

О некоторых аспектах организации внутрипопуляционных отношений у воробьиных птиц *Passeriformes*

В.В.Иваницкий

*Второе издание. Первая публикация в 1981**

Важнейшей особенностью популяций позвоночных животных является способ организации поведенческих контактов между особями в пространстве и во времени. Это социальная или пространственно-этологическая структура, которая по современным понятиям представляет собой лабильный и эффективный механизм адаптации, один из основных факторов поддержания внутрипопуляционного гомеостаза (Наумов 1967, 1972; Шилов 1977). В орнитологии всесторонние исследования социальной организации разных групп птиц за последние годы стали одним из наиболее интенсивно развивающихся направлений, благодаря чему накоплен очень большой объём эмпирического материала. Вместе с тем обращает на себя внимание отсутствие обобщающих работ, посвящённых организации и эволюции социальности в рамках наиболее многочисленного и разнообразного по своему составу отряда воробьиных птиц *Passeriformes*.

Сложность этой задачи состоит прежде всего в том, что отряд воробьиных включает в себя более 5000 видов, т.е. более половины всех ныне живущих видов птиц, причём достаточно подробные социобиологические исследования проведены на относительно небольшом числе видов. Вследствие этого даже самый детальный анализ опубликованных данных не даст полного впечатления о всём многообразии социальных отношений, которое свойственно представителям этого крупнейшего таксономического объединения. На основании списка типов социальных систем, выявленных к настоящему времени, ничего нельзя будет сказать о том, какие формы социальных отношений могут быть обнаружены впоследствии. Иными словами, прогностическая ценность такого списка будет мала. Более продуктивным подходом, как нам кажется, может быть вычленение отдельных структурных элементов и анализ их изменчивости на примере ряда видов, социальная система каждого из которых характеризуется разной степенью выраженности этих элементов (Панов 1975; Роцевский 1978).

Среди биологических особенностей воробьиных обращают на себя

* Иваницкий В.В. 1981. О некоторых аспектах организации внутрипопуляционных отношений у воробьиных птиц (*Passeriformes*) // *Журн. общ. биол.* **42**, 5: 708-719.

внимание мелкие и очень мелкие размеры особей подавляющего большинства видов, что сопряжено со значительным повышением уровня метаболизма и интенсификацией репродуктивных процессов. Продолжительность жизни каждой особи невелика, зато широко распространена полицикличность, при которой за один сезон размножения у самки бывает несколько последовательных репродуктивных циклов. Фенологические аспекты размножения зачастую заметно различаются даже у самых близких в филогенетическом отношении видов. Хороший пример представляют два вида воробьёв: домовый воробей *Passer domesticus* – оседлый полициклический вид, рано приступающий к размножению, и индийский воробей *P. indicus* – перелётный, преимущественно моноциклический, приступающий к гнездованию значительно позже. Очень часто при сравнительном изучении близкородственных, симпатрических и симбиотопических видов именно в фенологии мы обнаруживаем наиболее существенные экологические различия (Панов, Иваницкий 1975, 1979). Всё сказанное позволяет считать, что время как экологический фактор играет весьма существенную роль в эволюции воробьиных.

Основную задачу настоящего сообщения мы видели в том, чтобы по возможности наиболее полно проанализировать структурное многообразие социальных отношений у воробьиных птиц и показать, каким образом фенологические факторы могли определять эволюцию этого многообразия.

Основные элементы социальных систем воробьиных

Любая социальная система может быть представлена в виде комбинации относительно небольшого числа элементов, каждый из которых варьирует по степени своего проявления вплоть до полного отсутствия. Для описания социальных отношений у воробьиных птиц, по нашему мнению, можно выделить следующие элементы: 1) длительность и разнообразие социальных связей между брачными партнёрами; 2) степень встречаемости полигамных отношений; 3) длительность и разнообразие социальных связей между родителями и потомством; 4) размер охраняемой территории; 5) степень развития кооперации между особями вне взаимоотношений брачных партнёров. Все эти элементы характеризуют социальные системы лишь в сезон размножения, и при дальнейшем изложении речь будет идти только об этом периоде. Рассмотрим, каким образом перечисленные выше элементы включаются в реальные социальные системы.

У видов с демонстрациями самцов на токах (аренах) длительность связей между брачными партнёрами ограничена лишь моментом спаривания. Оплодотворённые самки распределяются в пространстве вне зависимости от конфигураций территорий самцов. Каждая самка

может спариваться с несколькими самцами, а самец стремится к спариванию с любой попавшей на его территорию самкой (промискуитет). Самцы этих видов выполняют исключительно коммуникативные функции: занимают и охраняют территорию и привлекают на неё самок. После спаривания самец не принимает никакого участия в судьбе самки и её потомства. Таким образом, каждый из партнёров выполняет свои определённые репродуктивные функции, однако почти в полной социальной изоляции друг от друга. Такой тип внутрипопуляционных отношений обнаружен у ткачиков рода *Vidua** (Payne 1979) и трупиялов рода *Cassidix* (Selander 1961).

