогузки достигают традиционных зимовок в Центральной и Южной Африке. Существующие четыре возврата, полученные от окольцованных на зимовке птиц, связывают дистанцией в 5827–5916 км репродуктивные участки трясогузок в Энгельском, Питерском и Дергачевском районах с территорией Кении.

Обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*). Данные кольцевания ($n = 52$): № Moskwa P-19018. 20.07.1958 г. Juv. Саратовская обл., Советский р-н, с/з «Культунский». 12.02.1959 г. Азербайджан, с. Евлах. Shot. 1208 км, 178 град., 207 дней; № Moskwa F-642751. 19.05.1959 г. Juv. Саратовская обл., Клиновский (ныне Пугачевский) р-н, с. Карловка. 13.10.1959 г. Ростовская обл., г. Сальск. Details unknown. 821 км, 225 град., 147 дней; № Moskwa F-657393. 23.05.1959 г. Juv. Саратовская обл., Воскресенский р-н, с. Чардым. 12.10.1959 г. Ростовская обл., Орловский р-н, с. Куберие. Found dead. 627 км, 209 град., 142 дня; № Moskwa F-657359. 23.05.1959 г. Juv. Там же. 27.03.1965 г. г. Саратов. Found dead. 46 км, 247 град., 2135 дней; № Moskwa F-628158. 24.05.1959 г. Juv. Саратовская обл., Балаковский р-н, с. Удельная Маята. 30.06.1959 г. Волгоградская обл., г. Волжский. Found dead. 447 км, 209 град., 37 дней; № Moskwa F-642632. 25.05.1959 г. Juv. Саратовская обл., Бакурский (ныне Екатериновский) р-н, с. Шашкино. 8.08.1959 г. Саратовская обл., Самойловский р-н, с. Криуша, Штейнгардт. Details unknown. 133 км, 211 град., 75 дней; № Moskwa F-553585. 25.05.1959 г. Juv. Саратовская обл., Новоузенский р-н, с. Куриловка. 31.05.1959 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 6 дней; № Moskwa F-615620. 22–26.05.1959 г. S. Саратовская обл., Черкасский (ныне Вольский) р-н, с. Черкасское. 26.02.1960 г. Israel, Maagan Michael. Found dead. 2435 км, 205 град., 280 дней; № Moskwa P-27606. 27.05.1959 г. Juv. Челябинская обл., Аргаяшский р-н. 26.06.1963 г. Саратовская обл., Хвалынский р-н, с. Болтуновка. Caught & released. 882 км, 248 град., 1491 день; № Moskwa F-621917. 29.05.1959 г. Juv. Пензенская обл., Кондольский р-н, с. Краснополье. 9.09.1959 г. Саратовская обл., Аткарский р-н, с. Старая Вя-



жая. Caught and released. 112 км, 195 град., 103 дня; № Moskwa F-617180. 29.05.1959 г. Juv. Кировская обл., Тужинский р-н. 19.03.1962 г. Саратовская обл., Питерский р-н, с/з «Чкаловский». Found dead. 772 км, 181 град., 1025 дней; № Moskwa F-615067. 30.05.1959 г. Juv. Саратовская обл., Татищевский р-н, Октябрьский городок. 1.06.1959 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 2 дня; № Moskwa F-652854. 30.05.1959 г. Juv. Самарская обл., Больше-Черниговский р-н, с. Украинка. 8.08.1959 г. Саратовская обл., Озинский р-н. Shot. 130 км, 215 град., 70 дней; № Moskwa F-660900. 05.1959 г. Juv. Саратовская обл., Татищевский р-н. 13.01.1960 г. Саратовская обл. Details unknown. 20 км, 129 град., 257 дней; № Moskwa F-660065. 05.1959 г. Juv. Саратовская обл., пос. Духовницкое. 20.11.1959 г. Ростовская обл., Зимовниковский р-н, с. Савоськин. Found dead. 804 км, 210 град., 203 дня; № Moskwa F-615160. 4.06.1959 г. Juv. Саратовская обл., Краснопартизанский р-н, пос. Горный. 12.11.1959 г. Ставропольский край, Александровский р-н, с. Новоселицкое. Caught and released. 859 км, 206 град., 161 день; № Moskwa F-596078. 07.1959 г. Juv. Саратовская обл., Базарно-Карабулакский р-н, с. Вязовка. 30.06.1959 г. Саратовская обл., Воскресенский р-н, с. Елшанка. Found dead. 69 км, 191 град., 29 дней; № Moskwa F-701316. 21.04.1960 г. Juv. Удмуртия, Сарапульский р-н, с. Сигаево. 29.11.1961 г. Саратовская обл., г. Новоузенск. Found dead. 754 км, 208 град., 587 дней; № Moskwa F-721420. 19.05.1960 г. Juv. Татария, Чистопольский р-н, с. Служилая Шентала. 2.09.1960 г. Саратовская обл., Балаковский р-н, с. Сухой Отрог. Details unknown. 420 км, 199 град., 106 дней; № Moskwa F-726279. 20.05.1960 г. Juv. Саратовская обл., Золотовский (ныне Красноармейский) р-н, с. Лапоть. 25.09.1960 г. Волгоградская обл., Камышинский р-н, с. Саламатино. Found dead. 91 км, 233 град., 128 дней; № Moskwa F-700093. 23.05.1960 г. Juv. Мордовия, Атяшевский р-н, с. Чукалы. 16.08.1960 г. Саратовская обл., Аркадакский р-н, ст. Кистендей, с. Дмитриевка. Details unknown. 251 км, 180 град., 85 дней; № Moskwa F-705023. 23.05.1960 г. Juv. Нижегородская обл., Сергачский р-н, пос. Лопатино. 28.10.1960 г. Саратовская обл., г. Балашов. Found dead. 464 км, 198 град., 158 дней; № Moskwa F-702313. 26.05.1960 г. Juv. Марий Эл, Звениговский р-н, с. Поян Сола. 12.06.1960 г. Саратовская обл., Хвалынский р-н, с. Старая Лебеджайка. Shot. 368 км, 179 град., 17 дней; №

Moskwa F-711163. 31.05.1960 г. Juv. г. Саратов (Елшанка). 8.06.1960 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 8 дней; № Moskwa F-636239. 05.1960 г. S. Мордовия, Старо-Шайговский р-н, с. Старая Терпоморга. 26.06.1960 г. Саратовская обл., Романовский р-н. Found dead. 330 км, 202 град., 56 дней; № Moskwa F-738166. 1.06.1960 г. Juv. Самарская обл., Хворостянский р-н, с. Владимирское. 6.08.1960 г. Саратовская обл., Первомайский (ныне Ершовский) р-н, с. Нестерово. Shot. 132 км, 213 град., 66 дней; № Moskwa F-701859. 5.06.1960 г. Juv. Саратовская обл., пос. Ровное. 8.06.1960 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 3 дня; № Moskwa F-716903. Лето 1960 г. S. Башкирия, Учалинский р-н. 25.04.1961 г. Саратовская обл., Терновский (ныне Энгельский) р-н, 5 км юго-восточнее с. Квасниковка. Details unknown. 949 км, 250 град., 328 дней; № Moskwa F-782974. 24.05.1961 г. Juv. Пензенская обл., Шемьшейский р-н. 28.08.1962 г. Саратовская обл., Аткарский р-н, с. Дурасовка (с. Озерное). Found dead. 133 км, 200 град., 461 день; № Moskwa F-716830. 25.05.1961 г. Juv. Саратовская обл., Саратовский р-н, ст. Багаевка. 2.05.1962 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 342 дня; № Moskwa F-737105. 25.05.1961 г. Juv. Саратовская обл., Татищевский р-н. 21.06.1961 г. Саратовская обл., Аткарский р-н, с. Зубовка. Caught and released. 19 км, 263 град., 27 дней; № Moskwa F-771347. 25.05.1961 г. Juv. Саратовская обл., Красноармейский р-н, с. Некрасово. 23.06.1962 г. Саратовская обл., Терновский (ныне Энгельский) р-н. Shot. 28 км, 69 град., 394 дня; № Moskwa F-785589. 26.05.1961 г. Juv. Саратовская обл., пос. Базарный Карабулак. 5.12.1963 г. Азербайджан, ст. Аджикабул (оз. Аджикабул). Shot. 1408 км, 173 град., 923 дня; № Moskwa F-798741. 27.05.1961 г. Juv. Мордовия, Мельчанский р-н, пос. Красный. 27.11.1961 г. Саратовская обл., Балашовский р-н, с. Лесное, оз. Пещанка. Caught and released. 65 км, 249 град., 184 дня; № Moskwa F-784798. 31.05.1961 г. Juv. Мордовия, Темниковский р-н, с. Лесное Цибаево. 12.08.1961 г. Саратовская обл., Балашовский р-н, оз. Рассказань. Details unknown. 341 км, 188 град., 73 дня; № Moskwa F-796575. 1.06.1961 г. Juv. Пензенская обл., Шемьшейский р-н, с. Н. Янсарка. 24.08.1961 г. Саратовская обл., Калининский р-н, с. Сергиевка. Details unknown. 151 км, 212 град., 84 дня; № Moskwa F-730747. 5.06.1961 г. Juv. Саратовская обл., пгт Татищево. 28.07.1961 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 53 дня; № Moskwa F-730714.



5.06.1961 г. Juv. Там же. 18.09.1962 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 470 дней; № Moskwa F-730733. 5.06.1961 г. Juv. Там же. 11.11.1962 г. Ростовская обл., Мартыновский р-н. Caught and released. 576 км, 213 град., 524 дня; № Moskwa P-206624. 05.1972 г. Juv. AP Татарстан, Апастовский р-н, с. Большие Койбицы. 6.11.1974 г. Саратовская обл., Вольский р-н, с. Широкий Буерак. Found dead. 344 км, 189 град., 919 дней; № Moskwa 425202. 7.04.1976 г. S. Саратовская обл., Ершовский р-н, с. Новорепное. 24.04.1976 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 17 дней; № Moskwa P-409056. 29.04.1976 г. S. Тамбовская обл., Сосновский р-н, с. Отрезы. 19.05.1979 г. г. Саратов. Caught and released. 360 км, 125 град., 1115 дней; № Moskwa P-409069. 29.04.1976 г. S. Там же. 7.05.1978 г. Там же. Found dead. 360 км, 125 град., 738 дней; № Moskwa P-409086. 24.05.1976 г. S. г. Саратов. 10.02.1978 г. Iran, Azarbaijan, Rezaiyeh. Shot. 1554 км, 182 град., 627 дней; № Moskwa 442260. 24.05.1976 г. Juv. Саратовская обл., г. Новоузенск. 10.11.1976 г. Волгоградская обл., Старополтавский р-н. Found dead. 125 км, 271 град., 170 дней; № Moskwa 413614. 5.05.1977 г. S. Саратовская обл., Духовницкий р-н, с. Полеводинский. 7.06.1977 г. Там же. Found injured. 0 км, 0 град., 33 дня; № Moskwa 447721. 18.06.1977 г. Juv. Саратовская обл., Екатериновский р-н, с. Качеевка. 8.10.1977 г. Грузия, Аджария, Хелвачаурский р-н, с. Ахали Сопели. Shot. 1154 км, 191 град., 112 дней; № Moskwa 431551. 20.07.1977 г. Juv. Саратовская обл., Энгельский р-н, с. Узморье. 1.04.1979 г. Саратовская обл., Энгельский р-н, с. Красноармейское. Details unknown. 3 км, 180 град., 620 дней; № Moskwa 531456. 27.05.1978 г. Juv. Пензенская обл., Белинский р-н, с. Невежино. 06.1978 г. Саратовская обл., г. Балашов. Found dead. 237 км, 181 град., 5 дней; № Moskwa P-850857. 24.05.1984 г. Juv. Мордовия, Ковылкинский р-н, с. Морд-Шадым. 23.08.1984 г. Саратовская обл., Ртищевский р-н. Found dead. 154 км, 181 град., 91 день; № Moskwa P-850597. 26.05.1984 г. Juv. AP Мордовия, с. Каз-Майдан. 06.1984 г. Саратовская обл., Самойловский р-н, с. Святославка. Found dead. 262 км, 183 град., 6 дней; № Moskwa P-850587. 26.05.1984 г. Juv. AP Мордовия, Ковылкинский р-н. 19.10.1986 г. Саратовская обл., г. Аркадак. Caught and released. 225 км, 183 град., 876 дней.

Прилет ранний, в южных левобережных районах птицы появляются в последней декаде марта, на севере Заволжья – в апреле.

Например, в пределах г. Пугачева первые скворцы отмечались в 1959 г. 1904, весной 1960 г. – 5.04 (Лебедева, 1967). В с. Дьяковка Краснокутского района первые птицы в весенний период 2006 г. появились 2.04.

В Правобережье скворцы отмечаются приблизительно в эти же сроки. Например, в окрестностях с. Пады Балашовского уезда в 1891 г. первых скворцов регистрировали 29.03 (Силантьев, 1894), в пределах г. Саратова эти птицы наблюдались в 1939 г. 25.03, в 1940 г. – 2.04, в 1941 г. – 3.04 (Козловский, 1949), в 1986 г. – 27.03, в 2000 г. – 26.03, в 2004 г. – 9.04. В весенний период 2007 г. первые птицы отмечены в пойме р. Терешки в окрестностях с. Комаровки Воскресенского района в составе смешанных стай с рябинниками (*Turdus pilaris*) 31.03. Интенсивный пролет в этом же полевом сезоне в долине р. Чардым в Новобурасском районе наблюдали с 6 по 8.04. Активная миграция скворцов отмечалась в период с 31.03 по 2.04.2008 г. в долине р. Терешки вблизи с. Синодское Воскресенского района, когда стандартную 500-метровую учетную полосу в пределах светлого времени суток за час пересекало 4–12 стай, а суммарная численность птиц в них в среднем составляла 75,4 особи.

Сроки прилета значительно не изменяются не только в межсезонном аспекте, но и в пределах многих десятилетий. Так, в 1894 г. появление этих птиц было зарегистрировано на территории сопредельного Камышинского района Волгоградской области 23.03 (Воробьев, 1895), в весенний период 1912 г. в окрестностях областного центра – 26.03 (Отчет..., 1913)*. Между тем существует мнение (Варшавский и др., 1994), что в 1990-х гг. сроки прилета скворцов в пределы областного центра характеризуются более ранними средними значениями по отношению к первой половине XX ст. Нами такая закономерность не выявлена, хотя в некоторые годы, как,

* Подобные сравнения по отдельным датам не корректны – *ред.*



например, 20.03.2002 г., скворцы наблюдались в относительно ранние сроки. Иногда в поздние весны прилет затягивается и приходится на первую декаду апреля (8.04.2003 г.).

Сроки наиболее интенсивной весенней миграции скворцов в центральной части области и в волжской долине приурочены ко второй декаде апреля (Банадик и др., 2001). Так, 11.04.2003 г. с наблюдательного пункта вблизи с. Баскатовка Марковского района за один час учетов (стандартная 500-метровая учетная полоса) было зарегистрировано 18 стай скворцов по 25–50 птиц в каждой, 10.04.2004 г. около с. Алексеевка Хвалынского района в аналогичных условиях – 7 стай. Наиболее интенсивная миграция в долине р. Чардым в Новобурасском районе приходилась в 2007 г. на период с 11 по 13.04. В юго-восточном Заволжье кочующие и мигрирующие стаи скворцов отмечаются с середины марта, а в некоторые годы несколько раньше. Наиболее интенсивная миграция происходит здесь в 20-х числах марта. Например, 22–24.03.2002 г. стаи птиц, насчитывающие до 450 особей, отмечались в степи Александровогайского и Новоузенского районов в течение всего светлого времени суток.

Анализ осенней миграции скворцов на территории Саратовской области основан на 52 возвратах, полученных от окольцованных в регионе и за его пределами птиц. Наиболее часто скворцы кольцевались в птенцовом возрасте, а доля возвратов, полученных от них, составляет 89% от общего массива данных. Наибольшее число возвратов от птиц, чьи районы вылупления и развития лежат вне территории севера Нижнего Поволжья, получено от «мордовских» скворцов ($n = 7$), несколько меньше ($n = 5$) зарегистрированных в Саратовской области помеченных птиц вывелось в Пензенской области. Молодые скворцы из Татарии, Марий Эл, Удмуртии, Самарской и Челябинской областей регистрировались в изучаемом регионе с еще меньшей частотой ($n = 6$). На основе косвенных сведений

(Коркина, Фролов, 2006) можно предположить, что через Саратовскую область пролетают также скворцы, местом рождения которых является Рязанская область.

В результате проведенного анализа удалось выявить несколько ключевых особенностей, в целом достаточно полно характеризующих миграции скворца на севере Нижнего Поволжья. Во-первых, очевидно, большая часть молодых птиц, приобретающая способность к полету, сразу же покидает репродуктивные районы и совершает трофические перелеты, ориентированные, главным образом, в миграционных направлениях. Это в большей степени относится к молодым птицам первого цикла размножения, когда уже во второй декаде июня в Саратовской области отмечается миграция скворцов с более северных территорий. Например, на долю июньских мигрантов среди прямых возвратов, полученных от «мордовских» птиц, приходится 33,0%. Кроме того, стаи молодых скворцов отмечались Л.А. Лебедевой (1967) 3.06.1963 г. в окрестностях г. Ершова, а также 16.06.1963 г. у с. Камелик. Массовые передвижения этих птиц в составе стай из 30–60 особей наблюдались нами 20.06.2003 г. в пойме р. Б. Иргиз вблизи с. Новая Сакма Краснопартизанского района. Более того, 12.06.2005 г. на ночевку в тростниковых зарослях балочного типа в окрестностях хут. Ветелки Александровогайского административного района собралось около тысячи молодых скворцов, которые в дневное время широко кочевали по степи в составе стай из 10–70 особей.

