

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Экспресс-выпуск • Express-issue

2001 № 147

СОДЕРЖАНИЕ

475-492 Диагностика групповых поселений птиц отряда
Passeriformes и возможный путь развития
территориальности и колониальности у птиц.
А. В. ЦВЕТКОВ

492-495 Малый кроншнеп *Numenius tenuirostris* Viell.
В. Е. УШАКОВ

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биологический факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Express-issue
2001 № 147

CONTENTS

- 475-492** The classification of birds' associations during breeding and a likely pathway for evolution of territoriality and coloniality in birds. A.V.TSVETKOV
- 492-495** The slender-billed curlew *Numenius tenuirostris* Viell.
V.E.USHAKOV
-
-

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

Диагностика групповых поселений птиц отряда Passeriformes и возможный путь развития территориальности и колониальности у птиц

А.В.Цветков

ЦДиТМ “Виктория”, ул. Газопровод, д. 4А, Москва, 113405, Россия.
E-mail: koblik@1.zoomus.bio.msu.ru

Поступила в редакцию 21 мая 2001

Эволюция колониальности в классе Aves традиционно рассматривается на примере водоплавающих, в первую очередь морских, и околоводных птиц из отрядов Charadriiformes, Anseriformes, Ciconiiformes и, реже, других групп. При этом стадии эволюционного становления колониальности реставрируются по конечному на современный момент результату. Считают, что дальнейшие успехи в этой области орнитологии могут быть связаны с более детальным разграничением уже известных форм колониального гнездования (Wittenberger, Hunt 1985). Нам представляется, что более эффективным может оказаться изучение групповых поселений более низкого ранга, чем уже сложившаяся колония. В этом отношении перспективно изучение гнездовых группировок воробьиных птиц Passeriformes.

Стремление неколониальных воробьиных птиц располагать гнездовые территории агрегациями известно давно (Bergman 1953; Бируля 1971; Рябцев 1976, 1977 и др.). Н.П.Наумов (1972) назвал подобные агрегации парцеллами. Применительно к парцеллярным группировкам различных видов птиц в литературе неоднократно применялись термины “проколония” и “полуколония” (Черничко 1983; Hedenström, Vuorinen 1982 и др.). Однако эти понятия не были чётко определены.

Исследуя территориальные отношения воробьиных птиц многие орнитологи отмечали, что гнездовая территория часто не используется хозяевами для сбора корма (Nice 1941; Лэк 1957; Кистяковский 1958; Мальчевский 1959; Иноземцев 1960 и др.). Однако считалось неясным, насколько широко это распространено и как такую ситуацию объяснить с позиций концепции гипертERRиториальности (Verner 1977).

Разное отношение птиц к пространству отразилось в появлении нескольких вариантов классификации используемых ими территорий (Mayg 1935 — цит по: Панов 1983; Nice 1941; Hinde 1956). В основу классификаций положены в основном количественные критерии, поэтому они меньше отражают этологические и экологические особенности птиц. Эти классификации рассматривают использование пространства птицами в традиционных рамках территориальности и колониальности, но всё же дают возможность предположить возможность использования птицами более двух обычно выделяемых стратегий гнездования. К.Н.Благосклонов (1991) по соотношению площадей гнездовой и кормовой территории выделял семь

типов гнездования птиц. Но поскольку в ряде случаев один и тот же вид может использовать несколько типов гнездования, К.Н.Благосклонов сделал вывод о существовании плавных переходов между типами гнездования и отсутствии принципиальных различий (не считая количественных) между ними, включая и их крайние формы. С тех пор критерии колониальности были дополнены качественными отличиями от территориальной стратегии гнездования (Харитонов 1983), но они не затронули глобальных экологических различий между ними. Таким образом, вопрос о качественных различиях колониальности и территориальности и о наличии и самостоятельности стратегий гнездования, дополняющих этот ряд, остаётся открытым.

В вопросе эволюционного становления стратегий гнездования подавляющее большинство авторов придерживается точки зрения, что колониальность развивается из территориальной системы (Харитонов 1983). Встречаются и прямо противоположные мнения (Гринченко 1990), но они редки и недостаточно обоснованы. Тем не менее, у типично территориальных видов поведенческие реакции настолько жёстко закреплены отбором, что возникают сомнения, могла ли территориальность быть исходной точкой в эволюции этого ряда гнездовых стратегий. И.И.Черничко (1990) высказала предположение, что колониальность и территориализм являются “крайними вариантами специализации, производными от некоторой исходной вариабельной пространственно-этологической структуры популяции в период размножения”. Какой способ гнездования птиц может претендовать на роль “исходной вариабельной структуры” и используется ли он современными птицами, осталось неясным.

Существование особей внутри сложившейся колонии во многом определяется биосоциальными законами (Панов 1990). Но по всей видимости, социальность колониальных видов вторична. Она развивается и закрепляется как ответная реакция на сближение гнёзд в пространстве, спровоцированное внешними условиями. О влиянии факторов среды на выбор репродуктивной стратегии у птиц писали много (Wynne-Edwards 1962; Хлебосолов 1990 и др.). Однако степень воздействия тех или иных факторов или их сочетаний понимается исследователями по-разному (Модестов 1939, 1967; Белопольский 1954, 1957; Клименко 1960; Lack 1968; Зубакин 1983 и др.). Вопрос о том, какие факторы среды в первую очередь определяют выбор гнездовой стратегии и как они влияют на уровень социальных отношений птиц в поселении, остаётся одним из самых сложных и интересных.

Таким образом, современная орнитология накопила громадный объём материала, позволяющий чётко сформулировать вопросы, исследование которых, с нашей точки зрения, позволит приблизиться к решению задачи о путях эволюционного становления колониальности и территориальности.

В своём исследовании мы попытались ответить на обозначенные вопросы или хотя бы наметить новые подходы к их решению. Мы стремились выделить разные формы гнездовых поселений воробышных, определить степень их дискретности и преемственности, определить, в какой степени они могут заполнить промежуток между крайними формами в ряду стратегий гнездования, и на этой основе попытаться проследить эволюционный путь развития территориальной и колониальной стратегий гнездования.

Материал и методика

Модельными видами для изучения групповых поселений воробынных птиц нам послужили *Motacilla flava*, *M. citreola*, *M. alba*, *Saxicola rubetra*, *Turdus pilaris*, *T. iliacus*. Дополнительный сравнительный материал получен при наблюдениях за *Motacilla cinerea*, *M. personata*, *Turdus philomelos*, *Emberiza fucata*, *E. schoeniclus*, *E. elegans*, *E. aureola* и некоторыми другими птицами.

Наблюдения за взаимоотношениями особей модельных видов и структурой образуемых ими поселений начаты в 1984 году. Они проводились в Московской, Вологодской, Тюменской областях, в Приморском крае и на юге республики Тыва. Во время полевых работ мы выделяли разные по сложности гнездовые группировки, в которых исследовали способы формирования и пространственную структуру поселений.