Усложнение взаимоотношений партнёров по размножению мы наблюдаем у тех видов, у которых самки после спаривания остаются на территории данного самца и проходят на ней все стадии репродуктивного цикла: гнездостроение, насиживание кладки и выкармливание птенцов. Примерами могут служить трупиялы рода *Agelaius* и ткачики рода *Ploceus*. У красноплечего чёрного трупияла *Agelaius phoeniceus* самцы не стоят гнёзд, но принимают некоторое участие в выкармливании птенцов в гнёздах самок, живущих на их территории, что можно рассматривать как форму кооперации между партнёрами (опосредованная социальная связь). Большую же часть времени самец тратит на защиту территории, площадь которой составляет сотни квадратных метров, и на её рекламирование, привлекая на неё всё новых самок. На одной территории могут одновременно размножаться до 10 самок, территориальное поведение которых служит фактором, до известной степени ограничивающим размер гарема (Lenington 1980). У большого маскового ткача *Ploceus cucullatus* самец строит на своей очень небольшой по размерам территории (всего несколько квадратных метров) гнездо и демонстрирует его. Сразу же после вселения самки происходит спаривание, самка занимает гнездо, а самец приступает к строительству нового гнезда, привлекая сюда новую самку, и не участвует в выкармливании птенцов. Период регулярных социальных контактов между самцом и каждой из его самок не превышает 5-6 дней. На одной территории могут одновременно размножаться до пяти самок (Collias, Collias 1964).

Таким образом, длительность и разнообразие социальных связей между партнёрами у полигамных видов крайне незначительны.

Совершенно иные взаимоотношения имеют место у моногамных видов. Длительность существования моногамных пар варьирует от 40-50 дней, необходимых для осуществления полного репродуктивного цикла, 90-100 дней у видов, имеющих по две-три кладки за сезон, и до нескольких лет у некоторых оседлых видов, пары у которых не распа-

* Здесь и дальше мы называем всего один-два примера, не перечисляя всех видов, у которых описана та или иная социальная система.

даются после окончания сезона размножения. Форма кооперации между партнёрами варьирует в широких пределах. В одних случаях самцы охраняют территорию и выкармливают птенцов, не принимая участия ни в гнездостроении, ни в насиживании (род *Oenanthe*, наши данные). Роль самца особенно возрастает к моменту вылета птенцов из гнезда, когда самка приступает к сооружению гнезда для следующей кладки. В других случаях партнёры примерно в одинаковой степени участвуют в гнездостроении, насиживании и выкармливании птенцов (род *Lanius*, наши данные).

Длительность социальных связей между родителями и потомством у большинства мелких воробьиных ограничена коротким периодом выкармливания птенцов в гнезде и слётков (30-40 дней). После достижения птенцами самостоятельности все связи между ними и родителями прерываются и птенцы вступают в фазу расселения и миграций. Однако у некоторых оседлых видов, например у синиц рода *Parus*, молодые после кочёвок присоединяются к оседлым взрослым птицам, не покидающим своих территорий и после окончания размножения. Так формируются оседлые зимние стаи, причём взрослые и молодые птицы в них не связаны родством. Весной стаи распадаются, и птицы приступают к размножению отдельными парами (Saitou 1978). У капской зонотрихии *Zonotrichia capensis* на территориях взрослых особей даже в период размножения живут годовалые птицы, взаимоотношения которых между собой организованы в форме иерархии или территориальности. Они не размножаются и не оказывают никакой помощи старым птицам (т.е. кооперация между особями вне взаимоотношений брачных партнёров отсутствует). Вместе с тем в случае гибели одной из последних её место сейчас же занимает одна из молодых птиц, сразу же приступающая к размножению (Smith 1978).

По мере отодвигания сроков расселения молодых птиц создаются предпосылки к дальнейшему усложнению сообщества и усилению кооперации. У голубой кустарниковой сойки *Aphelocoma coerulescens* на территории пары взрослых размножающихся особей живёт иногда до 10 птиц в возрасте от 1 до 3 лет, потенциально способных к размножению, но не участвующих в нём. Как правило, это потомки размножающихся взрослых птиц, живущие на их территории и помогающие своим родителям выкармливать птенцов последующих выводков (Stallcup, Woolfenden 1978). Следующий этап возрастания сложности сообщества состоит в объединении нескольких размножающихся пар на одной территории, которая сообща защищается от вторжений чужих особей. Каждая пара, в свою очередь, может иметь сателлитов – неразмножающихся особей, участвующих в выкармливании птенцов. Такой тип социальной структуры описан у мексиканской кустарниковой сойки *Aphelocoma ultramarina* (Brown 1978). Несколько более примитивная

система отношений характерна для длиннохвостых синиц *Aegithalos*, у которых истинная групповая территориальность существует только в зимний период, тогда как с началом размножения каждая пара вместе со своими «помощниками» обособляется на отдельном участке, однако все участки членов зимней стаи находятся в пределах зимней групповой территории (Nasamura 1972).

В процессе дальнейшего развития социальности возникает ещё более высокоинтегрированная структура, когда в одно гнездо откладывают яйца несколько самок. Это характерно для некоторых представителей семейств Prionopidae и Grallinidae. При этом, однако, автономность пары остаётся неизменной, т.е. вокруг строительства одного гнезда объединяются 2-4 пары взрослых птиц, иногда вместе с помощниками (цит. по: Brown 1978).

Следующий этап усложнения такого рода социальных ячеек состоит в возникновении иерархических взаимоотношений между членами относительно замкнутой группировки, что в некоторых случаях, по видимому, может привести к формированию коммунально-полигамного типа социальности. Автономность пары как основной репродуктивной единицы в этом случае полностью утрачивается. Такие взаимоотношения описаны для черношапочной манорины *Manorina melanocephala* из семейства медососовых Meliphagidae (Dow 1979).