В конце июня миграция затихает, а июльские возвраты от молодых скворцов, окольцованных вне Саратовской области, совсем отсутствуют. Молодые птицы держатся вблизи мест рождения в составе значительных по численности стай. Такие скопления наблюдались, например, в течение нескольких недель в третьей декаде июля 2003 г. в окрестностях Сакминского водохранилища вблизи пос. Горный Краснопартизанского района.



Кроме того, концентрация изучаемых птиц до 1500–1700 особей была отмечена 23.07.1988 г. в окрестностях пос. Аркадак в пойме р. Б. Аркадак на заливном лугу (личн. сообщ. И.В. Муравьева).

Вторая миграционная волна приурочена к августу – первым числам сентября и обусловлена пролетом через изучаемый регион молодых птиц второго выводка. Именно в этот период в области зарегистрировано 8 прямых возвратов от молодых птиц из Мордовии, Пензенской области и других регионов, что составляет 57,0% от общего числа отмеченных в первый год жизни на севере Нижнего Поволжья транзитных мигрантов. С этим же периодом связаны единичные встречи в регионе взрослых скворцов с северных территорий, большинство из которых приступают к перелету значительно позже – в середине октября, а заканчивают его в первых числах ноября. Из четырех непрямых возвратов, полученных от птиц, чье место рождения удалено от изучаемого региона более чем на 300 км, три (75,0%) было приурочено к выделенному периоду. Между тем, среди поздних мигрантов встречаются, хотя и редко (два прямых возврата), птицы первого года жизни, совершающие перелет, возможно, в составе смешанных стай со взрослыми скворцами. Например, анализ поло-возрастного состава мигрирующих скворцов в пойме р. Еруслана в окрестностях с. Розовка Краснокутского района, проведенный на основе отлова птиц паутинными сетями в местах массовой ночевки 9–13.09.2002 г., показал абсолютное доминирование (98,3 %) среди пролетных скворцов особей первого года жизни.

В отношении молодых птиц, покинувших гнезда в пределах Саратовской области, получены аналогичные выводы. Так, было установлено, что уже летные скворцы первого цикла размножения включаются в перелет во второй декаде июня, пик волны миграции приходится на пятую пентаду этого месяца. Именно в этот период были зарегистрированы три молодые птицы на дистанции 19, 69 и 447 км от места мечения

в пределах изучаемого региона. Направление их перелета лежит в секторе азимутов предполагаемой зимовки нижеволжских скворцов. До начала перелета в Саратовской области (первой волны) получено пять прямых возвратов (31.05–8.06) от окольцованных скворцов на местах их мечения. Это говорит о том, что лишь незначительный период времени летные молодые птицы проводят в пределах индивидуального участка их родителей и репродуктивного района в целом.

Августовская волна миграции молодых птиц выражена, в соответствии с данными кольцевания, в меньшей степени. Очевидно, скворцы второго поколения и взрослые особи на более длительный период (по сравнению с первым циклом размножения) задерживаются в районах гнездования и совершают в их пределах непродолжительные трофические кочевки. Целесообразно отметить, что прямые возвраты от окольцованных птенцами скворцов отсутствуют не только в июле (на что было обращено внимание при характеристике миграций изучаемых птиц, родившихся вне Саратовской области), но и с конца августа до последней декады сентября.

Лишь с этого времени миграции (продолжительные) вновь активизируются, обозначая начало третьей волны перелета. По времени эта фаза миграции относительно протяженная и включает весь октябрь и первую половину ноября. В некоторые сезоны начало третьей волны миграции можно наблюдать уже в 20-х числах сентября. Так, 25.09.2002 г. несколько многочисленных стай транзитных мигрантов было отмечено в окрестностях с. Грачевка Петровского района. Очередная миграционная волна скворцов была приурочена в сезоне 2008 г. уже к первой декаде сентября. Например, крупные транзитные стаи изучаемых птиц мы наблюдали в этом году 5–7.09 в окрестностях с. Каменка Пугачевского района в долине р. Б. Иргиз. К концу данного месяца миграция еще более активизируется. Пролетные стаи обыкновенных скворцов



регулярно регистрировались нами в учетах 20–22.09.2008 г. в пределах о-ва Хомутинский в средней зоне Волгоградского водохранилища вблизи пос. Ровное.

В качестве примера, наглядно иллюстрирующего данный период пролета, целесообразно указать на три прямых возврата, полученных от окольцованных в Саратовской области птенцами скворцов в первой и второй декадах октября. Так, 8.10 одна из птиц была зарегистрирована в Аджарии на расстоянии 858 км от места мечения, 12 и 13.10 отмечены окольцованные скворцы в пределах Ростовской области на дистанции 550 и 821 км соответственно. Ко второй декаде ноября пролет молодых птиц в области затухает, а средняя дистанция обнаружения окольцованных особей ($n = 3$) для этого периода составляет 596 км. Они отмечены на территории Волгоградской и Ростовской областей, а также Ставропольского края.

Непрямые осенние возвраты от скворцов, чьей родиной является изучаемый регион, менее информативны. Известен лишь один случай, когда помеченная птенцом в Саратовской области птица, спустя 524 дня была зарегистрирована 11.11 в Ростовской области. Еще один пример подобного рода свидетельствует лишь о том, что в середине сентября взрослая птица оставалась в репродуктивном районе (пгт Татищево), который являлся и местом ее рождения годом ранее.

Массовый осенний пролет взрослых птиц и молодых последнего цикла размножения приходится на середину октября, последние птицы покидают изучаемый регион в третьей пентаде ноября. Например, в пределах юго-востока Советского района 15.10.1999 г. за 1 ч через наблюдательный пункт (стандартная 500-метровая учетная полоса) в юго-восточном направлении пролетело четыре стаи скворцов, каждая из которых насчитывала от 350 до 600 особей. Аналогичный по интенсивности пролет был отмечен и 17.10.2000 г. в окрестностях с. Ястребовка Марксовского района, а так-

же 19.10.2002 г. вблизи хут. Ветелки Александровогайского района. В последнем случае в составе стай транзитных мигрантов доминировали взрослые птицы, однако доля молодых скворцов была относительно высокой (около 25%). В период трофических кочевок и миграций ночевки птиц, как правило, приурочены к тростниковым зарослям различных типов водоемов; в некоторых районах в составе таких ночевок, как, например, в пойме р. Еруслана, концентрируется до 10–15 тыс. скворцов.

Среди имеющихся в нашем распоряжении материалов кольцевания достаточно представлен массив данных, характеризующий степень натальной и гнездовой дисперсии скворцов на севере Нижнего Поволжья. Так, в качестве примера натальной дисперсии будет справедливо упомянуть о встрече 26.06 в Хвалынском районе окольцованной за 1491 день до последней регистрации птицы, местом рождения которой является Аргаяшский район Челябинской области на дистанции 882 км от места поимки. Чтобы проиллюстрировать существование гнездовой дисперсии скворцов, обратимся опять же к фактическим данным: помеченная взрослой, очевидно, в период гнездования (29.04) в Тамбовской области птица через 1115 дней (19.05) была поймана в г. Саратове в 360 км от места мечения. Аналогичный пример может быть приведен и на основе анализа непрямого возврата, полученного 7.05 в пределах областного центра от ранее (за 738 дней) помеченной 29.04 в Сосновском районе Тамбовской области взрослой птицы. Подобные случаи известны в отношении птиц, размножавшихся до их поимки в Саратовской области в других регионах России, в частности Башкирии, что указывает на относительно высокую гнездовую дисперсию скворцов.

Сопоставимые по объему материалы существуют и в подтверждение хорошо выраженного гнездового консерватизма скворцов с севера Н. Поволжья. Например, помеченная птенцом в Красноармейском



районе птица через год была отмечена, очевидно, на гнездовании (23.06) лишь в 28 км от места мечения в Энгельском районе. Еще более показательны примеры, когда молодые птицы из Саратовской области через 342, 620 и 2135 дней в период с 27.03 по 2.05 возвращались к местам выведения и, вероятно, здесь размножались.

Зимовки саратовских птиц приурочены к довольно обширным территориям. Известны, в частности, зимние (5.12–26.02) встречи скворцов ($n = 4$), окольцованных в мае – июле в изучаемом регионе, на территории Израиля, Азербайджана и Ирана. На основании сведений по сопредельной Пензенской области (Коркина, Фролов, 2006), можно предположить зимовку птиц региональных популяций на территории Украины. В литературе имеются указания на отдельные случаи зимовки этих птиц в пределах Саратовской области (Перепелкина, Тучин, 2000), однако они не подтверждены достоверными материалами.

Грач (*Corvus frugilegus*). Данные кольцевания ($n = 15$): № Moskwa D–436868. 7.06.1958 г. Juv. Саратовская обл., Саратовский р-н, хут. Власов. 8.01.1959 г. Украина, Винницкая обл., Мур.-Курыловецкий р-н, с. Сказинцы. Caught & released. 1333 км, 256 град., 215 дней; № Moskwa D–436940, D–436944. 10.06.1958 г. Juv. Саратовская обл., Марковский р-н, с. Орловское. 17.12.1959 г. Там же. Shot. 0 км, 0 град., 555 дней; № Moskwa D–436873. 14.06.1958 г. Juv. Саратовская обл., Саратовский р-н, хут. Власов. 10.03.1959 г. Молдавия, Глодянский р-н, с. Стурзовка, к/з Чапаева (Стуржены). Found dead. 1382 км, 253 град., 269 дней; № Moskwa D–436878. 14.06.1958 г. Juv. Там же. 13.02.1959 г. Yugoslavia, Hrvatsku (Croatia, Dalmatia), Strizivojna, Osijek. Shot. 2120 км, 251 град., 244 дня; № Moskwa D–436879. 14.06.1958 г. Juv. Там же. 9.05.1961 г. Саратовская обл., Лысогорский р-н. Found dead. 75 км, 272 град., 1060 дней; № Moskwa E–482056. 05.1959 г. Juv. Чувашия, Аликовский р-н, с. Вотланы. 16.03.1961 г. Саратовская обл., Лысогорский р-н, с/з «Россия». Shot. 492 км, 201 град., 685 дней; № Moskwa E–544334. 8.06.1959 г. Juv. Саратовская обл., Саратовский р-н, хут. Власов. 27.01.1960 г. Украина, Харьковская обл., г. Богодухов. Found injured. 734 км, 260 град., 233 дня; № Moskwa

E–544393. 8.06.1959 г. Juv. Там же. 22.07.1960 г. Там же. Shot. 0 км, 0 град., 410 дней; № Moskwa E–544394. 8.06.1959 г. Juv. Там же. 22.07.1960 г. Там же. Shot. 0 км, 0 град., 410 дней; № Moskwa E–325457. 26.05.1960 г. Juv. Саратовская обл., Озинский р-н, пр. Маяк Революции. 18.06.1960 г. Там же. Shot. 0 км, 0 град., 23 дня; № Moskwa E–325499. Juv. 26.05.1960 г. Там же. 18.06.1960 г. Там же. Shot. 0 км, 0 град., 23 дня; № Moskwa E–325507. 26.05.1960 г. Juv. Там же. 19.08.1961 г. Самарская обл., Глушицкий р-н, р. Б. Иргиз. Shot. 127 км, 28 град., 450 дней; № Moskwa D–438042. 05.1960 г. Juv. Астраханская обл., Приволжский р-н, с. Николо-Комаровка. 10.10.1960 г. Саратовская обл., Балтайский р-н. Shot. 686 км, 349 град., 162 дня; № Moskwa D–395774. 27.11.1960 г. S. Саратовская обл., Аркадакский р-н, с. Софьино. 12.10.1973 г. Там же. Shot. 0 км, 0 град., 4702 дня; № Moskwa E–559307. 5.10.1963 г. S. Пензенская обл., Мокшанский р-н, с. Потьма. 1–10.10.1964 г. г. Саратов. Found injured. 247 км, 155 град., 362 дня.

Анализ обширных данных литературы, начиная с конца XIX в., позволил определить внутривековую динамику сроков весеннего пролета и прилета грачей в пределах больших и малых населенных пунктов региона. Например, в окрестностях с. Пады Балашовского уезда в 1891 г. первые грачи появились 7.03 (Силантьев, 1894). По данным наблюдений, проведенных Д.Н. Кайгородовым (1910) в 1895–1908 гг., наиболее ранний прилет в г. Саратове в этот период был зарегистрирован 3.03.1902 г. В среднем, по результатам 10 лет исследований, появление первых птиц в гнездовых колониях в конце XIX – начале XX в. в губернском центре отмечалось 13.03. Известно также, что в 1912 г. первые птицы наблюдались в городе 12.03, а массовый пролет и прилет отмечался 16–17 марта (Отчет..., 1913). В последующий период сроки первого появления грачей на местах размножения в пределах г. Саратова существенно не изменились: в 1950-х гг. это происходило в среднем 11.03, в 1960-х – 9.03, в 1970-х – 14.03 и в 1990-х – 13.03. Однако и в этот период выделялись годы с датами относительно раннего прилета: 28.02.1960 г., 25.02.1977 г., 23.02.1990 г.,



27.02.1991 г. (Варшавский и др., 1994, 1996) и 15.02.1974 г. (Лебедева, 1977). На встречи грачей в некоторые годы в парках и скверах областного центра 1.03 указывает Г.В. Бондаренко (1997).

Пролет в некоторые годы представляет собой совокупность нескольких миграционных аспектов, когда за двух- или трехнедельный период с первых чисел марта в области можно наблюдать как активный пролет изучаемых птиц, так и многократную абмиграцию. Причиной пролета в обратном направлении обычно является резкое изменение погодных условий, преимущественно снегопады. Относительно низкие температуры не являются в данной ситуации основным лимитирующим фактором, ограничивающим темпы перемещений грачей. Очевидно, именно наличие проталин и других сколько-нибудь обширных участков открытой земли определяют интенсивность проникновения этих птиц в северном направлении. Так, 29.02.2008 г. пролет грачей в долине р. Чардым в Воскресенском районе был хорошо выражен, когда через стандартную 500-метровую учетную полосу в течение светлого времени дня за час пролетало до 350–400 особей. Однако снегопад 1–2.03 явился причиной массовой абмиграции врановых птиц (включая серых ворон (*Corvus cornix*)), которые концентрировались в числе нескольких тысяч в течение последующей недели в пределах ст. Тарханы. Лишь потепление второй пентады марта определило возможность дальнейшей интенсивной миграции в северном и северо-восточном направлениях.

Современные даты прилета сопоставимы с таковыми прошлых лет: весной 2000 г. первые птицы, ночующие непосредственно возле гнезд в центральной части областного центра, отмечены 7.03, в колониях, приуроченных к полезащитным лесным полосам в Ровенском районе, – 14.03. Пролет грачей в пределах области хорошо заметен до середины апреля, однако его пик приходится на период с 12 по 21.03. Именно в пределах этого периода (16.03), например,

в Лысогорском районе, добыт, вероятно, пролетный грач, местом рождения которого является Аликовский район Чувашии, где он и был окольцован двумя годами ранее на расстоянии 492 км от места последней регистрации.

Сокращение численности птиц в городе становится особенно заметным с первых чисел октября. С этого же периода начинается активный пролет транзитных мигрантов. Именно к указанной категории следует, очевидно, отнести регистрацию в окрестностях г. Саратова в период с 1 по 10.10 окольцованной ранее (за 362 дня) особи, местом мечения которой является Мокшанский район Пензенской области. Между тем уже в 20-х числах этого месяца начинается формирование зимних временных популяций грачей, однако окончательную структуру они приобретают лишь к середине ноября (Лебедева, Фокин, 1996). Откочевка размножающихся в городской черте грачей заканчивается в конце первой декады ноября. К концу первой половины XX ст. зимовки грачей в области становятся нередкими (Козловский, 1949), а ныне это повсеместное явление.

Соотношение перелетных и оседлых особей в составе нижеволжских локальных популяций грача значительно варьирует как в межгодовом, так и в ландшафтном отношении. Вполне вероятно, что среди птиц, гнездовые колонии которых приурочены к высоко урбанизированным территориям, доля оседлых особей несколько выше, нежели в популяциях грачей из естественных местообитаний с низким антропогенным фоном. Вместе с тем в любых поселениях всегда, очевидно, существует определенная часть птиц, которая отлетает к местам зимовки в юго-западном и западном направлениях. Известны, например, случаи зимнего пребывания и регистрации на начальной стадии весенней миграции грачей, окольцованных в июне в Саратовском районе в гнездах птенцами, в Винницкой (8.01) и Харьковской (27.01) областях Украины, в Глодянском районе Молдавии



(10.03), в Югославии (13.02) на расстоянии соответственно 1333, 734, 1382 и 2120 км от места мечения. На основании косвенных сведений по сопредельной Пензенской области (Коркина, Фролов, 2006) можно предположить зимовку грачей из региональных популяций в Австрии и Германии. Наличие оседлых особей в изучаемых популяциях вида также может быть подтверждено данными мечения. Так, окольцованная 10.06 птенцом в Марксовском районе птица на следующий год была добыта на зимовке 17.12 в месте рождения.

