

Н.В. КОКШАЙСКИЙ

ИЗБРАННЫЕ
ТРУДЫ

УДК 591.17
ББК 28.6
К 59

Н.В. Кокшайский. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 410 с.

Николай Валентинович Кокшайский (1931–2000) — замечательный ученый-зоолог, получивший международное признание в первую очередь своими исследованиями локомоции животных. Его работы отличает редкое в наши дни сочетание тонких натуралистических наблюдений, экспериментальных исследований и глубокого физического анализа биологических фактов. Вошедшие в предлагаемый сборник работы Н.В. Кокшайского по морфологии, биомеханике и поведению отражают самые разные стороны его многогранного творчества, основой которого всегда был приоритет функционального подхода.

Книга рассчитана на широкий круг читателей. Она будет полезна прежде всего для тех, кто хочет ближе познакомиться с биологическими аспектами полета и плавания животных, а так же для тех, кого интересует проблема соотношения биологической формы и функции.

Редактор-составитель: *Ю.Ф. Ивлев*

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ	4
1. НАТУРАЛИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ, НАБЛЮДЕНИЯ И ИССЛЕДОВАНИЯ	8
1.1. Подснежная ночевка ополовничков	8
1.2. О гибели молодых цапель на деревьях	12
1.3. Методы визуализации добычи у птиц	16
1.4. Морфология и поведение (на примере пищедобывающей активности цапель)	25
2. ПОЛЕТ И ПЛАВАНИЕ ЖИВОТНЫХ	67
Физические основы движения в сплошных средах; общие проблемы бионических исследований	
2.1. Очерк биологической аэро- и гидродинамики (полет и плавание животных) ...	67
2.2. Биологическая гидродинамика	115
2.3. Некоторые соображения о бионических исследованиях в орнитологии	158
Морфофункциональные аспекты полета птиц	
2.4. Вклад отечественной науки в изучение полета птиц	174
2.5. О некоторых связанных с полетом различиях между колпицей и каравайкой ...	191
2.6. Закономерности линьки крыла и полет птиц	195
2.7. О числах Рейнольдса в полете птиц	213
2.8. Functional aspects of some details of bird wing configuration	234
2.9. Some scale dependent problems in aerial animal locomotion	243
2.10. К вопросу о режиме работы крыльев птиц	254
2.11. Эффективность работы крыла птицы как колебательной системы	259
2.12. Энергетика полета насекомых и птиц	265
2.13. Предварительные данные о характере следа за летящей птицей	289
2.14. След летящей птицы	293
3. ВОЛОСЯНОЙ ПОКРОВ ПОЛУВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	297
3.1. Волосной покров млекопитающих в водной среде: развитие методов исследования	297
3.2. О водонепроницаемости несплошных покровов животных	319
4. ПРОБЛЕМА СООТНОШЕНИЯ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ	338
4.1. Функциональная морфология и ее затянувшиеся «болезни роста»	338
4.2. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе	342
4.3. Уровни биологической организации и иерархия функций	359
4.4. Принцип эволюционной стабилизации функций и поведение животных	366
4.5. О принципе эволюционной стабилизации функций	379
4.6. Филогенетический перенос функций	394
СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ Н.В. КОКШАЙСКОГО	407

1. НАТУРАЛИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ, НАБЛЮДЕНИЯ И ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. Подснежная ночевка ополовничков

В условиях Средней России ополовнички (*Aegithalos caudatus* L.) обычно проводят ночь на ветвях густых елей около ствола, плотно прижавшись друг к другу. Такая картина наблюдалась во всех случаях, когда удавалось проследить место ночевки зимних стаяк этих птиц (Дубровский, 1958). Определенный интерес представляет поэтому ночевка ополовничков под снегом, наблюдавшаяся мною с 14 по 17 января 1967 г. в окрестностях Окского заповедника (Лакашинское лесничество, неподалеку от центральной усадьбы заповедника). В течение указанного периода эти птицы регулярно отмечались по вечерам возле своего подснежного убежища. Но общая продолжительность этого периода, к сожалению, осталась неизвестной, так как наблюдения были прекращены в связи с отъездом автора из заповедника.

Место ночевки этих птиц было обнаружено случайно 14 января в 17 часов (время везде декретное) в момент захода ополовничков под снег. В наступающих сумерках несколько ополовничков при моем приближении начали перелетать с тревожными отрывистыми криками по низким кустам, а из снежной щели тут же стали вылетать другие ополовнички; движения их были необычно резкими, почти судорожными. Стайка насчитывала 8 птиц (это подтверждено подсчетами и в последующие дни). Не желая тревожить птиц, я сразу же ушел, однако ополовнички в эту ночь так и не использовали свое подснежное убежище, в чем я смог убедиться, придя туда на следующее утро еще задолго до рассвета.

Располагалось место ночевки ополовничков на краю неширокой просеки в средневозрастном сосняке со значительной примесью березы и осины, с единичными дубками и различными листовыми кустарниками (рис. 1). Неподалеку были расположены небольшие лесные болотца, окруженные березняком, где днем ополовнички (видимо, та же стайка) отмечались неоднократно.

Для ночевки ополовнички использовали подснежную полость в стенке одной из старых ям, которые образовались вследствие искусственной выборки грунта. Яма эта, размерами примерно 1 на 3 м при глубине до 70 см поросла травой и мелкими кустарничками. В результате обильных снегопадов, прошедших перед тем, и последовавшего уплотнения и оседания снега, по краю ямы образовался разрыв с многочисленными норобразными углублениями, в которых были видны пучки сухой травы и участки песчаного грунта (рис. 2). Одно из таких углублений в разрыве снежного пласта, имевшее следы легкого обтаивания, использовалось ополовничками для проникновения в расположенную под слоем снега и почвы полость. Эта полость была детально осмотрена мною уже в бесснежный период (в ноябре 1967 г.). Оказалось, что это длинная (до 2 м) щель в песчаном грунте, лежащая под поверхностно-идущим вдоль края ямы прямым горизонтальным корнем сосны, обнаженным сбоку, по срезу ямы. Размеры щели по ходу корня постепенно уменьшаются; ее высота от 15 до 10 см и меньше, глубина щели в горизонтальной плоскости от 30 до 20 см и меньше. Дно щели — чистый сыпучий песок, обильно усеянный экскрементами мышевидных грызунов. Таким образом, во время использования убежища ополовничками здесь был возможен их контакт с грызунами; возможно также, что с деятельностью последних связано и образование самой щели.



Рис. 1. Общий вид места ночевки ополовничков. Расположение их подснежного убежища показано стрелкой.

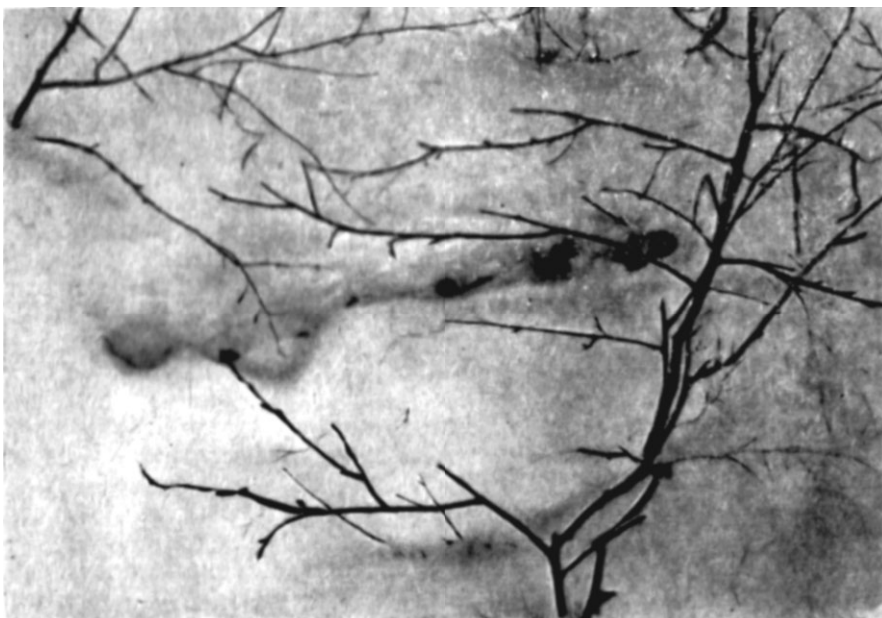


Рис. 2. Вход в ночное убежище ополовничков. Стрелкой показано отверстие, через которое птицы проникали под снег

Возле места ночевки ополовнички появлялись в разное время: 15 января уже в 16 ч 25 мин; 17 января — лишь в 16 ч 41 мин, однако уход под снег этих птиц происходил всегда около 17 ч. Это довольно поздний срок, так как другие виды, державшиеся в этом же районе (пухляк, хохлатая синица), исчезали и переставали подавать голос минут на 20 раньше. Сама процедура ухода под снег занимала несколько минут, так как ополовнички скрывались в подснежном убежище партиями (по 2–3 птицы друг за другом), с сохранением заметных интервалов между отдельными партиями.