Резюмируя сказанное, отметим, что все перечисленные выше типы сообществ представляют собой разные стадии единого процесса. Суть его – в постепенном возрастании сложности внутрипопуляционных группировок, что выражается, с одной стороны, в увеличении числа особей, одновременно использующих общую территорию, а с другой – в постепенном возрастании степени интеграции особей в единую группу.

Пространственная структура популяций воробьиных птиц во многом определяется дисперсией отдельных особей и группировок (моногамных пар, полигамных и коммунальных групп) относительно друг друга. Важная роль при этом принадлежит территориальному поведению особей, причём даже среди сходных по размерам близкородственных видов воробьиных птиц существует большое разнообразие территориальных отношений.

Нами изучено территориальное поведение и пространственная структура популяции у некоторых видов каменок *Oenanthe*, сорокопутов *Lanius* и воробьёв *Passer*. Видовая специфика пространственной структуры популяции определяется степенью жёсткости территориальности, которая в свою очередь зависит от величины защищаемой территории, степенью перекрывания участков соседних пар и совпадения индивидуальных участков партнёров, наличия чётких границ и тенденций к образованию временных и постоянных скоплений особей в сезон размножения и на пролёте.

Среди изученных нами видов наиболее жёсткая территориальность свойственна черношейной каменке *Oenanthe finschii*. Территории этого вида имеют крупные размеры, между ними располагаются чёткие, активно патрулируемые границы, которые практически никогда не нарушаются. В популяции существуют две параллельные системы территориальности – у самцов и у самок, а индивидуальные территории партнёров полностью совпадают. Территории разные пар полностью изолированы в пространстве, тенденция к концентрации особей даже в период пролёта и зимовки отсутствует (Панов, Иваницкий 1975). Вселения самок на территории самцов (образование пар) в большинстве случаев происходят после стабилизации пространственной структуры локальных поселений, что сводит к минимуму воздействие посторонних особей (например, соседних самцов). Самки нетерпимы к увеличению плотности.

Для популяции каменки-плясуньи *Oenanthe isabellina* на юге ареала характерны жёсткая территориальность и крупные размеры территорий. У северных границ ареала и в высокогорье размеры территорий уменьшаются, а локальная плотность поселений значительно возрастает (Иваницкий 1981). Несмотря на то, что границы территорий плясуньи всегда отчётливо выражены, это не служит препятствием для вторжений на чужие территории. Социальные взаимодействия, порождаемые такими вторжениями, разнообразны по форме и составляют весьма существенную часть внутрипопуляционных отношений этого вида (Иваницкий 1978).

У каменки-пleshанки *Oenanthe pleschanka* территориальные отношения имеют более мягкую форму, а пространственная структура поселений в целом выглядит значительно более аморфно. Размеры территорий могут быть крайне малы, а плотность поселений очень высокой. Выраженные границы между территориями, как правило, отсутствуют. Самки не проявляют территориального поведения, а индивидуальные участки партнёров зачастую не совпадают. Между взаимноисключающими центрами активности располагаются обширные зоны совместного использования. Отчётливо выражена тенденция к образованию групп во время пролёта. В период образования пар перемещения самцов не регламентируются территориальными запретами, в результате чего во взаимодействие с новой самкой включаются два-три соседних самца, поочерёдно или одновременно демонстрирующих перед нею (Панов, Иваницкий 1975).

Пары серого сорокопута *Lanius excubitor* на всём протяжении репродуктивного цикла защищают крупные территории с чётко обозначенными пограничными рубежами, на которых происходят конфликты между соседними самцами. Тенденция к образованию групп в период миграции и образования пар отсутствует. Совершенно иначе выглядит

социальная структура чернолоблого сорокопута *Lanius minor*. В период образования пар самцы собираются группами по 3-5 особей. Каждый самец защищает лишь небольшой центр активности, границы между ними не выражены. При появлении самки перед ней демонстрируют все самцы данного поселения. После образования пар территории практически отсутствуют, защищаются только ближайшие окрестности гнёзд, которые иногда располагаются всего в 10-15 м друг от друга (Панов, Иваницкий 1979).

Таким образом, на примере чернолоблого сорокопута мы встречаем определённые тенденции к колониальности, которая среди воробьиных наиболее широко распространена в семействах Icteridae, Ploceidae, Sturnidae и Corvidae. Колонии красноклювых ткачиков *Quelea quelea* или черногрудых воробьёв *Passer hispaniolensis* могут насчитывать сотни тысяч особей, а на 1 га могут гнездиться сотни птиц (Гаврилов 1962; Crook 1960a).

Пространственная структура колоний даже у очень близких видов может заметно различаться. Так, у индийского воробья, по нашим наблюдениям, в колониях отчётливо выражена территориальность. Каждый самец занимает участок кроны дерева объёмом от 1 до 200 м³ и охраняет его, вступая в частые пограничные конфликты с соседями и вселяющимися самцами. При появлении самки самец демонстрирует развилки ветвей, пригодные для сооружения гнезда. В большинстве случаев гнездо начинает строить самка. У черногрудого воробья холостой самец занимает развилку и сразу же приступает к строительству гнезда. Собственно территориальное поведение (т.е. пограничные конфронтации, обследование участка) у этого вида полностью отсутствует. Вся активность самца приурочена к гнезду, которое ревностно охраняется им от посягательств других самцов, похищающих строительный материал (наши данные). При образовании пары и на всех последующих стадиях цикла вся активность партнёров приурочена исключительно к гнезду. Таким образом, черногрудый воробей представляет собой вид, у которого полностью отсутствует территориальное поведение. Гнёзда в колонии зачастую располагаются вплотную друг к другу. Нами отмечены конгломераты, включающие до восьми жилых гнёзд.