Интерпретация даже незначительного числа возвратов, которые мы имеем в распоряжении, позволяет с большой уверенностью говорить о существовании высокого гнездового консерватизма. Вот лишь несколько примеров, подтверждающих высказанное мнение. Окольцованные в разном возрасте в Аркадакском и Саратовском районах грачи отмечались в местах мечения или на незначительном расстоянии (до 100 км) от них, вероятно, в момент размножения через 4702, 1060 и 410 дней. Вместе с тем известен лишь один возврат, полученный от окольцованной птенцом в Озинском районе саратовского Заволжья птицы, который косвенно указывает на возможность натальной дисперсии грачей. Данная птица была добыта через 450 дней со дня мечения в Глушицком районе Самарской области в 127 км от места мечения.

Черная ворона (*C. corone*). Данные кольцевания ($n = 1$): № Moskwa M-368935. 07.1986 г. Juv. Тюменская обл., Ямало-Ненецкий АО, пос. Лабытнанги. 3.04.1987 г. Саратовская обл., г. Балаково. Shot. 1902 км, 213 град., 276 дней.

Очень редкий залетный вид региона. В фаунистические списки Саратовской области внесен на основании добычи в окрестностях г. Балаково 3.04.1987 г. окольцованной сотрудицами Тюменского стационара УО РАН на территории Ямало-Ненецкого АО (пос. Лабытнанги) молодой особи (07.1986 г.).

Серая ворона (*C. cornix*). Данные

кольцевания ($n = 3$): № Moskwa E-283938. 18.09.1957 г. S. Татария, Мензелинский р-н, с. Каракулы. 18.01.1962 г. Саратовская обл., Петровский р-н, с. Березовка. Shot. 658 км, 234 град., 1583 дня; № Moskwa D-389830. 10.06.1959 г. S. Саратовская обл., Воскресенский р-н, ур. Заячьи ушки. 14.11.1959 г. Краснодарский край, ст. Тимошевская. Shot. 899 км, 221 град., 157 дней; № Moskwa D-389826. 24.06.1959 г. S. Там же. 24.07.1960 г. Саратовская обл., Саратовский р-н. Shot. 70 км, 252 град., 396 дней.

Весенний пролет серых ворон протекает широким фронтом. Между тем все же удается выявить сколько-нибудь выраженные миграционные пути, которые С.Н. Варшавский (1959) определяет для вида как «перелетные потоки». В качестве таковых в изучаемом регионе птицы используют, главным образом, долину р. Волги, а также крупные степные долины и меридионально проходящие железные дороги. Через регион, вероятно, пролетают птицы с обширных территорий, лежащих севернее. Косвенные сведения по сопредельной Пензенской области (Коркина, Фролов, 2006) указывают на возможность регистрации на севере Н. Поволжья особей вида даже из Ленинградской области.

Наиболее массовый отлет и пролет серых ворон приурочены к первой половине октября. Например, пик осенней миграции в окрестностях г. Вольска был зарегистрирован П.С. Козловым (1950) в 1934 г. 18.10. Очевидно, что уже в первой половине ноября перелетные вороны из нижневолжской популяции оказываются на местах зимовки. Так, помеченная 10.06 в Воскресенском районе особь 14.11 этого же года (1959) была зарегистрирована в Краснодарском крае, преодолев расстояние в 899 км.

Часть особей с изучаемой территории зимует в непосредственной близости от репродуктивных районов или на незначительном удалении от них. Предполагается, что в Саратовской области зимуют вороны и из других регионов России. Косвенно на это указывает непрямой воз-



врат, полученный от помеченной 18.09 в Татарии особи и добытой спустя 1583 дня на зимовке (18.01) в Петровском районе на севере Правобережья. Такие птицы зачастую скапливаются вблизи больших и малых населенных пунктов, вливаясь в зимние временные популяции. Например, ежедневные трофические перелеты серых ворон с мест ночевки к местам кормежки и обратно, наблюдаемые в долине р. Чардым в Новобураском районе в осенний период (ноябрь) 2007 г., имели некоторые особенности. В утренние часы перемещения этих птиц носят упорядоченный характер, русло пролета относительно узкое, приурочено непосредственно к пойме реки, высота движения не превышает обычно 50–60 м. В вечернее время стаи ворон «рыхлые», птицы летят широким фронтом на большой высоте, возможны короткие остановки.

Взрослые серые вороны имеют довольно тесную связь с местами размножения. На протяжении нескольких лет возможно размножение отдельных пар в одном и том же местообитании, когда птицы устраивают новые гнезда лишь на расстоянии не более 100 м от предыдущих. В целом же уровень гнездового консерватизма ворон в изучаемом регионе не выяснен. Существует лишь один пример, когда окольцованная 24.06 в Воскресенском районе ворона на следующий год (через 396 дней) была добыта 24.07 в Саратовском районе на расстоянии 70 км от места мечения, очевидно, в период гнездования.

Ворон (*C. corax*). Данные кольцевания ($n = 9$): № Moskwa C–726021. 27.04.1985 г. Juv. Саратовская обл., Татищевский р-н, с. Зеленкино. 1.09.1985 г. Саратовская обл., Аткарский р-н. Found dead. 63 км, 283 град., 127 дней; № Moskwa C–726065. 19.05.1985 г. Juv. г. Саратов. 18.10.1986 г. Саратовская обл., Татищевский р-н. Shot. 13 км, 285 град., 517 дней; № Moskwa C–726100. 23.04.1986 г. Juv. Саратовская обл., Татищевский р-н, с. Широкое. Осень 1987 г. Саратовская обл., Базарно-Карабулакский р-н. Found dead. 103 км, 33 град., 496 дней; № Moskwa C–726109. 25.04.1986 г. Juv. Саратовская обл., Воскресенский р-н, с. Синодское.

17.07.1986 г. Там же. Details unknown. 0 км, 0 град., 83 дня; № Moskwa C–726128. 27.04.1986 г. Juv. Саратовская обл., Вольский р-н, с. Ключи. 29.04.1991 г. Саратовская обл., Петровский р-н. Found injured. 122 км, 274 град., 1828 дней; № Moskwa C–726230. 2.05.1987 г. Juv. Саратовская обл., Воскресенский р-н, с. Студеновка. 30.05.1987 г. Там же. Found alive died soon. 0 км, 0 град., 28 дней; № Moskwa C–726219. 2.05.1987 г. Juv. Саратовская обл., Саратовский р-н, с. Новолиновка. 1–10.11.1987 г. Саратовская обл., Петровский р-н, с. Орловка. Found dead. 100 км, 326 град., 183 дня; № Moskwa C–788853. 27.04.1995 г. Juv. Саратовская обл., Татищевский р-н, с. Малая Скатовка. 08.1996 г. г. Саратов, окрестности. Found dead. 14 км, 163 град., 462 дня; № Moskwa B–194 942. 14.05.1996 г. Juv. Саратовская обл., Татищевский р-н, с. Малая Скатовка. 1–10.09.2001 г. Саратовская обл., Саратовский р-н, с. Свинцовка. Found dead. 2 км, 0 град., 1936 дней.

Большая часть птиц из нижеволжских популяций ворона ведет оседлый образ жизни. Это справедливо не только для взрослых особей, но и для некоторых неполовозрелых птиц. Так, окольцованный птенцом 19.05 в Татищевском районе ворон был застрелен лишь на расстоянии 24 км от места мечения в следующем году 18.10. Между тем уже осенью характерны непродолжительные по дальности перемещения в пределах региона. Например, помеченная птенцом 27.04 у с. Зеленкино Татищевского района птица найдена мертвой в Аткарском районе через 127 дней (1.09). Помеченный А.В. Безверховым 2.05 вблизи с. Новолиновка Саратовского района птенец уже в ноябре того же года был найден мертвым у с. Орловки Петровского района, т. е. в 100 км от места кольцевания. Именно эти послегнездовые перемещения приводят к расселению воронов по изучаемой территории и закреплению на вновь освоенных индивидуальных участках: вылетевший из гнезда у с. Ключи Вольского района птенец и окольцованный здесь ранее (27.04.1986 г.) впоследствии был обнаружен 29.04.1991 г. в Петровском районе.

Свиристель (*Bombicilla garrulus*). Данные кольцевания ($n = 3$): № Helsinki



Museum A-262626. 17.10.1965 г. S. Finland, Oulu, Karjasilta. 17.11.1965 г. Саратовская обл., пос. Турки. Found dead. 1807 км, 145 град., 30 дней; № Helgoland 80546478. 20.11.1971 г. M. Germany, Hessen, Korbach, Waldeck, Kassel. 10.03.1974 г. Саратовская обл., Турковский р-н, с. Перевесинка. Found dead. 2367 км, 87 град., 841 день; № Helsinki Museum P-566360. 8.04.2003 г. F. Finland, Kymi, Anjalankoski. 9.04.2004 г. Саратовская обл., г. Балаково. Found dead. 1585 км, 126 град., 367 дней.

Обычно появление свиристелей в пределах севера Нижнего Поволжья носит инвазионный характер, максимум встреч приходится на ранневесенний и позднеосенний периоды. Однако в некоторые относительно мягкие зимы птицы встречаются на улицах больших и малых населенных пунктов с одинаковой частотой в течение всего холодного времени года. Наиболее показательной в данном отношении, например, является зима 2004/2005 гг., когда свиристели регулярно встречались в учетах в г. Саратове на протяжении всех зимних месяцев. В такие сезоны сроки миграции этих птиц выявить не удастся. В другие годы появление свиристелей в изучаемом регионе имеет волнообразный характер с пиками в первой декаде декабря, середине февраля и последней декаде марта. Например, в 2005 г. первые стайки свиристелей наблюдались 3–4.12 в окрестностях ст. Бурасы Новобурасского административного района в период, когда в регионе в этом году выпал первый снег.

Наиболее интенсивные осенние кочевки в пределах области имеют место, главным образом, во второй половине октября – в ноябре. Появление птиц в пределах областного центра приурочено к осеннему периоду, как правило, ко времени выпадения первого снега. Так, в 1999 г. стаи свиристелей, состоящие из 50–90 особей, были отмечены на улицах г. Саратова лишь 26.11, т. е. в дни первого интенсивного снегопада. Относительно мягкой и поздней осенью 2004 г., когда первые заморозки отмечались лишь в ноябре, свиристели появились в пределах области в последней декаде

октября в большом количестве. Например, многочисленные стаи этих птиц наблюдались 31.10.2004 г. на волжских островах напротив с. Чардым Воскресенского района. В долине этой реки свиристели держались в течение всего месяца и покинули ее только с наступлением заморозков и выпадением первого снега в конце ноября. Аналогичные скопления этих птиц наблюдались во второй половине ноября в устье р. Терешки вблизи базы отдыха «Авангард» в Воскресенском районе.

Как было отмечено выше, возможны встречи вида в области и в зимний период (Барабаш, Козловский, 1941). В качестве наиболее показательных сезонов в этом отношении выделяются зимы 1965/1967, 1969/1970, 1973/1977, 1978/1979 и 1989/1990 гг. (Варшавский и др., 1994). В условиях аномально теплой зимы 2006/2007 гг. крупные стаи свиристелей в течение всего холодного периода года регулярно отмечались в различных частях севера Нижнего Поволжья, особенно часто на территории областного центра. В конце зимнего периода интенсивные перемещения изучаемых птиц становятся заметными со второй декады февраля. Например, в пределах Национального парка «Хвалынский» (в его селитебной зоне) свиристели доминировали в учетах в зимнем сезоне 2007/2008 г. в период с 14 по 16.02. В относительно мягкие и бесснежные зимы (2000/2001 гг.) пролет свиристелей в направлении мест гнездования происходит несколько раньше: в городской черте областного центра встречаемость птиц максимальна с первой декады февраля с пиком в середине этого месяца. В это время свиристели могут на длительный период задерживаться в пределах больших и малых населенных пунктов области, когда в течение нескольких дней повсеместно встречаются стаи из 15–40 особей.

Наиболее обычны эти птицы в весенний период в пределах области во второй декаде марта. Например, на территории областного центра большинство встреч сви-



ристелей в весенний период 1986 г. было зарегистрировано 25 и 30.03, в 1999 г. – 13 и 17.03. Птицы держались в составе стай из 7–23 особей. В условиях исключительно ранней, но затяжной весны 2008 г. стаи свиристелей наблюдались в различных административных районах г. Саратова 26.03. В этот период птицы интенсивно пели, а также была хорошо выражена разбивка на пары. Пересекая открытые пространства в пределах парков и скверов, свиристели токовали в полете, их социальное поведение в составе групп существенно отличалось от такового в осенний период.

Иногда эти птицы задерживаются в пределах области до последней пентады марта – первой декады апреля. Например, С.Н. Варшавский с соавторами (1994) в качестве даты наиболее позднего весеннего пребывания свиристелей в изучаемом регионе приводит конец марта 1990 г., И.Б. Волчанецкий (1925) отмечал их в пределах городской черты Саратова 3.04.1924 г., И.И. Барабаш и П.Н. Козловский (1941) указывают на встречи свиристелей в окрестностях областного центра 16.04.1926 г., а в 1940 г. этих птиц здесь зарегистрировали даже 20–25.04 (Козловский, 1949). В весенний период 2002 г. стая свиристелей из 55 птиц наблюдалась в районе НИИ сельского хозяйства Юго-Востока 10 и 11.04.

Пределы Саратовской области в этот период года посещают птицы, чье происхождение не известно. Между тем кочевки свиристелей в целом достаточно широки, на что указывают встречи в Турковском районе и в г. Балаково птиц, ранее окольцованных в Финляндии и Германии. Аналогичным образом можно интерпретировать данные кольцевания по сопредельной Пензенской области (Коркина, Фролов, 2006), где известны возвраты от птиц с территории Финляндии.

Камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*). Данные кольцевания ($n = 1$): № Nairobi Mus. J-67274. 15.04.1972 г. S. Kenia, Nakuru Lake. 11.08.1972 г. Саратовская обл., Александровогоайский р-н. с. Камышки. Found dead. 5713 км, 12 град., 118 дней.

На гнездовых участках барсучки появляются раньше других камышевок – в первых числах мая. Наиболее ранний прилет наблюдался в окрестностях хут. Ветелки Александровогоайского района 2.05.2003 г., на заливных лугах вблизи с. Дьяковка Краснокутского района – 9.05.2003 г. В центральной части Правобережья и на севере региона прилет происходит несколько позже. По результатам пяти лет наблюдений (1991–1995 гг.) в пойме р. Чардым Новобураского района появление первых камышевок приходится в среднем на 27.05 (Завьялов, Табачишин, 1995), а самые ранние находки датированы 14.05.1995 г. (Завьялов, Табачишин, 1996) и 13.05.2002 г.

В середине апреля камышевки еще находятся на местах зимовки или вблизи них на начальной стадии перелета. На этот факт указывает, в частности, прямой возврат, полученный от окольцованной 15.04 в Кении особи и зарегистрированной через 118 дней, очевидно, в месте размножения 11.08 в Александровогоайском районе на юге Заволжья. Таким образом, расстояние от мест зимовки до районов размножения (дистанция более 5500 км) птицы преодолевают менее чем за месяц.

Отлет начинается в последней декаде августа и продолжается до середины сентября. Первыми покидают территорию Саратовской области взрослые птицы. На это косвенно указывают результаты отловов мелких воробьиных паутиными сетями в тростниковых зарослях на различных заволжских водоемах в 1998–2006 гг., когда с середины августа до третьей декады сентября отмечались только молодые особи (Опарина и др., 2007). Наиболее поздняя регистрация вида в Саратовской области датирована 7.09.1997 г. и приурочена к рыбобороздным прудам в пос. Ровное.

Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*). Данные кольцевания ($n = 1$): № Moskwa X-731203. 20.06.1958 г. Juv. Рязанская обл., Окский заповедник. 9.11.1960 г. Саратовская обл., пос. Базарный Карабулак. Details unknown. 458 км, 124 град., 873 дня.



Прилетает на места гнездования в первых числах мая. Например, в пойме р. Хопра в окрестностях г. Аркадак первые мигрирующие птицы были отмечены в 1939 г. 9.05 (Козловский, 1949), в 1994 г. – 3.05, а в 1996 г. – 5.05. Обращает на себя пример относительно раннего прилета (2.04.2002 г.), когда мухоловка была зарегистрирована в долине р. Чардым в Новобурасском районе. На данной территории интенсивный пролет птиц приходится на конец первой майской декады (Банадык и др., 2002). В это время в течение нескольких дней в парках и садах г. Саратова можно наблюдать большие скопления пролетных птиц. Обычны встречи мигрирующих пеструшек и в Заволжье: в первой декаде мая мухоловки перемещаются на север по пойме р. Еруслана (Волчанецкий, Яльцев, 1934). Пролетная самка добыта И.Б. Волчанецким на р. Саратовке Энгельсского района 29.04.1926 г. Появление первых миграционных групп мухоловок в пойме р. Чардым Новобурасского района приходится на основании пяти лет наблюдений в среднем на 28.04 (Завьялов, Табачишин, 1995).