До ухода под снег птицы оживленно перекликаются, перелетают по ближайшим кустам, садятся на снег возле входного отверстия щели, взлетают на ветви осин по краю просеки. Если стайка ополовничков появляется у места ночевки достаточно рано, удается отметить несколько пароксизмов такого возбужденного поведения, чередующихся с периодами относительного снижения активности. На присутствие человека ополовнички, находящиеся возле места своей ночевки, реагируют очень быстро тревожными криками, беспокойными перемещениями. Наблюдать за ними, не вызывая их беспокойства, удается лишь со значительно большего расстояния, чем обычно. Как можно судить уже по приведенному раньше описанию, тревожные крики тех ополовничков, которые не успели еще уйти под снег, сразу же вызывают на поверхность и всех остальных птиц. Положение резко изменяется, когда вся стайка скрывается в подснежном убежище: я многократно проходил возле места ночевки ополовничков на лыжах, приближаясь даже вплотную ко входу — никакой реакции это не вызывало. Заставить ополовничков покинуть убежище оказалось возможным лишь с помощью прута, введенного в глубь входного отверстия. Интересно, что в тех двух случаях, когда ополовнички были вынуждены оставить место своей подснежной ночевки, они улетели очень дружно и каждый раз в одном и том же направлении; очевидно, у них имелось какое-то другое, резервное место для ночлега.

До последнего времени, насколько мне известно, какие-либо сведения о ночевке ополовничков под снегом отсутствовали. Лишь совсем недавно было установлено, что в Предбайкалье ополовнички используют для зимних ночевок не только ветви деревьев и кустарников, но также, подобно некоторым синицам, и различные укрытия, в том числе подснежные (Зонов, 1967), и, в частности, пустоты, образующиеся под засыпанными снегом нижними ветвями елей и пихт (Зонов, Водопьянов, 1966). Поэтому можно было бы думать, что использование для ночевки ополовничками подснежных укрытий представляет собой поведенческую реакцию, развившуюся у предбайкальских ополовничков в связи с суровыми местными условиями. Однако описываемый здесь факт подснежной ночевки ополовничков в Средней России (Рязанская область) показывает, что указанная особенность поведения специфична для этих птиц на видовом уровне и реализуется в зависимости от конкретных условий.

По-видимому, в Средней России подснежная ночевка ополовничков не принадлежит к числу обычных явлений (с уверенностью утверждать это трудно, так как данных о зимних ночевках птиц очень мало). В описываемом случае определенную роль могла сыграть установившаяся в этот период морозная погода. Минимальные суточные температуры за период с 14 по 17 января 1967 г., по данным метеостанции Окского заповедника, были: $-31,8$, $-25,9$, $-16,9$ и $-27,9$ °С; среднесуточные температуры за те же дни составили соответственно: $-25,4$, $-19,4$, $-13,6$ и $-19,9$ °С, а максимальная температура за весь период не поднималась выше $-11,9$ °С.

Ополовнички должны, видимо, чутко реагировать на понижение температуры, так как при прочих равных условиях их мелкие размеры предопределяют повышенную величину относительной теплоотдачи (а также и относительной потребности в пище). Косвенным подтверждением этому служит то обстоятельство, что в отличие от настоящих синиц,

ночующих обычно поодиночке, ополовнички, как уже упоминалось, устраиваются на ночлег обществами и спят, тесно прижавшись друг к другу; тем самым достигается уменьшение суммарной теплоиспускающей поверхности этих птиц. При ночевке па ветвях эта особенность отмечена у ополовничков от Подмосковья (Дубровский, 1958) до Приморья (Омелько, 1964). Описанный здесь случай показывает, что и при использовании подснежных убежищ тенденция к коллективной ночевке у ополовничков может сохраняться. В этой связи уместно вспомнить и о достаточно широко известной устойчивости стаяк ополовничков вообще. В виде примеси к стайкам других видов эти птички встречаются очень редко.

Как уже указывалось, ополовнички довольно поздно уходят на ночлег, что подтверждается и детальными наблюдениями Г.Б. Зонова (1967), который отмечал также и соответственно более раннее пробуждение этих птиц. Таким образом, «рабочий день» ополовничков оказывается более длинным (а судя по наблюдениям за кочующими днем стайками) — и более напряженным, чем у соседствующих с ними синиц. Эту особенность суточного цикла ополовничков кажется возможным связать также в первую очередь с мелкими размерами этих птиц. Тип ночного убежища, которому склонен придавать в этой связи большое значение Г.Б. Зонов, видимо, имеет подчиненное значение, так как в описываемом случае условия ночевки этих синиц были оптимальными, а признаки наличия удлиненного «рабочего дня» у ополовничков все-таки сохранялись. По-видимому, в разные дни напряженность пищедобывательной деятельности ополовничков может меняться в зависимости от влияния многочисленных и далеко не всегда поддающихся точному учету факторов. Отсюда и упомянутая разновременность их появления у ночевки в отдельные дни наблюдений и соответственно разная продолжительность «свободного времяпровождения» перед уходом под снег. Важно, однако, что увеличенная длительность «рабочего дня» ополовничков, будучи зафиксирована в видовом стереотипе поведения, обеспечивает им определенный резерв времени, который в случае необходимости может быть полностью употреблен ими на восполнение энергетических ресурсов организма.

Литература

- Дубровский Ю.А. 1958. Экологические особенности стай длиннохвостых синиц // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 2. С. 305–308.
- Зонов Г.Б. 1958. О зимних ночевках синиц в Предбайкалье // Орнитология. Вып. 8. С. 351–354.
- Зонов Г.Б., Водопьянов Б.Г. 1966. Сведения о зимних ночевках некоторых птиц в Предбайкалье // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. № 1. С. 34–36.
- Омелько М.А. 1964. Зимующие птицы Приморья // Охрана природы на Дальнем Востоке. Вып. 2. С. 131–136.

1.2. О гибели молодых цапель на деревьях

Застревание среди ветвей деревьев — не такая уж редкая, но, конечно, чисто случайная причина гибели самых различных птиц. Однако у цапель, гнездящихся колониями в древесных зарослях, это явление представляет собой вполне регулярный фактор отхода значительного количества молодняка. В этом отношении цапли (а в меньшей степени, пожалуй, и бакланы) занимают среди множества древесно-гнездящихся птиц особое положение. Факты гибели молодых цапель среди древесной растительности несколько раз кратко упоминались в литературе, но специальному рассмотрению вопрос, насколько известно, не подвергался. В предлагаемом сообщении использованы наблюдения, проведенные автором в 1956, 1957 и 1961 гг. в древесных колониях цапель на всех трех участках Астраханского заповедника и в 1964 г. в Кызылагаджском заповеднике и тростниковых крепях озерной системы Сарысу в Мильской степи (Азербайджан).

В разгар гнездового периода или сразу по его окончании достаточно самого беглого осмотра смешанных колоний цапель — все равно, устроенных ли на деревьях ветлы или кустарниковой ивы в дельте Волги, или размещающихся в зарослях тамарикса в Кызылагаджском заповеднике, чтобы обнаружить многочисленные трупы, оперяющихся птенцов, висящие среди ветвей в самых причудливых позах. Гибель птенцов известна и при гнездовании цапель в тростниковых крепях, однако при гнездовании на деревьях она оказывается выше. Количественные данные и некоторые сопоставления, сообщаемые А.А. Винокуровым (1960) для серой цапли, подтверждают это. Все же приводимые в литературе сведения о «выживаемости птенцов» разных видов цапель мало пригодны для надежного суждения о влиянии типа гнездования на процент отхода молодняка, так как в большинстве случаев они без какой-либо детализации включают в себя материалы как о гибели яиц, так и собственно птенцов.

Помимо воздействия хищников и нехватки пищи, основными факторами постэмбриональной смертности в древесных колониях цапель являются падение птенцов с гнездовых деревьев и застревание их в ветвях. Падение нелетных птенцов цапель с деревьев помимо прочих последствий чревато для них угрозой голодной смерти. Все молодые цапли, которых мы находили под деревьями колоний, были, за единичными исключениями, в состоянии крайнего истощения, без следов пищи в желудках. Таким образом, родители их здесь, как правило, не кормят, да обычно для этого не представляется и никакой возможности (крайняя захламенность, вода, густой травостой). Что же касается застревания птенцов в ветвях, то оно ведет к гибели неизбежно.

Причина и падения птенцов цапель с деревьев и застревания их в ветвях, а также и некоторых случаев гибели при гнездовании в зарослях тростника одна и та же — это весьма характерная для них, хотя и по-разному выраженная у разных видов, склонность к лазанию в окрестностях своего гнезда.

В литературе имеются довольно противоречивые сведения о возрасте птенцов цапель (в днях), в котором они начинают покидать гнездо, вылезать на ближайшие ветви и совершать более далекие экскурсии (Скокова, 1954; Олейников, Данилова, 1958; Винокуров, 1959; Доброхотов, 1961; Греков, 1965). Положение осложняется еще неодинаковыми абсолютными размерами цапель разных видов и, следовательно, различной длительностью их постэмбрионального развития. По нашим наблюдениям, появление тенденции к активному лазанию у птенцов разных видов цапель совпадает в общем с периодом развертывания

кроющего оперения на верхней стороне тела и с началом интенсивного роста маховых. Особенно существенно то, что к этому времени птенцы уже не охраняются родителями, так как обе взрослые птицы начинают летать за кормом. С какого возраста птенцы остаются на гнездах одни? Создается впечатление, что здесь существует значительная, изменчивость, зависящая как от условий местности, так и данного года, но в общем (во всяком случае, у мелких видов) прекращение охраны птенцов совпадает с началом их передвижений по окрестностям гнезда. Кормление же по-прежнему происходит в гнезде.