Совершенно иная пространственная структура свойственна популяциям саксаульного *Passer ammodendri* и пустынного *P. simplex* воробьёв, у которых колониальность полностью отсутствует. По нашим наблюдениям, в Репетеке (Туркмения) самец саксаульного воробья в период образования пар защищает хорошо оформленную территорию диаметром до 100 м, центром которой является выбранное им дерево с дуплом. Чужие самцы, приближающиеся к этому дереву, немедленно изгоняются, на стыках территорий часто происходят весьма оживлён-

ные пограничные конфликты, сопровождающиеся характерными демонстрациями и вокализацией. Даже в том случае, если рядом с другим находится несколько дупел (или искусственных гнездовых), все они активно охраняются, и чужие самцы, претендующие на свободные убежища, неизменно изгоняются. Самец и самка перемещаются по территории совместно, и между ними существует постоянная акустическая связь. Данных по социальному поведению пустынного воробья в литературе мы не нашли, но по наблюдениям О.Сопьева (1965), это строго одиночный вид.

Таким образом, усложнение сообщества и увеличение уровня его интеграции у воробьиных птиц происходит двумя путями.

Первый путь – усложнение собственно репродуктивной единицы, возрастание количества особей в её составе и формирование всё более тесной кооперации между ними (совместные защита территории, строительство гнезда, выкармливание потомства и т.д.). Важно подчеркнуть, что такие репродуктивные единицы обычно пространственно изолированы друг от друга. Это ограничивает число контактов с особями из других групп и способствует развитию весьма сложных отношений между особями, обитающими на одной территории.

Второй путь усложнения сообщества – пространственное сближение относительно просто устроенных репродуктивных единиц (моногамных пар или полигамных групп), между которыми возникает взаимная кооперация: совместное оповещение о приближении хищников (иногда прямая защита от них), социальная стимуляция, совместное гнездо-строение. Примером может служить поведение общественного ткачика *Philetarius socius*. На первом этапе сооружения гнезда строится горизонтальная платформа, в строительстве которой одновременно принимают участие иногда до восьми самцов и самок. Затем снизу к платформе пристраивается основание будущей гнездовой камеры, вход в которую будет обращён вниз. На этой стадии обычно выделяется доминирующий самец (или доминирующая пара), постепенно изгоняющий от данной камеры всех остальных птиц и достраивающий гнездо в одиночку. Камеры соседних самцов располагаются вплотную друг к другу и прикрыты общей крышей (MacLean 1973)).

Примером своеобразного синтеза двух названных направлений развития социальных систем у воробьиных птиц могут служить внутривидовые отношения у черношапочной манорины *Manorina melanoccephala*. Самцы этого вида медососов живут крупными группами – котериями (до 25 особей), защищающими общую территорию от самцов из соседних групп. Самки живут поодиночке, и их взаимоотношения также основаны на территориальности. Таким образом, пространственные взаимоотношения самцов и самок построены совершенно по-разному. Котерии не являются репродуктивными единицами,

т.е. самцы из одной группы спариваются с разными самками из числа обитающих на территории данной группы и кормят птенцов в разных гнёздах, причём в каждом гнезде одновременно кормят птенцов несколько самцов (Dow 1979).

Влияние фенологии размножения на эволюцию социальных систем воробьиных птиц

На примере изученных нами видов отчётливо прослеживается тенденция к уменьшению жёсткости территориальности по мере перехода ко всё более поздним срокам размножения и их сокращению. Раньше всех приступает к гнездованию черношейная каменка, плясунья и серый сорокопут: первые два вида – в конце февраля – начале марта, серый сорокопут – в середине-конце марта. Раннее начало размножения часто сопровождается неблагоприятными погодными условиями – резкими похолоданиями, выпадением снега. В такие периоды резко уменьшается количество корма, доступного птицам. Даже если не принимать во внимание эпизодические похолодания, общая численность насекомых в марте намного меньше, чем в разгар вегетационного периода в конце апреля – начале мая, когда приступают к размножению чернолобый сорокопут и каменка-плешанка.

Роль территориальности в регуляции пищевой конкуренции часто подвергается сомнению. Принято считать, что территориальное поведение у большинства воробьиных птиц практически полностью редуцируется в период выкармливания птенцов, т.е. именно в тот момент, когда потребности в пище наиболее велики; что корм часто собирается вне пределов защищаемой территории, причём иногда даже в тех случаях, когда последняя по своим размерам, казалось бы, вполне могла обеспечить пищей данную семью; и, наконец, что не существует экспериментальных доказательств прямой селективной выгоды защиты пищевых ресурсов. Все эти возражения высказывались неоднократно (Мальчевский 1959; Смогоржевский 1950; MacLaren 1972), поэтому нам представляется интересным оценить их важность в плане дискредитации гипотезы о роли территориальности в регуляции пищевой конкуренции.

