

На правах рукописи

НУМЕРОВ
Александр Дмитриевич

**МЕЖВИДОВОЙ И ВНУТРИВИДОВОЙ
ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ У ПТИЦ**

Специальность 03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2003

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Работа выполнена на кафедре теоретической и медицинской зоологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета

Научный консультант: доктор биологических наук
Курочкин Евгений Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Флинт Владимир Евгеньевич

доктор биологических наук
Иваницкий Владимир Викторович

доктор биологических наук, профессор
Остапенко Владимир Алексеевич

Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции РАН

Защита состоится 20 октября 2003 г. в **часов на заседании** диссертационного совета Д 212.154.20 при Московском педагогическом государственном университете по адресу: 129278, Москва, ул. Кибальчича, д. в, корп. б, биолого-химический факультет, ауд. 304.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке МПГУ по адресу: 119992, Москва, ул. М. Пироговская, д. 1

Автореферат разослан "18 " сентября 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Шаталова С.П.

Актуальность исследования. Обязательный гнездовой паразитизм зарегистрирован менее чем у 1 % видов мировой фауны птиц. Столь небольшое число видов, для которых характерен такой способ размножения, возможно, и определило недостаточное внимание к явлению со стороны эволюционистов.

Гнездовой паразитизм обыкновенной кукушки описан еще Аристотелем около 2300 лет назад в известном трактате «Historia Animalium» (D'Arcy Thompson, 1895; цит. по Brooke, Davis, 1987). Однако специальные публикации появились только в конце XIX в., а наиболее крупные обобщающие исследования гнездового паразитизма обыкновенной и других видов кукушек выполнены в начале-середине XX в. (Rey, 1892; Baker, 1913, 1923, 1942; цит. по Davies, 2001; Chance, 1922, 1940; Промптов, 1941; Makatsch, 1955, 1971; Payne, 1977, и др.). Начало изучения других видов **облигатных** гнездовых паразитов датируется концом XIX - началом XX вв. Интенсивные исследования **гнездового паразитизма трупидалов (*ffolothrus*)** проводятся в Америке с середины XIX в. (Friedmann, 1963, 1966). Первые описания гнездового паразитизма у вдовушек (*Vidua*) относятся к 1907 году (Roberts, 1917; van Someren, 1918; цит. по Friedmann, 1960). А сведения о биологии черноголовой древесной утки (*Heteronetta atricapilla*) получены только к середине XX в. (Weller, 1968).

Различные факультативные формы проявления гнездового паразитизма птиц также известны очень давно. Однако, несмотря на длительную историю изучения гнездового паразитизма, многие вопросы до сих пор остаются открытыми. Недостаточно ясны пути становления и эволюции такой своеобразной формы репродуктивного поведения в классе птиц, недостаточно оценено общебиологическое и общеэволюционное значение явления.

Можно считать, что в настоящее время в России и ближнем зарубежье практически отсутствуют специальные исследования гнездового паразитизма. Существующие публикации касаются описания отдельных фактов паразитизма или каких-либо сторон биологии паразитических видов. Единственной обобщающей монографией по биологии обыкновенной кукушки является работа А.С. Мальчевского (1987). Сам термин «гнездовой паразитизм» до сих пор не имеет четкого определения, хотя по мнению А.Н. Промптова (1941), «гнездовой паразитизм - одно из самых интересных явлений в биологии **птиц**».

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы - исследовать проблему гнездового паразитизма как комплекс общих и специфических экологических и морфологических адаптации гнездовых паразитов птиц и их эволюцию.

Для этого были поставлены и решались следующие задачи:

1. Обобщить фактические данные по распространению и видам-воспитателям облигатных гнездовых паразитов в мировой фауне птиц.
2. Проанализировать биологические характеристики всех видов птиц гнездовых паразитов для определения общих и специфических экологических и морфологических адаптации облигатных и факультативных гнездовых паразитов.
3. Попытаться выяснить биологические основы становления и особенное-

ти взаимосвязей облигатных гнездовых паразитов с различными категориями видов-воспитателей.

4. Оценить адаптивные свойства и рассмотреть пути эволюции яиц облигатных гнездовых паразитов.

5. Оценить распространенность и выявить общие черты внутривидового и межвидового гнездового паразитизма в различных систематических группах птиц.

6. Высказать предположения о причинах появления и эволюции гнездового паразитизма в различных группах птиц.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Гнездовой паразитизм - важный биологический и эволюционный фактор, затрагивающий значительное число современных видов птиц, способствующий увеличению разнообразия репродуктивных стратегий и формированию многочисленных благоприятных для вида морфофизиологических, поведенческих и экологических адаптаций.

2. Облигатный гнездовой паразитизм возник независимо у различных систематических групп птиц и проявляется в разнообразных формах: от полного отсутствия до четко выраженной специализации гнездового паразита на конкретный вид-воспитатель.

3. Облигатный гнездовой паразитизм птиц характеризуется синхронизацией периодов и стадий размножения вида-паразита и хозяина, особыми формами поведения при поиске гнезд хозяев и подкладке в них яиц, преобразованием окраски, формы, размеров и толщины скорлупы яиц, укороченным инкубационным периодом, пищевой пластичностью птенцов, дискриминационным поведением птенцов вида-паразита по отношению к птенцам хозяев; импринтингом на местообитания, внешний вид, песню и гнезда вида-воспитателя.

4. Факультативный внутривидовой паразитизм является первичной и наиболее древней формой гнездового паразитизма у птиц.

5. Изучение факультативного гнездового паразитизма позволяет понять причинно-следственные связи таких сложных явлений у птиц, как межвидовая гибридизация, помощничество и использование чужих гнезд.