Значительное уменьшение численности мухоловок-пеструшек начинается в начале августа. В сентябре в гнездовых биотопах они встречаются редко и, как правило, лишь одиночные особи. Между тем, мигрирующие с более северных территорий мухоловки пролетают пределы Саратовской области обычно раньше. Встречи пеструшек в более позднее время – явление весьма редкое и не типичное, связанное, очевидно, с регистрацией случайных особей. Так, вероятно, следует рассматривать и непрямой возврат, полученный от окольцованной птенцом 20.06 в Окском заповеднике птицы и зарегистрированной через 873 дня 9.11 в Базарно-Карабулакском районе.

Обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*). Данные кольцевания ($n = 2$): № London Brit. Museum/Tring JA-17772. 25.04.1970 г. S. Cyprus, Acrotiri. 20.05.1971 г. Саратовская обл., Новоузенский р-н, с/з им. Радищева, 4-е отделение. Shot. 2171 км, 36 град., 390 дней; № Moskwa XT-21001. 26.08.2000 г. F.

Саратовская обл., Воскресенский р-н, о-в Чардым. 1–10.09.2000 г. Саратовская обл., Саратовский р-н, с. Расловка, пойма р. Чардым. Killed by cat. 7 км, 221 град, 6 дней.

Первыми на местах гнездования являются старые ярко окрашенные самцы; их прилет приходится, как правило, на последние числа апреля. Наиболее ранняя встреча горихвостки в соответствии с данными литературы приурочена к территории Александровогайского района (Козловский, 1949) – она датирована 26.04.1940 г. А.А. Силантьев (1894) отмечал горихвосток 25.04.1891 г. в окрестностях с. Пады Балашовского уезда. В долине р. Чардым (правый приток р. Волги) севернее областного центра появление передовых мигрантов отмечено 16.04.1995 г. (Завьялов, Табачишин, 1995) и 3.04.2001 г. (Банадык и др., 2001). Между тем, в последней декаде апреля некоторые птицы еще находятся на путях миграции. Косвенным подтверждением тому служит, например, непрямой возврат, полученный 20.05 в Новоузенском районе от, очевидно, размножающейся здесь птицы и помеченной за 390 дней до этого в период миграции с места зимовки 25.04 на Кипре.

Отлет начинается в конце августа и продолжается весь сентябрь. Наиболее интенсивная миграция этих птиц в долине р. Волги в Ровенском районе была зарегистрирована 25.09.1999 г. В качестве относительно позднего пребывания горихвостки в изучаемом регионе С.Н. Варшавский с соавторами (1994) приводят первую половину октября 1964 и 1980 гг. Интенсивные перемещения этих птиц отмечались в окрестностях пос. Свободный Дергачевского района 5.10.2002 г. Последние птицы покидают изучаемую территорию в последних числах октября.

Обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia*). Данные кольцевания ($n = 1$): № Stockolm Museum 2KJ 61620. 4.12.1999 г. S. Kenya, Ngulia. 15.05.2000 г. Саратовская обл., пос. Александров Гай. Killed by cat. 5977 км, 9 град, 163 дня.



На гнездовых участках в правобережной части области соловьи появляются, как правило, 6–12.05. По данным литературы первое пение соловья в лесных массивах Балашовского уезда зарегистрировано 18.04 (Силантьев, 1894). Средние даты прилета передовых птиц в пойму р. Чардым Новобурасского района приходятся на 28–30.04 (Завьялов, Табачишин, 1995). Передовые птицы наблюдались нами в ур. Харламов сад в пойме р. Б. Узень вблизи хут. Монахов в Александровогайском районе 30.04.2004 г. Межгоддовая динамика первой весенней встречи имеет значительную амплитуду и определяется погодными условиями сезона. Например, прилет первых птиц в Правобережье (окрестности г. Саратова) был зарегистрирован в 1939 г. 29.04, в 1940 г. – 9.05, в 1941 г. – 14.05 (Козловский, 1949), в 1962 г. – 12.05, в 1973 г. – 14.05, в 1981 г. – 9.05, в 1984 г. – 6.05, в 1986 г. – 15.05 (Варшавский и др., 1994), в 1987 г. – 27.04, в 1995 г. – 5.05 и т. д. В условиях относительно поздней весны 2003 г. первые птицы появились в пределах гнездопригодных станций вблизи хут. Ветелки Александровогайского района только 5.05. В первых числах этого месяца в полевом сезоне 2005 г. соловьи отсутствовали в пойме р. Хопер в Аркадакском административном районе.

Большая синица (*Parus major*). Данные кольцевания ($n = 13$): № Moskwa X–142210. 30.12.1957 г. S. Саратовская обл., г. Аркадак, сад. 27.02.1958 г. Там же. Controlled. 0 км, 0 град., 59 дней; № Moskwa X–142213. 31.01.1958 г. M. Там же. 4.10.1958 г. Там же. Controlled. 0 км, 0 град., 246 дней; № Moskwa X–142214. 5.03.1958 г. M. Там же. 13.03.1958 г. Там же. Controlled. 0 км, 0 град., 8 дней; № Moskwa X–142215. 5.03.1958 г. F. Там же. 13.03.1958 г. Там же. Controlled. 0 км, 0 град., 8 дней; № Moskwa X–726769. 7.09.1960 г. F. Там же. 1.10.1961 г. Там же. Details unknown. 0 км, 0 град., 389 дней; № Moskwa X–726776. 20.09.1960 г. F. Там же. 28.01.1961 г. Там же. Details unknown. 0 км, 0 град., 130 дней; № Moskwa X–726779. 24.09.1960 г. M. Там же. 1.01.1961 г. Там же. Details unknown. 0 км, 0 град., 99 дней; № Moskwa X–726786. 28.09.1960 г. M. Там же. 24.10.1961 г. Там же. Details unknown. 0

км, 0 град., 391 день; № Moskwa X–781292. 3.10.1960 г. F. Саратовская обл., пгт Базарный Карабулак. 21.10.1961 г. Самарская обл., г. Самара. Details unknown. 281 км, 68 град., 383 дня; № Moskwa X–781295. 6.10.1960 г. S. Там же. 26.10.1960 г. Там же. Details unknown. 0 км, 0 град., 20 дней; № Moskwa X–781206. 20.10.1960 г. S. Там же. 17.11.1960 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 28 дней; № Moskwa 355126. 6.11.1972 г. M. Калужская обл., г. Калуга. 18.01.1975 г. Саратовская обл., Аркадакский р-н, с. Грачевка. Details unknown. 583 км, 122 град., 803 дня; № Moskwa XC–531493. 20.07.1993 г. Juv. Саратовская обл., Краснокутский р-н, с. Дьяковка, пойма р. Еруслан. 22.07.1993 г. Там же. Controlled. 0 км, 0 град., 2 дня.

Откочевка из населенных пунктов в лесные массивы приурочена к последней декаде февраля – первой половине марта. В некоторые, относительно мягкие зимы, встречаемость птиц в центральных районах города и посещаемость подкормочных столиков на окраинах резко сокращается уже во второй декаде февраля, хотя возвращение холодов происходит неизбежно. В этот период численность синиц на урбанизированных территориях заметно уменьшается.

Выводки, чьим местом рождения являются естественные местообитания зеленой зоны населенных пунктов, появляются в застроенной части городов и поселков уже в середине августа. Так, в пределах областного центра в 2004 г. перемещения семейных групп этих птиц стали хорошо заметными с 14–16.08. С этого периода подкочевка синиц на урбанизированные территории постепенно нарастает и прекращается лишь ко времени стабилизации зимнего населения.

Большая часть популяции ведет, очевидно, оседлый образ жизни. Значительная часть данных кольцевания, имеющих в нашем распоряжении, подтверждает высказанное мнение. Существует восемь возвратов от птиц, помеченных в разном возрасте и в различные периоды года в пос. Аркадак и два возврата от особей, окольцованных в пгт Базарный Карабулак.



В первом случае повторная регистрация синиц на месте мечения произведена спустя 8–391 день с момента мечения. Во втором, через 20 и 28 дней птицы были отловлены в пределах того же населенного пункта. Кроме того, в период с 11 по 19.12.2006 г. нами осуществлялось мечение синиц в окрестностях пансионата «Светлана» в Вольском районе (52°03' с. ш., 47°36' в. д.). Всего за период наблюдений было окольцовано 55 птиц, из которых 70,9% приходилось на самцов преимущественно первого года жизни. В ходе дальнейших наблюдений в течение недельного периода было повторно отловлено 27 синиц (49,1%). При этом, 20 особей попадало в ловушки дважды, 6 – трижды, а одна птица была отловлена на одном и том же месте четыре раза. В период учетов одна ранее помеченная большая синица была отловлена паутиными сетями в 3 км от места кольцевания в пойме волжского залива. Здесь птицы, очевидно, ночевали в густых кустарниках, тогда как их кормовые перемещения были связаны с застроенными участками пансионата. В относительно теплые, бесснежные дни большинство синиц совсем не появлялось на селитебных участках; птицы кормились в лесу в пойменных местообитаниях.

Между тем, известны примеры, когда синицы перемещаются на значительные расстояния не только в пределах изучаемого региона, но и всей Европейской части России. Так, взрослый самец, окольцованный 6.11.1972 г. в Калужской области через 803 дня (18.01.1975 г.) был отловлен у с. Грачевка Аркадакского района Саратовской области. В свою очередь, синицы из нижеволжских популяций, включающиеся в осеннюю миграцию, перемещаются, главным образом, в юго-западном и южном направлениях, придерживаясь русел больших и малых рек. На долю таких птиц в пределах изучаемой территории приходится, очевидно, не более 10% взрослых птиц. Так, существует лишь один пример регистрации синицы 21.10 в пределах г. Самары, которая за 383 дня до этого была

окольцована в пгт Базарный Карабулак саратовского Правобережья. Между тем, как показывает опыт изучения перемещений синиц в северо-западных областях России (Добрынина, 1991), сезонные миграции в большей степени присущи первогодкам: до 30% молодых птиц может включаться в перелет.

Наблюдения за перемещением птиц, проведенные в осенний период 1995–1999 гг. в долине р. Чардым в Новобураском районе показывают, что пролет больших синиц начинается в последней декаде сентября и продолжается до первой декады ноября. В первые три пентады в отловах доминируют молодые птицы первого года жизни в соотношении 1 : 8,5. На последнем временном участке миграции (25.10–5.11) соотношение синиц различных возрастных групп составляет уже 1 : 2,4. Основу передовых групп мигрантов составляют молодые и взрослые самки в соотношении 1 : 6,5. Лишь в середине миграции соотношение полов выравнивается, а в четвертой пентаде октября самцы даже численно преобладали над самками.

Точные районы зимнего пребывания синиц из нижеволжских популяций пока не известны. Однако, предположительно, они связаны с территорией Волгоградской, Астраханской и Ростовской областей, а также Ставропольского края. В этой связи можно говорить о возможности смены места зимовки, когда большие синицы, включающиеся в миграцию в один год, остаются зимовать в репродуктивных районах в другие сезоны, и наоборот.

Чиж (*Spinus spinus*). Данные кольцевания (n = 1): № Moskwa F–142717. 17.07.1966 г. S. Казахстан, Алма-Атинская обл., г. Алма-Ата. 26.10.1967 г. Саратовская обл., г. Пугачев. Details unknown. 2304 км, 295 град., 466 дней.

Наиболее ранняя осенняя встреча чижей датирована 15.09.2008 г. и приурочена к территории волжского о-ва Чардым в Воскресенском районе. В указанном полевом сезоне в последних числах сентября чижи (преимущественно молодые особи)



уже относились к числу обычных птиц. Многочисленные стайки чижей отмечались в лесных массивах Балашовского уезда в сентябре 1890–1891 гг. (Силантьев, 1894).

Однако, на территории области чижи обычно появляются несколько позже: в последней декаде октября, в некоторые годы – в ноябре. Так, в 1939 г. в окрестностях областного центра чижи зарегистрированы 29.10, в 1940 г. здесь же – 15.11 (Козловский, 1949). В осенний период 2002 г. в пределах пос. Горный Краснопартизанского района передовые стаи чижей, насчитывающие до 250 особей, отмечались с 23.10, в 2005 г. в ур. Моховое болото в Новобурасском административном районе – 16.10. В полевом сезоне 2002 г. в долине р. Чардым в пределах Новобурасского района птицы отмечались с 27.10. Передовые стаи чижей в пойме той же реки вблизи с. Аряш Новобурасского района появились в учетах в 2007 г. лишь с 4.11.

Весной чижи покидают север Нижнего Поволжья в конце марта – первой декаде апреля. Одиночные особи регистрировались в 2008 г. в ходе кольцевания мелких воробьиных птиц в ивовых зарослях поймы р. Терешки в Воскресенском районе вблизи с. Комаровка с 28.03 по 2.04. К середине апреля на изучаемой территории могут отмечаться лишь единичные птицы. Обилие чижей на зимовках начинает постепенно сокращаться с последних чисел февраля. Например, к последней декаде марта 2002 г. доленое участие этих птиц по встречаемости в орнитокомплексах долины р. Чардым в Новобурасском районе сократилось до 1,2% (Банадьк и др., 2002). Известна встреча поющего самца в июле 1966 г. в пределах г. Саратова (Варшавский и др., 1994). Вполне логично предположить, что летние встречи чижей в больших и малых населенных пунктах – это регистрация птиц, выпущенных в природу птицевладельцами. Таково, очевидно, и происхождение чижа, окольцованного в летний период 1966 г. в г. Алма-Ате, а затем отмеченного в г. Пугачеве Саратовской области.

Черноголовый щегол (*Carduelis carduelis*). Данные кольцевания (n = 1): № Moskwa X–781260. 8.06.1960 г. М. Саратовская обл., пгт Базарный Карабулак. 14.10.1960 г. Саратовская обл., г. Пугачев. Details unknown. 154 км, 96 град., 128 дней.

Интенсивность пролета постепенно нарастает с последней декады марта к началу второй декады апреля, а затем миграция постепенно начинает затухать. Например, в долине р. Чардым в Новобурасском районе в весенний период 2002 г. наиболее интенсивный пролет щеглов отмечен с 6 по 8.04, когда обилие птиц в составе пойменного орнитокомплекса в среднем составило 80,0 ос./км², а доля по встречаемости – 11,6% (Банадьк и др., 2002). Интенсивный пролет щеглов продолжался в 1995 г. до последней пентады апреля (Завьялов, Табачишин, 1995). Вместе с тем, в середине второй декады апреля в долинах малых правобережных рек в учетах значительно снижается доля вьюрковых, интенсивность пролета которых уменьшается к 16–17.04 в 3,5 раза, а к 20.04 пролет, очевидно, прекращается. Отмечено некоторое несовпадение пиков миграции вьюрковых по годам. Так, в 2001 г. наибольшее суммарное обилие этих птиц регистрировалось 10–12.04, тогда как в 2002 г. – 6.04. Выявленные различия в целом не очень значимы, тогда как межгодовая динамика абиотических факторов, главным образом, температуры, имела высокую амплитуду. В этой ситуации к 15.04 в долине р. Чардым ведущая роль в орнитокомплексах по встречаемости переходит к черноголовому щеглу, плотность населения которого хоть и несколько снижается, однако остается относительно высокой. Его обилие, как и доля участия в орнитонаселении, в этот период времени в 2002 г. несколько ниже, нежели в предыдущем сезоне, когда к середине апреля эти показатели составили 204,0 ос./км² и 24,7% соответственно (Банадьк и др., 2001). Причина столь явных различий кроется, вероятно, в межгодовой динамике абиотических факторов, когда в условиях ранней весны 2002 г. пролет и перераспределение черноголовых щеглов



по территории происходило постепенно, не вызывая концентрации этих птиц в пространственном и временном отношениях (Банадык и др., 2002).

В постгнездовой период большинство птиц, очевидно, широко кочует в пределах региона, перемещаясь зачастую и в миграционных направлениях. Известен, в частности, возврат, полученный от окольцованного 8.06 в пгт Базарный Карабулак щегла и отловленного позднее (14.10) в г. Пугачеве. Пик осеннего пролета приходится на вторую половину октября – первые числа ноября. Встречи щеглов в позднеосенний и зимний периоды были известны и в прошлом. Так, птицы добывались 15.12.1929 г. и 9.11.1929 г. Н.П. Яльцевым в пойме р. Еруслана у с. Мирное Ровенского района, 20.02.1926 г. И.Б. Волчанецким в поле близ Монастырской слободки в окрестностях областного центра. В настоящее время вид был отмечен в черте Саратова, например, зимой 1993/1995 гг. (Табачишин и др., 1996). В последнее десятилетие данные о встречах щеглов в зимний период поступали почти из всех районов Саратовской области. Большинство таких регистраций связано с наблюдениями небольших стай этих птиц, состоящих из 3–15 особей, менее часты встречи одиночных птиц, тогда как стаи из 100 и более особей отмечаются очень редко.

Обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*). Данные кольцевания ($n = 2$): № Moskwa X–777337. 28.01.1960 г. М. Саратовская обл., г. Аркадак. 14.01.1962 г. Саратовская обл., г. Балашов. Caught & released. 28 км, 206 град., 717 дней; № Moskwa F–554014. 1960 г. S. Саратовская обл., пгт Базарный Карабулак. 23.01.1962 г. Там же. Details unknown. 0 км, 0 град., 753 дня.

Происхождение зимующих в изучаемом регионе снегирей пока не известно. Однако данные кольцевания указывают на существование связи между определенными популяционными группировками этих птиц и районами зимовки, когда в течение нескольких сезонов они обитают на одних и тех же участках. Показательны в этом

отношении примеры, когда помеченные в январе в пгт Базарный Карабулак и г. Аркадак 2 взрослых самца через 717 и 753 дня были отловлены в радиусе не более 30 км от места мечения.

Снегирь появляется в пределах изучаемой территории, как правило, в первой декаде ноября. Например, в пос. Ровное в осенне-зимний период 1999 г. первые птицы отмечены 7.11, в пойме р. Чардым в Новобурасском районе в 2000 г. – 6.11. Известны примеры и более раннего прилета снегирей на зимовку. Так, первые стайки этих птиц наблюдались в окрестностях ст. Тарханы Саратовского района 27.10.2002 г., в ур. Моховое болото в Новобурасском районе – 15.10.2005 г. и 13.10.2006 г. Время установления постоянного снежного покрова не оказывает заметного влияния на сроки прилета снегирей в пределы саратовского региона. В сезоны с ранней и поздней зимой птицы становятся наиболее заметными в природных биотопах с 20-х чисел ноября.

К концу марта участие снегирей в составе орнитокомплексов резко сокращается. Так, в последней декаде марта 2002 г. долевое участие этих птиц по встречаемости в орнитокомплексах долины р. Чардым в Новобурасском районе сократилось до 0,5% (Банадык и др., 2002), что ниже аналогичных показателей для чижа и обыкновенной чечетки (*Acanthis flammea*) в данном биотопе. Наиболее поздние даты регистрации снегирей в весенний период в области приходятся на первую пентаду апреля. Так, снегيري наблюдались 5.04.1986 г. и 8.04.2001 г., а приурочены эти встречи к полезащитным насаждениям территории НИИ сельского хозяйства Юго-Востока в пределах областного центра и пойме р. Чардым Новобурасского района (Банадык и др., 2001) соответственно. В условиях относительно поздней весны 2003 г., последние птицы покинули пределы изучаемой территории (окрестности ст. Тарханы Саратовского района) 13.04. Между тем ранней весной 2007 г. в указанном районе



пара птиц отмечена 15.04. Именно поэтому, последние кочующие в пределах изучаемой территории снегири, очевидно, могут встречаться вплоть до середины апреля. Известен, кроме того, пример, когда они задерживались в пределах областного центра до более позднего периода и были зарегистрированы здесь в первой декаде мая 1968 г. (Варшавский и др., 1994).

Обыкновенный дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*). Данные кольцевания ($n = 1$): № Moskwa X-142219. 28.09.1958 г. F. Саратовская обл., г. Ардак. 30.09.1958 г. Там же. Controlled. 0 км, 0 град., 2 дня.

На местах гнездования первые птицы появляются в марте; уже во второй декаде апреля пары регистрируются в пределах индивидуальных участков. Миграция хорошо выражена в весенний период лишь в отдельных местах, к которым можно отнести долины малых правобережных волжских притоков. Так, в долине р. Чардым в Новобурасском районе в весенний период 2002 г. слабо выраженный пролет дубоносов наблюдался с 6 по 8.04, когда обилие птиц в составе пойменного орнитокомплекса в среднем составило 5,7 ос./км², а доля по встречаемости – 0,8% (Банадык и др., 2002). Пролет отдельных стай может продолжаться до середины мая. Такая мигрирующая группа, например, была отмечена П.Н. Козловским (1949) 14.05.1941 г. в окрестностях г. Саратова. Между тем, в некоторых гнездах во второй декаде мая отмечаются уже полные кладки.

В прошлом дубонос считался типичной перелетной птицей (Козлов, 1940); первые сообщения о возможности его зимовки в мягкие зимы в области появились в конце первой половины XX ст. (Козловский, 1949). Кроме того, в последние несколько десятилетий зарегистрированы многочисленные встречи этих птиц в зимний период. Основным лимитирующим фактором, ограничивающим возможность зимовки дубоносов в области, является ныне лишь недостаточное количество кормов. В качестве таковых птицы используют зимой семена подсолнечника, которые добываются

ими на необработанных с осени полях. Такая ситуация была характерна, например, для территории Ровенского района, где зимой 1998/1999 г. оставалось на зимовке вблизи сельскохозяйственных угодий большое число дубоносов и других вьюрковых птиц.

* * *

В связи с малым количеством возвратов, для большинства видов воробьинообразных птиц выводы о путях пролета, местах зимовки, а также натальной и гнездовой дисперсии являются предположительными. Для насекомоядных видов (деревенская ласточка, желтая трясогузка, камышевка-барсучок) зимовки приурочены к Центральной и Южной Африке, обыкновенный скворец зимует в странах Передней Азии (Янушевич и др., 1975). Для врановых характерно наличие оседлых видов (ворон), ближних мигрантов (серая ворона), а также видов, в репродуктивных популяциях которых часть особей относится к перелетным, а часть – к оседлым. Так грачи, гнездящиеся на территории области, частично зимуют в странах Западной и Южной Европы, а частично остаются на зимовку в местах гнездования. Три вида (свиристель, обыкновенный снегирь и чиж) являются преимущественно зимующими в регионе.

Первыми на местах гнездования появляются перелетные врановые (вторая декада марта), затем скворцы и вьюрковые (конец марта – начало апреля). Прилет насекомоядных воробьиных приурочен к концу апреля – началу мая. Зимующие виды покидают пределы области в конце марта – начале апреля. Для всех видов весенний пролет протекает динамично, в сжатые сроки. Осенний пролет для большинства птиц растянут, он обычно является продолжением трофических кочевок. Для обыкновенного скворца выявлено три миграционных волны, связанных с различными сроками перелетов у разновозрастных птиц. Для ряда видов (обыкновенный скворец, грач, серая ворона, ворон) установлена высокая степень гнездового консерватизма. Черная ворона отнесена к случайно залетным видам.



ЛИТЕРАТУРА

- Банадык О.В., Бондаренко Г.В., Завьялов Е.В. и др. (2002): Динамика количественных показателей орнитофауны и фенология пролета птиц в долине правобережных волжских притоков в Саратовской области (предгнездовой аспект). - Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов. 5: 65-78.
- Банадык О.В., Завьялов Е.В., Завьялова Л.Г. и др. (2001): Фенология миграции и гнездования птиц в долине правобережных волжских притоков в Саратовской области (ранневесенний аспект). - Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов. 4: 56-60.
- Барабаш И.И., Козловский П.Н. (1941): Материалы по авифауне Нижнего Поволжья. - Уч. зап. Саратов. гос. пед. ин-та. Ф-т. естествозн. Саратов. 7: 162-173.
- Бондаренко Г.В. (1997): Фауна Саратовской области. Саратов. 1-101.
- Варшавский С.Н. (1959): О сезонных особенностях распределения и пролетных путях серой вороны. - Тез. докл. Второй Всесоюз. орнитол. конф. М. 31-32.
- Варшавский С.Н., Бондаренко Г.В., Тучин А.В. (1996): Особенности годового цикла грача в антропогенном ландшафте. - Экология и численность врановых птиц России и сопредельных территорий. Мат-лы IV совещ. по экологии врановых птиц. Казань. 53-55.
- Варшавский С.Н., Тучин А.В., Щепотьев Н.В. (1994): Птицы Саратовской области. - Орнитофауна Саратовской области (в помощь учителям биологии). Саратов: Изд-во гос. пед. ин-та. 14-62.
- Волчанецкий И.Б. (1925): Очерки природы окрестностей Саратова. - Тр. Ниж.-Волж. обл. науч. об-ва краеведения. Геогр. отд. (Вып. 1). Саратов. 34 (3): 57-71.
- Волчанецкий И.Б., Яльцев Н.П. (1934): К орнитофауне Приерусланской степи АССР НП. - Уч. зап. Саратов. ун-та. Саратов. 11 (1): 63-93.
- Воробьев Н. (1895): Связь метеорологических колебаний с периодическими явлениями в жизни птиц. - Охотничья газета. 2: 26-27.
- Добрынина И.Н. (1991): Предварительные результаты кольцевания больших синиц (*Parus major*) в Северо-Западных районах СССР. - Результаты кольцевания и мечения птиц: 1985 г. М. 68-75.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. (1995): Демографическая характеристика весенне-летних передвижений птиц в долине р. Волги. - Самарская лука. Самара. 6: 228-232.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. (1996): Морфо-демографическая характеристика весенне-летних мигрантов долины р. Волги. - Кавказ. орнитол. вестн. Ставрополь. 8: 15-18.
- Кайгородов Д.Н. (1910): Опыт исследования хода весеннего прилета грачей в Европейской России. - Изв. Императорского лесного ин-та. СПб. 20: 56-66.
- Козлов П.С. (1940): Птицы леса (записки натуралиста). Саратов: Саратов. кн. изд-во. 1-80.
- Козлов П.С. (1950): Птицы леса. Саратов: Саратов. кн. изд-во. 1-119.
- Козлов П.С. (1953): Пернатые путешественники. Саратов: Саратов. кн. изд-во. 1953. 1-80.
- Козловский П.Н. (1949): К орнитофауне Саратовской области. - Уч. зап. Саратов. гос. пед. ин-та. Ф-т. естествозн. Саратов. 13: 55-126.
- Коркина С.А., Фролов В.В. (2006): Анализ встреч окольцованных птиц на территории Пензенской области. - Орнитол. исследования в Северной Евразии. Тез. XII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь. 275-276.
- Лебедева Л.А. (1967): Птицы саратовского Заволжья (эколого-фаунистические особенности орнитофауны). - Дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 1-220.
- Лебедева Л.А. (1977): Популяция грачей г. Саратова. - Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. К. 1: 270.
- Лебедева Л.А., Фокин А.Г. (1996): Зимующие врановые г. Саратова. - Экология и численность врановых птиц России и сопредельных территорий. Мат-лы IV совещ. по экологии врановых птиц. Казань. 63-64.
- Опарина О.С., Опарин М.Л., Илиева М.Н. (2007): Сообщества мелких воробьиных птиц тростниковых зарослей саратовского Заволжья. - Поволжский экол. журн. 2: 130-139.
- Отчет Саратовского Общества охоты за 1912 год. Саратов, 1913. 1-26.
- Перепелкина М.В., Тучин А.В. (2000): Птицы антропогенного ландшафта. - Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов. 3: 71-73.
- Силантьев А.А. (1894): Фауна Падов, имения В.Л. Нарышкина Балашовского уезда Саратовской губернии. - Естественно-исторический очерк имения Пады. СПб. 225-437.
- Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Лобанов А.В. (1996): Количественная характеристика и биотопическая приуроченность птиц г. Саратова в зимний период. - Мат-ли II конф. молодых орнитологов Украины. Чернівці. 175-179.
- Янушевич А.И., Абдусалямов И.А., Гаврилов Э.И. и др. (1975): Организация комплексного изучения миграций птиц в западной части Азии. - Ориентация и миграции птиц. М. 41-46.

В.Г. Табачишин,
Саратовский филиал
ИПЭЭ РАН,
ул. Рабочая, 24,
410028, г. Саратов,
Россия (Russia).

ЗАГАДКА ЧОРНОЇ ВОРОНИ

В.М. Грищенко

A riddle of the Carrion Crow. - V.N. Grishchenko. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - H. Goebel (1879) has written about the Carrion Crow as a rare breeding species in former Uman district (west part of present Cherkasy region, central Ukraine). He found one nest with 4 eggs and two nests of mixed pairs with the Hooded Crow (3 and 4 eggs). In both mixed pairs females were Hooded Crows. Later the breeding Carrion Crows were never found in Ukraine. Only rare vagrants in west regions were registered. Moreover, even in Poland this bird was found on breeding in XIX cent. only once: in 1890 near Świdnica (Tomiałojć, Stawarczyk, 2003). Reliability of these data is discussed. A small insular area outside of main breeding range of European subspecies could arise as a result of its pulsation. Later the area has disappeared and was not discovered by other researchers. [Ukrainian].

Key words: Carrion Crow, *Corvus corone*, central Ukraine, fauna, distribution, history.

Address: V.N. Grishchenko, Kaniv Nature Reserve, 19000 Kaniv, Ukraine; e-mail: vgrishchenko@mail.ru.

Є види у фауні певних регіонів у тій чи іншій мірі загадкові. Наприклад, знахідка австралійського журавля (*Grus rubicundus*) в Якутії. Як свідчить напис на етикетці, птах був здобутий у 1880-х рр. під Якутськом. Яким чином цей журавель міг аж туди потрапити – незрозуміло (Судиловская, 1951). Виявилося, зрештою, що ця «сенсація» пов'язана скоріше всього з помилкою при етикетуванні колекції (Коблик і др., 2006).

Такою фауністичною загадкою є й історія з гніздуванням чорної ворони (*Corvus corone*) на території України у XIX ст*.

Чорна ворона має, як відомо, розірваний ареал – два підвиди поширені в Західній Європі й Азії. Європейський підвид *C. c. corone* на схід доходить до долини Ельби, Чехії, Австрії, Північно-Східної Італії. У місцях контактів чорної й сірої (*C. cornix*) ворон утворюються чітко виражені зони гібридизації з популяціями змішаного складу (Рустамов, 1954; Панов, 1989; Степанян, 1990; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1993; Cramp et al., 1994).

* Думаю, що публікація по воронових Покуття (Гуль, Лемко, 2001), у якій говориться про чорну ворону як рідкісного гніздового і зимуючого виду Івано-Франківщини, особливих коментарів не потребує. Коли сенсаційні дані про знахідку 14 гнізд наводяться побіжно, ніби самі собою зрозумілі, виникають закономірні сумніви і в компетентності авторів, і в тому, що будь-які дослідження взагалі проводилися.

Г. Гебель (Goebel, 1879) у своїй праці про птахів Уманського округу (нинішня Західна Черкащина і частково південний захід Київщини) писав, що чорна ворона в регіоні досліджень – рідкісний гніздовий вид. Було знайдено лише одне гніздо з 4 яйцями, яке знаходилося на узліссі високоствольного лісу. Ще два гнізда з 3 і 4 яйцями належали змішаним парам із сірою вороною. Одне з них знаходилося на вербі в заплаві, інше – в саду на груші. В обох випадках сірі ворони були самками. Г. Бельке вказував чорну ворону для Поділля (Храневич, 1925). М.О. Мензбір (1895) наводить дані Г. Гебеля і припускає можливість гніздування чорної ворони також у Подільській губернії. М.О. Холодковський і А.О. Силантьєв (1901), очевидно базуючись на даних названих вище авторів, теж пишуть про те, що цей птах зустрічається у Київській і Подільській губерніях.

Коротко про джерела інформації. Густав Бельке (1810–1862) – натураліст-самоук, проводив дослідження природи в районі Кам'яця-Подільського в середині XIX ст., опублікував кілька наукових праць (див. Атемасова, Кривицький, 1999; Матвеев, 2003). Герман Гебель (1844–1910) працював лісничим в Умані у 1865–1875 рр., проводив дослідження орнітофауни, зібрав велику колекцію яєць. За результатами цієї роботи була опублікована широко відома праця про птахів Уманського округу. Згодом він жив у Петербурзі, проводив дослідження



на північному заході Росії і в Скандинавії (див. Атемасова, Кривицький, 1999; Бианки, 2000). До речі, Г. Гебель був першим, хто підняв питання про загибель птахів на дровах ліній зв'язку (Goebel, 1869).

Отже, окреслюється невеликий осередок гніздування чорної ворони в Центральній Україні. Загадка полягає в тому, що пізніше цього птаха в Україні на гніздуванні взагалі ніхто не знаходив. Причому територія Західної України була вивчена краще, ніж центральні та східні області, завдяки багаторічній роботі польських та австрійських зоологів, але там відмічалися лише рідкісні зальоти на схід до Житомира (Страутман, 1963). Більше того, навіть у Польщі, яка знаходиться до європейського ареалу чорної ворони значно ближче, ніж Україна, її знаходили на гніздуванні протягом XIX ст. лише раз на південному заході країни: у 1890 р. пара чорних ворон гніздилася біля Свидниці (Tomiałojć, Stawarczyk, 2003).

Звичайно, простіше всього відмахнутися від даних Г. Гебеля – мовляв, переплутав з чорними воронами молодих граків (*C. frugilegus*). Тим більше, що подібних казусів відомо немало. Так, саме завдяки невірному, а згодом неперевіреному визначенню чорна ворона неодноразово помилково включалася різними дослідниками до фауни Харківської губернії (Сомов, 1897). Але якщо гніздування пари граків, у якій обидва птахи ще не повністю перелиняли, до того ж не в колонії, хоч і малоімовірно, але теоретично можливе, то випадки гібридизації грака й сірої ворони науці просто невідомі (див. Панов, 1989; <http://www.bird-hybrids.com>). Як показали дослідження закономірностей гібридизації, частіше вона відбувається там, де один із двох видів є рідкісним, особливо якщо це периферія ареалу для однієї чи обох форм. Причому, рідкісний вид частіше представлений самцями (Randler, 2002, 2006). Саме це ми й бачимо в даних Г. Гебеля: чорна ворона – рідкісний птах, із трьох виявлених пар – дві змішані, в обох із них самки – сірі ворони.