В большинстве популяций изученных нами видов каменок и сорокопутов количество пограничных конфликтов действительно неуклонно уменьшается после распределения территорий и образования пар. Это происходит достаточно быстро, и уже к середине – концу насиживания собственно пограничные конфликты и патрулирование границ территорий сходят на нет. Однако это отнюдь не означает, что отныне использование местообитания осуществляется свободно. По всей видимости, птицы «помнят» пространственную структуру локального поселения и достаточно строго соблюдают сложившиеся ранее границы. При

попадании на территорию чужой особи она немедленно изгоняется хозяевами. Таким образом, по крайней мере центральные части гнездовых территорий по-прежнему остаются неприкосновенными. Иллюзия «исчезновения» территорий имеет в своей основе резкое уменьшение числа внутривидовых социальных контактов по сравнению с предыдущими стадиями репродуктивного цикла.

При выкармливании птенцов птицы становятся очень подвижными и широко перемещаются в поисках корма. зачастую корм собирается вне защищаемой территории. Нередко одни и те же, видимо наиболее богатые кормом, участки используются особями из разных пар. Вместе с тем важно подчеркнуть, что такие зоны совместной утилизации практически всегда расположены на нейтральных участках, не входивших первоначально в какую-либо территорию. Чем больше таких участков, тем свободнее в поисках корма перемещаются птицы. Вследствие этого использование пространства для сбора корма в значительно большей мере регламентировано в популяциях видов, обладающих жёсткой территориальностью. Иными словами, чем в более жёсткой форме проявляется территориальность у данного вида в период пика социальной активности, тем более значительные ограничения пространственных перемещений особей имеют место в период выкармливания птенцов. Полициклические виды, имеющие длительный сезон размножения, участвуют в пограничных конфликтах и патрулируют границы территорий даже в период выкармливания первого выводка.

Решению вопроса об эмпирической оценке количества пищи, степени воздействия на пищевые ресурсы популяций птиц и роли территориальности в регуляции пищевой конкуренции способствовали работы американских орнитологов, изучавших пищевое и социальное поведение птиц-нектарофагов (*Meliphagidae*, *Nectariniidae*, *Drepaniidae*, *Trochilidae*). Основной пищей большинству из них служит цветочный нектар. Его запасы, распределение в пространстве и динамика во времени могут быть легко установлены, что делает птиц-нектарофагов наиболее удобными объектами при изучении пищевой конкуренции и территориальности (Carpenter 1978; Carpenter, MacMillan 1976; Gill 1978). Эти исследования показали, что популяции некоторых видов птиц иногда действительно существуют в условиях выраженного дефицита пищи*. Установлена отчётливая корреляция между количеством доступной пищи и тенденцией к агрессивному поведению, которая во взаимоотношениях конспецифичных особей принимает форму территориальности.

Если на одном и том же участке кормятся две особи, то каждая из них при этом теряет определённое количество пищи, которая съедается

* Об этом же свидетельствуют и наши данные (Иваницкий 1980б).

другой. Темп возобновления пищи в каждой локальной точке обычно бывает невысоким, поэтому, после того как птица посетила данную точку, количество пищи здесь резко уменьшилось. Дальнейшие визиты в такую точку невыгодны до полного (или частичного) возобновления. Наблюдения показывают, что птицы «запоминают» использованные точки и возвращаются в них лишь спустя некоторое время. Оно тем больше, чем ниже темп возобновления ресурсов (Greenwood, Harvey 1978; Pyke 1978). Если на одном участке одновременно кормятся несколько особей, количество посещений уже использованных точек возрастает, а эффективность питания уменьшается (Wolf 1978).

По данным Джилла (Gill 1978), если особь золотокрылой нектарницы *Nectarinia reichenowi* не защищает территорию, то со своего участка обитания она теряет до 45% нектара, который используется другими птицами. При переходе к территориальности «потери» уменьшаются до 8%. Потери пищи вдвое увеличивают долю кормёжки во временном бюджете особи. Таким образом, жёсткая территориальность является эффективным механизмом уменьшения пищевой конкуренции, что может иметь важное значение для видов, приступающих к размножению в ранние сроки и имеющих длительный репродуктивный период.

Для поздноприлетающих видов, имеющих относительно короткий сезон размножения, более существенным оказывается, по-видимому, быстрое начало размножения у возможно большей части особей. Это может быть достигнуто на основе усиления социальной стимуляции, которая представляет собой воздействие сообщества как целостной интегрированной системы на отдельных особей, входящих в его состав. Интенсивность стимуляции тем выше, чем ярче выражена тенденция к образованию скоплений особей. На существование такой стимуляции и её биологические функции впервые обратил внимание Дарлинг (Darling 1938).

Экспериментально показано, что социальная стимуляция необходима для формирования репродуктивного состояния у самок воробьиных птиц. Наиболее существенными стимулами являются внешний вид самца (или самцов), его демонстративное поведение, строящееся или готовое гнездо. Репродуктивное состояние самцов контролируется в основном фотопериодом и эндогенной ритмикой, хотя, возможно, определяется и другими факторами (Дольник 1977; Поликарпова 1940; Hinde 1965; Lehrman, Friedman 1969). Вполне вероятно, что при дальнейших исследованиях обнаружится видоспецифический характер воздействия перечисленных факторов в период формирования репродуктивного состояния.