6. Внутривидовой гнездовой паразитизм является одной из адаптивных репродуктивных стратегий птиц. Он способствует повышению общей продуктивности размножения и генетического разнообразия популяции за счет увеличения количества особей, осуществляющих вклад в потомство.

7. Эволюция облигатного гнездового паразитизма в целом и приспособительной окраски яиц обыкновенной кукушки шли по пути сочетания узкой специализации и универсализма.

Научная новизна. Впервые осуществлено монографическое описание всех форм гнездового паразитизма у птиц в сравнительно-экологическом и эволюционном аспектах. Установлены специфические эколого-морфологические адаптации облигатных гнездовых паразитов и показаны направления их эволюции в различных систематических группах. Показаны наиболее вероятные пути формирования облигатного гнездового паразитизма у птиц и впервые дана исчерпывающая характеристика этого явления. Впервые установлено

важное биологическое значение внутривидового гнездового паразитизма у птиц. Выявлены механизмы и предложены гипотезы, объясняющие становление и поддержание связей облигатных гнездовых паразитов с видами-воспитателями. Установлены основные факторы, обуславливающие поливидовой гнездовой паразитизм обыкновенной кукушки и динамику его развития. Впервые приведен полный список видов-хозяев обыкновенной кукушки для территорий России, бывшего СССР и ареала вида в целом.

Разработан новый метод определения последовательности откладки яиц у птиц, основанный на эффекте люминесценции скорлупы в ультрафиолетовом спектре света, имеющий большое практическое значение. Усовершенствованы метод выявления внутривидовых подкладок яиц на основе оценки уровня их внутрикладковой вариабельности и метод определения степени сходства окраски яиц обыкновенной кукушки и ее хозяев с использованием ультрафиолетового освещения.

Теоретическое и практическое значение работы. Обобщение фактических данных в целом по облигатному и факультативному гнездовому паразитизму позволило представить их в виде целостной системы понятий, объединяемых термином "гнездовой паразитизм у птиц". Подробно рассмотрено и показано, что взаимосвязи облигатных гнездовых паразитов и их хозяев на популяционно-видовом уровне находятся в состоянии баланса. Обосновано выделение экологических рас у гнездовых паразитов по виду-хозяину.

Показаны широкое распространение и регулярность факультативного внутривидового паразитизма у представителей 67 семейств 20 отрядов современных птиц. Развито представление о первичности явления внутривидового паразитизма, что имеет важное значение для понимания истории класса птиц в целом. Установлены основные экологические факторы, определяющие характер и частоту проявления факультативных форм гнездового паразитизма. Показаны их экологическая обусловленность, сходство и принципиальные отличия от облигатного паразитизма. Уточнены причинно-следственные связи явлений межвидовой гибридизации, помощничества, использования чужих гнезд и факультативных форм гнездового паразитизма.

Удалось показать, что специфические формы межвидовых взаимоотношений облигатных гнездовых паразитов и их хозяев не могут быть отнесены ни к одному типу в традиционной экологической классификации, поэтому их следует рассматривать как отдельное явление. Биологическая значимость этого явления вытекает из взаимодействия гнездовых паразитов с более чем двумя тысячами видов птиц.

Предложенный метод определения последовательности откладки яиц, с использованием ультрафиолетового спектра света, может применяться при проведении популяционно-демографических исследований и имеет большое практическое значение в птицеводстве.

Результаты работы, содержащиеся в опубликованной монографии, могут послужить хорошей основой при разработке новых учебников и методических пособий для школьников и студентов вузов.

Основные результаты и методы исследований используются в курсах по биологии развития и эволюции жизненных циклов животных в магистерских программах, а также при чтении нескольких специальных и общих курсов Воронежского государственного университета.

Предлагаемая работа стимулирует и открывает новые направления дальнейших исследований явления гнездового паразитизма у птиц.

Апробация результатов и публикации. Основные положения диссертации представлялись и обсуждались на следующих конференциях и совещаниях: VI (Москва, 1974), VII (Черкассы, 1977), VIII (Кишинев, 1981) и X (Витебск, 1991) Всесоюзных орнитологических конференциях; VII Всесоюзной зоогеографической конференции (Москва, 1979); Прибалтийской и Всесоюзной конференции молодых ученых (Рига, 1978; Самарканд, 1979); III (Мичуринск, 1980) и V (Свердловск, 1987) конференциях орнитологов Волжско-Уральского региона; II, III и IV Всесоюзных совещаниях "Вид и его продуктивность в ареале" (Вильнюс, 1976, 1980; Свердловск, 1984), второй Всесоюзной конференции по миграциям птиц (Алма-Ата, 1978); конференции "Миграции и экология птиц Сибири" (Якутск, 1979); XVIII Международном орнитологическом конгрессе (Москва, 1982); I международном совещании по современным проблемам оологии (Липецк, 1993); научных конференциях преподавателей Воронежского государственного университета (1989-1995); научно-практической конференции, посвященной 75-летию Воронежского биосферного заповедника (Воронеж, 2002).

Публикации. Диссертация полностью опубликована в виде отдельной монографии объемом 42,25 п.л. Кроме того, по теме диссертации опубликована 41 работа (среди них - 4 коллективные монографии).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложения, она изложена на 376 стр. основного текста, содержит 51 рисунок и 18 таблиц. Список литературы включает 1333 источников, из них 973 на иностранных языках.