Границы индивидуальных участков определяли методом точечных регистраций поющих самцов или птиц, собирающих корм (Odum, Kuenzler 1955). В тех случаях, когда возможно было оперировать приблизительными (округлыми) контурами участков, принимались упрощения, принятые как пионерами исследований территориальности, так и современными авторами (Рябицев 1993). Поскольку периодические вылеты за пределы территории, в том числе и для сбора корма, по-видимому, являются нормой в поведении воробынных птиц (Nice 1941; Рябицев 1993 и др.), в указанную методику были внесены некоторые изменения. Точки рекламирования территории, пограничных конфликтов и сбора корма на картосхемах наносились раздельно. Если птицы для сбора корма регулярно покидали охраняемую территорию, то на плане местности возникали два или более участка концентрации точек, которые обводили разными контурами. Таким образом используемое птицами пространство распадалось на гнездовой участок (охраняемую территорию) и охотничью (кормовую) территорию. Пространство, используемое для транзитных перемещений, не учитывалось. Необходимо отметить, что во-первых, указание на необходимость выделять внутри индивидуального участка птиц охраняемую и кормовую территории появилось давно (Meise 1936 — цит. по: Благосклонов 1991). Вероятно, вследствие многообразия отношений к пространству у изучаемых видов такой подход в то время не получил должного распространения. Во-вторых, нам кажется принципиальным исключение из понятия индивидуальной территории пары пространства, используемого исключительно во время перемещений с гнездовой территории на охотничью и обратно. Это позволяет более точно описывать пространственную структуру как моновидовых, так и смешанных поселений птиц. Кроме того, это позволяет исследователям территориальности и колониальности смотреть на использование птицами пространства под одним углом зрения.

Взаимоотношения птиц в поселениях и характер использования ими пространства изучали на индивидуально опознаваемых особях с применением картирования. Картосхемы выполнялись методом глазомерной съёмки (Грюнберг и др. 1991). Общая площадь закартированной территории составила около 6 км². Птицы метились с помощью пластиковых и стандартных алюминиевых колец и окраски оперения гистологическими красителями. Дополнительный материал по перемещению птиц в закрытых биотопах получен с помощью отловов членов гнездовых группировок паутинными сетями. Общее время наблюдения за меченными особями составило более 3500 ч. Наблюдения за конкретным поселением велись в течение 1-2, реже до 5 сезонов. Часть материала, включающая подробное описание структуры исследуемых поселений, опубликована ранее (Цветков 1990а,б, 1991, 1994а,б; Цветков, Коблик 2001).

Обсуждение материала

В процессе полевых исследований нами описан ряд групповых поселений воробыниных птиц, различающихся по характеру использования ими пространства, создана таблица для определения статуса исследуемого поселения.

Определительная таблица основных типов групповых поселений воробыниных птиц

№	Признаки	Балл	Territorialные пары	Проколониальное поселение	Полуколониальное поселение	Колониальное поселение
			4	5	6	7
1	2	3				
I	Структура поселения					
1.	Групповое поселение не выражено	1	1			
2.	Состоит из одной субъединицы	2		2	2	2
3.	Состоит из нескольких субъединиц	3		3	3	3
II	Характер гнездового участка (ГУ)					
1.	ГУ полифункциональные, неперекрывающиеся, соответствующие теории гипертерриториальности	1	1			
2.	Уменьшаются по сравнению с ГУ тех же видов, гнездящихся территориально, могут перекрываться по периферии с соседними, сохраняются весь репродуктивный период (РП)	2	2	2	2	
3.	ГУ уменьшенные, частично перекрываются с соседними, активно рекламируются лишь в самом начале РП, в ходе РП площадь перекрывания соседних ГУ увеличивается. Границы ГУ полностью исчезают к началу выкармливания птенцов.	3			3	
4.	ГУ изначально редуцирован или активно рекламируется лишь до образования пары и выбора места для гнезда	4				4
III	Охрана гнездового участка					
1.	ГУ охраняется целиком	1	1	1		
2.	Поочерёдное посещение перекрывающихся частей ГУ	2	2	2		
3.	Одновременное посещение перекрывающихся частей ГУ, который сохраняется в течение всего РП	3			3	
4.	Охраняется только место для гнезда	4		4	4	
IV	Охотничья территория (ОТ)					
1.	ОТ не существует отдельно от ГУ	1	1			
2.	Обособленная ОТ используется индивидуально	2		2		
3.	Помимо индивидуальной ОТ используется совместная ОТ	3			3	
4.	Преимущественно используется общая ОТ	4				4

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
V Тип конкуренции						
1. Интерференция		1	1			
2. Уменьшение затрат на интерференцию вследствие сокращения ГУ и использования индивидуальной неохраняемой ОТ		2		2		
3. Интерференция на ранних стадиях РП, переход к эксплуатационной конкуренции между членами поселения, групповая интерференция в кормовом биотопе		3			3	
4. Интерференция лишь в отношении выбора места расположения гнезда, эксплуатационная конкуренция за пищевые ресурсы, отсутствие групповой интерференции в кормовом биотопе		4				4
VI Социальные контакты в гнездовой период						
1. Контакты соседей преимущественно антагонистические		1	1			
2. В начале РП доли антагонистических и нейтральных контактов сопоставимы. В ходе РП возрастает доля нейтральных		2		2	2	
3. Преобладают нейтральные контакты		3				3
VII Стайное поведение в гнездовой период						
1. Отсутствует		1	1	1	1	
2. Присутствуют элементы стайного поведения		2			2	
3. Присутствует		3				3
VIII Сумма баллов			7-9	12-13	16-20	24-25

Таблица для диагностики основных типов групповых поселений воробыиных птиц преднамеренно построена на вербальных характеристиках. Мы старались избегать каких бы то ни было количественных показателей, чтобы не сделать таблицу видоспецифичной. Балл, присваиваемый пунктам разделов, соответствует уровню социальных взаимоотношений в поселении, ведущему к развитию колониальности. Порядок возникновения поведенческих реакций, усложняющих пространственно-этологическую структуру поселения, установлен эмпирическим путём.

Таблица позволяет определить статус гнездовых группировок воробыиных птиц в полевых условиях и дать им краткую характеристику. Анализ таблицы показывает, что выделенные типы гнездовых группировок дискретны. Каждому типу поселения соответствует определённая сумма баллов, отличающаяся от таковой предыдущего типа на 3-4 балла. Это говорит о том, что в поведении членов гнездовой группировки более высокого ранга возникает сразу несколько взаимозависимых изменений. Выбор стратегии конкуренции за пищевые ресурсы определяет структуру индивидуального участка пары и определяет характер контактов соседей.

Одиночно-территориальное размещение гнездящихся пар на местности отличается наличием у птиц охраняемых полифункциональных гнездовых участков, соответствующих концепции гипертERRиториальности (Verner 1977). При этом контакты соседей заключаются в основном в последова-

тельном пении самцов и в пограничных конфликтах. Тип конкуренции за пространственный и пищевой ресурсы — интерференция. В проведённом исследовании типы конкуренции принимались в понимании М.Бигона с соавторами (1989). Обращает на себя внимание, что использование интерференции в качестве стратегии освоения гнездового участка требует от его хозяев жёстких поведенческих стереотипов. Территориальные виды как правило агрессивны и/или обладают развитой песней. Последнее наиболее характерно для территориальных видов, населяющих закрытые биотопы (Falls 1978). Некоторое сближение гнёзд таких видов, наблюдаемое в природе, соответствует классическому контагиозному размещению особей в популяции (Одум 1975). При этом тип гнездования остаётся одиночно-территориальным, проколониальные поселения не развиваются.