Размеры гибели птенцов цапель на деревьях стоят в прямой зависимости от совершенства и интенсивности их лазания. В этом отношении между отдельными видами существуют весьма значительные различия. Известное влияние оказывают также и особенности «архитектуры» древесной растительности. Наиболее активно и при этом наиболее проворно лазают молодые желтые цапли и кваквы. Они легко перемещаются по тонким свисающим ветвям и в то же время способны лазать по довольно толстым и лишенным сучков вертикальным стволам (до 8 см в диаметре, по наблюдениям автора над птенцами желтой цапли). Как и у большинства других видов цапель, лазание совершенно не обязательно вызывается лишь приближением опасности. Некоторое ускорение развития дистального отдела задней конечности (очень хорошо выражено у желтой цапли), безусловно, способствует совершенству лазания. Все же молодые желтые цапли иногда падают с деревьев и, если не имеют возможности взобраться назад, погибают. Еще чаще падения с деревьев наблюдаются у молодых квакв. Обычно они легко влезают обратно по свисающим вниз ветвям, полезной оказывается иногда и их способность к плаванию. Но в тех случаях, когда гнезда располагаются на более крупных и толстоствольных деревьях, упавшие птенцы обречены на гибель, как это наблюдалось нами в некоторых колониях Астраханского заповедника; аналогичная картина и в других местах, например, в Северной Италии (Warncke, 1960). Застревают и гибнут среди ветвей птенцы желтой цапли и кваквы редко. Наибольшую опасность представляют узкие развилки тонких вертикальных стволов и разного рода расщепы, в которых застревают лапы птенцов. Это, в частности, наблюдалось у квакв, лазающих по кустам тамарикса.

У малой белой цапли птенцы лазают менее охотно, чем у двух предыдущих видов, проявляя при этом хотя и меньшую, но все же неожиданную для птицы такого сложения ловкость. Отчасти это, видимо, связано с тем, что ноги у оперяющихся малых белых цапель относительно короче, чем у взрослых. И у этого вида отмечались падения птенцов и аналогично квакве — гибель от застревания лап в расщелинах и развилках стволов (рис. 1). Близкая в общем картина характерна для египетской цапли. Напротив, у большой белой цапли даже сильно подросшие птенцы неохотно покидают свои обычно низко расположенные гнезда, они выходят лишь на горизонтальные ветви и практически не лазают. Гибель от застревания в ветвях у них, по-видимому, минимальна (нами не отмечалась).

Наиболее значительна гибель вследствие застревания в ветвях и развилках стволов у молодых серых цапель, особенно в условиях древесных колоний Астраханского заповедника, где она по своему размаху не так уж сильно уступает гибели в результате падения с



Рис. 1. Лапа погибшей молодой малой белой цапли, застрявшая в развилке ствола тамарикса; Кызылагачский заповедник, июнь 1964 г.

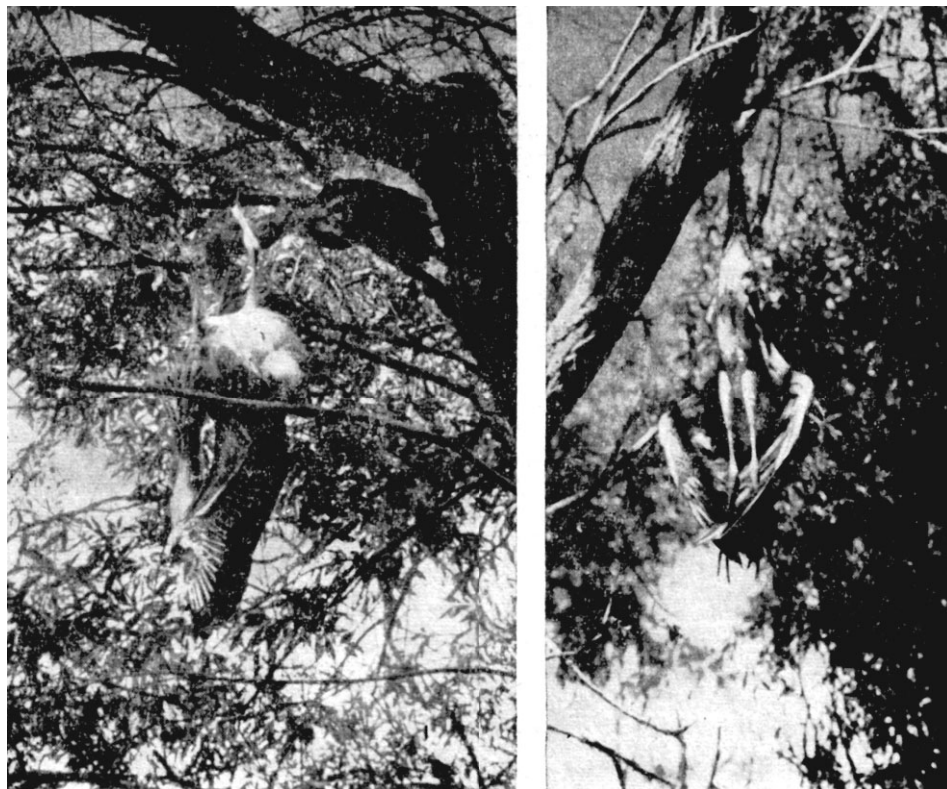


Рис. 2. Трупы молодых серых цапель, застрявших на деревьях; Астраханский заповедник, июнь 1957 г.

деревьев. Оперяющиеся серые цапли лазают весьма активно, их лапы отличаются значительной цепкостью (ряд особей, у которых, например, застряло крыло, иногда так и погибает, не отпуская схваченной лапами ветки), но на тонких сухих ветвях или вертикальных стволах с узкими развилками птенцы серой цапли оказываются не достаточно ловкими. Чаще всего застревают одно или оба крыла, корпус, иногда шея (рис. 2). Гибель в результате заклинивания шеи в вертикальной развилке описана и для взрослой серой цапли в условиях Средней России (Киселев, Приклонский, 1971). Но этот случай, как отмечают и авторы, относится уже к числу необычных явлений.

В свете изложенного, естественно, возникает вопрос о причинах, вызывающих лазание молодых цапель. Эти причины должны быть, видимо, достаточно основательными, поскольку лазание, как было показано, «оплачивается» гибелью некоторого количества молодняка. Полной ясности в этом вопросе пока нет. Можно было бы предположить; что оставление гнезда и лазание птенцов цапель по деревьям — это защитная реакция, свойственная большинству наземно- или низко гнездящихся птиц, приобретенная при гнездовании цапель в тростниках и сохраняющаяся у них при устройстве гнезд на деревьях. Но даже оставляя в стороне вопрос о том, во всех ли ситуациях и для всех ли видов цапель при гнездовании в тростниках целесообразна эта повадка, нельзя не заметить явных противоречий указанной концепции. Так, для кваквы, в тростниках гнездящейся, по-видимому, редко, характерна высокая степень подвижности молодых, а для большой белой цапли, охотно гнездящейся в тростниках, характерно как раз обратное.

Траговку лазания как защиту от опасности (хищников) безотносительно к условиям гнездования нельзя, видимо, полностью сбрасывать со счета. Действительно, подросшие птенцы разных видов цапель с, той или иной степенью активности разбегаются по ветвям, например, при появлении человека в колонии. В то же время наиболее подвержены нападениям хищников (главным образом ворон) как раз птенцы младших возрастов, еще не способные к лазанию.

Существенную (хотя, возможно, и не исключительную) роль в объяснении высокой подвижности птенцов цапель, как нам кажется, может играть еще один фактор — активное разыскивание молодыми цаплями оптимальных микроклиматических условий (своего рода поведенческая терморегуляция). Даже на деревьях с хорошо сформированной и густой кроной гнезда цапель обычно бывают значительно экспонированы; птенцы в довольно раннем возрасте надолго оставляются родителями, занятыми добыванием корма; наиболее многочисленные и богатые по видовому составу колонии цапель встречаются в районах с интенсивной инсоляцией. Все эти обстоятельства чреваты опасностью перегрева птенцов на солнце. Поэтому можно думать, что лазанье молодых цапель связано в значительной мере с поисками затененных и обдуваемых мест в колонии. Отсюда можно понять и смысл относительно невысокой подвижности птенцов большой белой цапли — крупные птицы белой окраски при прочих равных условиях не столь нуждаются в поисках затененных мест, как менее крупные или темноокрашенные. Сходное наблюдается и у ибисов: птенцы каравайки лазают довольно интенсивно (чему способствует и строение их лапы), тогда как птенцы колпицы обычно стоят в гнезде или в лучшем случае совершают лишь незначительные перемещения по ближайшим к гнезду горизонтальным ветвям.