Апріорі ж сумніватися в даних Г. Гебеля немає підстав. Зрештою мова йде не про роботу на кшталт горезвісної статті П.Г. Смеляненка (1916) про птахів Остерського повіту, яка містить численні ляпи й неточності, а про одне з перших капітальних регіональних зведень по орнітофауні України. Г. Гебель на час написання роботи по птахах Уманського округу був уже досвідченим зоологом, друкувався в німецьких і російських наукових журналах. Високо оцінив наукові заслуги Г. Гебеля С.О. Бутурлін (1910).

Можна припустити, що осередок гніздування чорної ворони в Україні утворився в результаті пульсації ареалу, але через деякий час зник, тому залишився не виявленим іншими дослідниками. Завдяки низькій чисельності та активній гібридизації угруповання чорної ворони досить швидко могло просто «розчинитися» у популяції сірої.

Інший варіант пояснення, хоч і менш вірогідний: у Центральній Україні до XIX ст. існував реліктовий залишок колись більш широкого ареалу чорної ворони.

Нічого неймовірного в появі такого «острівця» немає. Гнізда чорної ворони час від часу знаходять досить далеко від основного ареалу – в Польщі, Угорщині, Словаччині, Норвегії (Страутман, 1963; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1993; Cramp et al., 1994; Magyar et al., 1998; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003). Причому, що цікаво, зальоти чорної ворони в Польщі у XIX ст. реєструвалися частіше, ніж у XX ст. (Tomiałojć, Stawarczyk, 2003).

Ареали птахів досить динамічні, не можна розглядати їх лише в статичі. Протягом XX ст. ми були свідками численних таких змін: одні види зникали в місцях, де ще недавно були звичайними, інші розселялися, нерідко на значні відстані. Досить назвати дібровника (*Emberiza aureola*), садову горлицю (*Streptopelia decaocto*), сирійського дятла (*Dendrocopos syriacus*). А зовсім недавно відбувся «стрибок» білохвості чайки (*Vanellorchettusia leucura*) аж



із Передньої та Середньої Азії. І якщо її ареал повернеться до своїх колишніх меж, через сотню років повідомлення про гніздування цього виду на території України теж можуть здаватися неймовірними.

Можна навести приклад подібної фауністичної загадки, яку, проте, набагато легше розгадати завдяки більшій кількості даних. Західний соловейко (*Luscinia megarhynchos*) в Україні зараз поширений лише на півдні Криму та в західних областях (Фесенко, Бокотей, 2002; Гаврись, Боярчук, 2003), хоча в минулому його знаходили на гніздуванні на заході Черкащини (Goebel, 1879), біля Житомира (Бурчак-Абрамович, 1928), у західній частині Харківської губернії (Зарудний, 1892; Сомов, 1897). Така кардинальна зміна поширення пов'язана саме з пульсацією ареалу. У Центральній Європі з 1830 по 1920 рр. відбулося значне зниження чисельності та звуження ареалу, яке згодом змінилося черговим підйомом. Пов'язуються ці флуктуації перш за все зі змінами клімату (Grüll, Fracasso, 1997).

Неврахування динаміки ареалу західного соловейка неодноразово зіграло злий жарт з науковцями. Можна знайти діаметрально протилежні твердження в опублікованих майже одночасно роботах. Так, В.П. Храневич (1925) пише, що західний соловейко є звичайним гніздовим птахом Поділля. В той же час Л.О. Портенко (1928) його там взагалі не знайшов. Не згадує цього птаха й В.Ю. Герхнер (1928), який проводив дослідження у 1909 р. на заході Вінничини. Неважко зрозуміти причини цього: В.П. Храневич базувався на літературних даних, а Л.О. Портенко та В.Ю. Герхнер – на особистих спостереженнях.

Інший цікавий приклад – строкатий скеляр (*Monticola saxatilis*). Цього птаха не згадують ні Г. Бельке (Храневич, 1925), ні Г. Гебель (1879). Нема даних про гніздування його в Центральній Україні і у фауністичних зведеннях кінця XIX – початку XX ст. (Мензбир, 1895; Холодковский, Силантьев, 1901). Але вже у перші десятиліття XX ст. скеляр є звичайним видом Поділля, на

гніздуванні доходить до Житомира та Києва (Храневич, 1925; Бурчак-Абрамович, 1928; Музиченко, 1928; Шарлемань, 1936, 1938). Проходить ще кілька десятків років – і зараз строкатий скеляр в Україні лише рідкісний гніздовий вид Карпат та Криму (Пекло, 1994; Фесенко, Бокотей, 2002).

Г.П. Дементьев (1937) без будь-яких аргументів написав, що старі вказівки про гніздування чорної ворони в колишній Київській губернії є помилковими. Ніхто не наважився поставити під сумнів такий підхід, і протягом останніх десятиліть у фауністичних зведеннях говориться лише про рідкісні зальоти цього птаха у Західну Україну (Портенко, 1954; Рустамов, 1954; Воїнственський, Кістяківський, 1962; Иванов, 1976; Воїнственський, 1984; Степанян, 1990; Фесенко, Бокотей, 2002 та ін.). Більш коректним був, на мій погляд, М.В. Шарлемань (1938): він наводить дані Г. Гебеля, але зазначає, що після нього ніхто чорну ворону на території України не знаходив. Не піддавав сумніву інформацію Г. Гебеля і М.О. Мензбір (1895).

Звичайно, ми не зможемо остаточно вирішити загадку чорної ворони без додаткової інформації, а вона навряд чи з'явиться. Але й відкидати дані дослідників минулого тільки тому, що вони не вписуються в наші сьогоденні реалії, також не варто.

Подяка

Висловлюю щирі вдячність В.С. Фрідману (біологічний факультет Московського університету ім. М.В. Ломоносова) за консультації при написанні статті.

ЛІТЕРАТУРА

- Атемасова Т.А., Кривицкий И.А. (Сост.) (1999): Орнитологи Украины. Библиографический справочник. Харьков. 1-286.
- Бианки В.В. (2000): Жизнь и увлечения Германа Гебеля. - Рус. орн. журн. Экспресс-вып. 103: 3-28.
- Бурчак-Абрамович М.О. (1928): Про де-яких цікавих птахів Волини. - Зб. праць Зоол. музею. 5: 213-224.
- Бутурлин С.А. (1910): Г.Ф. Гебель. Некролог. - Орнитол. вестн. 3: 159.



- Воїнственський М.А. (1984): Птахи. Київ: Рад. школа. 1-304.
- Воїнственський М.А., Кістяківський О.Б. (1962): Визначник птахів УРСР. Київ: Рад. школа. 1-372.
- Гавриць Г.Г., Боярчук В.П. (2003): Соловейко західний. - Птахи України під охороною Бернської конвенції. Київ. 318-319.
- Герхнер В.Ю. (1928): Матеріали до вивчення птахів Поділля. - Зб. праць Зоол. музею. 5: 151-192.
- Гуль И.Р., Лемко Т.М. (2001): Врановые Покутья. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии. Казань: Матбугат йорты. 199-200.
- Дементьев Г.П. (1937): Воробьиные. - Полный определитель птиц СССР С.А. Бутурлина и Г.П. Дементьева. М.-Л.: КОИЗ. 4: 1-335.
- Емельяненко П.Г. (1916): Птицы Остерского уезда Черниговской губернии. - Птицеведение и птицеводство. 7 (3): 106-172.
- Зарудный Н. (1892): Птицы долины р. Орчика и окололежащей степи. - Мат-лы к познанию флоры и фауны Рос. Империи. 1: 138-155.
- Иванов А.И. (1976): Каталог птиц СССР. Л.: Наука. 1-276.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. (2006): Список птиц Российской Федерации. М.: КМК. 1-256.
- Матвеев М.Д. (2003): Орнітофауна Східного Поділля. - Пріоритети орнітологічних досліджень. Львів – Кам'янець-Подільський. 49-56.
- Мензбир М.А. (1895): Птицы России. М. 2: 1-1120.
- Музиченко О. (1928): До поширення та біології гірського дрозда (*Monticola saxatilis* (Linn)) на Україні. - Зб. праць Зоол. музею. 5: 171-175.
- Панов Е.Н. (1989): Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 1-750.
- Пекло О.М. (1994): Кам'яний дрізд строкатий. - Червона книга України. Тваринний світ. Київ: Укр. енциклопедія ім. М.П. Бажана. 369.
- Портенко Л.А. (1928): Очерк фауны птиц Подольской губернии. - Бюл. МОИП. Отд. биол. 37 (1-2): 92-204.
- Портенко Л.А. (1954): Птицы СССР. М.-Л.: АН СССР. 3: 1-256.
- Рустамов А.К. (1954): Семейство вороновые. - Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука. 5: 13-104.
- Сомов Н.Н. (1897): Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков: Тип. А. Дарре. 1-680.
- Степанян Л.С. (1990): Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 1-728.
- Страутман Ф.И. (1963): Птицы западных областей УССР. Львов: ЛГУ. 2: 1-182.
- Судиловская А.М. (1951): Отряд журавли. - Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука. 2: 97-138.
- Фесенко Г.В., Бокотей А.А. (2002): Птахи фауни України (польовий визначник). Київ. 1-416.
- Храневич В. (1925): Птахи Поділля. Огляд систематичний. Вінниця. 1-72.
- Холодковский Н.А., Силантьев А.А. (1901): Птицы Европы. СПб.: Изд. А.Ф. Девриена. 1-636.
- Шарлемань М.В. (1936): Зоогеография УССР. Київ: АН УССР. 1-236.
- Шарлемань М.В. (1938): Птахи УРСР. Київ: АН УРСР. 1-129.
- Cramp S., Perrins C.M., Brooks D.J. (1994): Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxford: Oxford Univ. Press. 8: 1-900.
- Goebel H. (1869): Der Telegraph als Feind der Zugvögel. - J. Orn. 17 (3): 194.
- Goebel H. (1879): Die Vögel des Kreises Uman, Gouvernment Kiew, mit besonderer Rücksicht auf ihre Zugverhältnisse und ihr Brutgeschäft. - Beitr. zur Kenntniss des Russ. Reiches und der angrenzender Länder Asiens. Zweite Folge. 2: 1-238.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Wiesbaden: Aula-Verlag. 13: 1-2178.
- Grüll A., Fracasso G. (1997): Nightingale. - The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. London: T. & A.D. Poyser. 516-517.
- Magyar G., Hadarics T., Walicky Z., Schmidt A., Nagy T., Bancovics A. (1998): Nomenclator avium Hungarie. Budapest – Szeged. 1-202.
- Randler C. (2002): Avian hybridization, mixed pairing and female choice. - Animal Behav. 63 (1): 103-119.
- Randler C. (2006): Extrapair paternity and hybridization in birds. - J. Avian Biol. 37 (1): 1-5.
- Tomiałojć L., Stawarczyk T. (2003): Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebność i zmiany. Wrocław: «pro Natura». 2: 441-870.

В.М. Грищенко,
Канівський заповідник, м. Канів,
19000, Черкаська обл.,
Україна (Ukraine).

18th International Conference of the European Bird Census Council “Monitoring, indicators and targets” will take place in Cáceres (Extremadura, Spain) 22–26 March 2010. Organizers: The European Bird Census Council (EBCC) and Spanish Ornithological Society (SEO/BirdLife).

This Conference will give the opportunity to share experiences and new research findings from bird population monitoring programmes, on the role of birds as bioindicators, their conservation status. It will include sessions, symposiums, poster sessions, workshops and round tables.

Details are available on the Conference website: <http://www.seo.org/ebcc2010>.

ВСТРЕЧИ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ПТИЦ В ПРИДНЕСТРОВЬЕ В 2006–2008 гг.

А.А. Тищенко, Н.А. Романович, А.А. Стороженко, А.А. Аптеков

Records of some rare bird species in the Dniester Region in 2006–2008. - A.A. Tischenkov, N.A. Romanovich, A.A. Storozhenko, A.A. Aptekov. - *Berkut*. 17 (1-2). 2008. - Data about 23 species are presented. [Russian].

Key words: fauna, the Dniester region, rare species.

Address: A.A. Tischenkov, T.G. Shevchenko Dniester State University, 25 October str. 128, 3300 Tiraspol, DMR, Moldova; e-mail: tdbirds@rambler.ru.

Большая выпь (*Botaurus stellaris*). Одна особь зарегистрирована 15.06.2006 г. в зарослях тростника отстойника на территории Тираспольских очистных сооружений в окр. с. Кицканы.

Черный аист (*Ciconia nigra*). 30.06.2006 г. две особи кормились на разливе р. Днестр в окрестностях с. Кицканы, они были в группе с белыми аистами (*Ciconia ciconia*) и серыми цаплями (*Ardea cinerea*). На разливе р. Ботна (приток Днестра) 8.06.2008 г. зарегистрирована одна особь. Одиночный черный аист, летевший в западном направлении на высоте около 100 м над агроценозами в окр. г. Тирасполя наблюдался 10.09.2008 г.

Гоголь (*Bucephala clangula*). Одна особь наблюдалась 29.11.2008 г. на Днестре возле с. Карагаш.

Скопа (*Pandion haliaetus*). 2.04.2006 г. в окрестностях г. Тирасполя одна особь пролетала в северном направлении на высоте около 200 м; 8.10.2007 г. – скопа пролетала над г. Тирасполем в северо-западном направлении на высоте около 400 м. В заповеднике «Ягорлык» 6.04.2008 г. наблюдалась птица, которая поймала рыбу (вероятно, тарань весом около 200–300 г).

Осоед (*Pernis apivorus*). 21.08.2006 г. одна птица отдыхала в лесополосе возле с. Сукляя. Вблизи этого же села 22.10.2006 г. наблюдались 7 осоедов, летящих на высоте около 80 м в юго-западном направлении, и еще одна птица – 31.05.2007 г. В ленточном пойменном лесу Днестра в окр. г. Тирасполя осоед был зарегистрирован 5.09.2006

г. В окрестностях с. Чобручи 12.05.2007 г. наблюдался осоед, летящий в южном направлении на высоте около 40 м. Один осоед 11.07.2007 г., вероятно, кормился внутри котлована промышленного карьера у с. Чобручи. 27.10.2007 г. возле с. Карагаш наблюдалась стая осоедов (13 особей) летящая на высоте около 100 м в западном направлении.

Курганник (*Buteo rufinus*). В последние годы этот вид стал значительно чаще регистрироваться в Приднестровье. Одиночные птицы наблюдались 17.01.2007 г. возле с. Незавертайловка, 25.03.2007 г. в заповеднике «Ягорлык». 4.03.2007 г. в окрестностях пгт Первомайск браконьерами была добыта самка курганника, в пищевод и желудке которой имелись останки грача (*Corvus frugilegus*).

Орел-карлик (*Hieraetus pennatus*). 9.08.2006 г. одна птица кружилась на высоте около 70 м над степным участком в окр. с. Глинное Григориопольского района. Особь светлой морфы наблюдалась 27.07.2008 г. в ближайших окрестностях заказника «Ново-Андрияшевска». Это вторая встреча данного вида в заказнике в гнездовое время, ранее пара орлов-карликов была отмечена там 27.04.2000 г. (Тищенко, Аптеков, 2001). Однако факт гнездования вида в пределах этой ООПТ пока достоверно не подтвержден.

Малый подорлик (*Aquila pomarina*). 3.08.2008 г. одна птица кружилась на высоте около 100 м над поймой Днестра в окрестностях г. Тирасполь.



Могильник (*A. heliaca*). 13.04.2007 г. одна молодая особь отдыхала на степном склоне в заказнике «Ново-Андрияшевка».

Луговой лунь (*Circus pygargus*). В окрестностях с. Глинное Григориопольского района 3.05.2006 г. взрослый самец кружился над низкорослым яблоневым садом, заросшим сорной высокостебельной растительностью.

Сапсан (*Falco peregrinus*). 25.08.2006 г. сапсан наблюдался летящим на восток на высоте около 50 м в окрестностях г. Днестровск. 15.03.2007 г. одна птица кружилась над дендрарием ботсада Тирасполя. На территории заповедника «Ягорлык» 15.02.2007 г. наблюдалась одна особь, пикирующая на стаю рябинников (*Turdus pilaris*).

Балобан (*F. cherug*). Пара этих соколов наблюдалась 14.05.2006 г. над урочищем Балта заповедника «Ягорлык», они летели на высоте около 100 м в северо-восточном направлении. Еще одна особь была отмечена в заповеднике 16.05.2006 г. над урочищем Литвина. Учитывая, что эти встречи балобана относились к гнездовому периоду, нами был предпринят поиск гнезда на территории заповедника, однако положительным результатом поиск не увенчался. В середине июня этого же года балобан здесь не наблюдался. Поэтому гнездование этого вида в заповеднике в настоящее время маловероятно, но не исключается в дальнейшем. Возможно, наблюдавшиеся нами птицы гнездились где-то в его окрестностях (скорее всего на территории Украины), а заповедник использовали в качестве места для охоты.