Все виды птиц, находившиеся под нашим наблюдением, могут гнездиться изолированными парами. Однако в большинстве случаев причиной этого был не выбор определённой стратегии гнездования, а комплекс внешних условий, к которому можно отнести низкую плотность популяции, отсутствие условий для гнездования более чем одной пары, перемещение с территории поселения для повторного гнездования. Последняя причина чаще всего определяет одиночное гнездование рябинников *Turdus pilaris* (Фетисов 1988; наши данные), но наблюдается и у других видов.

В тех случаях, когда несколько пар птиц поселялось в непосредственной близости друг от друга, большинство видов использовало стратегии гнездования с образованием разных по сложности гнездовых группировок. Только индивидуальные территории лугового чекана *Saxicola rubetra* в течение всего гнездового периода соответствовали концепции гипертерриториальности. Флуктуация размеров территорий, а в некоторых случаях и полное изменение их конфигурации, связаны с фазами репродуктивного цикла и изменением условий среды (появлением локальных концентраций корма, затоплением части территории и т.п.). Некоторое снижение агрессивности после вылупления птенцов у лугового чекана не приводило к прекращению охраны границ полифункционального гнездового участка.

Несмотря на строгую территориальность, стремление гнездиться в непосредственной близости друг от друга есть и у пар лугового чекана. Это хорошо видно при нанесении мест расположения гнёзд на карты, охватывающие большие площади, и сравнении их размещения с распределением Пуассона. Стандартный статистический анализ оказывает, что отношение дисперсии к среднему в этих случаях значимо больше единицы. На исследованных территориях этот показатель варьировал в пределах 5.3-6.7. Таким образом, размещение популяции лугового чекана носит контагиозный характер по терминологии Ю.Одума (1975). В некоторых случаях это, вероятно, связано с мозаичным распределением по заливным лугам участков с достаточным числом крупных щавелей *Rumex* spp. Однако такая же картина наблюдается и в однородных (с точки зрения наблюдателя) биотопах. Это заставляет нас склоняться к мысли, что стремление селиться группами у птиц имеет социальную обусловленность и проявляется вне зависимости от выбранной стратегии гнездования. Центростремительные тенденции в

размещении гнездящихся пар на местности во многом объясняются значительной ролью визуальной и акустической стимуляции со стороны соседей в начале репродуктивного периода (Darling 1938; Coulson, Dixon 1979; Baptista 1982; Fetterolf, Dunham 1985). Территориальная стратегия гнездования определяется интерференцией в отношении пищевых ресурсов и требует развития агрессивности. При этом увеличение частоты антагонистических контактов между соседями не всегда приводит к их разъединению (Панов 1983). Это подтверждается контагиозным характером распределения в пространстве популяций лугового чекана.

В лесных биотопах территориальной стратегии гнездования придерживаются дрозды-белобровики *Turdus iliacus*, хотя и в менее жёсткой форме (Цветков 1994а). Из литературы известна способность белобровиков образовывать достаточно плотные поселения (Tiainen 1977). Поэтому у этого вида можно ожидать образования проколониальных и в исключительных случаях — полуколониальных поселений, что, с нашей точки зрения, возможно в хорошо структурированных смешанных лесах с мозаичным распределением плотного елового подроста.

Территориальный тип использования пространства и интерференция выгодны в однородном биотопе, где с помощью избранных стратегий осуществляется защита сразу всех предоставляемых территорией ресурсов.

Контагиозное и проколониальное поселения изначально выделялись автором как самостоятельные типы (Цветков 1990а, 1994б). Однако различия между ними минимальны.

Контагиозное поселение формируется вокруг пары-инициатора при высокой плотности популяции, но состоит из одной субъединицы. Гнездовые участки уменьшаются по сравнению с таковыми у тех же видов при одиночно-территориальном поселении. Для трясогузок *Motacilla* площадь участков составляет в среднем около 0.25 га. Они могут перекрываться с соседними участками, но сохраняются в течение всего сезона размножения. Помимо полифункционального гнездового участка у каждой пары появляется обособленная охотничья территория в том же биотопе.

Поведение членов контагиозного поселения характеризуется уменьшением затрат на интерференцию вследствие сокращения площади гнездового участка и использования индивидуальной неохраняемой охотничьей территории. Между этими зонами повышенного пользования лежит пространство, используемое лишь для транзитных перемещений. Такая структура индивидуального участка приводит к тому, что в начале репродуктивного периода количество антагонистических и нейтральных контактов с соседями находится в более или менее равновесном состоянии. В ходе репродуктивного периода агрессивность птиц снижается, и нейтральные контакты начинают преобладать. Социальным стимулом при образовании контагиозных поселений, вероятно, служит сексуальная и гнездостроительная активность пары-инициатора. В этих поселениях, как правило состоящих из 3-5 пар, одна из пар выделяется более ранними сроками размножения (Цветков 1994б). Это обеспечивает освоение территории по принципу первопоселенца (Бируля 1971). Формирование таких поселений — самый обыч-

ный способ гнездования жёлтой *Motacilla flava* и желтоголовой *M. citreola* трясогузок, а также всех исследованных нами овсянок *Emberiza*.

Проколониальное поселение устойчиво отличается от контагиозного лишь по одному параметру. Вследствие небольшой площади заселённого птицами биотопа и его частичной изоляции от других открытых ландшафтов возникает совместно используемая охотничья территория, что способствует увеличению частоты контактов членов поселения и определяет некоторое усложнение их поведения. Охрана гнездового участка при этом сохраняется до начала вождения выводков. При сборе корма индивидуальная охотничья территория используется наравне с общей кормовой территорией. Тип конкуренции в этом случае остаётся таким же, как и при контагиозном поселении. Характер взаимодействия птиц на общей кормовой территории во многом повторяет уровень их взаимоотношений в зонах перекрытия охраняемых территорий, т.е. частотные уровни антагонистических и нейтральных контактов в основном совпадают. Складывается впечатление, что само возникновение нерегулярно используемой общей кормовой территории в этом случае спровоцировано малыми размерами занятого птицами биотопа.

Этот тип гнездового поселения был описан в Верховажском р-не Вологодской обл., где белые трясогузки *Motacilla alba* заселяли свежие вырубки, в том числе и небольшие. Их площадь составляла 5-15 га, включая неиспользуемые птицами недорубы. В настоящее время я склонен рассматривать проколониальное поселение как частный, несколько более усложнённый случай контагиозного поселения. Тем более, что при разработке приведённой выше таблицы обнаружилось отсутствие разрыва в балльных оценках характеристик этих двух форм поселений, что фактически привело к их объединению. Сложилась ситуация, когда однотипные группировки птиц фигурируют под разными названиями. За групповыми поселениями этого ранга мы решили сохранить название "проколониальные" и именно его внести в определительную таблицу. Этим шагом мы разводим близкие по звучанию и, следовательно, неудобные для восприятия понятия "контагиозное размещение" особей в популяции (Одум 1975) и "контагиозное поселение" гнездящихся пар (Цветков 1990а).