Форма и интенсивность социальной стимуляции во многом определяются пространственной структурой популяции. У видов с жёсткой

территориальностью закончившие миграцию самки образуют пары на больших охраняемых территориях. В ходе образования пары самка взаимодействует главным образом с одним самцом – своим будущим партнёром. О присутствии соседних самцов самка может судить лишь по их пению и (у некоторых видов) по демонстративным полётам. В дальнейшем самка взаимодействует с соседними самцами лишь в ходе эпизодических вылетов на границы территории. У видов со смягчёнными формами территориализма (каменка-плешанка, чернолобый сорокопут) образование пары представляет собой процесс, в котором участвуют несколько особей, попеременно или одновременно взаимодействующих с самкой.

У колониальных видов образование пар происходит на фоне очень интенсивной социальной стимуляции. У черногрудого воробья перед появившейся самкой иногда одновременно демонстрируют до 10 самцов. В дальнейшем каждая самка иногда по нескольку раз в час становится объектом ухаживаний со стороны чужих самцов (наши данные). Здесь необходимо отметить, что для многих видов с жёсткой территориальностью (черношейная и обыкновенная каменки, серый сорокопут) появление перед самкой одновременно двух самцов оказывается для неё дискомфортной, возможно стрессовой, ситуацией, и она всеми путями стремится прервать такое взаимодействие и обычно улетает.

Экспериментальные исследования «эффекта Дарлинга» и полевые наблюдения показали, что значение социальной стимуляции наиболее велико на самых ранних этапах развития репродуктивного состояния, когда она выступает в роли пускового механизма (Collias, Collias 1969; Collias *et al.* 1971a,b; Martines-Vargas 1974; Orians 1961). Интересный пример межвидовой стимуляции приводит Э.И.Гаврилов (1962). На юге Казахстана черногрудые воробьи, прилетающие сюда в начале мая, прежде всего заселяют колонии, в которых уже гнездятся оседлые домовые воробьи, имеющие несколько выводков за сезон. Размножение черногрудых воробьёв в смешанных колониях начинается раньше и продолжается дольше, чем в одновидовых.

Удлинение сезона размножения и связанная с этим полицикличность значительно усложняют поло-возрастную структуру популяции, что в ряде случаев является причиной возникновения полигинии. На основе наблюдений за полициклической популяцией каменки-плясуньи на юге Туркмении мы выделили три возрастные группы особей: 1) в возрасте больше 2 лет, 2) годовалые (из первых выводков предыдущего года) и 3) в возрасте 9-10 месяцев (из вторых выводков предыдущего года). Самцы, входящие в последнюю категорию, по нашим наблюдениям, вообще не участвуют в размножении, тогда как самки входят в состав полигамных трио и принимают участие в размножении. Решаю-

щее значение этой возрастной категории особей в формировании всей специфики социальной структуры полициклической популяции каменки-плясуны становится особенно очевидным при сравнении последней с моноциклической популяцией этого же вида на юге Тувы, где, в частности, полностью отсутствует полигиния (Иваницкий 1978, 1981). Аналогичная связь между полициклическостью размножения и полигинией обнаружена на примере саванновой овсянки *Passerculus sandwichensis* (Weatherhead 1979).

Таким образом, увеличение длительности сезона размножения приводит к образованию в популяции избытка способных к размножению самок (при общем равном соотношении полов). Основной причиной этого является, по-видимому, то обстоятельство, что самки достигают половой зрелости раньше самцов. Так, у многих колониальных ткачиков (*Ploceus*, *Euplectes*), которым свойственна полигиния, самцы надевают брачный наряд и приступают к размножению лишь на втором году жизни, тогда как самки участвуют в размножении уже в годовалом возрасте (Crook 1960b; Moreau 1938).

Необходимо отметить, что полигиния может возникнуть даже в условиях очень короткого сезона размножения вследствие значительной разнокачественности разных территорий, когда некоторые из них в силу ряда обстоятельств (богатые кормовые ресурсы или обилие убежищ для гнёзд) становятся более привлекательными для самок (Emlen, Oring 1977; Orians 1969).

Повышение эффективности полициклического размножения может быть достигнуто путём возможно большего освобождения самки от заботы о потомстве. Ведь именно она расходует большое количество энергии на продукцию яиц, и чем меньше будут её затраты на другие виды деятельности (например, на выкармливание птенцов), тем больше кладок может сделать она на протяжении одного сезона. Наиболее распространённой формой кооперации у воробьиных птиц является повышение степени участия самца в выкармливании птенцов к моменту их вылета из гнезда. Слётков в этом случае кормит уже исключительно самец, в то время как самка приступает к следующей кладке. Такое разделение труда существенно уменьшает промежуток между последовательными репродуктивными циклами и способствует увеличению их числа иногда даже в условиях относительно короткого сезона (Ковшарь 1977).

Ещё бóльшая степень освобождения самки, отложившей яйца, от дальнейших забот о потомстве достигается при коммунальном гнездовании, когда бóльшую часть этих забот берут на себя неразмножающиеся «помощники». Так, у соек *Aphelocoma coerulescens* самка, откладывающая яйца, принимает лишь самое ограниченное участие в выкармливании своих птенцов (Stallcup, Woolfenden 1978).

Межвидовая территориальность и структура популяций сосуществующих видов

Межвидовая агрессивность широко распространена среди симпатрических видов воробьиных птиц. Межвидовые отношения чаще всего облечены в форму жёсткой линейной иерархии, причём доминирующее положение, как правило, занимает вид, раньше прилетающий на места гнездовий (Иваницкий 1979; Murrey 1971). Наши наблюдения за каменками показали, что иногда межвидовая агрессия может быть весьма интенсивной (Иваницкий 1980б).