Литература

- Винокуров А.А. 1959. Рыжая цапля в юго-восточном Приазовье // Орнитология. Вып. 2. М.: Изд-во МГУ.
- Винокуров А.А. 1960. Материалы по биологии некоторых голенастых птиц Приазовских лиманов // Охрана природы и Озеленение. Вып. 4. (Птицы водоемов). М.
- Греков В.С. 1965. Колонии голенастых и веслоногих птиц в Кызыл-Агачском заповеднике // Орнитология. Вып. 7. М.: Изд-во МГУ.
- Доброхотов Б.П. 1961. К экологии желтой цапли (*Ardeolla ralloides* Scop.) в дельте Волги // Труды Астраханского гос. заповедника. Вып. 5.
- Киселев Ю.Н., Приклонский С.Г. 1971. Случаи гибели птиц в естественных «ловушках» // Труды Окского гос. заповедника (Работы Центр. орнитологич. станции, 3). Вып. 8.
- Олейников Н.С., Данилова Г.М. 1958. Материалы по биологии рыжей цапли // Уч. зап. Ростовск.-н/Д. гос. ун-та. Т. 38.
- Скокова Н.Н. 1954. Очерк экологии серой цапли в районе Рыбинского водохранилища // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина. Т. 28.
- Warncke K. 1960. Die norditalienischen Reiherkolonien // Vogelwelt. Bd. 81. Hf. 5.

1.3. Методы визуализации добычи у птиц

Пищедобывательная деятельность птиц: поиски, обнаружение, схватывание добычи — сложный процесс, в котором взаимодействуют различные рецепторы и морфологические структуры, относящиеся к разным системам органов. Это взаимодействие обеспечивается посредством разнообразных поведенческих реакций: от стереотипных, наследственных, до индивидуальных, приобретенных в результате научения.

У многих птиц — пожалуй, у большинства видов — зрение играет ведущую роль при добывании пищи, и успешность кормежки, таким образом, в значительной степени зависит от того, насколько благоприятными будут условия зрительного восприятия потенциальных пищевых объектов. Далеко не всегда эти условия оказываются оптимальными, в частности, для птиц, питающихся животными кормами. Достаточно вспомнить хотя бы об использовании всякого рода укрытий, защитном поведении, покровительственной окраске различных организмов, служащих пищей для птиц. Но при более детальном исследовании пищедобывательной деятельности птиц у них удастся отметить наличие специальных, чрезвычайно разнообразных и нередко очень сложных форм поведения, направленных на преодоление перечисленных трудностей. Одни из этих особенностей поведения как бы усиливают или дополняют функцию зрительных органов, а именно: делают скрытую от глаз добычу доступной зрительному восприятию, другие — в конечном счете ставят птицу в такую ситуацию, когда условия зрительного обнаружения добычи оказываются наиболее благоприятными.

По характеру воздействия на пищевые объекты подобные особенности поведения (они анализировались на примере цапель) могут быть названы приемами, или методами, визуализации добычи (Кокшайский, 1965). Разнообразные методы визуализации добычи свойственны, разумеется, не одним лишь цаплям. Они широко распространены среди представителей многих отрядов птиц (причем не только питающихся животными кормами) и заслуживают хотя бы краткого рассмотрения, что и делается дальше, конечно, без малейшей претензии на исчерпывающую полноту обзора вопроса, а скорее в порядке его постановки. Поскольку подробное описание пищедобывательного поведения цапель и общепищевая оценка различных его особенностей были опубликованы (Кокшайский, 1966), данные, касающиеся этих птиц, приводятся здесь лишь в конспективной форме.

Простейшие формы визуализации добычи

Простое разыскивание добычи с помощью зрения, не связанное с использованием каких-либо благоприятных ситуаций и не сопровождающееся никакими дополнительными действиями со стороны птицы, встречается совсем не так часто, как можно было бы думать.

Разгребание лесной подстилки и опавшей листвы скребущими движениями ног, как у куриных (что характерно и для многих других птиц), удаление кусков коры на сухих деревьях, переворачивание мелких камней, ворошение куч растительного мусора и прочие действия, ведущие к обнаружению возможных пищевых объектов, в сущности должны быть отнесены к простейшим формам визуализации добычи. Очень часто визуализация заключается в выпугивании скрывающейся или плохо заметной добычи, в приведении ее в подвижное и, следовательно, заметное для глаз состояние. Наконец, в ряде случаев птица

сама не затрачивает никаких усилий на визуализацию добычи, используя для этой цели активность других животных, некоторые природные явления или различные аспекты хозяйственной деятельности человека.

Одной из наиболее простых форм активной визуализации добычи является высокая, на первый взгляд даже излишняя подвижность птицы на местах кормежки. Так, периоды усиленной беготни некоторых куликов (большой улит, черныш) на мелководье, чередующиеся с периодами спокойного добывания пищи, могут служить в первую очередь средством для приведения в подвижное состояние мелких водных беспозвоночных, находящихся в покое на дне; с еще большей определенностью такой вывод можно распространить на функциональное значение своеобразных движений кормящихся на мелководье куликов-плавунчиков (Simmons, 1961a). Очень высокая общая подвижность на местах кормежки довольно часто наблюдается у малой белой цапли.

По-видимому, исходные причины беготни на кормовых местах непосредственно к визуализации первоначально отношения не имели, будучи скорее связанными с преследованием подвижной добычи. Но постепенно оно могло приобрести и функцию выпугивания скрытых от глаз кормовых объектов. Повышенная двигательная активность птицы во время кормежки предусматривает использование не только задних конечностей, но также крыльев и хвоста (хотя бы для сохранения равновесия при резких поворотах и остановках). В некоторых случаях это могло служить основой для выработки более специализированных методов активной визуализации добычи.

Выпугивание добычи движениями ног, крыльев и хвоста

Использование ног для выпугивания или по крайней мере экспозиции скрытых кормовых объектов известно для многих птиц. Очень много литературы имеется по куликам. Одно из первых описаний характерных движений ног у малого зуйка и чибиса относится к началу XX в. (Heinroth, 1916), причем здесь дается и достаточно рациональное с современной точки зрения объяснение функционального смысла этой повадки — стимуляция движения добычи. В дальнейшем было опубликовано большое число наблюдений над особенностями движений ног во время кормежки у куликов разных видов (Simmons, 1961a, б). Все эти наблюдения подтверждают высказанное О. Хайнротом объяснение, однако не всегда бывает ясно, с каким типом рецепции связано обнаружение движения потревоженной добычи.

Вибрирующие движения лап, характерные, например, для зуйков, могут способствовать зрительному восприятию добычи в тех случаях, когда она скрывается в верхних слоях мягкого грунта (Панов, 1964) и, следовательно, ее движения могут быть обнаружены с помощью зрения вследствие вызываемых добычей легких деформаций поверхности субстрата.

При «топотании» (т.е. быстром попеременном поднимании и опускании ног), осуществляемом на небольших изолированных участках мелководий, как показывают, например, наблюдения над *Ereunetes pusillus*, речь идет уже явно о визуализации добычи, так как в такой ситуации птица не прибегает к зондированию, а просто склевывает ставшие заметными кормовые объекты (Meуеггеекs, 1959). В других случаях можно думать скорее о сочетании движений ног с осязательной (в широком смысле) рецепцией.

Очень характерны движения типа «топотания» для чаек, в гораздо меньшей степени — для крачек, причем для озерной чайки была определенно установлена врожденность этой поведенческой реакции (Rothschild, 1962). Существуют различные мнения о характере воздействия «топотания» на потенциальную добычу чаек. Одни авторы (Sparks, 1961) склон-

ны приписывать основное значение стимуляции движения добычи, другие (Swennen, Vaan, 1959) — нарушению поверхностного слоя грунта и обнаружению таким способом скрывающихся в нем кормовых объектов.

Анализ имеющихся наблюдений показывает (Tinbergen, 1962), что при «топотании» на мелководьях (*Larus argentatus*, *L. canus* и особенно *L. ridibundus*) основное значение имеет взбаламучивание воды и ила, ведущее к подъему на поверхность кормовых объектов (не обязательно даже животного происхождения), лежавших до того на дне. На червей литоральной зоны подобная активность птицы может влиять лишь отрицательно: они скрываются в более глубокие слои грунта. Однако в отношении некоторых групп дождевых червей эффект «топотания» может быть прямо противоположным. Имитируя сотрясения почвы, производимые движущимся в земле кротом, *L. argentatus* и *L. canus*, кормящиеся на лугах, с помощью «топотания» вызывают червей на поверхность и поедают (по другой версии, «топотание» этих чаек имитирует сотрясения почвы, производимые падающим дождем, что также должно вызывать червей на поверхность).

Сходные движения ног во время кормежки отмечались в ряде случаев также у гусеобразных (лебеди, гуси, в частности горный гусь, пеганка, кряква) и у обыкновенного фламинго (Tinbergen, 1962). Основная функция этих действий та же, что и в описанных выше примерах, — поднять со дна, из ила и сделать доступными различные скрытые кормовые объекты.

Специализированные движения ног, ведущие к выпугиванию затаившейся на дне или среди водной растительности добычи, достаточно широко распространены среди голенастых. В наиболее типичном случае нога несколько выносится вперед и скрытая под поверхностью воды лапа совершает вибрирующие движения над дном (иногда производится скребущие движения). Различные варианты движений такого рода свойственны многим видам цапель. Известны они и для одного из аистов Нового Света — *Mycteria americana* (Rand, 1956).

Как будто бы сходные движения ног (по-видимому, также служащие для визуализации скрывающейся в траве неподвижной добычи) отмечены и среди воробьиных птиц, а именно у одного из американских дроздов, *Hylocichla guttata* (Brackbill, 1960).