Полуколониальное поселение часто состоит из нескольких субъединиц, формирующихся вокруг своих пар-инициаторов, сроки размножения которых совпадают. Уменьшенные гнездовые участки активно рекламируются лишь в начале репродуктивного периода. Они сильно перекрываются своими периферическими частями. Постепенно площадь зон перекрывания увеличивается, что продолжается вплоть до полного размытия границ участков, что по времени обычно совпадает с началом выкармливания птенцов. Для сбора корма используется преимущественно совместная охотничья территория. Интерференция, характерная для ранних стадий репродуктивного периода, постепенно сменяется эксплуатационной конкуренцией между членами поселения, при этом наблюдается групповая интерференция в кормовом биотопе. Между членами полуколониального поселения резко преобладают социальные контакты нейтрального характера,

независимо от того, где они осуществляются — на территории поселения или на общей кормовой территории. Контакты антагонистического характера в основном происходят в короткий период формирования поселения. Социальное притяжение пар-инициаторов обеспечивает формирование плотного поселения, которое закладывается сразу в нескольких точках и постепенно уплотняется. У членов такого поселения сохраняются в гнездовой период элементы стайного поведения.

Групповую атаку на хищника или его совместное окрикивание мы в качестве стайного поведения не рассматриваем, т.к. они характерны для воробышных птиц независимо от видового состава и структуры поселения. Стайным поведением мы считаем синхронизацию действий членов поселения во время вылета на общую кормовую территорию и возвращения с неё, а также такое поведение особей во время сбора корма, которое соответствует их поведению в кормящихся стаях в периоды миграций или зимовки. К элементам стайного поведения мы относим нерегулярные, но чётко фиксирующиеся случаи такого поведения. Кроме того, мы склонны считать стайным поведением групповой ток жёлтых трясогузок, отмеченный нами в двух плотных поселениях этих птиц на берегах озёр Хадын и Торе-Холь в Туве. Подобная форма поведения нормой для трясогузок не является, и она явно была обусловлена высокой плотностью гнездования.

Полуколониальные поселения были описаны для желтоголовых и белых трясогузок. Обращает на себя внимание, что этот тип группового поселения формируется в заметно структурированных ландшафтах, где гнездовые участки и общая охотничья территория находятся в разных биотопах. Это позволяет увеличить плотность гнездящихся пар и обеспечить членов поселения достаточным количеством пищи. В случае с белыми трясогузками в Волоколамском р-не Московской обл. такую пару биотопов составили прибрежный луговой комплекс заказника “Теряевские пруды” и постройки расположенного здесь Иосифо-Волоцкого монастыря. Полуколониальное поселение желтоголовых трясогузок мы наблюдали в Воскресенском р-не Московской обл. в Виноградовской пойме реки Москвы. Гнёзда птиц располагались на участке разнотравного заливного луга, а общая кормовая территория занимала часть компостной “поляны” на краю животноводческой фермы. Поселения желтоголовых трясогузок такого же статуса наблюдались в Истринском р-не Московской обл. в окрестностях агробиостанции “Павловская слобода” Московского педагогического университета.

Колониальное поселение, как правило, состоит из нескольких субъединиц, пары-инициаторы которых играют активную роль социальных доминантов в поселении (Цветков 1994а). Гнездовые участки пар изначально редуцированы или активно рекламируются самцами лишь до образования пары и выбора места для гнезда. При выборе места расположения гнезда и его защите осуществляется интерференция, при освоении пищевых ресурсов — эксплуатационная конкуренция. Групповая интерференция в кормовом биотопе отсутствует. Поэтому социальные контакты нейтрального характера, доминирующие между членами поселения, проявляются на кормовой территории и в отношении птиц из других гнездовых группировок и

случайно попавших сюда особей. Стайнное поведение в репродуктивный период в колонии выражено отчётливо.

Среди изученных нами видов колониальность в качестве основной стратегии гнездования характерна только для рябинника. Однако способность к образованию колоний отмечена и для жёлтой трясогузки на берегах озёр Кызыльской и Убсу-Нурской котловин в Туве. Характер взаимоотношений особей в колониях у жёлтых трясогузок и рябинников различались. У рябинников гнездовые участки изначально редуцированы. У жёлтой трясогузки самцы удерживают небольшие индивидуальные участки до образования пары. В дальнейшем они защищают лишь пространство вокруг гнезда, обычно в радиусе не более 1.5 м. По разному проявляется и стайнное поведение у этих видов. У рябинников оно выражается прежде всего в синхронности добывания корма, а у трясогузок высокая плотность гнездования более всего влияет на манеру токового поведения (Редькин и др., в печати). Обнаружение у жёлтой трясогузки колониального типа гнездования показывает, что у видов, обычно образующих проколониальные поселения, есть поведенческий потенциал для применения социально более сложной стратегии гнездования при определённых условиях.

Выделенные типы гнездовых поселений последовательно заполняют ряд между крайними формами стратегий гнездования. В данной ситуации может сложиться впечатление нарушения принципа ненаправленности эволюции. Однако на самом деле в таблицу внесены лишь те типы гнездовых группировок воробьиных, последовательное развитие которых могло способствовать становлению у них колониальности. Спектр формирующихся в репродуктивный период типов поселений более широк. При определённых условиях у воробьиных птиц могут формироваться линейные и трофико контактные поселения. По способу использования пространства и уровню социальных взаимодействий птиц их можно считать производными от проколониального поселения. Но в первом случае само расположение гнёзд в пространстве ограничивает частоту взаимодействий соседей, а во втором — формирующаяся группировка носит временный характер.

Трофико контактные группировки формируются на нейтральной территории, расположенной между одиночными гнездовыми участками. Они возникают в случае внезапного появления там большого количества корма (Цветков, Коблик 2001). Быстрое обнаружение корма говорит о том, что незадействованная птицами территория находится под их постоянным наблюдением, а бесконфликтное использование ресурса — о лёгком переходе от интерференции к эксплуатационной конкуренции. По исчерпанию ресурса группировка распадается. Трофико контактная группировка может возникнуть и на основе проколониального поселения. В этом случае временно образуемая общая кормовая территория возникает помимо индивидуальных охотничьих участков. Такой способ использования пространства обеспечивает наиболее полное освоение пищевых ресурсов и показывает возможность смены конкурентной стратегии в ходе репродуктивного периода.

Линейные поселения формируются у птиц, занимающих в гнездовой сезон вытянутые и достаточно узкие биотопы (посёлок, формирующий одну улицу, горная речка и т.п.). При этом полифункциональные территории

пар имеют минимальные по протяжённости общие границы с 1-2 соседними парами, отношения с которыми чаще всего персонализированы. В ряде случаев возможно появление у них обособленных охотничьих территорий, повторяющих линейное расположение гнездовых участков. Отсутствие ярко выраженной интерференции в условиях ограниченности социальных контактов птиц не дают возможности отнести этот тип поселения ни к одному из перечисленных в таблице. Линейные поселения часто встречаются у белых трясогузок и являются нормой при размещении на местности гнездящихся пар горных трясогузок *Motacilla cinerea*. Тем не менее, последние образуют и проколониальные поселения, которые мы наблюдали по периферии посёлков в пойме р. Бикин в Уссурийском крае. Это также подтверждает мнение о том, что выбор стратегий гнездования и освоения пищевых ресурсов определяются структурой осваиваемого пространства.

Способность разных видов к формированию ими тех или иных типов гнездовых группировок неодинакова. Крайние формы выделенного ряда оказываются более или менее закреплёнными поведенческими стереотипами. Типичные территориальные виды не способны к образованию более продвинутых в социальном отношении группировок. Некоторое сближение гнёзд таких видов в пространстве соответствует классическому контагиозному размещению особей в популяции, тип гнездования при этом остаётся одиночно-территориальным, проколониальные поселения не образуются.