Благодарности. Выбор в качестве темы исследования - вначале гнездового паразитизма обыкновенной кукушки, а затем и явления гнездового паразитизма в целом — был определен благодаря влиянию С.Г. Приклонского, А.С. Мальчевского и Л.Л. Семаго. Их советы, помощь, критику и дружеское участие я постоянно ощущал на всех этапах работы.

Во время проведения полевых исследований автору постоянно помогали коллеги и друзья, среди которых участие Ю.В. Котюкова, Т.А. Кашенцевой, А.С. Климова, П.Д. Венгерова, В.С. Сарычева, Е.И. Труфановой, Е.В. Ветрова, С.В. Мурзина, Д. Силля было наиболее существенным. Неоценимую консультативную и практическую помощь, а также целый ряд полезных замечаний в процессе подготовки работы, автор получил от Е.Н. Курочкина, В.А. Зубакина, П.С. Томковича, С.П. Гапонова, В.М. Галушина, В.Т. Бутьева, В.М. Константинова, В.А. Паевского, О.М. Бутенко, В.В. Лавровского, Н.В. Лебедевой, М. Марковца, В. Морозова, Е. Шергалина, А.И. Шуракова и многих других.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во «ВВЕДЕНИИ» обоснованы актуальность, научная новизна, теоретическая и практическая значимость проведенных исследований,

ГЛАВА 1. РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основу настоящего исследования составляют полевые наблюдения и эксперименты автора, проводившиеся в течение 30 лет, а также целенаправленный анализ мировой литературы по гнездовому паразитизму птиц.

Изучение гнездового паразитизма обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) проводилось нами в 1972-1988 и 1987-1988 гг. в Окском биосферном заповеднике и других участках Рязанской области. В 1977, 1989-2001 гг. на территории Воронежской, Липецкой и Тамбовской областей. На территории Окского заповедника, его окрестностей и в Рязанской области обследовано более 1000 гнезд с кладками 36 потенциальных видов-воспитателей кукушки. Случаи паразитизма выявлены у 5 видов воробьинообразных. Большинство находок яиц и птенцов кукушки (92 %), так же, как и большая часть наблюдений относится к гнездам белой трясогузки (*Motacilla alba*). В Воронежской, Липецкой и Тамбовской областях обследовано около 600 гнезд 28 видов - потенциальных хозяев кукушки. Яйца или птенцы кукушки обнаружены у белой трясогузки, горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*), дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*) и лесного конька (*Anthus trivialis*).

Рост и развитие птенцов кукушки прослежены в гнездах белой трясогузки (8), мухоловки-пеструшки (2), обыкновенной горихвостки (1), серой мухоловки (1), домового воробья (1) и дроздовидной камышевки (1). Изучение питания птенцов кукушки в гнездах белой трясогузки и мухоловки-пеструшки и параллельно птенцов этих видов проводилось в Окском заповеднике методом лигатур (251 пищевая проба).

В 1974-1979 гг. нами была разработана специальная анкета и проведен опрос орнитологов, который позволил выявить значительное число неопубликованных сведений (около 700) о находках яиц и птенцов обыкновенной и глухой кукушек на территории бывшего СССР. Общий анализ проведен на основании регистрации 2535 случаев паразитизма обыкновенной кукушки в гнездах 127 видов и 88 случаев паразитизма глухой кукушки (*Cuculus saturatus*) в гнездах 21 вида воробьинообразных.

С апреля 1984 по сентябрь 1986 гг. наблюдения проводились в Гвинейской республике (Зап. Африка). Стационарно - в округе Киндия (ю.-з. часть страны) и во время 30 многодневных экспедиций по всей территории. Собран материал по биологии золотистой бронзовой (*Chrysococcyx cupreus*), бронзовой кукушки-дидрик (*Chrysococcyx caprius*), африканской хохлатой (*Clamator levaillantii*) и обыкновенной кукушек, ткачиков вдовушек (*Viduae*). Кроме того, анализ 130-ти кладок и 76-ти гнезд большого маскового ткача (*Ploceus cucullatus*) с 1—2 дневными птенцами позволил выявить случаи внутривидового паразитизма. Наблюдениями выявлен случай внепарной копуляции у серой пустельги (*Falco ardostaceus*).

Стационарные наблюдения за размножением и внутривидовым паразитизмом обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) проведены в 1976-1983 и 1987—1988 гг. в Окском биосферном заповеднике и в 1990-2000 гг. в Усманском бору (с.-в. Воронежской области) за птицами, размножающимися в искусственных гнездовьях. Последние размещены на обеих территориях однотипно, в соответствии с требованиями к постоянным пробным площадям (Нумеров, 1991). Всего в 1976—2000 гг. под наблюдением находилось 1294 гнезда скворца. В каждом жилом гнезде измерены яйца, отловлены и окольцованы размножающиеся птицы (вылов по годам составлял от 55 до 95%), прослежена судьба яиц и птенцов, окольцованы птенцы-слетки (более 2000). Специальные (2—3 раза в сутки) наблюдения за гнездами в период откладки яиц проведены в 1976, 1979, 1982, 1983, 1988, 1990—1996, 1998 и 1999 гг. ($p=293$). Случаи внутривидового гнездового паразитизма регистрировали, используя метод наблюдений за процессом откладки яиц, учитывая очередность их снесения. Анализ выживаемости птенцов обыкновенного скворца в зависимости от величины выводка проведен по 13230 выводкам с общим числом птенцов 55421 по материалам картотеки Окского заповедника и личным наблюдениям.

Для выявления случаев внутривидовых подкладок яиц у других видов проанализированы размеры >1700 яиц 223 кладок чомги, лысухи, камышницы, красноголового нырка, озёрной чайки и обыкновенной сороки, полученные автором на юго-востоке Мещерской низменности и в Воронежской области.