Довольно широко распространено среди птиц выпугивание добычи (мелкая рыба, насекомые) с помощью крыльев. У цапель для этой цели служат как быстрое перемещение по кормовому участку с раскрытыми крыльями, так и неожиданное взмахивание («мерцание») ими. Особенно характерно использование выпугивающих движений крыльев для воробьиных. Оно отмечено при охоте за насекомыми, например, у обыкновенного скворца (Hailman, 1959), широко распространившегося в Северной Америке.

«Мерцание» крыльями — весьма распространенная повадка американских пересмешников (Mimidae). Поскольку резкое и неожиданное раскрытие и складывание крыльев у этих птиц наблюдается не только во время кормежки, но и при агрессивном поведении, в частности во время территориальных «диспутов», значение этой повадки при добывании пищи долгое время подвергалось сомнению и вызвало появление литературы дискуссионного характера. В настоящее время получены дополнительные доказательства того, что «мерцание» крыльями (в частности, у обыкновенного пересмешника) используется для выпугивания скрывающихся в траве насекомых. Так, было показано, что пересмешники применяют крылья во время кормежки только в случае присутствия такой добычи, выпугивание которой этим способом может быть эффективным (Hailman, 1960).

Возможно, что отрывистое взмахивание крыльями у стенолазов (*Tichodroma muraria*), кормящихся на скальных стенках, служит не для поддержания зрительной связи между особями (Kipp, 1961), а представляет собой также средство визуализации добычи.

Специализированные движения крыльев и хвоста — согласованные и выполняемые совершенно стереотипно — свойственны тропическим «веерохвостым» мухоловкам: *Elminia* в Африке, *Rhipidura* в Азии. Сущность этих движений как способа выпугивания скрывающихся среди листвы насекомых была убедительно показана в специальном исследовании, выполненном на *Elminia longicauda* (Hubbard, Hubbard, 1970).

Всякий раз, садясь на ветку, птица резко приоткрывает крылья, распускает хвост и в такой позе быстро поворачивается из стороны в сторону. Вспугнутые при этом насекомые тут же схватываются или преследуются в коротком полете.

Для индийских мухоловок из рода *Rhipidura* аналогичное поведение столь характерно, что оно приводится (правда, без обсуждения его функциональной роли) в качестве диагностического признака, облегчающего полевое определение этих птиц (Ali, 1968). Сходные в общем движения крыльев и хвоста известны и для некоторых американских Parulidae, но их роль в добывании пищи не исследовалась.

Внутривидовые и межвидовые объединения для визуализации добычи

Коллективная охота, в которой участвует от двух до нескольких сотен особей одного вида, распространена среди птиц достаточно широко. В некоторых из таких охотничьих объединений нередко наблюдаются очень сложные действия, связанные к тому же с далеко идущим «разделением труда». В объединениях, возникающих преимущественно ради визуализации добычи, поведение каждой отдельной птицы, как правило, не отличается особенной сложностью, однако и здесь можно отметить определенную организованность.

В простейших случаях, например при кормежке стаи скворцов на покосе, структура объединения достаточно «рыхлая», птицы выдерживают общее направление перемещения по участку, но расстояния между ними могут меняться в довольно широких пределах. В объединениях с более строгой организацией, когда птицы передвигаются, выстроившись в определенную формацию (обычно в виде прямой линии) и сохраняя неизменный интервал между собой во время движения, преимущества коллективной визуализации добычи становятся более наглядными. Прежде всего, вследствие движения компактной массы птиц, визуализация делается более эффективной, требуя для своего осуществления меньше усилий со стороны каждой отдельной особи. Одновременно упорядочивается обследование территории и дополнительно повышается успешность охоты каждого члена объединения, так как добыча, ускользнувшая от одной птицы, обычно схватывается соседней с нею.

Такие более упорядоченные объединения характерны для многих птиц. Они наблюдались, например, у белых аистов в Белоруссии (Кокшайский, 1966), известны для некоторых куликов (в частности, для американской шилоклювки), цапель, различных воробьиных (Rand, 1954). Еще более сложная организация охотящейся стаи, характерная для египетских цапель (а из водных птиц — для ряда представителей веслоногих), предусматривает определенный и довольно сложный порядок перемещения ее членов: задние птицы перелетают и опускаются впереди передних, затем перед ними опускается следующая партия и т.д. Таким образом, вся стая движется как бы по принципу игры в чехарду. Посадка взлетевших птиц служит эффективным средством выпугивания из травы скрывающихся в ней прямокрылых. Интересно, что возникают такие объединения у египетских цапель лишь при наличии многих особей.

Во всех описанных случаях именно преимущества упорядоченного воздействия на добычу вызывают объединение птиц в охотничьи (или кормежные) стаи с большей или меньшей сложностью структуры организации. Иногда наличие подходящей добычи ведет

к образованию упорядоченных объединений на кормежке и у таких птиц, которым это, казалось бы, совершенно не свойственно. Так, по наблюдениям А.В. Попова (1955), отдельные выводки кекликов в горах Таджикистана объединялись во время кормежки ради коллективного «прочесывания» склонов, где они в больших количествах добывали саранчовых. Если положительное значение внутривидовых объединений с точки зрения вопроса о визуализации добычи заключается главным образом в том, чтобы возможно выгоднее распределить энергию, затрачиваемую на активную визуализацию, между объединившимися особями, то при межвидовых объединениях для визуализации добычи используется активность других животных, и в идеальном случае никакой энергии на визуализацию птицы сами уже не затрачивают. Это положение реализуется на практике обычно тем полнее, чем сильнее выражены экологические различия сочленов межвидовых ассоциаций.

Нет никакой возможности перечислить в кратком сообщении все уже известные в настоящее время случаи образования птицами межвидовых объединений для визуализации добычи. Поэтому ограничимся лишь несколькими характерными примерами.

Наиболее известным, пожалуй, примером объединений, состоящих из птиц нескольких различных видов, в нашей фауне могут служить так называемые смешанные синичьи стайки. Синицы образуют ядро таких объединений, к которому, особенно в конце лета, присоединяются и многие другие виды, например пеночки, мухоловки. Как показывают специальные наблюдения (Герке, 1932), именно эти присоединившиеся виды извлекают наибольшие выгоды в плане визуализации добычи от своего пребывания в составе стаи.

Неравномерное распределение птиц по территории, их объединение в многовидовые смешанные стаи особенно характерно для тропических лесов (Ali, 1968), где это явление наблюдается преимущественно в сухой сезон (совпадающий у большинства воробьиных со внегнездовым периодом), когда численность лесных насекомых резко падает. О видовом и численном составе таких смешанных стай лесных тропических птиц разных частей света существует сравнительно большая литература (Rand, 1954), однако их экологическое значение долгое время оставалось неясным и вызывало разногласия. Лишь в последнее время появились детальные исследования, заставляющие признать, что одним из сильнейших стимулов, ведущих к образованию смешанных стай, являются выгоды, связанные с визуализацией добычи (Brosset, 1969).

Часто важную роль в образовании смешанных стай играет деятельность одного «лидирующего вида», активность которого создает для других, сопровождающих его видов нечто вроде новой экологической ниши, в иных ситуациях для них недоступной. В лесах Мадагаскара, например, к *Falcula pileata* (сем. Vangidae), кормящейся обитающими в древесине личинками насекомых и часто отдирающей куски сухой древесной коры, в засушливый сезон присоединяется до десятка видов воробьиных, принадлежащих к различным семействам (Petter, 1969),

Между разными видами птиц отмечаются и более кратковременные, иногда локальные или даже имеющие случайный характер объединения. Наблюдалось, например, что в ветреную погоду касатки ловили насекомых, скрывавшихся от ветра в траве и вспугиваемых кормящейся на земле стаяй скворцов (Whitelegg, 1961). Скворцы на Фарерских островах использовали для обнаружения пищевых объектов деятельность кормившихся на побережье камнешарок, роющихся среди прибрежного мусора (Williamson, 1947). В Казахстане пеганки подбирали пищевые объекты с поверхности воды, взмученной характерными движениями ног кормящихся фламинго (Слудский, 1960).

Весьма значительно число видов птиц, объединяющихся с домашним скотом. Смысл этих объединений заключается в том, что при пастьбе или других перемещениях скота из

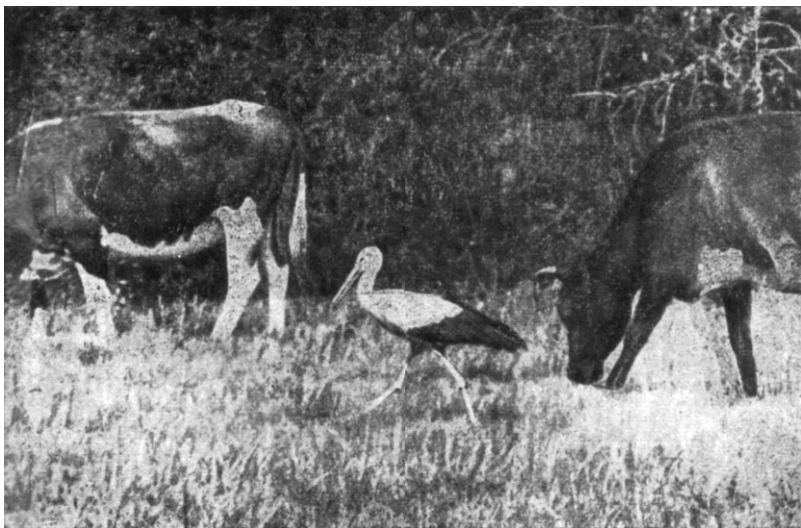


Рис. 1. Белый аист, сопровождающий стадо коров (Беловежская пуца).