Колониальные виды сохраняют способность к одиночному гнездованию, но у них 2-3 близко расположенных гнезда — это уже колония. Такие виды не способны “упрощать” своё поведение, они всегда сохраняют определённый тип использования пространства и готовность к социальным контактам на уровне стайного поведения в репродуктивный период.

Надо отметить, что понятие усложнения социальных взаимодействий птиц при образовании колоний во многом условно. Как было показано, при усложнении структуры используемого пространства и структуры самого поселения изменяется характер социальных контактов. У территориальных видов, например, каменок *Oenanthe* (Иваницкий 1981; Панов 1999), поведение, в том числе и социальное, едва ли можно назвать простым. Речь идёт о приспособленности видов к определённым условиям среды и об адекватности их поведения складывающейся пространственной структуре поселения. Подобная терминология скорее отражает количественный уровень взаимодействий с соседями, возрастающий по мере развития гнездовой группировки, его специализацию и является данью той точке зрения, что территориальная стратегия гнездования является эволюционным предшественником колониальности. Я использую указанный терминологический подход по причине отсутствия чётких критериев определения сложности поведения птиц, использующих разные стратегии гнездования, и во избежание смысловой путаницы. В будущем, вероятно, потребуются более глубокий анализ поведения птиц в гнездовых группировках разного ранга и соответствующие терминологические уточнения.

Виды, использующие промежуточные типы гнездования, обладают широким, но менее специализированным набором поведенческих реакций. В зависимости от условий среды они используют разные способы эксплуата-

ции пространства, что позволяет им образовывать поселения с разным уровнем социальных взаимоотношений. У каждого из таких видов существуют свои биотопические предпочтения, которые определяют наиболее часто встречающийся у них тип гнездовых поселений.

Таким образом, стратегии гнездования птиц можно разделить на две хорошо различимых категории: 1) Специализированные стратегии: территориализм и колониальность,— которые жёстко запрограммированы, вероятнее всего, на генетическом уровне. 2) Неспециализированные стратегии, использование которых приводит к формированию проколониальных и полуколониальных поселений. Неспециализированные стратегии дают возможность адекватно реагировать на постоянные и часто непрогнозируемые изменения среды. Использующие эти стратегии виды являются эволюционным резервом по отношению к перешедшим к территориализму или колониальности видам птиц.

Поведенческая пластичность большинства птиц, проявляющаяся в возможности использования разных неспециализированных стратегий гнездования и многообразие комбинаций условий и ресурсов среды для размножения, обеспечивает первоначальное разнообразие, важность которого отмечал В.А.Зубакин (1990). Мне кажется, что проколониальные и формирующиеся на их основе линейные и трофикоконтактные поселения вполне соответствуют этому принципу. К тому же, вряд ли одна специализированная стратегия гнездования могла быть предшественницей другой специализированной стратегии.

Вероятно, в обычных условиях отбор благоприятствует птицам, использующим неспециализированные стратегии гнездования. В процессе своего эволюционного становления вид вследствие пищевой специализации или климатических условий может оказаться в ситуации, когда постоянное обилие пищи ему не гарантировано. Заселяя по разному структурированные биотопы — однородный или, напротив, экотонный — он может оказаться перед необходимостью эволюционного выбора системы конкуренции — интерференции или эксплуатационной конкуренции. Особи, удачно выбравшие специализацию, со временем приобретают специфические черты поведения, которые могут закрепляться как стереотипы сначала путём подражания, а затем, вероятно, и генетически. При этом крайняя специализация в стратегии конкурентной борьбы за пищевые ресурсы, как и любая другая специализация, сужает экологические возможности вида. Таким образом, движущей силой эволюции колониальности, равно как и территориальности, является отбор на выбор оптимальной стратегии конкуренции за пищу в гнездовой период.

Что касается других возможных причин формирования колониальности у птиц, то они разрабатывались и многократно обсуждались на примере типично колониальных видов. При этом ни одна из точек зрения не оценивается исследователями однозначно. Это касается и гипотезы формирования колонии как информационного центра (Ward, Zahavi 1973; Evans 1982; Bayer 198; Götmark 1990), и гипотезы уплотняющего или разреживающего влияния хищников (Зубакин 1983; Жмуд 1985; Симкин 1988; Burger 1981; Siegel-Causey, Kharitonov 1990), и гипотезы коллективной защиты

(Черничко 1985; Стоцкая 1983; Veen 1980), и других. Это дало возможность С.С.Москвитину (1985) усомниться в убедительности всех этих гипотез и предположить, что выбор стратегии гнездования определяется стремлением размножающейся особи достичь психофизиологического комфорта. Нужно заметить, что достижение такого состояния не относится к первоочередным задачам организма, по сравнению с необходимостью выжить самому и обеспечить выживаемость потомства, что зависит от наличия, распределения корма и способов его добывания. Но нет сомнений, что эволюция территориальной и колониальной стратегий гнездования сопровождалась выработкой поведенческих стереотипов, обеспечивающих психофизиологический комфорт особой. Это понятие в отношении птиц в первую очередь связывается с интенсивностью акустической коммуникации и минимальным индивидуальным расстоянием между гнездящимися парами. Вероятно, поведенческие реакции, обеспечивающие психофизиологический комфорт, у многих видов жёстко закрепляются и в дальнейшем при изменении ситуации продолжают наследоваться по принципу генетического груза. Это отчасти объясняет случаи, когда у птиц, практикующих крайние стратегии гнездования, не удается обнаружить выраженных адаптивных преимуществ (Стоцкая 1983).

В отношении этих и других факторов, приводимых в качестве формирующих колониальность, нужно отметить, что влияние большинства из них видоспецифично, а интенсивность нерегулярна. Поэтому мне кажется, что их можно рассматривать не в качестве формирующих колониальность в целом, а в плане развития разных форм колоний у конкретных видов в зависимости от мест обитания, размеров особей, их поведения и т.д.

Заключение

На основе рассмотренного материала можно проследить возможный путь становления территориальной и колониальной стратегий гнездования. Центростремительная тенденция распределения гнездящихся пар в пространстве обеспечивается социальной стимуляцией со стороны птиц, первыми занявшими свои гнездовые участки. Это приводит к контагиозному размещению размножающихся пар на местности. В однородных биотопах при относительном обилии пищи птицы используют неспециализированную стратегию гнездования и формируют проколониальные поселения, которые можно считать отправной точкой в эволюции специализированных репродуктивных стратегий. Характер социальных контактов между членами такого поселения также нельзя назвать специализированным, уровни антагонистических и нейтральных контактов находятся в динамическом равновесии. То же можно сказать и о стратегии освоения пищевых ресурсов. Однородная среда позволяет удерживать небольшой гнездовой участок, где интерференция осуществляется не только в отношении места гнезда, но и части кормовых ресурсов. Но затраты на интерференцию компенсируются использованием неохраняемой охотничьей территории, расположенной в стороне от гнездового участка. Всё это обеспечивает пластичность поведения членов проколониального поселения и может приводить по мере необ-

ходимости к возникновению трофикоcontactных группировок. Линейные поселения по характеру использования птицами пространства и уровню их взаимодействий также можно считать производными проколониального типа поселений. Эти три близких типа гнездовых поселений соответствуют нашему представлению о принципе первоначального эволюционного разнообразия. Однако дальнейшую эволюцию репродуктивных стратегий птиц можно связывать лишь с проколониальным типом поселений, т.к. два других носят, соответственно, либо временный, либо пространственно-специфичный характер.