Анализ внутривидового паразитизма проведен с использованием фактов регистрации внутривидовых подкладок яиц у 303 видов, относящихся к 61 семейству, 17 отрядов и фактов внепарных (экстрапарных) копуляций, отмеченных у 118 видов, 39 семейств, 13 отрядов (по материалам статей и неопубликованным наблюдениям орнитологов). Описания факультативного межвидового паразитизма проведены по фактам регистрации межвидовых подкладок яиц в гнездах 268 видов, 31 семейства, 10 отрядов.

Статистическая обработка материала проведена с использованием общепринятых критериев. В зависимости от поставленной задачи вычисляли: средние значения признака, ошибку средней (SE), среднее квадратичное отклонение (SD). Оценку распределений осуществляли с использованием критерия соответствия (хи-квадрат, χ^2). Для оценки вариабельности яиц в кладках был использован стандартный коэффициент вариации (CV) и максимальная дистанция Евклида (MED). Последний критерий обычно применяется в процедуре группировки данных в кластерном анализе. Для вычислений использованы стандартные компьютерные программы: Excel, Statistica for Windows 5.1.

Определения и понятия. Некоторые определения и понятия, использованные в тексте работы, требуют регламентации во избежание разночтений.

В научной литературе термин «паразитизм» используется для обозначения особой формы взаимоотношений отдельных видов (беспозвоночных, растений) с другими беспозвоночными и позвоночными животными и растениями. В русском языке слова «паразит», «паразитизм» также ассоциируются, в пер-

вую очередь, с беспозвоночными и растениями и определяются соответствующим образом (Реймере, 1991). В то же время ни в одном из просмотренных нами учебников и словарей нет четкого определения термина «гнездовой паразитизм», либо он совсем отсутствует, либо упоминается при описании размножения кукушек. В англоязычной литературе используется термин "brood parasitism", а в немецкой - «brutparasitismus», которыми обозначают облигатный гнездовой паразитизм. Слова «brood» и «brut» в обоих языках имеют множество значений, но в биологическом смысле относятся к выводку или насиживанию яиц. Употребляемый в русскоязычной научной литературе термин «гнездовой паразитизм» не является точным переводом иностранного и не имеет четкого определения. Он используется при описании размножения кукушек (Промптов, 1941; Мальчевский, 1985; Нумеров, 1978, 1993, и др.), хищных птиц (Акбаев, Ткаченко, 2001), чакс (Данилов, 1948), уток (Суханова, 1988; Чернов, 1990).

Биологическая суть явления состоит в выведении потомства без постройки собственных гнезд, самостоятельного насиживания яиц и выкармливания птенцов с использованием для этого усилий других видов. Основываясь на этом, мы предлагаем следующее определение термина. *Облигатный гнездовой паразитизм птиц* — репродуктивная стратегия, при которой видовые наследственные признаки передаются потомкам, минуя обычные стадии размножения (гнездостроение, насиживание яиц и выкармливание птенцов), через репродуктивные усилия других видов.

Факультативный гнездовой паразитизм может быть как внутривидовым, так и межвидовым. При *внутривидовом гнездовом паразитизме* постоянная или непостоянная часть особей в популяции какого-либо вида осуществляет вклад в потомство (передачу наследственных признаков) путем подкладок своих яиц в гнезда конспецифичных особей. Такая тактика размножения может быть характерна только для самок и используется ими в случаях утраты собственных кладок, ограничений в местах размножения или для увеличения индивидуального репродуктивного вклада (сначала - подкладка яиц в чужие гнезда, затем - собственное гнездо и кладка). Если считать основным биологическим смыслом такого поведения увеличение индивидуального репродуктивного вклада в потомство, то для самцов сходной (по сути) формой поведения могут быть признаны внепарные (или экстрапарные) копуляции в фертильный период к, как следствие, - оплодотворение яиц чужих самок.

Периодическая подкладка яиц самками одних видов в гнезда других может характеризоваться как *факультативный межвидовой паразитизм*,

Во всех перечисленных вариантах гнездового паразитизма общим является то, что вклад в потомство осуществляется без строительства гнезд, насиживания яиц и выкармливания птенцов. Все другие случаи: захват и использование чужих гнезд для выведения потомства; совместные кладки, насиживание и выкармливание птенцов (кооперативное размножение) - не могут быть отнесены к гнездовому паразитизму. То есть, предложенное нами определение гнездового паразитизма позволяет более четко разграничить многообразные и сложные формы репродуктивного поведения птиц.

ГЛАВА 2. ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ ПТИЦ - ОБЛИГАТНЫХ ГНЕЗДОВЫХ ПАРАЗИТОВ (РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВИДЫ-ВОСПИТАТЕЛИ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ)

В главе приведены подробные современные сведения о распространении, видах-воспитателях и особенностях биологии всех видов облигатных гнездовых паразитов мировой фауны (84 вида из отрядов гусеобразные (*Anseriformes*), кукушкообразные (*Cuculiformes*), дятлообразные (*Piciformes*) и воробьинообразные (*Passeriformes*)).

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ КУКУШКИ (*CUCULUS CANORUS* L.) КАК ПРИМЕР СОВЕРШЕННОГО ОБЛИГАТНОГО ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА

Территориальные связи, соотношение полов и взаимоотношения самок и самцов кукушки в период размножения. Численное преобладание самцов над самками у обыкновенной кукушки существует, но оно не так велико, как считали прежде. Мнение о значительном преобладании самцов, вероятно, было основано на их относительно большей заметности (голосовая активность). Обобщенные данные по 35 источникам показали, что из 759 экз., для которых известен пол, 445 (58,63±1,79 %) оказались самцами и 314 (41,37±1,79 %) - самками ($p < 0,001$). То есть на одну самку приходится в среднем 1,42 самца.