Как уже отмечалось выше, в популяциях, организация которых базируется на жёсткой территориальности, перемещения особей (в том числе и в поисках корма) ограничены пределами индивидуальной территории. В этом смысле территориальность представляет собой консервативный тип использования пространства, что может быть неприемлемо для субординантного вида, особи которого подвергаются постоянным преследованиям. Это создаёт предпосылки для редукции территориальности у поздноприлетающих субординантных видов. В результате увеличивается свобода перемещений особей и появляется больше возможностей для избегания преследований со стороны доминантов. Одновременно увеличивается плотность локальных поселений субординантного вида, что способствует привыканию доминирующего вида к присутствию конкурентов и уменьшает напряжённость межвидовой агрессии (Панов, Иваницкий 1975).

Заключение

Анализируя роль фенологических факторов в эволюции социальных систем у воробьиных птиц, мы пришли к выводу о существовании двух основных стратегий адаптации. Одна из них (А-стратегия) возникла в процессе приспособления к использованию длительных репродуктивных периодов с ранним началом размножения, другая (Б-стратегия) формировалась в условиях короткого репродуктивного периода с относительно поздним началом размножения. Основные преимущества, которые содержит в себе А-стратегия, это значительный запас времени, возможность полицикличности и доминирующее положение в межвидовой иерархии. Основной недостаток – ограниченное количество корма на ранних этапах гнездования, что способствует развитию жёсткой территориальности, регулирующей пищевую конкуренцию. Усложнение поло-возрастной структуры популяции, которое является следствием увеличения длительности сезона размножения, создаёт предпосылки для возникновения полигинии, что также приводит к усилению территориальности. Причиной этого служит взаимная агрессивность самок (MacLaren 1972; Иваницкий 1978).

Основные экологические преимущества Б-стратегии сводятся к тому, что размножение начинается при избытке пищевых ресурсов. Вместе с тем виды, поздно приступающие к размножению, располагают ограниченным запасом времени и занимают подчинённое положение в межвидовой иерархии. Оба эти фактора способствуют редукции территориальности и образованию скоплений особей, благодаря чему возрастает эффективность действия социальной стимуляции, а интенсивность межвидовой агрессивности уменьшается. Полигиния отсутствует или же существует в результате экологической разнокачественности территорий.

Насколько широко распространена дихотомия А- и Б-стратегий в пределах отряда воробьиных? Нами она обнаружена у представителей сем. *Turdidae* (*Oenanthe*), *Laniidae* (*Lanius*) и *Ploceidae* (*Passer*). Крук (Crook 1961) нашёл её на примере рода *Foudia* (*Ploceidae*), Орианс (Orians 1961) – на примере рода *Agelaius* (*Icteridae*), Муррей (Murrey 1969) – на примере рода *Ammospiza* (*Emberizidae*), Кэтчпол (Catchpole 1972) – на примере рода *Acrocephalus* (*Sylviidae*). Таким образом, обнаруженные нами закономерности имеют широкое распространение.

Вместе с тем наша гипотеза имеет ряд ограничений. Во-первых, она не рассматривает влияние хищников, воздействие которых, по мнению некоторых исследователей, способствует возникновению группового образа жизни (Clutton-Brock 1974; Crook 1964). По-видимому, колониальность может выполнять функцию коллективной защиты от хищников лишь у достаточно крупных и агрессивных видов. Большинство же воробьиных имеет мелкие размеры и не в состоянии противостоять хищникам. По нашим наблюдениям, длиннохвостые сорокопуть *Lanius schach* безнаказанно разоряют гнёзда черногрудых и индийских воробьёв. Сорокопуть свободно перемещаются по колонии, несмотря на то, что вокруг одного сорокопута собирается до двух десятков воробьёв, непрерывно издающих тревожные крики.

Второе ограничение гипотезы состоит в том, что в ней не учитываются долговременные изменения численности и плотности популяции. Защищать территорию можно лишь до определённой интенсивности воздействия претендентов. Если число вторжений становится слишком велико, в действие вступают механизмы привыкания, а с другой стороны – резко возрастают энергетические затраты на агрессивное поведение, которые уже не компенсируются преимуществами территориальности в плане пищевой конкуренции (Carpenter, MacMillan 1976; Ryke 1979). Таким образом, чем выше плотность и численность популяции, тем больше предпосылок для редукции территориальности. Следовательно, биологическое процветание вида, связанное с многолетним постепенным нарастанием его численности, может привести к возникновению колониального гнездования.