Территориальная стратегия гнездования развивается из проколониальной в том же однородном биотопе. Стимулом для охраны от других особей всех ресурсов на территории пары может служить узкая пищевая специализация вида или заселение территории с ограниченным или непредсказуемо колеблющимся запасом корма. В условиях необходимости защиты границ индивидуального участка развивается, а потом и закрепляется повышенный уровень антагонистических контактов с соседями. Для этой стратегии гнездования характерно использование индивидуальных полифункциональных участков, соответствующих концепции гипертерриториальности. В дальнейшем на этой основе могут развиваться разные виды территориальности (моногамных пар, полигамных групп и т.д.). Подтверждением развития территориальности из проколониального поселения можно считать и тот факт, что даже у таких строго территориальных видов, как каменки, неприкосновенность границ индивидуальных участков наблюдается не всегда. У некоторых видов участки могут перекрываться и посещаться резидентами по очереди, у других защищаются очень жёстко (Панов 1999).

При заселении птицами структурированных ландшафтов появляется возможность биотического разделения гнездового и кормового участков и формирования полуколониальных поселений. В условиях обилия пищи и появления общей охотничьей территории делается ставка на эксплуатационную конкуренцию в отношении пищевых ресурсов. Затраты на интерференцию сокращаются, площадь гнездового участка уменьшается и появляется возможность увеличения числа пар, гнездящихся в поселении. Вследствие выбранной стратегии кормодобывания значительно увеличивается доля нейтральных контактов между соседями. Вместе с этим уменьшается запрет на проявлении черт поведения, характерных для птиц в зимних и пролётных стаях. У членов поселения начинают сохраняться элементы стайного поведения в гнездовой период. Проколониальное и полуколониальное гнездование может проявляться у одних и тех же видов и даже в одних и тех же местах, но в разные годы, в зависимости от плотности гнездящихся птиц. Лёгкие переходы от одного способа гнездования к другому не позволяют считать обе эти стратегии специализированными.

Колониальное гнездование — это следующий шаг в разделении конкурентных стратегий в отношении места расположения гнезда и пищевых ресурсов. Поселяясь на границе биотопов, птицы получают возможность использовать интерференционную конкуренцию лишь в отношении места расположения гнезда, а при освоении пищевых ресурсов сразу перейти к эксплуатационной конкуренции. При этом у колониальных птиц исчезает

и групповая интерференция на кормовом участке. В этой ситуации подавляющее большинство контактов между особями носит нейтральный характер. Это позволяет не только сохранить стайное поведение в гнездовой период, но и получить от этого определённую выгоду. При кормёжке в стае у каждой особи сокращается время, затрачиваемое на ориентировочную реакцию, и повышается эффективность кормления. У колониальных видов склонность к эксплуатационной конкуренции, нейтральная реакция на соседей и сохранение стайного поведения в период размножения закрепляются генетически и проявляются вне зависимости от числа поселившихся рядом пар. Возможность этого пути в становлении колониальности подтверждается тем, что птицы, использующие в основном проколониальную и полуколониальную стратегии, в исключительных случаях могут образовывать колонии. Однако поведение птиц таких видов не закреплено генетически, и при уменьшении плотности поселения они легко возвращаются к использованию неспециализированных стратегий гнездования. Дальнейшее развитие форм колониальности связано с действием более узко направленных факторов среды и носит во многом видоспецифический характер.

Фактически, развитие территориальности и колониальности зависит от эволюционного выбора стратегии кормодобычи в гнездовой период. Характер социальных контактов и все поведенческие реакции птиц (связанные с участвующими социальными контактами) оказываются вторичными. Они возникают на фоне изменений в кормовом поведении птиц, приспособливающихся максимально использовать пищевые ресурсы в условиях однородной среды или в условиях пространственного разделения гнездового и охотничьего биотопов.

В заключение выражаю глубокую благодарность моему учителю, доценту кафедры зоологии и экологии Московского педагогического университета В.Т.Бутьеву, во многом определившему мой выбор биологической специализации. Я благодарен научным сотрудникам Зоологического музея Московского университета Е.А.Коблику и Почвенного института им. В.В.Докучаева О.М.Дворникову за многолетнюю дружескую поддержку, ценные советы и помошь в организации полевых исследований, а также младшему научному сотруднику Зоологического музея Я.А.Редькину за плодотворное сотрудничество во время экспедиций 1999 и 2000 годов в Туву.

Литература

- Белопольский Л.О. 1954.** Роль межвидовых взаимоотношений в развитии колониальности у птиц // З-я экол. конф.: тез. докл. Киев, 4: 38-41.
- Белопольский Л.О. 1957.** Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.; Л.: 1-460.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. 1989.** Экология особи, популяции и сообщества. М., 2: 1-667.
- Бируля Н.Б. 1971.** О структуре зооценотических группировок певчих птиц леса в сезон гнездования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 76, 6: 5-21.
- Благосклонов К.Н. 1991.** Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: 1-240.
- Гринченко А.Б. 1983.** К вопросу о возникновении колониальности у птиц // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев: 18-22.

- Грюнберг Г.Ю., Лапкина Н.А., Малахов Н.В., Фельдман Е.С. 1991. Картография с основами топографии.** М.: 1-367.
- Жмуд М.Е. 1985.** Возможный путь становления колониальности на примере травника // *Теоретические аспекты колониальности у птиц*. М.: 36-39.
- Зубакин В.А. 1983.** Роль различных факторов в возникновении и развитии колониальности у чайковых птиц // *Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция*. Куйбышев: 37-64.
- Зубакин В.А. 1990.** Принцип первоначального разнообразия в эволюции пространственно-этологических структур у птиц // *Современные проблемы изучения колониальности у птиц*. Симферополь; Мелитополь: 22-26.
- Иваницкий В.В. 1981.** О некоторых аспектах организации внутривидовых отношений у воробьиных птиц (Passeriformes) // *Журн. общ. биол.* **42**, 5: 708-720.
- Иноземцев А.А. 1960.** О питании лесного конька // *Агробиология* 3: 465-467.
- Кистяковский А.Б. 1958.** *Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц*. Киев: 1-199.
- Клименко М.И. 1960.** О возникновении и развитии колониальности у чайковых // Тез. докл. 4-й Прибалт. орнитол. конф. Рига: 49-50.
- Лэк Д. 1957.** Численность животных и ее регуляция в природе. М.: 1-404.
- Мальчевский А.С. 1959.** *Гнездовая жизнь певчих птиц: Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц европейской части СССР*. Л.: 1-281.
- Модестов В.М. 1939.** Питание чаек Восточного Мурмана и их роль в формировании и жизни птичьих базаров // Сб. научных студенческих работ МГУ **9**: 83-113.
- Модестов В.М. 1967.** Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на Восточном Мурмане и в дельте Волги) // Тр. Кандалакшского заповедника **5**: 49-154.
- Москвитин С.С. 1985.** Функциональная основа и адаптивная сущность двух стратегий гнездования у птиц // *Теоретические аспекты колониальности у птиц*. М.: 104-106.
- Наумов Н.П. 1972.** Этологическая структура популяций наземных позвоночных // *Поведение животных: Экологические и эволюционные аспекты*. М.: 37-39.
- Одум Ю. 1975.** *Основы экологии*. М.: 1-740.
- Панов Е.Н. 1983.** *Поведение животных и этологическая структура популяций*. М.: 1-423.
- Панов Е.Н. 1990.** Место колониальности птиц среди других типов агрегаций у животных // *Современные проблемы изучения колониальности у птиц*. Симферополь; Мелитополь: 5-10.
- Панов Е.Н. 1999.** *Каменки Палеарктики: Экология, поведение, эволюция*. М.: 1-342.
- Рябицев В.К. 1976.** О групповых поселениях и некоторых чертах поведения неколониальных птиц Ямала // *Групповое поведение животных*. М.: 330-332.
- Рябицев В.К. 1977.** Продуктивность и этологические механизмы регуляции плотности гнездования и численности птиц на Южном Ямале // *Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала*. Свердловск: 104-133.
- Рябицев В.К. 1993.** *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-296.
- Симкин Г.Н. 1988.** О происхождении и эволюции колониальности у птиц // *Орнитология* **23**: 36-51.
- Стоцкая Е.Э. 1983.** О колониальности голенастых на примере серой цапли (*Ardea cinerea*) // *Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция*. Куйбышев: 104-121.