Анализ сведений об окольцованных кукушках в различных точках ареала позволяет утверждать, что взрослые особи, как правило, возвращаются после зимовки к местам предыдущего размножения. Среди молодых птиц в район рождения возвращается только часть выживших особей, другие расселяются в пределах 100-300 км от места рождения (Michocki, 1965; De Smet, 1973; Payu, 1977; Seel, 1977; Seel et al., 1981; Glue, 1986; Gärtner, 1987). Самцы прилетают раньше самок на несколько дней, старые птицы раньше молодых (первогодков) (Seel, 1977). Занимая территории, самцы начинают куковать не сразу, а через несколько дней после прилета (Нумеров, 1993). Территориальный консерватизм взрослых и части молодых кукушек способствует поддержанию постоянных связей с основным видом-воспитателем, а дисперсия части молодых кукушек - распространению этих связей на другие территории. В случае отсутствия комплекса необходимых условий у основного вида-воспитателя (высокий уровень численности, растянутость периода размножения, доступность гнезд для кукушки и др.) на этих (новых) территориях - подкладке яиц и другим видам. И при успешном воспитании птенца кукушки этим видом могут установиться связи с новым хозяином.

В период размножения самец и самка кукушки придерживаются определенной территории. Размер территории самцов в период размножения несколько больший, чем самок. Возможно, он определяется самцами как некий общий участок с характерными местообитаниями, запечатленный птицами в период их выкармливания видами-воспитателями. Для самки наиболее важным является наличие гнездящихся пар вида-воспитателя, поэтому ее территория ограничивается местами концентрации гнезд потенциального воспитателя.

Размер и конфигурация территории самки могут быть различными, но все же, как правило, ее площадь не превышает 1 км², часто меньше. В определенной степени площадь и конфигурация территории самки кукушки зависят от плотности населения специфического вида-воспитателя (Marbot, 1959; Wylie, 1975; Нумеров, 1978; Мельников, 1991; Кныш, 2000). О размерах территорий самцов кукушки сведения более противоречивы - от 0,25 км² до 3 км² (Кадочников, 1956; Becker, Dankhoff, 1973; Lovaty, 1979; Riddiford, 1986; Доржиев, Хабаева, 1984). Территория одного самца может частично перекрываться участками других самцов и частично включать территории других самок. Территории отдельных самок тоже могут перекрываться, что особенно часто отмечается в местах высокой концентрации гнезд вида-воспитателя (до 20 % случаев у двух самок, в среднем - 7,1 % и около 1 % у трех самок). В то же время на основной территории каждая самка держится с одним самцом и оба защищают эту «гнездовую территорию».

На основании данных о численном преобладании самцов считали, что для обыкновенной кукушки свойственна полиандрия или полигиния (Chance, 1922). Доказанными в настоящее время являются две формы брачных отношений: моногамия и полигиния (Jones et al., 1997). Учитывая особенности территориальных отношений, нам представляется, что, кроме моногамии и полигинии, у кукушки факультативно может встречаться и полиандрия. Сочетание различных форм брачных отношений позволяет обеспечить высокий уровень оплодотворенности яиц, что является очень важным, так как самка кукушки откладывает только одно яйцо в гнездо вида-воспитателя.

Поведение самок обыкновенной кукушки яри поиске гнезд видов-воспитателей и подкладывании в них своего яйца. Процесс поиска подходящих гнезд вида-воспитателя кукушкой и ее поведение при откладке яиц характеризуются следующими основными особенностями:

самка кукушки целенаправленно наблюдает за поведением одного (основного) вида-воспитателя, первоначально ориентируясь на самих птиц, строящих гнездо;

гнездостроительное поведение птиц-хозяев вызывает у самки овуляцию; появление в гнезде хозяина первых яиц является главным стимулом к откладке яйца кукушкой;

время, затрачиваемое кукушкой на подкладку яйца, минимизировано и составляет несколько секунд;

свое яйцо кукушка откладывает непосредственно в гнездо вида-воспитателя. Откладка яйца на землю и перенос его в гнездо воспитателя в клюве требует дополнительных документальных подтверждений, хотя ряд косвенных фактов свидетельствует о вероятности подобного поведения у отдельных самок;

подкладка происходит чаще всего во второй половине дня, когда вероятность «столкновения» с хозяевами гнезда наименьшая;

в гнезда основных видов-воспитателей кукушка откладывает яйцо, когда в нем находится 1-3 яйца, т.е. в незавершенную кладку. Из 734 достоверно известных случаев в 630 (85,83±1,29 %) кукушка отложила свое яйцо в гнезда с незавершенной кладкой и лишь 104 (14,17 %) яйца попали в гнезда

видов-воспитателей на стадии завершения кладки и насиживания. Для открытогнездящихся видов среднее число яиц в гнезде в момент подкладки составило $2,06 \pm 0,07$ ($n=377$), для закрыто- и полузакрытогнездящихся - $2,70 \pm 0,35$ яиц на гнездо ($n=37$). То есть видам, устраивающим открытые гнезда, кукушка подкладывает свое яйцо несколько раньше, видимо, из-за более раннего обнаружения их гнезд. По объединенным данным ($n=414$), число яиц в момент подкладки составляет в среднем $2,12 \pm 0,07$;