травы и с поверхности почвы вспугиваются различные мелкие животные, которых и ловят сопровождающие стада птицы. В Белоруссии белые аисты значительную часть своего времени проводят среди пасущихся по пойменным лугам небольших речек коровьих стад (рис. 1). Движущийся скот в такой ситуации (особенно при переходах с места на место) вспугивает мелких лягушек, которых и ловят аисты, суетливо бегая среди идущих коров. В зависимости от биотопа среди выпугиваемых животных могут преобладать и насекомые. В Средней Азии стада скота для визуализации добычи (насекомых) часто использует обыкновенная майна (Юдин, 1940).

В Азербайджане в ассоциациях со скотом ради визуализации добычи может участвовать до 17 видов птиц, в том числе белый аист, египетская цапля, черный коршун, обыкновенный и розовый скворцы, ворона (Кокшайский, Мустафаев, 1968). Набор видов птиц, держащихся возле скота, значительно расширяется в тропических странах. Так, в начале сухого сезона (ноябрь) в Индии возле пасущихся буйволов, в дополнение к египетским цаплям, держащимся вместе с ними и в Азербайджане, мы регулярно отмечаем черных дронго (*Dicrurus adsimilis*). Дронго ловили в воздухе насекомых, вспугиваемых движением животных, и использовали в качестве присад либо ветви ближайших деревьев, либо спины и головы самих буйволов (рис. 2). Наблюдать, чтобы дронго склевывали насекомых на теле буйволов, на что имеются указания (Наумов, Яблоков, 1968), нам не приходилось.

В тропиках ради ловли выпугиваемой добычи птицы сопровождают и многих диких млекопитающих. Те же египетские цапли в Африке регулярно держатся возле слонов. Крупных млекопитающих африканских саванн регулярно сопровождают питающиеся прямокрылыми пурпурными щурки (Fry, 1969). Интересно, что эта повадка характерна только для *Merops nubicus*, но не для *M. nubicoides* (указанный автор рассматривает обе формы в качестве подвидов). Образование очень устойчивых ассоциаций с кормящимися или движущимися по лесу стаями обезьян известно для большого числа видов птиц (Stott, 1947; Brosset, 1969).

К несколько неожиданным объединениям принадлежат ассоциации птиц с хищными рыбами (они описаны, например, для ряда видов цапель). Основную роль здесь играет не столько визуализация, сколько то, что в результате охотничьей активности водного хищни-



Рис. 2. Египетская цапля и черный дронго на домашнем буйволе (Бхаратпур, Индия).

ка добыча становится доступной для птиц. Замечательны также ассоциации птиц (в них может участвовать более 20 видов) с колоннами странствующих муравьев тропических лесов Африки и Америки. У некоторых из таких птиц, в частности, у наиболее подробно изученного американского *Gymnopathys bicolor* (сем. Formicariidae), приспособление к сопровождению колонн странствующих муравьев зашло так далеко, что наложило глубокий отпечаток на ряд экологических и даже морфологических особенностей вида (Willis, 1967).

Использование ситуаций, способствующих визуализации добычи

Существенное значение в пищедобывательной деятельности птиц имеет отыскание и использование ситуаций, облегчающих зрительное восприятие кормовых объектов. Правда, не всегда бывает легко решить, в каком случае основное значение имеет то, что добыча делается заметной, а в каком — вообще доступной.

Различные стороны хозяйственной деятельности человека часто бывают благоприятны для птиц (Мустафаев, 1967). Разнообразные транспортные средства, и особенно движущиеся сельскохозяйственные машины, выпугивают животных, которые могут быть пойманы держащимися поблизости птицами. Общеизвестно следование птиц разных видов за плугом во время пахоты, обычно присутствуют некоторые виды птиц и при сенокосении. Пуск воды в системы орошения в засушливых районах способствует выпугиванию различных животных, на которых охотятся концентрирующиеся в таких местах птицы.

Степные пожары (например, в Африке) привлекают большое количество различных птиц, в том числе и обе формы пурпурных щурок (Fry, 1969), кормящихся спасающимися от огня животными. В Индии обычным посетителем лесных и травяных пожаров является черный дронго (Ali, 1968).

Иногда дикие животные создают для птиц ситуации, значительно облегчающие добывание пищи. Так, по наблюдениям Л.М. Шульпина, большая горлица использует порой

кабана, собирая корм на освобожденных им от дерна участках (Ковшарь, 1966). В снежные зимы тундрьяная куропатка кормится на местах, расчищенных от снега пасущимися северными оленями (Семенов-Тянь-Шанский, 1960). На Урале рогатые жаворонки и пуночки иногда кормятся в степи вместе с копытящими снег лошадьми (Кириков, 1953).

Важную роль в обнаружении птицами удобных для кормежки мест или скоплений пищи играет «наведение на добычу» (Кокшайский, 1966). Оно осуществляется благодаря постоянному наблюдению за поведением особей своего вида или других видов, широко распространено среди птиц и может рассматриваться в качестве своеобразного элемента визуализации добычи.

Некоторые общебиологические соображения

Исследование поведенческих аспектов пищедобывательной деятельности птиц, в том числе и методов визуализации добычи, представляет широкий общебиологический интерес. Использование различных способов визуализации добычи значительно расширяет кормовые возможности отдельных видов птиц за счет добывания ими таких объектов, которые иначе оставались бы недоступными. Поэтому учет роли поведенческих механизмов питания позволяет глубже и полнее понять характер существующих в биоценозах трофических связей, объясняет причины некоторых неожиданных изменений спектра питания ряда видов и уточняет представления о внутри- и межвидовых отношениях у птиц.

Большой интерес представляет вопрос о происхождении и эволюции связанных с визуализацией добычи особенностей поведения. Некоторые специализированные движения, применяемые при визуализации добычи, наблюдаются и в других ситуациях, например фигурируют в ритуалах территориального или брачного поведения. Однако выяснить первоначальную природу и проследить эволюционные изменения таких движений, как показыва-ет приводившийся выше пример американских переселенников, бывает весьма трудно.

В ряде случаев эффективность поведенческих актов усиливается благодаря соответствующим морфологическим особенностям (яркая окраска лапы, усиливающая ее пугающее действие у малой белой цапли; размеры и форма хвоста у «веерохвостых» мухоловок; своеобразные изменения в строении ног, — в частности, элементы синдактилии — у *Gymnophithys bicolor*; позволяющие птице использовать вертикальные присады, которые только и дают возможность находиться в выгодной позиции по отношению к колонне странствующих муравьев). Замечательно, однако, что зачастую в осуществление достаточно специфичных движений те или другие органы вовлекаются без какой-либо морфологической перестройки; следовательно, используются их потенциальные, в обычных условиях не находящие себе применения возможности.

Более того, координируя взаимодействие весьма далеких друг от друга органов и систем, поведение расширяет предоставляемые анатомическим строением функциональные возможности, как бы усиливая, дополняя и продлевая функции соответствующих систем рецепции или органов захвата пищи. И наконец, поведение, во всяком случае у высших животных, дает, видимо, самый первый толчок в начальных эволюционных преобразованиях органов и их систем.

Литература

- Герке А.А. 1932. К биоценологии синичьих стай // Зоол. журн. Т. 11. Вып. 3—4.
Кириков С.В. 1953. В лесах и степях Южного Урала. Путевые записки зоогеографа. М.: Географгиз.