- Фетисов С.А.** 1988. Характер пребывания и продуктивность дрозда рябинника в условиях Себежского Поозерья // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс: 229-230.
- Харитонов С.П.** 1983. К вопросу о развитии колониальности у птиц // *Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция*. Куйбышев: 93-104.
- Хлебосолов Е.И.** 1990. Колониальность — видовой признак или свойство ниши? // *Современные проблемы изучения колониальности у птиц*. Симферополь; Мелитополь: 49-51.
- Цветков А.В.** 1990а. Взаимоотношения белых трясогузок при контагиозном размножении на местности // *Экологические аспекты охраны и рационального использования диких животных*. М.: 145-151.
- Цветков А.В.** 1990б. Социальное поведение белых трясогузок в гнездовой период // *Экологические аспекты охраны и рационального использования диких животных*. М.: 151-157.
- Цветков А.В.** 1991. Различные варианты использования пространства белой трясогузкой // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, 1: 158-159.
- Цветков А.В.** 1994а. Организация поселений и использование территории дроздами рябинником (*Turdus pilaris*) и белобровиком (*Turdus iliacus*) // *Проблемы современной экологии и экологического образования*. М.: 93-102.
- Цветков А.В.** 1994б. Групповые поселения жёлтых и белых трясогузок (*Motacilla flava*, *M. alba*) // *Рус. орнитол. журн.* 3, 2: 227-233.
- Цветков А.В., Коблик Е.А.** 2001. Трясогузки рода *Motacilla* в бассейне реки Бикин // *Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып.* 134: 159-172.
- Черничко И.И.** 1983. Вероятные пути возникновения колониального гнездования у птиц (на примере ржанкообразных) // *Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция*. Куйбышев: 64-93.
- Черничко И.И.** 1985. Роль трофических адаптаций в возникновении колониального гнездования у выводковых и полувыводковых ржанкообразных птиц // *Теоретические аспекты колониальности у птиц*. М.: 151-160.
- Черничко И.И.** 1990. Колониальность у птиц как эволюционная стратегия размножения при экстенсивном типе использования кормовых ресурсов среды // *Современные проблемы изучения колониальности у птиц*. Симферополь; Мелитополь: 51-56.
- Baptista L.F.** 1982. Why birds sing // *Pacific Discovery* 35, 4: 1-9.
- Bayer R.D.** 1982. How important are bird colonies as information centres? // *Auk* 99: 31-40.
- Bergman G.** 1953. Über das Revierbesetzen und die Balz des Buchfinken, *Fringilla coelebs* L. // *Acta soc. fauna et flora fenn.* 69: 1-15.
- Burger J.** 1981. A model fore the evolution of mixed-species colonies of Ciconiiformes // *Quart. Rev. Biol.* 56, 2: 143-167.
- Coulson J.C., Dixon F.** 1979. Colonial breeding in sea-birds // *Biology and Systematic of Colonial Organisms: Proc. Int. Symp., Durham, 1976*. London: 445-458.
- Darling F.** 1938. *Bird Flocks and the Breeding Cycle: a Contribution to the Study of Sociality*. Cambridge: 1-124.
- Evans R.M.** 1982. Foraging-flock recruitment at a Black-billed Gull colony: implications for the information center hypothesis // *Auk* 99: 24-30.
- Falls J.B.** 1978. Bird song and territorial behavior // *Aggression, Dominance, and Individual Spacing*. New-York; London: 61-89.

- Fetterolf P.M., Dunham D.W. 1985.** Stimulation of courtship displays in ring-billed gulls using playback of vocalizations // *Can. J. Zool.* **63**, 5: 1014-1019.
- Götmark F. 1990.** A test of the information-centre hypothesis in a colony of sandwich terns *Sterna sandvicensis* // *Anim. Behav.* **39**: 487-495.
- Hedenström A., Vuorinen J. 1982.** Kolonihäcking av midre strandpipare // *Vår Fågelvärld* **41**: 408.
- Hinde R.A. 1956.** The biological significance of the territories of birds // *Ibis* **98**: 340-369.
- Lack D. 1968.** *Ecological Adaptation for Breeding in Birds*. London: 1-409.
- Mayr E. 1935.** Bernard Altum and the territory theory // *Proc. Linn. Soc. New-York* **45/46**: 1-15.
- Meise W. 1936.** Neue Ergebnisse der Revierforschung // *Mitt. Ver. Säch. Ornithol.* **1**.
- Nice M. 1941.** The role of territory in bird life // *Amer. Midland Natur.* **26**: 441-487.
- Odum E.P., Kuenzler E.J. 1955.** Measurement of territory and home range in birds // *Auk* **72**, 2: 128-137.
- Siegel-Causey D., Kharitonov S.P. 1990.** The evolution of coloniality // *Current Ornithol.* **7**: 285-330.
- Tiainen J. 1977.** Punakylkiraskolonia Savonlinnassa // *Ornis fenn.* **54**, 2: 95.
- Veen J. 1980.** Waarom broeden vogels in kolonies? // *Limosa* **53**, 2: 37-48.
- Verner J. 1977.** On the adaptive significance of territoriality // *Amer. Natur.* **111**: 769-775.
- Ward P., Zahavi A. 1973.** The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding // *Ibis* **115**: 517-534.
- Wittenberger J.F., Hunt G.L. 1985.** The adaptive significance of coloniality in birds // *Current Ornithol.* **8**: 2-77.
- Wynne-Edwards V.C. 1962.** *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh; London: 1-653.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2001, Экспресс-выпуск **147**: 492-495

Малый кроншнеп *Numenius tenuirostris* Viell.

В.Е.Ушаков

*Второе издание; первая публикация в 1909**

Относительно этой птицы С.А.Бутурлин в "Синоптических таблицах" (1901, с. 26) говорит: "За Урал почти не распространяется". М.А.Мензбир (1895, с. 326) пишет, что малый кроншнеп распространяется на восток лишь несколько за Уральский хребет. В журнале "Псовая и ружейная охота" за 1906 г. С.А.Бутурлин сообщает о нахождении малого кроншнепа А.П.Велижаниным около г. Барнаула 6/19 июля 1902 года.