откладка яиц в пустые гнезда встречается редко (в 5-7 % случаев) и вероятнее всего является «вынужденной». Такую тактику откладки яиц кукушкой следует признать неудачной, так как в подавляющем большинстве случаев виды-воспитатели удаляют яйцо или бросают гнездо (подобное поведение хозяев характерно и при внутривидовом паразитизме);

самка кукушки постоянно следит за гнездами потенциальных воспитателей на своем участке (даже изначально недоступными для откладки яйца). И тут же использует изменившиеся условия (открывшийся доступ к гнезду), откладывая яйцо;

при подкладке своего яйца самка кукушки изымает одно или несколько яиц хозяина (откладка «в обмен»). По обобщенным данным, в 77,4 % случаев самка кукушки забирала одно яйцо хозяина, в 19,0 % - два, в 3,0 % - три и в 0,6 % - четыре яйца, отложив одно свое. Среднее количество изъятых яиц составило $1,25 \pm 0,04$ ($n=222$). Чем больше яиц хозяина в гнезде, тем больше их может изъять кукушка ($r = 0,41$, $p < 0,001$; $Y = 0,67 + 0,23 \cdot x$, где Y - количество изъятых яиц, x - количество яиц хозяина в момент подкладки) (рис. 1).

иногда яйцо хозяина изымается кукушкой за 1-2 дня до откладки своего, что может быть отнесено к случаям отсроченной откладки «в обмен»;

одна и та же самка кукушки откладывает в гнездо вида-воспитателя только одно яйцо. Случаи обнаружения гнезд с двумя и тремя яйцами кукушки относятся к случаям подкладки разными самками, участки которых перекрываются. Более высокая доля гнезд, содержащих два и более яиц разных кукушек в одном гнезде в местах с высокой плотностью гнездования основного вида-воспитателя, свидетельствует, что в этих местах участки самок кукушки перекрываются сильнее;

нормой для обыкновенной кукушки можно считать откладку серий яиц с промежутками в 2-3-4 дня, после каждой из которых следует более длительный перерыв;

анализ оригинальных и опубликованных данных позволил установить, что число яиц за сезон у 88 самок кукушки в среднем составило $5,06 \pm 0,37$ яиц на самку, минимально - 1 яйцо, максимально - 19 яиц. 1-2 яйца отложили 19 самок (21,6 %), 3-4 яйца - 30 (34,1 %), 5-6 яиц - 17 (19,3 %), 7-8 яиц - 13,6 % и 9 и более яиц - 11,4 % самок. То есть подавляющее большинство самок кукушки откладывают за сезон менее 10 яиц (89,8 %) и большинство самок (63,6 %) - 5 и менее яиц. В то же время физиологические возможности самки кукушки значительно превышают число подходящих для откладки яиц гнезд хозяев. По теоретическим расчетам, исходя из массы тела самки и массы яйца, самка кукушки должна откладывать 9-12 яиц. Полу-

ченная цифра близка к наблюдаемым в местах концентрации гнезд основного воспитателя, но в 1,8-2,3 раза больше вычисленной средней. Вполне возможно, что самки кукушки действительно откладывают 9-12 яиц двумя (тремя) сериями, но в гнезда хозяев попадают не все. Часть яиц кукушки откладывают на землю, в пустые гнезда или гнезда случайных воспитателей, так как подходящих кладок основного воспитателя обычно не хватает. Поэтому в гнезда основного воспитателя

попадает большинство яиц самки кукушки, но не все, отчего и значительно реже регистрируются исследователями. Косвенно регулярность откладки яиц подтверждают многочисленные случаи добычи самок кукушки с готовым к откладке яйцом в яйцевыводке.

Исключительно интересным является вопрос о возможном избирательном изъятии определенных яиц хозяина кукушкой при подкладке своего. Для обобщений по этому вопросу имеющихся данных пока недостаточно. Тем не менее, в двух случаях, когда яйца трясогузки были помечены нами по порядку откладки, кукушка из 2-х яиц изъела первое по порядку откладки и из 4-х яиц также первое. Подобные факты отмечены также другими исследователями (Кныш, 1977; Шураков, 1989). Предварительный расчет вероятностей показал, что первое яйцо кукушка забирала чаще, чем это можно было ожидать теоретически (случайно). Трактовать эти случаи как целесообразную поведенческую тактику, видимо, преждевременно. Хотя очевидно, что кукушонок будет всегда иметь преимущества (в выбрасывании яиц и птенцов хозяина), если вылупится первым. Однако остался открытым вопрос: может ли самка кукушки различать яйца хозяина по порядку откладки. Нам удалось установить возможный механизм опознавания порядка отложенных яиц птицами. По крайней мере, человеческий глаз различает таким способом свежие и насиженные яйца уверенно. Освещая ультрафиолетовой лампой яйца домашней курицы, отложенные в день осмотра, через 3 и 16 дней, мы установили значительные различия в флюоресценции отдельных участков скорлупы. Свечение практически отсутствовало в первые сутки (отдельные редкие точки), увеличивалось до отдельных пятен через трое суток и через две недели отмечено по всей поверхности яйца. Природу флюоресценции необходимо исследовать дополнительно, но можно предположить, что она связана с бактериями, размножающимися с течением времени на поверхности скорлупы. Известно, что птицы способны видеть изображение в ультрафиолетовой части спектра. Поэтому, можно предполагать способность кукушек

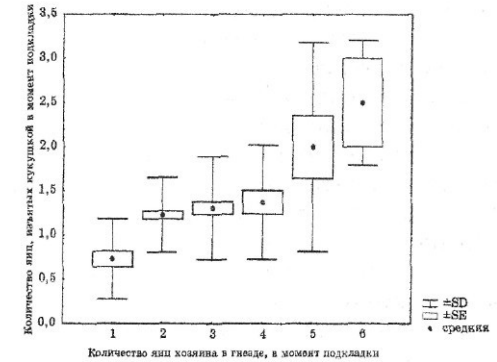


Рис. 1. Среднее количество яиц хозяина, изъятых кукушкой в момент подкладки своего яйца.