- Ковшарь А.Ф. 1966. Птицы Таласского Алатау // Тр. запов. Казахстана. Т. 1 Тр. гос. запов. Аксу-Джабаглы. Вып. 3.
- Кокшайский Н.В. 1965. Роль поведения в формировании особенностей питания цапель // Рыбодные птицы и их значение в рыбном хозяйстве. М.: Наука.
- Кокшайский Н.В. 1966. Морфология и поведение (на примере пищедобывательной активности цапель) // Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука.
- Кокшайский Н.В., Мустафаев Г.Т. 1967 (1968). Об ассоциациях птиц с домашними животными в Азербайджане // Уч. зап. Азерб. гос. ун-та. Сер. биол. наук. № 4.
- Мустафаев Г.Т. 1967. О роли хозяйственной деятельности человека в создании обилия пищи для птиц // Уч. зап. Азерб. гос. ун-та. Сер. биол. наук. № 2.
- Наумов Д.В., Яблоков А.В. 1968. 20 000 километров по Индии. М.: Наука.
- Панов Е.Н. 1964. О способах питания некоторых видов куликов // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 1.
- Попов А.В. 1955. Хозяйственное значение некоторых видов птиц Таджикистана и опыт их привлечения на лесопосадки // Тр. АН ТаджССР. Т. 33.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. 1959 (1960). Экология тетеревиных птиц // Тр. Лапландского гос. запов. Вып. 5.
- Слудский А.А. 1960. Фламинго в СССР и задачи его охраны // Охрана природы и озеленение. Вып. 4 (Птицы водоемов).
- Юдин Н.М. 1940. Майна, или афганский скворец — *Acridotheres tristis* L. Его биология и распространение в Средней Азии (из материалов Ташкентского зоологического сада) // Тр. Узбекистанск. зоол. сада. Т. 2.
- Ali S. 1968. The book of Indian birds, 8th ed. Bombay.
- Brackbill H. 1960. Foot-quivering by foraging Hermit Thrushes // Auk. Vol. 77. No. 4.
- Brosset A. 1969. La vie sociale des Oiseaux dans une forêt équatoriale du Gabon // Biol. Gabonica. Vol. 5. No. 1.
- Fry C.H. 1969. The evolution and systematics of bee-eaters (Meropidae) // Ibis. Vol. III, No. 4.
- Hailman J.P. 1959. «Wing-twitching» and insect capture by the Starling // Auk. Vol. 76. No. 2.
- Hailman J.P. 1960. Insects available for a mockingbird wing-flashing in February // Condor. Vol. 62. No. 5.
- Heinroth O. 1916. Bericht über die Jahresversammlung der Deutschen Ornithologischen Gesellschaft in (Berlin am 17 und 18. Oktober 1915 // J. Ornithol. Bd. 64. No. 1.
- Hubbard J.P., Hubbard C.L. 1970. Foraging behavior in the Blue Flycatcher // Auk. Vol. 87. No. 1.
- Kipp F.A. 1961. Zur Flugbiologie von Mauerläufer und Wiedehopf unter Hinweis auf einige weitere Vogelarten // J. Ornithol. Bd. 102. No. 3.
- Meyerriecks A.J. 1959. «Foot-paddling» feeding behavior in a Semi-palmated Sandpiper // Wilson Bull. Vol. 71. No. 3.
- Petter J.-J. 1969. Notes sur les associations d'Oiseaux propres a la forêt malgache // Biol. Gabonica. Vol. 5. No. 1.
- Rand A.L. 1954. Social feeding behavior of birds // Fieldiana: Zoology. Vol. 36. No. 1.
- Rand A.L. 1956. Foot-stirring as a feeding habit of Wood Ibis and other birds // Amer. Midland Natur.. Vol. 55. No. 1.
- Rothschild M. 1962. Development of paddling and other movements in young Black-headed Gulls // Brit. Birds. Vol. 55. No. 3.
- Simmons K.E.L. 1961a. Foot-movements in plovers and other birds // Brit. Birds. Vol. 54. No. 1.
- Simmons K.E.L. 1961b. Further observations on foot-movements in plovers and other birds // Brit. Birds. Vol. 54. No. 11–12.
- Sparks J.H. 1961. The relationship between foot-movements and feeding in shore birds // Brit. Birds. Vol. 54. No. 9.
- Stott K., Jr. 1947. Fairy Bluebird — Long-tailed Macaque association on Mindanao // Auk. Vol. 64. No. 1.
- Swennen C., Baan G. van der. 1959. Tracking birds on tidal flats and beaches // Brit. Birds. Vol. 52. No. 1.
- Tinbergen N. 1962. Foot-paddling in gulls // Brit. Birds. Vol. 55. No. 3.
- Whitelegg J.R. 1961. Swallows associating with Starlings to feed // Brit. Birds. Vol. 54. No. 11–12.
- Williamson K. 1947. Field-notes on the Faeroe Starling // Ibis. Vol. 89. No. 3.
- Willis E.O. 1967. The behavior of bicolored antbirds // Univers. California Publ. in Zool. Vol. 79.

1.4. Морфология и поведение (на примере пищедобывательной активности цапель)

Введение

Вопрос о соотношениях формы и функции в живых системах приобрел в последнее время в дополнение к обычному общебиологическому интересу новое очень важное и в сущности уже прикладное значение. В связи с расширяющимся распространением идей бионики, вместо традиционной констатации соответствия между формой и функцией, нередко составлявшей прежде сущность морфо-экологических исследований, сейчас все чаще ставится задача о необходимости изучения и расшифровки механизмов самых различных функций биологических объектов, о моделировании этих функциональных механизмов и в конечном счете об их практическом использовании. Короче говоря, речь идет о всестороннем выяснении принципов действия различных органов и их систем. Задача была бы сравнительно легка, если бы между формой и функцией существовало абсолютное соответствие. Однако в действительности дело обстоит далеко не так просто: между строением органов и их деятельностью стоят еще регулирующие системы организма; влияние их проявляется на самых различных уровнях, что вводит в задачу дополнительные уже чисто биологические трудности, которые и преодолены могут быть, понятно, только биологическими средствами. Естественно, что для этого прежде всего необходимо при исследовании зависимостей между строением и функцией тех или других органов уделять должное внимание и соответствующим регуливающим системам организма.

В предлагаемой работе сделана попытка выяснить роль одной из таких регулирующих систем (в данном случае — поведенческого, «самого внешнего» уровня) в установлении конкретных соотношений между строением и функцией (здесь уместнее даже сказать — применением) органов, связанных с добыванием пищи. Одновременно рассматриваются и некоторые другие биологические аспекты этого вопроса.

Хотя интерес к проблеме подогрет у автора некоторыми соображениями, всецело относящимися к бионике, фактический материал данной работы, конечно, весьма далек от конкретных бионических задач. Однако он вполне может служить моделью для более общих и имеющих большее прикладное значение явлений, а соответственно и представлять совершенно определенный специфический интерес. Таков уж смысл понятия модели — понятия, весьма прочно внедрившегося в научный обиход за последнее время.

Сравнительное исследование поведения птиц, связанного с добыванием пищи, представляет, пожалуй, наибольший интерес в своей области, так как здесь речь идет о явлениях, касающихся повседневной жизни птицы и потому особенно чувствительных ко всяким изменениям условий существования. Значительно более энергично изучаемые сейчас особенности, например, брачного поведения птиц гораздо консервативнее (чем, между прочим, и объясняется их широкое использование в новейших работах по систематике).

В качестве объекта настоящей работы было взято семейство цапель (*Ardeidae*), весьма четко выделяющееся в отряде голенастых птиц (*Ciconiiformes*). Для исследования, подобного данному эта группа представляет особенный интерес, так как различные представители цапель при значительном общем сходстве в отношении ведущих морфологических

приспособлений к добыванию пищи нередко в большом числе видов населяют одну и ту же местность, где встречаются буквально бок о бок, не проявляя при этом сколько-нибудь заметных признаков обострения межвидовой конкуренции.

Собственные наблюдения автора, проводившиеся в Средней России, дельте Волги, Азербайджане и Туркмении, относятся к следующим 8 видам цапель¹:

серая цапля (*Ardea cinerea*),
 рыжая цапля (*Ardea purpurea*),
 большая белая цапля (*Egretta alba*),
 малая белая цапля (*Egretta garzetta*),
 желтая цапля (*Ardeola ralloides*),
 кваква (*Nycticorax nycticorax*),
 малая выпь (*Ixobrychus minutus*),
 выпь (*Botaurus stellaris*).

Наряду с использованием собственных наблюдений целесообразно свести здесь и все доступные материалы об особенностях добывания пищи и кормовых повадках у цапель мировой фауны, насчитывающей по последним данным 63 вида. Далеко не для всех этих видов имеются сейчас необходимые сведения, да и имеющиеся по большей части или встречаются в виде кратких отрывочных заметок в мировой орнитологической периодике, или рассеяны в фаунистических статьях и сводках. Какие-либо обобщающие исследования полностью отсутствуют. Некоторым исключением является лишь превосходная работа А.Д. Меуерриэкса (1960а), посвященная брачному поведению четырех видов североамериканских цапель, где, однако, определенное внимание уделяется и их кормовым повадкам.

Все же, как ни скудны и отрывочны имеющиеся материалы и сколь малозначительными не кажутся они, взятые по-отдельности, при их обобщении и сведении воедино получается достаточно цельная и четкая картина, позволяющая сделать ряд выводов, в том числе и довольно широкого порядка.

Основные морфологические приспособления к добыванию пищи у цапель

При всем внешнем разнообразии цапель — в размерах, общем облике и пропорциях тела, окраске, развитии украшающих перьев, характере суточной активности, стайности, предпочитаемых биотопах — для всех этих птиц типичен ряд общих морфологических особенностей, встречающихся в совершенно однообразном сочетании у всех представителей семейства. И в первую очередь это относится как раз к основным морфологическим приспособлениям, связанными с добыванием пищи. Наиболее характерны в этом отношении взаимообусловленные особенности в устройстве шейного отдела, клюва и глаз цапель.

Поскольку здесь будет идти речь о чертах, общих для всех цапель, сослаться при их разборе на разные виды этих птиц мне кажется более уместным, чем проводить анализ на примере какого-либо одного вида. В то же время для более глубокой оценки функционального значения тех или иных морфологических особенностей цапель полезно сравнение с представителями другого семейства голенастых птиц — ибисами (*Threskiornithidae*), во многих отношениях сильно отличающимися от цапель.

Устройство шеи. Наиболее своеобразной морфологической чертой цапель является строение их шеи. По этому признаку они сравнимы, пожалуй, только с экзотическими змеешейками (*Anhinga*) из отряда веслоногих. Однако шея цапель во многих отношениях

¹ Сбор использованного в работе морфологического материала проводился в тех же местах.