Литература

- Гаврилов Э.И. 1962 // *Тр. Ин-та защиты растений*. Алма-Ата, 7.
- Дольник В.Р. 1977 // *Адаптивные особенности и эволюция птиц*. М.
- Иваницкий В.В. 1978 // *Зоол. журн.* **57**, 10.
- Иваницкий В.В. 1979 // *Экология гнездования птиц и методы её изучения*. Самарканд.
- Иваницкий В.В. 1980а // *Зоол. журн.* **59**, 4.
- Иваницкий В.В. 1980б // *Зоол. журн.* **59**, 5.
- Иваницкий В.В. 1981 // *10-я Прибалт. орнитол. конф.: Тез. докл.* Рига, 2.
- Ковшарь А.Ф. 1977 // *Зоол. журн.* **56**, 7.
- Мальчевский А.С. 1959. *Гнездовая жизнь певчих птиц*. Л.
- Наумов Н.П. 1967 // *Зоол. журн.* **46**, 10.
- Наумов Н.П. 1972 // *Поведение животных: Экологические и эволюционные аспекты*. М.
- Панов Е.Н. 1975 // *Проблемы эволюции*. Новосибирск.
- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. 1975 // *Зоол. журн.* **54**, 9.
- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. 1979 // *Зоол. журн.* **58**, 10.
- Поликарпова Е.Ф. 1940 // *Докл. АН СССР* **36**, 1.
- Рощевский Ю.К. 1978. *Особенности группового поведения животных*. Куйбышев.
- Смогоржевский Л.А. 1950 // *Тр. Зоол. музея Киев. ун-та* **2**, 6.
- Сопыев О. 1965 // *Орнитология* **7**.
- Шилов И.А. 1977. *Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных*. М.
- Brown J.L. 1978 // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **9**.
- Carpenter L.F. 1978 // *Amer. Zool.* **18**, 4.
- Carpenter L.F., MacMillan R.E. 1976 // *Science* **194** (4265).
- Catchpole C.K.J. 1972 // *J. Zool.* **166**, 2.
- Clutton-Brock T. 1974 // *New Scien.* **63** (905).
- Collias N.E., Collias E.C. 1964 // *Univ. Calif. Publ. Zool.* **24**.
- Collias N.E., Collias E.C. 1969 // *Ecology* **50**, 3.
- Collias N.E., Brandman M., Victoria J.K., Kiff L.F., Rischer G.E. 1971a // *Ecology* **52**, 5.
- Collias N.E., Victoria J.K., Schallenberg R.G. 1971b // *Ecology* **52**, 5.
- Crook J.H. 1960a // *Behaviour* **16**, 1/2.
- Crook J.H. 1960b // *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **57**, 1.
- Crook J.H. 1961 // *Ibis* **103a**, 4.
- Crook J.H. 1964 // *Symp. Zool. Soc. London*.
- Darling F. 1938. *Bird flocks and the breeding cycle: a contribution to the study of avian sociality*. Cambridge Univ. Press.
- Dow D.D. 1979 // *Ibis* **121**, 4.
- Emlen S.T., Oring L.W. 1977 // *Science* **197** (4300).
- Gill F. 1978 // *Amer. Zool.* **18**, 4.
- Greenwood P.J., Harvey P.H. 1978 // *Anim. Behav.* **24**, 4.
- Hinde R.A. 1965 // *Sex and Behavior*. New York.
- Lehrman D.S., Friedman M. 1969 // *Anim. Behav.* **17**, 3.
- MacLaren J.A. 1972 // *Trans. Connect. Acad. Art. Sci.* **44**.

- MacLean G.L. 1973 // *Ostrich* **44**, 3/4.
Martines-Vargas M.C. 1974 // *Behaviour* **50**, 1/2.
Moreau R.E.J. 1938 // *Anim. Ecol.* **7**, 2.
Murrey B.G. 1969 // *Auk* **86**, 3.
Murrey B.G. 1971 // *Ecology* **52**, 3.
Lenington S. 1980 // *Anim. Behav.* **28**, 2.
Nacamura T. 1972 // *Miscell. Rep. Yamashina Inst. Ornithol.* **5/6**.
Orians G.H. 1961a // *Condor* **63**, 4.
Orians G.H. 1961b // *Ecol. Monogr.* **31**.
Orians G.H. 1969 // *Amer. Natur.* **103** (934).
Payne R.B. 1979 // *Anim. Behav.* **27**, 4.
Pyke G.H. 1978 // *Anim. Behav.* **26**, 1.
Pyke G.H. 1979 // *Amer. Natur.* **114**, 1.
Saitou T. 1978 // *Jap. J. Ecol.* **28**, 3.
Selander R.K. 1961 // *Condor* **63**, 1.
Smith S. 1978 // *Amer. Natur.* **112** (985).
Stallcup J.A., Woolfenden G.E. 1978 // *Anim. Behav.* **26**, 4.
Weatherhead P.J. 1979 // *Auk* **96**, 2.
Wolf L.F. 1978 // *Amer. Zool.* **18**, 4.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск 719: 95-96

Встречи краснозобика *Calidris ferruginea* на Финском заливе

А.В.Богуславский

Александр Владимирович Богуславский. Литейный проспект, д. 30, кв. 38,
Санкт-Петербург, 191028, Россия. E-mail: boguslaves@yandex.ru

Поступила в редакцию 6 января 2012

Краснозобик *Calidris ferruginea* – редкий пролётный вид Ленинградской области (Мальчевский, Пукинский 1983; Александров 2000). Мною эти кулики дважды были встречены на южном берегу Финского залива в районе посёлка Большая Ижора, в устье реки Чёрной.

19 июля 1988 на оконечности пляжа 4 краснозобика держались обособленной группой. Рядом кормилось 20 чернозобиков *Calidris alpina*. При моем приближении чернозобики слетели, а краснозобики продолжили кормиться. По сравнению с чернозобиками, во время кормёжки краснозобики менее привязаны к урезу воды и собирали корм на влажном песке среди редкой растительности. Неподалёку держался щёголь *Tringa erythropus* – тоже редкий здесь мигрант.