быстро отличать таким путем ранее отложенные яйца в кладках вида-воспитателя, а потому, возможно, изъятие кукушкой самых первых отложенных яиц не случайно.

Самка кукушки может разорять гнезда видов-воспитателей, съедая или выбрасывая яйца и птенцов. Такое поведение иногда связывают с получением кукушкой добавочного питания (Thiede, 1987; Мальчевский, 1987). Мы склонны считать, что в данном случае имеем дело с особой формой поведения самки кукушки и рассматривать это явление только как «добавочное питание» - слишком поверхностно, потому что:

при подкладке своего яйца самка кукушки поедает определенное число яиц хозяина (зависит от их общего числа и степени насиженности);

- не все яйца съедает, часть выбрасывает из гнезда;
- яйца поедает только самки, самцы - нет;
- поедание яиц отмечено только в период размножения, на зимовках - нет;
- поедает яйца основного вида-воспитателя, а не все подряд;
- по наблюдениям в неволе, не реагирует на яйцо только как на пищевой объект;

- выигрывает в калорийности, по сравнению с другими пищевыми объектами, нет.

Считать, что самки кукушки разоряют гнезда «целенаправленно», «для продления своего сезона размножения» или «приведения в соответствие циклов размножения» (Промптов, Лукина, 1940; Wyllie, 1975; Gehringer, 1979; Gartner, 1987), или «для снижения внутривидовой конкуренции» (Davies, Brooke, 1988), было бы также не совсем корректно. В то же время биологическая целесообразность таких действий очевидна. Возможно, что в процессе эволюции гнездового паразитизма кукушки первоначально поедание яйца (или яиц) хозяина при подкладке «в обмен» закрепилось отбором как имеющее положительный эффект. Он проявляется в постоянном наличии гнезд вида-воспитателя с незавершенными кладками (на участке кукушки) из-за повторного размножения. Именно растянутость периода начала кладок отдельными парами вида-воспитателя - одно из важнейших условий, способствующих наиболее полной реализации потенциала размножения кукушки,

Сроки размножения кукушки и видов-воспитателей. Период откладки яиц кукушкой тесно связан с временем размножения ее основных видов-воспитателей. В центральных областях России этот период длится 40-60 дней, с середины мая до начала июля. В гнезда основного вида-воспитателя кукушка откладывает яйца, как правило, в более ранние сроки, чем в гнезда других видов. Анализ взаимосвязи сроков и интенсивности размножения кукушки и белой трясогузки в районе Окского заповедника показал, что особенно репродуктивного периода кукушки обуславливаются особенностями размножения основного вида-воспитателя. В размножении вида-воспитателя существует период, который определяет ход последующей откладки яиц кукушкой в данном году (у белой трясогузки это последняя декада мая) (Нумеров, 1982). Вероятно, здесь имеет место явление стимуляции размножения, точнее гонадостимуляции. Число овулирующих фолликулов самки кукушки за-

висит от «степени раздражения», полученного ею в начальный период от свежих кладок вида-воспитателя.

Особенности насиживания яиц и выкармливания птенцов кукушки видами-воспитателями. Развитие эмбриона кукушки в яйце происходит быстрее, чем у большинства воробьиных птиц, и составляет от 11 до 13,5 суток (Heinroth, 1927; Промптов, Лукина, 1940; Дерим-Оглу, Леонов, 1974; Леонов, 1978; Смогоржевский, Смогоржевская, 1981; Alvarez, 1994, и др.). Разница (2,5 суток) - не результат ошибки или неточного определения. Наблюдения показывают, что обыкновенная кукушка способна «задерживать» яйцо в яйцеводе и откладывать его уже слегка насиженным (Дерим-Оглу, Леонов, 1974; Шураков, 1989), что может рассматриваться как проявление лабильности эмбриоадаптации (Леонов, 1978). Этим и можно объяснить наблюдаемые различия периода инкубации яйца кукушки. В случае, когда самка кукушки откладывает яйцо с задержкой, дожидаясь появления яиц хозяина в заранее обнаруженном гнезде, кукушонок вылупляется через 11,5-12 суток. Когда самка обнаруживает гнездо с незавершенной или слабонасиженной кладкой, подкладывается сразу только что сформированное яйцо. В таком случае вылупление птенца кукушки может произойти через 13-13,5 суток. Таким образом, задерживая яйца в яйцеводе, кукушка может синхронизировать откладку своих яиц с откладкой яиц видом-воспитателем.

Рост, развитие и поведение птенца кукушки имеют следующие основные характеристики, обеспечивающие его успешное существование в гнезде видов-воспитателей:

кукушонок растет очень быстро. К 16-17 дню масса птенца увеличивается экспоненциально в 29,7-34,3, в среднем - в 30,3 раза. За два-три дня до вылета из гнезда масса кукушонка стабилизируется и несколько снижается (на 1-2,5 %). Изменение массы кукушонка по дням наилучшим образом аппроксимируется уравнением логистической кривой;

птенец кукушки обладает инстинктом «выбрасывания», который проявляется обычно в срок от 10-12 часов до 2-3 суток;

способность выбрасывания сохраняется у кукушонка в течение 4-5 суток, однако известны случаи, когда инстинкт проявляется еще на 7 и 8 сутки;