Ходулочник (*Himantopus himantopus*). На отстойниках Тираспольских очистных сооружений 2–3 пары гнездились в 2006–2007 гг. Прилет к месту гнездования отмечался в начале апреля (10.04.2006 г. – 1 особь). 22.04.2006 г. наблюдались брачные игры, в которых принимало участие 5 птиц. В 2008 г. на этих отстойниках факт гнездования не зарегистрирован, лишь 10.07 там кормился одиночный ходулочник. 28.04.2007 г. два ходулочника были заре-

гистрированы на мелиоративных каналах возле с. Чобручи.

Большой веретенник (*Limosa limosa*). Одиночная особь наблюдалась 18.05.2008 г. на берегу мелиоративного канала возле с. Чобручи.

Малая крачка (*Sterna albifrons*). Пять особей кормились 16.08.2006 г. на мелиоративных каналах возле с. Чобручи.

Сплюшка (*Otus scops*). В 2006–2007 гг. в заповеднике «Ягорлык» отмечено гнездование одной пары, в 2008 г. – двух. Помимо этого, в рассматриваемый период, сплюшки регистрировались: в островном лесу (ур. Градешты) в окрестностях с. Кицканы (в 2006 г. там гнездилась одна пара); 17.04.2008 г. в старой лесополосе возле с. Глинное Слободзейского района; на территории дачного комплекса в окрестностях г. Тирасполя (СОТ «Черемуха») одна пара гнездилась в 2008 г.

Болотная сова (*Asio flammeus*). На заброшенном кукурузном поле у с. Кицканы 9.11.2008 г. была вспугнута одна особь, а 14.12.2008 г. там же обнаружена группа болотных сов из 8 особей.

Зеленый дятел (*Picus viridis*). В рассматриваемый период помимо регулярных регистраций гнездящихся птиц на территории «Петрофильного комплекса Рашков» (5–6 пар), зеленый дятел отмечался также в других местах ПМР. Пара птиц держалась 25–26.03.2007 г. на участке зрелых древесных насаждений в урочище «Сухой Ягорлык». Предполагалась возможность гнездования, однако последующие наблюдения – в мае – июне факт гнездования не подтвердили. В пойменном лесу возле с. Суклея одна особь была зарегистрирована 3.04.2007 г.

Серый сорокопуд (*Lanius excubitor*). На опушке леса у с. Кицканы 18–19.12.2006 г. наблюдалась одна особь. На территории заповедника «Ягорлык» (ур. Литвина), вероятно, одна и та же птица регистрировалась 16.02 и 27.03.2007 г.

Свиристель (*Bombycilla garrulus*). В апреле 2006 г. наблюдалась массовая



инвазия на севере региона. Свиристели регистрировались на территории «Петрофильного комплекса Рашков»: 19.04 (13 особей в урочище Кологур), 20.04 (28 особей в урочище Глубокая долина), 21.04 (7 особей в урочище Глубокая Долина), а также в с. Рашково 23.04. (9 особей). Питались птицы почками дуба и ясеня, а также ягодами омелы.

Варакушка (*Luscinia svecica*). В верховьях Кучурганского водохранилища одна особь наблюдалась 1.10.2006 г. Следует подчеркнуть, что здесь варакушка гнездится с 1998 г. (Архипов, 2001). В заповеднике «Ягорлык» один самец наблюдался 14.04.2007 г.

Розовый скворец (*Pastor roseus*). Одинокая птица наблюдалась 27.05.2006 г. на территории дачного комплекса в окрестностях пгт Первомайск (СОТ «Рассвет»).

Кедровка (*Nucifraga caryocatactes*). В

г. Тирасполе этот вид наблюдался в 2008 г.: 5.11 – одна особь в парке Победы; 6.11 и 25.11 – две особи (вероятно одни и те же) на территории Республиканской клинической больницы; 23.11 – группа из 5 особей в дендрарии ботсада; 30.11 – одиночная птица на кладбище «Западное».

ЛИТЕРАТУРА

- Архипов А.М. (2001): Варакушка – новый гнездящийся вид Кучурганского водохранилища. - Бранта. 4: 120-121.
- Тищенко А.А., Аптеков А.А. (2001): Встречи некоторых редких птиц в Приднестровье в 2000–2001 гг. - Беркут. 10 (2): 153-155.

*А.А. Тищенко,
Приднестровский госуниверситет,
ул. 25 Октября 128,
3300 г. Тирасполь, Приднестровье,
Молдова (Moldova).*

СЛУЧАЙ БЛИЗКОГО ГНЕЗДОВАНИЯ ДВУХ ПАР КРЯКВЫ В КАЛИНИНГРАДЕ

Е.Л. Лыков

Case of close breeding of two pairs of Mallard in Kaliningrad city. - E.L. Lykov. - Berkut. 17 (1-2). - Two nests were found in the basis of a willow bush on a meadow among the water on 2.05.2008. They had 4 and 10 eggs. Both females incubated the clutches. Interchange of eggs between nests was registered. Chicks have successfully hatched. [Russian].

Key words: Mallard, *Anas platyrhynchos*, nest, egg, nest parasitism.

Address: E.L. Lykov, dep. of vertebrate zoology, biological faculty, Moscow university, Leninskiye gory, 1/12, 119992 Moscow, Russia.

На мелководном водоеме среди луга у пос. Первомайский (Калининград) 2.05.2008 г. было найдено два гнезда кряквы (*Anas platyrhynchos*). Оба гнезда размещались на небольшом кусочке земли размером 100 x 70 см у основания куста ивы пепельной среди воды глубиной около 55 см. Гнездовые постройки располагались вплотную друг к другу, имели общую гнездовую стенку диаметром 8 см и в них насиживали свои кладки две самки (фото 1–2). Строительный материал двух гнезд не

различался и включал сухую траву, кусочки сухих листьев и пух, лоток был выстлан таким же материалом.

Гнездо №1. Размеры гнезда (см): диаметр гнезда – 35–39, диаметр лотка – 17–20,5, высота гнезда – 11, глубина лотка – 8,5. В гнезде было 4 яйца, размеры (мм): 54,5 x 39,6; 54,0 x 38,8; 54,8 x 39,4; 54,4 x 40,0.

Гнездо №2. Размеры гнезда (см): диаметр гнезда – 42–44, диаметр лотка – 16,5–21, высота гнезда – 11,5, глубина лотка – 9. Содержалось 10 яиц, размеры (мм): 53,6 x



Фото 1. Две самки кряквы, насиживающие яйца.
Photo 1. Two female Mallards incubating eggs.

39,2; 54,6 x 38,9; 57,7 x 39,3; 57,3 x 38,6;
58,9 x 38,3; 54,9 x 39,4; 57,2 x 39,8; 56,2 x
38,9; 54,5 x 40,0; 53,6 x 39,4.



Фото 2. Два гнезда кряквы с кладками.
Photo 2. Two nests of Mallard with clutches.

Водный тест (Кольцевание..., 1976) показал, что яйца из двух гнезд были на одной стадии насиживания – около 20 суток. Все яйца условно пометили карандашом.

Осмотр гнезд, 7.05, показал, что произошла подмена яиц кряквы между кладками. Так, в гнезде №1 оказалось два «своих» яйца и 5 «чужих». А в гнезде №2 содержалось 5 «своих» яиц и одно «чужое». Одно яйцо из гнезда №1 исчезло. При следующем осмотре гнезда, 13.05, гнезда были пустые со скорлупами яиц, что говорит об удачном вылуплении птенцов.

Для кряквы известны случаи подкладки яиц разными самками. Так, на юго-западе Испании в 1977–1978 и 1984–1989 гг. из 62 обследованных гнезд внутривидовые подкладки яиц составили 1,6% (Amat, 1991, цит. по: Нумеров, 2003). Аналогичные случаи такой близкой постройки гнезд кряквами, в известной нам литературе не отмечены.

ЛИТЕРАТУРА

- Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. М.: Наука, 1976. 1-256.
Нумеров А.Д. (2003): Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 1-517.

*Е.Л. Лыков,
кафедра зоологии
позвоночных,
Биологический
факультет МГУ,
Ленинские горы, 1,
стр. 12,
г. Москва, ГСП-2, 119992,
Россия (Russia).*



РЯБИННИК – НОВЫЙ ГНЕЗДЯЩИЙСЯ ВИД ОДЕССКОЙ ОБЛАСТИ

А.М. Архипов

Fieldfare is a new breeding species of Odesa region. - А.М. Arkhipov. - *Berkut*. 17 (1-2). 2008. - A colony with 5 nests was found near the town of Savran in northern part of the region on 25.07.2006. Nests were built in an ash forest belt on the right bank of the South Bug river. [Russian].

Key words: Fieldfare, *Turdus pilaris*, distribution, nest.

Address: А.М. Arkhipov, Matrosova str. 2, 67450 Kuchurgan, Rozdilna district, Odesa region, Ukraine.

Дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*) относится к числу видов, расширяющих границы гнездового ареала, некоторые исследователи относят его к разряду «молодых энергично развивающихся видов» (Симкин, 1990). На территории Украины он гнездится в лесной и лесостепной зонах, включая такие области как Харьковская, Полтавская, Винницкая и другие (Иванов, 1976; Воїнственський, 1984; Степанян, 1990; Чаплыгина, Кривицкий, 1996). В конце 1980-х гг. уникальный случай гнездования рябинника был отмечен в лесопарке вблизи г. Мелитополь Запорожской области (Винтер и др., 1988), а в Днепропетровской области он давно стал обычным в пойме р. Днепр.

Гнездование этого вида дроздов недавно отмечено по соседству с Одесской областью, в Приднестровье (Молдова), где в 2002 г. в г. Каменка обнаружено несколько жилых гнезд (Тищенко, 2002). В пределах Одесской области до недавнего времени рябинник являлся лишь обычным или многочисленным зимующим и пролетным видом. По результатам наших 25-летних наблюдений возле Кучурганского лимана, осенью передовые стайки рябинников регистрируются уже в конце сентября (26.09.2001), но чаще в начале или середине октября (10.10.1993, 14.10.1986). В зависимости от погодных условий массовый отлет с мест зимовки отмечается в период с 25.02 (2005 г.) по 10.03 (1990 г.). Иногда во время пролета отдельные малочисленные стайки задерживаются до середины апреля (15.04.2003, 11.04.2005).

Во время экспедиционных выездов, проводившихся для членов детского экологического кружка, в окрестностях г. Саврань (северная часть Одесской области) 25.07.2006 г. нами была найдена и обследована колония рябинников из 5 гнезд. Она располагалась на правом берегу р. Южный Буг в полукилометре от спортивно-оздоровительной базы «Южный Буг». Птицы облюбовали двухрядную лесополосу из ясеня (*Fraxinus excelsior*) шириной около 7 м, растущую в 30–40 м от воды. По центру лесополосы между рядами деревьев была проложена тропа, по которой регулярно проходили отдыхающие, а в 3 м от лесополосы находилась проселочная дорога.

Гнезда располагались на расстоянии 10–35 м друг от друга на высоте 7–12 м от земли в развилках тонких и средних по размеру ветвей у ствола или у основания толстых обломанных ветром ветвей. Гнездовые постройки были хорошо замаскированы густой листвой и снизу не просматривались. Они были сложены из однородного материала – тонкостебельных злаков с примесью мха в основе гнезда. Размеры гнезд (мм): диаметр – 160–185, высота – 100–120, диаметр лотка – 110–115, глубина лотка – 65–75.

При осмотре колонии 2 гнезда были пустыми, в 2-х было по 4 слетка, один из которых был пойман и сфотографирован, в пятом гнезде находились 3 голых птенца приблизительно четырехдневного возраста. Судя по необычно поздним срокам гнездования и количеству птенцов в гнездах,



можно предположить, что после утраты первых кладок часть птиц загнездилась второй или даже третий раз.

Пока это единственное место гнездования рябинника, обнаруженное нами в Одесской области. В будущем, вероятно, такие локальные поселения могут появиться в подобных местообитаниях и более южнее, к примеру вблизи малых рек Савранка и Кодыма.

ЛИТЕРАТУРА

Винтер С.В., Кошелев А.И., Митяй И.С., Попенко В.М. (1996): Уникальный случай гнездования рябинника (*Turdus pilaris*) в Мелитополе в 1988. - Праці Укр. орнітол. т-ва. 1: 216-217.

Воиновский М.А. (1984): Птахи. К.: Рад. школа. 1-304.

Иванов А.И. (1976): Каталог птиц СССР. Л.: Наука. 1-276.
Симкин Г.Н. (1990): Певчие птицы. М.: Лесн. пром-сть. 1-399.

Степанян Л.С. (1990): Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 1-728.

Тищенко А.А. (2002): Рябинник – новый гнездящийся вид Приднестровья. - Беркут. 12 (1-2): 163-164.

Чаплыгина А.Б., Кривицкий И.А. (1996): Рябинник в условиях трансформированных ландшафтов Харьковской области. - Беркут. 5 (2): 158-162.

А.М. Архипов,
ул. Матросова, 2,
с. Кучурган, Раздельнянский р-н,
Одесская обл., 67450,
Украина (Ukraine).

Замітки	Беркут	17	Вип. 1-2	2008	188
---------	--------	----	----------	------	-----

ЗАЛЕТЫ ПЕГАНКИ НА СУМЩИНУ

Vagrants of Common Shelduck in Sumy region. - N.P. Knysh. - Berkut. 17 (1-2). 2008. - Two males and a female were observed on fish ponds near the town of Konotop on 25.04.2008. Previous records in 1976–1988 are described. It is possible that there is an irregular passage of birds from northern populations. [Russian].

25.04.2008 г. мне удалось совершить кратковременную экскурсию на большие пруды рыбхоза на окраине г. Конотоп. На одном из них была замечена стайка из 2 самцов и 1 самки пеганки (*Tadorna tadorna*): птицы плавали, кормились, изредка перелетали (сделаны фотографии), держались отдельно от многочисленных здесь пролетных красноголовых чернетей (*Aythya ferina*), крякв (*Anas platyrhynchos*), чаек (*Larus spp.*) и других птиц. Известны и более ранние встречи данного вида на Сумщине.

Впервые пеганка (одиночный самец) наблюдалась в 1976 г. (с 9 по 14.04) на большом пруду рыбхоза на окраине г. Сумы (Кныш, 2001). На севере области залеты отмечались во второй половине

1980-х гг. Так, по сообщению бывшего охотоведа Середино-Будского р-на В.В. Новика, весной 1986 (1987?) г. на озере в пгт Знобь-Новгородское наблюдалась стая до 10 пеганок. А в один из дней осени 1988 г. стайка из 3 птиц кормилась на озими в окрестностях села Коротченково Шосткинского р-на, о чем сообщил мне местный охотник и натуралист М.Л. Андрусенко. Возможно, что и здесь, и на юге Сумщины встречались пеганки северных – балтийской, или формирующейся беломорской – популяций, и тогда речь должна идти о нерегулярном их пролете.

ЛИТЕРАТУРА

Кныш Н.П. (2001): Заметки о редких и малоизученных птицах лесостепной части Сумской области. - Беркут. 10 (1): 1-19.

Н.П. Кныш

Сумской педуниверситет,
каф. зоологии,
ул. Роменская, 87,
г. Сумы, 40002
Украина (Ukraine).

V МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ХИЩНЫМ ПТИЦАМ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Рабочей группой по соколообразным и совам Северной Евразии (РГСС) была организована традиционная конференция, посвященная изучению и охране этих птиц. Подобные конференции проводятся с периодичностью в 5 лет, на этот раз она проходила 4–8.02.2008 г. в г. Иваново (Россия) в Ивановском государственном университете.

Хищные птицы привлекают внимание довольно большого количества исследователей, что в очередной раз подтвердило широкое представительство орнитологов на конференции – в ее работе приняло участие 135 специалистов из разных регионов России, а также из Украины, Белоруссии, Казахстана и Монголии. Среди них – мэтры орнитологической науки и молодые, начинающие исследователи хищных птиц. Украину представляло 10 орнитологов, которые выступили с 6 докладами.

Открыл конференцию В.М. Галушин докладом о 25-летней истории Рабочей группы по хищным птицам Северной Евразии. Живой интерес у участников конференции вызвало выступление Е.Н. Курочкина о палеонтологических находках древних хищных птиц в Южной Америке. В частности, было рассказано об открытии в 1980 г. самой большой летающей птицы среди известных науке – *Argentavis magnificens*, размах крыльев которой достигал 7–7,5 м, а вес – 70 кг. Доклад Ш. Болдбаатара был посвящен современному состоянию популяций и охране хищных птиц Монголии. В.М. Константинов рассказал участникам конференции о хищных птицах как божественных символах в древние времена, в частности в Древнем Египте. Вряд ли есть смысл пересказывать все интересные выступления, их было немало. Участники продемонстрировали достаточно высокий

научный уровень докладов и широкую географию исследований.