Затем в книге Г.Э.Иоганзена "Материалы для орнитофауны степей Томского края" (1908, с. 177) говорится: "... совершенно неожиданным

* Ушаков В.Е. 1909. Малый кроншнеп (*Numenius tenuirostris* Viell.) // *Наша охота* **2**: 92-95.

сюрпризом для меня было нахождение малого кроншнепа вблизи ст. Коченёво (Сибирской ж.д.), в Томском уезде, в местности с преобладающим степным характером” и т.д.; добыт здесь малый кроншнеп был 30 июня 1899 года. Кроме того, Г.Э.Иоганzen приводит сообщение А.П.Велижанина об экземпляре малого кроншнепа, добытым им близ Барнаула в 1901 году. В заключение А.Морозов упоминает об этом кроншнепе в своём труде “Список птиц Акмолинской области и прилегающих местностей Тобольской и Томской губ.” (1898).

В Тарском уезде Тобольской губернии (г. Тара лежит под $56^{\circ}55'$ с.ш. и $91^{\circ}45'$ в.д. от Ферро), особенно в окрестностях г. Тары, малый кроншнеп довольно обыкновенная птица, хотя водится и не везде и не в большом количестве.

Около Тары малый кроншнеп встречается на обширных болотах, лежащих на юге и юго-западе от города. Особенно много кроншнепов всех трёх видов бывает около дер. Краснопёровой, находящейся в 12 верстах от Тары и окружённой болотами и займищами.

Тут можно встретить и большого кроншнепа (западносибирскую форму — *N. arquatus lineatus* Cur.), и среднего (*N. phaeopus* L.), и малого, причём количественно преобладает большой кроншнеп.

Излюбленные места малого кроншнепа — болота, или чистые или поросшие березняком, впрочем, встречается он иногда и близ сосновых ря-мов. Весной малый кроншнеп появляется несколько позднее большого. Раньше 27 апреля старого стиля мне видеть его не приходилось, тогда как кроншнеп большой был замечен 19 апреля.

Однажды, 29 апреля, я сидел в шалаше на уток на берегу “Крыльышкова” озера. Время близилось к вечеру, солнце уже садилось. Вверху послышались звонкие мелодичные трели малого кроншнепа, и я увидел целую стайку, спускающуюся с высоты на болотистый берег озера. Их было 8 штук и все принадлежали, насколько я мог судить по голосам и фигурам, к одному виду. Держались они парочками и быстро разбрелись по берегу, поклёывая что-то в иловатой почве своим клювом. Я выстрелил и одного убил; остальные взлетели и с криками потянули дальше, вглубь болота, а один, по-видимому, самка убитого, долгое время вился над убитым с жалобными криками. Но держался на приличном расстоянии, так что я не убил его, выстрелив четыре раза. После четвёртого выстрела кроншнеп улетел по тому же направлению, куда скрылись его товарищи.

Все предыдущие встречи малый кроншнеп попадался мне всегда парами, из чего я и заключаю, что они прилетают уже спарившись. Иногда ночью, в конце апреля или начале мая, приходилось слышать в вышине голоса малых кроншнепов. Если это были не пролётные, то можно допустить, что кроншнепы и ночью бодрствуют.

Относительно гнездования малого кроншнепа можно сказать следующее: гнёзда почти всегда помещаются среди болота или на довольно обширной кочке, или на маленькой гривке, островке, нередко имеющем всего 2-3 квадратных сажени, последнее чаще.

Может быть, можно объяснить простою случайностью то обстоятельство, что мне ни разу не пришлось найти колониального гнездовья малого кроншнепа, а всегда в одиночку, нередко в непосредственном соседстве с большим кроншнепом. От местных крестьян-охотников я слышал, что им попадались гнёзда малых кроншнепов целыми десятками на ограниченных пространствах.

Когда становишься приближаться к гнезду кроншнепов, сажень за 50-60 на-встречу вылетает один из родителей, а потом уж, не допустив сажень на 20, и другой, и с громкими отрывистыми криками вются над человеком. Если с последним нет собаки — кроншнепы довольно осторожны и летают высоко, если же есть собака, дело меняется: кроншнепы почти вплотную налетают на последнюю и на охотника как будто не обращают и внимания. Выстрел несколько отрезвляет их, но всё-таки совсем они не улетают. Обыкновенно вслед за первым вылетевшим навстречу человеку кроншнепом вскоре являются и другие, гнёзда которых недалеко. Нередко к малым кроншнепам присоединяются и большие, и средние, а иногда и веретенники (*Limoza melanura* Leisl.). Пока человек не трогает яйца, кроншнепы издают тревожные крики, но когда яйца из гнезда взяты — они умолкают и только молча вются, видимо поняв, что криком не поможешь.

Гнездо помещается в углублении, очевидно, выдавленном самой птицей. Обыкновенно такое углубление в глубину достигает до 1/2 вершка, редко более. Само гнездо состоит из небольшого количества сухой травы, набранной тут же, поблизости. Иногда, в редких случаях, кругом гнезда, составляя его края, из сухой травы делается род небольшого валика, и тогда гнездо имеет вид углубленной чаши.

Полную кладку, состоящую из 4 яиц, я находил с 17 по 28 мая. Основной цвет яиц варьирует от серовато-оливкового до охристо-буроватого или красновато-буроватого (реже), но зеленоватый оттенок заметен всегда. Некоторые яйца имеют более зеленоватый фон. Пятна — верхние серо-бурые и тёмно-оливковые, нижние пепельно-серые и бледно-оливковые; форма пятен самая разнообразная — есть и точки, и мазки, и пятна, и штрихи, и полоски. Некоторые яйца этого кроншнепа прямо-таки неотличимы по цвету от яиц чайки сизой (*Larus canus* L.).

Точный размер яиц сейчас дать не могу, так как имеющиеся в моей коллекции яйца препарированы неправильно, с двумя отверстиями. Приблизительная длина их от 52.5 мм до 54.5, ширина от 38 до 40.1 мм. Скорлупа довольно мелкозернистая, блестящая.

После вывода молодых (вторая половина июня) малые кроншнепы долгое время держатся около места своего гнедовья, затем кочуют в пределах того же болота. По рассказам охотников (самому видеть не приходилось), от детей кроншнепы отводят очень энергично.

Осенью, в августе, нередко можно встретить малого кроншнепа выводками по 5-6 штук среди лугов, где весной они не встречаются. Но вообще, после вывода молодых малый кроншнеп становится как-то мало заметен, и проследить их отлёт мне не удавалось. Думаю, что отлетают они в первой половине августа.

На будущее время, если позволят здоровье и обстоятельства, я надеюсь подробнее проследить жизнь этой малоизвестной биологически птицы, а также добыть её пуховиков.

Литература

- Бутурлин С.А. 1901.** *Синоптические таблицы охотничьих птиц Российской империи.* СПб.: 1-126.
- Бутурлин С.А. 1906.** Интересные находки // *Псовая и руж. охота*, Венев, 20: 318.
- Иоганцен Г.Э. 1908.** Материалы для орнитофауны степей Томского края // *Изв. Томск. ун-та* 30: 1-239.
- Мензбир М.А. 1895.** *Птицы России.* М., 1: I-CXXII, 1-836.
- Морозов А. 1898.** Список птиц Акмолинской области и прилегающих местностей Тобольской и Томской губ. // *Зап. Зап.-Сиб. отд. РГО* 24: I-IV, 1-16.

Тара. 20 декабря 1908 г.

∞ ☽