представляет собою орган более специализированный и сильнее уклоняющийся от обычного или, так сказать, «нормального» птичьего типа, чем это имеет место в случае змеешеек, у которых строение и функции шейного отдела при всем их своеобразии являются скорее количественным видоизменением нормы (в отношении подвижности отдельных позвонков и степени развития определенных мышц), характерной для близких групп веслоногих (особенно *Phalacrocorax*). В настоящее время наиболее полные сведения о морфологии шейного отдела цапель могут быть найдены лишь в работе J. Voas (1929), посвященной строению шеи птиц. К сожалению, функциональная сторона вопроса, а также экологическое значение оригинального устройства шеи цапель в этом исследовании почти не рассматриваются.

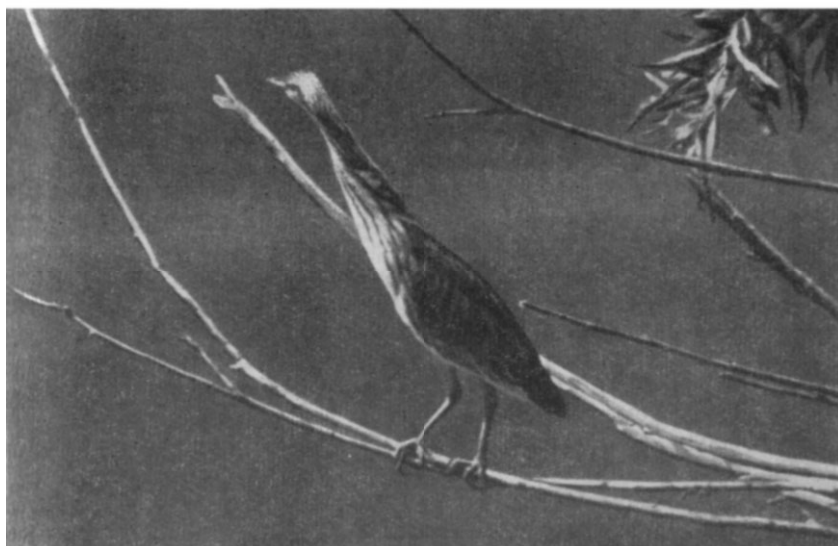


Рис. 1. Желтая цапля (*Ardeola ralloides*) со сложенной и вытянутой шеей (фото автора).

Цапли в целом могут быть названы довольно длинношеими птицами, хотя это и не всегда бывает заметно, так как у некоторых видов очертания сложенной шеи скрадываются густым оперением (рис. 1). Сравнительно короткую шею имеют разные виды квакв (*Nycticorax*) и представители рода *Butorides*. Довольно коротка шея у выпи. У других цапель (из числа исследованных мною видов) длина шеи не менее чем в 2 раза превышает длину корпуса.

Число позвонков, составляющих шейный отдел цапель, изменчиво — обычно 16–17. Правда, различия в числе шейных позвонков как межвидовые, так и индивидуальные имеют в значительной степени формальный характер: по определению, к шейным позвонкам относятся те, которые несут неподвижно приросшие ребра, а как раз локализация перехода от сросшихся с позвонками ребер к артикулирующим может сильно варьировать. Таким образом, резко очерченной границы между последними шейными и первыми грудными позвонками нет.

По сравнению с другими птицами у цапель число шейных позвонков не так уж велико (по Voas, 1929, у чомги, например, их 19 у лебедей — 24). Увеличение длины шеи цапель достигается главным образом за счет того, что тела позвонков необычайно сильно вытянуты вдоль своей продольной оси.

Другая особенность шеи цапель — ее способность складываться, образуя причудливую фигуру с очень резкими перегибами, которых у большинства прочих птиц не наблюдается (рис. 2). В результате цапли получают возможность при распрямлении шеи как бы увеличивать внезапно ее длину, что можно видеть на рис. 1. Эта особенность связана с сильно измененной у цапель подвижностью шейных позвонков друг относительно друга.

Как теперь достаточно хорошо известно (в частности, благодаря исследованию Voas, 1929), шейные позвонки большинства птиц имеют на всем протяжении шеи неодинаковую подвижность по отношению друг к другу, что особенно отчетливо заметно, когда рассматриваются движения в дорзо-вентральном направлении, т.е. в сагиттальной плоскости, а в ней как раз и наблюдается обычно наибольшая подвижность шеи. В большинстве случаев для определенных отрезков шеи характерна возможность преимущественного движения (сгибания) в каком-нибудь одном направлении: или в дорзальном, или в вентральном, и по этому признаку у большей части птиц шея может быть разделена на три отдела. В наиболее краниальном из них возможно изгибание лишь в вентральном направ-

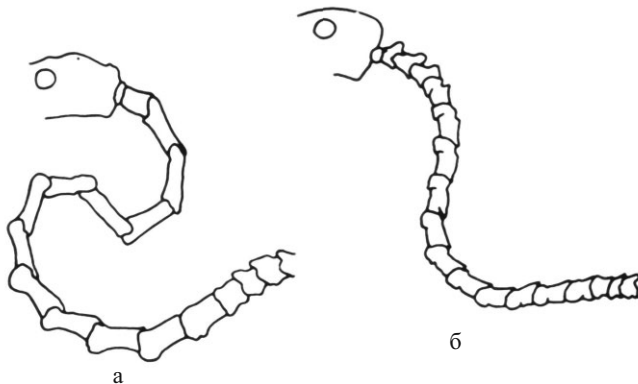


Рис. 2. Схема скелета шеи: а — рыжей цапли (*Ardea purpurea*); б — колпицы (*Platalea leucorodia*).

лении, в следующем отделе, наоборот, изгибание происходит только или по преимуществу в дорзальном направлении и, наконец, в последнем, наиболее каудальном отделе (который функционально может быть лишь с трудом и очень приблизительно отграничен от нескольких первых грудных позвонков) вновь появляется возможность вентрального изгибания. Кроме того, в этом отделе обычно могут производиться и движения в дорзальном направлении.

У представителей разных групп птиц число позвонков, входящих в каждый отдел, степень их взаимной подвижности и даже число самих отделов (обычно за счет, так сказать, «функционального выпадения» одного из отделов) подвержены довольно значительной изменчивости. Однако общий принцип остается достаточно постоянным.

Благодаря неравноценности отдельных частей шеи в смысле свободы движений в разных направлениях, различные ее участки в определенные моменты могут выступать друг относительно друга как жесткие стержни, а если учитывать расположение точек прикрепления важнейших сгибающих и разгибающих шею мышц, то — и как система рычагов.

Эти особенности оказываются весьма благоприятными для поддержания шеи в покое (или в полете — у птиц, летающих с вытянутой шеей) с наименьшим мускульным напряжением. Благодаря им наиболее эффективно осуществляются также столь характерные для птиц разнообразные «клюющие» движения. Наконец, указанные особенности при их утрированном, даже несколько гротескном развитии приводят к выработке таких специализированных движений шеи, с которыми приходится встречаться у змеешейки и особенно у цапель.

Для суждения о специфике функциональных особенностей шеи цапель полезно обратиться к количественным показателям подвижности их шейных позвонков (табл. 1); это тем более уместно, что в работе Воас (1929), где вопрос рассмотрен на примере серой цапли, даются лишь словесные характеристики.

Из приводимой ниже таблицы видно, что у обоих рассматриваемых видов очень четко выражены все три функционально неоднородных отдела шеи. При этом в каждом из них изгибание чрезвычайно строго ограничено лишь одним направлением (рис. 3). Приложение усилия в противоположном направлении заставляет все позвонки данного отдела располагаться по прямой линии без сколько-нибудь существенного прогиба. Лишь в каудальном отделе шеи малой белой цапли сохраняется некоторая возможность изгибания сразу в двух направлениях, однако общая подвижность соответствующих позвонков у нее почти такая же, как и у рыжей цапли.

Далее, обращает на себя внимание необычайно высокая свобода движений между V, VI, VII и VIII шейными позвонками: угол между их длинными осями может изменяться от 180° почти до 90° , а иногда изгибание заходит и еще дальше. Существенно, что при этом полностью сохраняется функциональная принадлежность каждого из указанных позвонков к «своему» отделу. Именно за

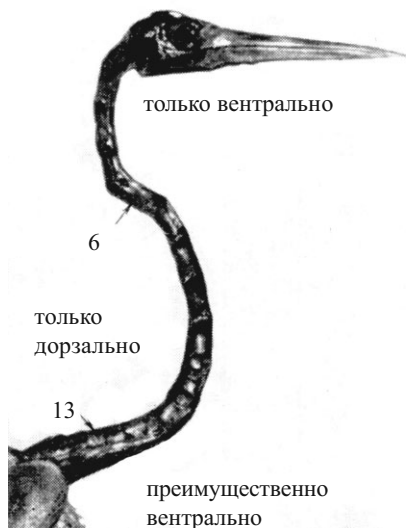


Рис. 3. Подвижность разных частей шеи малой белой цапли (*Egretta garzetta*) в дорзо-вентральном направлении. Кожа удалена. Цифры обозначают номера позвонков, через которые проходят границы отделов с противоположными направлениями подвижности.