В ходе конференции был проведен ряд пленарных и секционных заседаний. В прозвучавших докладах достаточно подробно рассмотрены вопросы современного состояния, динамики численности, мониторинговых исследований хищных птиц различных территорий и экосистем; новые методы исследований; влияния на хищных птиц различных факторов, в том числе антропогенного; особенности экологии, физиологии; миграции и другие. Были уточнены гнездовые ареалы ряда хищных птиц.

График конференции был весьма насыщенным, порой параллельно работало две секции. Тем не менее, у участников было время для обсуждения результатов исследований своих излюбленных объектов «в кулуарах» во время перерывов.

Во время работы конференции были организованы круглые столы. Наиболее актуальный из них был посвящен современным проблемам охраны крупных соколов и перспективам их преодоления. Несмотря на отдельные успехи в борьбе с нелегальным отловом и контрабандой этих птиц, масштабы торговли поражают. В настоящее время особое опасение вызывают состояние кречета и отдельных гнездовых группировок балобана.

Отдельно были рассмотрены вопросы организации подготовки тома по хищным птицам сводки «Птицы России и сопредельных стран».

Несомненно, участникам конференции запомнился товарищеский ужин, а в последний день ее работы была организована экскурсия в г. Плес, где кроме архитектурных памятников, музеев и Волжских ландшафтов орнитологам удалось наблюдать и хищных птиц.

К началу конференции были изданы сборник тезисов и сборник статей по большому и малому подорликам В указанных сборниках представлены работы 215 орнитологов из 12 стран.



В заключение работы конференции было избрано руководство Рабочей группы по соколообразным и совам Северной Евразии: председатель В.М. Галушин, сопредседатели – В.Н. Мельников и А.В. Шариков, а также бюро из 25 человек.

В целом конференция в заснеженном Иваново запомнилась теплым приемом, организованным в первую очередь В.Н. Мельниковым, неподдельным интересом исследователей к изучаемым проблемам и дружественными беседами со старыми друзьями и новыми знакомыми.

М.Н. Гаврилюк

ПРОБЛЕМА БОЛЬШОГО БАКЛАНА

15–18.09.2008 г. на базе Мелитопольского педагогического университета (г. Мелитополь, Украина) проходила Международная научно-практическая конференция «Состояние численности и распределение большого баклана: популяционные характеристики и подходы к регуляции численности». В ее работе приняли участие 45 специалистов из 26 учреждений и общественных организаций Украины, России и Беларуси. Заочно были представлены также доклады ученых из Италии, Дании, Израиля.

Учасники конференции констатировали стремительный рост численности большого баклана, происходящий в последние годы. Он активно осваивает новые территории и все больше приспособляется к жизни вблизи человека. В связи с этим обострились многие подзабытые ранее проблемы. Расселение и рост численности бакланов вызывают вполне понятные нарекания рыбоводов, работников лесного хозяйства, рекреационных учреждений, серьезные опасения у медиков.

В.Д. Сioxин в своем докладе проанализировал историю и направления расселения вида в Азово-Черноморском регионе Украи-

ны. В последнее время происходит перераспределение колоний по типам гнездования. Все больше их появляется на деревьях, хотя раньше такие колонии были только в поймах низовий крупных рек. Многие выступления были посвящены современному состоянию популяций большого баклана в различных регионах Украины и соседних стран. Освещены были и медицинские аспекты – бакланы могут распространять возбудителей инфекционных заболеваний, гельминтов рыб и птиц.

Материалы конференции опубликованы в 11 выпуске журнала «Бранта».

В.Н. Грищенко

III МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ УКРАИНЫ»

24–25.10.2008 г. в г. Кривой Рог (Украина) проходила III Международная конференция «Хищные птицы Украины». Она была организована Криворожским государственным педагогическим университетом и Украинским центром исследований хищных птиц. В работе конференции приняло участие более 70 орнитологов, которые представляли около 40 учреждений и организаций из Украины, России и Беларуси.

Пленарное заседание открыл доклад В.И. Стригунова, посвященный истории Рабочей группы по хищным птицам Украины. Именно он внес ясность, почему конференция третья. Первое совещание состоялось в 1985 г. в г. Мелитополе, второе – в 1988 г. в Киеве во время Второй конференции по хищным птицам СССР. В.М. Галушин в своем выступлении коснулся основных проблем изучения и сохранения хищных птиц Северной Евразии, а также принципов толерантной орнитологии, актуальных в свете проблем биоэтики. Не всегда, изучая хищных птиц, мы задумываемся об исследовательском прессе. Именно об этом Владимир Михайлович



всем корректно и напомнил, используя постулат – лучше «белое пятно» в науке, чем пустота в живой природе. Доклад И.С. Митяя в пленарной части конференции был посвящен современным проблемам и перспективам развития оологии. В частности, было показано, что по выборке оологического материала возможно различить близкие виды и подвиды хищных птиц (красного и черного коршунов, степную и обыкновенную пустельгу, *Buteo buteo buteo* и *B. b. vulpinus* и др.). В.В. Ветров в своем выступлении представил обзор результатов исследований хищных птиц Украины за последнее десятилетие. Рабочая группа в составе В.В. Ветрова, Ю.В. Милобога и В.И. Стригунова обследовала ее практически полностью, протяженность автомобильных маршрутов составила более 50 тыс. км.

В ходе конференции работало 4 секции: «Хищные птицы в экосистемах. Изучение и охрана хищных птиц», «Статус и экология отдельных видов хищных птиц», «Миграции и зимовки хищных птиц», «Хищные птицы в регионах». Был проведен круглый стол по поводу современных возможностей презентации результатов исследований хищных птиц. Всего на конференции в Кривом Роге было заслушано более 40 докладов. Среди них живой интерес вызвали следующие.

Выступление В.В. Ивановского было посвящено итогам привлечения хищных птиц на искусственные гнездовья в Беларуси. Поражают масштабы проделанной работы – за 25 лет было изготовлено и развешено 219 групп искусственных гнездовий для редких видов хищных птиц (в каждой группе было от 2 до 5 гнездовий)!

Интересные данные по особенностям питания лугового луны представил Д.Е. Винчевский. Причины селективного поедания частей добычи этими хищниками остаются точно не известными.

В.П. Белик в докладе, который сопровождался красочными фотографиями, представил результаты короткой русско-украинской экспедиции по Северному

Кавказу, в ходе которой было найдено два новых гнезда могильника и 28 гнездовых территорий малого подорлика.

Выступление Н.А. Багриковой о гнездовании черного грифа в Крыму подтвердило мысль – некоторые виды не настолько редки, как недостаточно изучены. В последние годы были найдены новые места гнездования этого редкого вида.

Доклад А.Н. Цвелых базировался на данных о встречах на зимовках в Крыму разных цветовых морф канюка. Непрямые данные, без использования традиционных методов исследований, демонстрируют миграционные перемещения этого вида.

В целом конференция запомнилась теплой атмосферой, дружественным приемом и неподдельным интересом участников к изучению и охране хищных птиц.

В резолюции конференции было отмечено, что доклады и обсуждения продемонстрировали значительное увеличение интереса биологической науки к изучению птиц отряда Соколообразных, высокий научно-методический уровень исследований разных аспектов их экологии, распространения и численности в Украине и прилегающих странах, а также заботу о сохранении этих птиц в современных экосистемах. Конференция рекомендовала шире использовать методики исследований хищных птиц, которые минимизируют негативное исследовательское влияние на них; постановила создать фаунистическую комиссию по хищным птицам Украины; а также наметила актуальные направления исследований и охраны хищных птиц в Украине.

С полным текстом резолюции, а также другими материалами, посвященным конференции, можно ознакомиться на сайте Украинского центра исследований хищных птиц (<http://raptors.org.ua/>).

Вскоре после конференции были изданы ее материалы, которые включают 72 публикации.

Fauna and communities

Naumkin D.V. About the ornithogeographic zoning of Perm Prikamye (Russia)	1
Grishchenko V.N., Yablonovska-Grishchenko E.D. New data about rare and insufficiently known birds of northern Ukraine	5
Kusenkov A.N., Goroshko Z.A., Shelyakin I.A. Rare and protected birds of the Dnieper-Sozh Reservation (Belarus)	10
Rais M., Abbass D., Khan M.Z., Khan I.S., Ghalib S.A., Tabbassum F., Akber G., Nawaz R. Changes in the avifauna of the wetlands of district Sanghar, Sindh, Pakistan	13

Ecology

Petrovich Z.O., Redinov K.O., Formanyuk O.O. Geese in Mykolayiv region	25
Tucakov M. Breeding, migration dynamic and conservation of Greylag Goose on margins of its Central European population in North-West Serbia	33
Ahangar F.A., Shah G.M., Jan U., Wani J.A. Factors affecting nest and hatching success of Mallard in Hokersar wetland, Kashmir	38
Knysh N.P. Materials on the biology of Robin in forest-steppe deciduous forests of Sumy region	41
Arbabi T., Barahuei-Avval M., Shahriari A., Khaleghizadeh A., Seifzadeh M. Morphometric measurements, diet and breeding of the Common Babbler in southeastern Iran	61
Bresgunova O.A. Peculiarities of breeding biology of the Black-billed Magpie in Kharkiv region	67

Ethology

Friedmann V.S. The evolution of vertebrates signalization systems: factors, forms and basic tendencies	79
--	----

Migrations

Zavialov E.V., Tabachishin V.G., Yakushev N.N., Mosolova E. Yu. Characteristics of migrations of Passeriformes in Saratov region according to analysis of ringing data and visual observations	158
--	-----

Historical faunistics

Grishchenko V.N. A riddle of the Carrion Crow	179
---	-----

Short communications

Tischenkov A.A., Romanovich N.A., Storozhenko A.A., Aptekov A.A. Records of some rare bird species in the Dniester Region in 2006–2008	183
Lykov E.L. Case of close breeding of two pairs of Mallard in Kaliningrad city	185
Arkipov A.M. Fieldfare is a new breeding species of Odesa region	187

Notes

Savostyan V.M., Merzlikin I.R. A new record of Red-breasted Goose in Sumy region	4
Grishchenko V.N. Record of the Grey Phalarope at Molochny Liman (SE Ukraine)	32
Knysh N.P. Vagrants of Common Shelduck in Sumy region	188

Critique and bibliography	60
--	----

Chronicle and information	189
--	-----

Ornithological observations	78
--	----

Book shelf	66
-------------------------	----

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ

1. “Беркут” публікує матеріали з усіх проблем орнітології. Приймаються статті обсягом до 1 друкованого аркуша (24 стор. машинопису або близько 40 тис. знаків комп'ютерного тексту), короткі повідомлення, замітки, окремі спостереження. Більші за обсягом роботи можуть бути опубліковані після попереднього узгодження з редакцією.
2. Текст приймається в електронному вигляді, набраний в одному з поширених текстових редакторів. До файла повинна додаватися контрольна роздруковка статті (на папері або у вигляді PDF файла). В кінці тексту подається поштова адреса одного з авторів для листування (службова чи домашня — за власним вибором). При наявності бажано вказувати і адресу електронної пошти.
3. Матеріали друкуються українською, російською, англійською або німецькою мовами. До українських та російських робіт додається резюме англійською мовою обсягом до 2 сторінок. Воно повинно відтворювати головні результати досліджень і цифровий матеріал, допускаються посилання на таблиці та ілюстрації в тексті. До статей англійською чи німецькою мовами додається українське або російське резюме й англійський реферат.
4. Рисунки і фотографії повинні висилатися у вигляді окремих файлів, не треба їх вставляти в текст статті. Причому це повинні бути файли універсальних графічних форматів (*.tif, *.jpg, *.psx, *.bmp та ін.), а не файли програм обробки (*.cdr, *.psd і т.п.). Штрихові рисунки не слід робити у форматі *.jpg, при цьому погіршується їх якість. Підписи до ілюстрацій з розшифровкою умовних позначень наводяться в кінці рукопису, не треба цього робити на самих ілюстраціях.
5. При першій згадці виду в тексті наводиться його латинська назва. Автор вказується лише в роботах, присвячених систематиці. Назви птахів у таблицях подаються тільки латинською мовою.
6. Цифрові матеріали обов'язково повинні супроводжуватися необхідною статистичною інформацією: число особин або вимірювань, похибка середньої або середньоквадратичне відхилення, достовірність різниці і т.п.
7. До списку літератури мають входити лише цитовані джерела, розташовані в алфавітному порядку. Роботи одного автора подаються в хронологічній послідовності. У бібліографії іноземних робіт повинно зберігатися оригінальне написання, прийняте в даній мові.
8. Редакція залишає за собою право скорочувати і правити надіслані матеріали та відхиляти ті, що не відповідають даним вимогам.
9. Рукописи і фото не повертаються.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. “Беркут” публикует материалы по всем проблемам орнитологии. Принимаются статьи объемом до 1 печатного листа (24 стр. машинописи или около 40 тыс. знаков компьютерного текста), краткие сообщения, заметки, отдельные наблюдения. Более крупные работы могут быть опубликованы после предварительного согласования с редакцией.
2. Текст принимается в электронном виде, набранный в одном из распространенных текстовых редакторов. К файлу должна прилагаться контрольная распечатка статьи (на бумаге или в виде PDF файла). В конце текста указывается почтовый адрес одного из авторов для переписки (служебный или домашний — по собственному выбору). При наличии желательно указывать и адрес электронной почты.
3. Материалы печатаются на украинском, русском, английском или немецком языках. К статьям на украинском или русском прилагается резюме на английском объеме до 2 страниц. Оно должно отражать основные результаты исследований и цифровой материал, допускаются ссылки на таблицы и иллюстрации. К статьям на английском и немецком прилагается резюме на украинском или русском и реферат на английском.
4. Рисунки и фотографии должны высылаться в виде отдельных файлов, не нужно вставлять их в текст статьи. Причем это должны быть файлы универсальных графических форматов (*.tif, *.jpg, *.psx, *.bmp и др.), а не файлы программ обработки (*.cdr, *.psd и т.п.). Штриховые рисунки не нужно делать в формате *.jpg, при этом ухудшается их качество. Подписи к иллюстрациям приводятся в конце рукописи, не нужно этого делать на самих иллюстрациях.
5. При первом упоминании вида в тексте приводится его латинское название. Автор указывается лишь в работах, посвященных систематике. Названия птиц в таблицах даются только по латыни.
6. Цифровой материал обязательно должен сопровождаться необходимой статистической информацией: количество особей или измерений, ошибка средней или средноквадратическое отклонение, достоверность различий и т.п.
7. В список литературы должны входить только цитированные источники, расположенные в алфавитном порядке. Работы одного автора даются в хронологической последовательности. В библиографии иностранных работ должно сохраняться оригинальное написание, принятое в данном языке.
8. Редакция оставляет за собой право сокращать и править полученные материалы и отклонять не отвечающие данным требованиям.
9. Рукописи и фото не возвращаются.

ЗМІСТ

Фауна і населення

Наумкин Д.В. К вопросу об орнитогеографическом районировании Пермского Прикамья	1
Грищенко В.М., Яблоновська-Грищенко Є.Д. Нові дані про рідкісних та маловивчених птахів Північної України	5
Кусенков А.Н., Горошко З.А., Шелякин И.А. Редкие и охраняемые птицы Днепро-Сожского заказника (Беларусь)	10
Rais M., Abbass D., Khan M.Z., Khan I.S., Ghalib S.A., Tabbassum F., Akber G., Nawaz R. Changes in the avifauna of the wetlands of district Sanghar, Sindh, Pakistan	13

Екологія

Петрович З.О., Редінов К.О., Форманюк О.О. Гуси в Миколаївській області	25
Tucakov M. Breeding, migration dynamic and conservation of Greylag Goose on margins of its Central European population in North-West Serbia	33
Ahangar F.A., Shah G.M., Jan U., Wani J.A. Factors affecting nest and hatching success of Mallard in Hokersar wetland, Kashmir	38
Кныш Н.П. Материалы по биологии зарянки в лесостепных дубравах Сумщины	41
Arbabi T., Barahuei-Avval M., Shahriari A., Khaleghizadeh A., Seifzadeh M. Morphometric measurements, diet and breeding of the Common Babbler in southeastern Iran	61
Брезгунова О.А. Особенности гнездовой биологии сороки в Харьковской области ...	67

Етологія

Фридман В.С. Эволюция систем сигнализации позвоночных: факторы, формы и тенденции	79
---	----

Міграції

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Мосолова Е.Ю. Характеристика миграций воробьинообразных птиц Саратовской области по данным кольцевания и визуальных наблюдений	158
--	-----

Історична фауністика

Грищенко В.М. Загадка чорної ворони	179
---	-----

Короткі повідомлення

Тищенко А.А., Романович Н.А., Стороженко А.А., Аптеков А.А. Встречи некоторых редких птиц в Приднестровье в 2006–2008 гг.	183
Лыков Е.Л. Случай близкого гнездования двух пар кряквы в Калининграде	185
Архипов А.М. Рябинник – новый гнездящийся вид Одесской области	187

Замітки

Савостьян В.М., Мерзликин И.Р. Новая находка краснозобой казарки в Сумской области	4
Грищенко В.Н. Встреча плосконого плавунчика на Молочном лимане	32
Кныш Н.П. Залеты пеганки на Сумщину	188
Критика і бібліографія	60
Хроніка та інформація	189
Орнітологічні спостереження	78
Книжкова полиця	66