случаи воспитания двух кукушат одновременно или кукушонка и птенцов вида-воспитателя связаны с особенностями конструкции гнезд этих видов, а не с отсутствием инстинкта выбрасывания у птенца кукушки;

срок пребывания кукушонка в гнезде составляет в среднем $20,0 \pm 0,22$ дня. Вылетая из гнезда, кукушонок первые 2-3 дня держится в непосредственной близости от него (до 50 м), а затем перемещается дальше. Приемные родители кормят кукушонка еще в течение нескольких недель, в среднем - $27,31 \pm 1,94$ дня. То есть при воспитании птенца кукушки продолжительность периода ухода за птенцом в 2,1 раза выше, чем затрачиваемая этими видами на выкармливание своих птенцов. Данное обстоятельство, вероятно, оказывает дополнительное воздействие на размножение некоторых видов-воспитателей. Оно может проявляться в снижении вероятности второй кладки у видов с полициклическим размножением, так как сроки первого гнез-

дования (с кукушонком) существенно затягиваются;

несмотря на индивидуальные различия в росте и развитии кукушонка в гнездах различных видов птиц-воспитателей, связанные с особенностями поведения, типом гнезда, составом корма и т. д., наблюдается общее сходство, характерное для вида в целом;

успешному выживанию кукушонка в гнездах различных видов птиц способствуют: постоянно высокий уровень пищевой мотивации; тонкая слуховая и вибрационная чувствительность, что обеспечивает ему абсолютную (100 %) реакцию на каждый прилет птиц с кормом; недифференцированный «цикающий» позыв кукушонка, совпадающий с частотным диапазоном и уровнем вокализации целого выводка птенцов хозяина; ярко-оранжевая окраска и большой размер полости рта кукушонка; высокая пищевая пластичность. В характере роста и развития птенца кукушки комбинируются особенности открыто- и закрытогнездящихся видов, однако преобладают черты птиц, поселяющихся в укрытиях, что характеризует кукушку, как исходно закрытогнездящийся вид.

Успешность размножения кукушки у различных видов-воспитателей. В среднем из гнезд основных видов-воспитателей вылетает $33,0 \pm 1,22$ % птенцов кукушки от числа отложенных яиц ($n=1494$). Основной причиной гибели яиц кукушки у открытогнездящихся видов-воспитателей является их «выбраковка» хозяевами (41,63 %). Гибель по причине разорения кладок в этой категории воспитателей ниже (14,29 %), причем она даже ниже, чем собственных кладок хозяев (без яйца кукушки). Объяснением такой ситуации может быть, с одной стороны, разорение гнезд самой кукушкой, с другой - использование для подкладки яиц относительно хорошо укрытых гнезд воспитателя. И тому и другому существуют подтверждения полевыми наблюдениями и экспериментами (Davies, Brooke, 1988; Alvarez, 1994; Кныш, 1999, 2000). В группе закрытогнездящихся видов соотношение причин гибели обратное. Дискриминация яиц кукушки этой категорией воспитателей происходит реже (11,49 %), а гибель от разорения хищниками чаще (26,35 %), но не чаще, чем гибнут кладки этих видов (без яйца кукушки) от хищников. В итоге из закрытых и полужакрытых гнезд видов-воспитателей кукушата вылетают успешнее ($53,62 \pm 3,25$ %), чем из гнезд открытогнездящихся видов ($29,1 \pm 1,28$ %, $p < 0,001$). Доля неоплодотворенных яиц кукушки в гнездах обеих категорий воспитателей очень низка и составляет 1,82-2,19 %, в среднем - 2,0 %, а яиц с неразвившимися эмбрионами - 2,73 %.

Виды-воспитатели обыкновенной кукушки и особенности ее взаимоотношений с различными категориями хозяев. Анализ 2535 находок яиц и птенцов обыкновенной кукушки в гнездах 127 видов воробьинообразных в Восточной Европе и Северной Азии (в пределах бывшего СССР) позволил выделить группу основных и локальных хозяев. В европейской части рассматриваемой территории находок яиц и птенцов кукушки зарегистрировано в 8,3 раза больше, чем в азиатской, что связано с лучшей изученностью первой территории. Тем не менее, по количеству видов, у которых обнаружена кукушка, европейская часть уступает азиатской (75 и 94 вида, соответственно). В распределении случаев паразитизма по видам тоже наблюдаются

определенные различия (рис. 2). Для европейской территории более ярко выражено доминирование нескольких основных видов (белой трясогузки, обыкновенной горихвостки, зарянки, дроздовидной и болотной камышевок). Суммарно в гнездах этих видов зарегистрировано 59,5 % случаев паразитизма. Основными локальными воспитателями являются луговой чекан, лесной конек, серая мухоловка, зяблик, тростниковая камышевка, садовая и серая славки, обыкновенный жулан, лесная завирушка, варакушка, певчий дрозд, пеночка-весничка и выюрок. Связи кукушки с остальными 57 видами носят либо узколокальный характер, либо случайный. В азиатской части ареала кукушки основными воспитателями являются: черноголовый чекан, дубровник, степной конек, сибирский жулан, туркестанская и дроздовидная камышевки, соловей-красношейка (суммарно - 38,1 % случаев паразитизма). Кроме того, по 1,7-3,6 % случаев паразитизма отмечено у садовой и толстоклювой камышевок, желтоголовой, горной и белой трясогузок, обыкновенной чечевицы, варакушки, овсянки-крошки, желчной овсянки, пятнистого конька и пеночки-зарянички.

Для территории Сев. Африки и Зап. Европы наиболее значимыми воспитателями птенцов обыкновенной кукушки являются: камышевки (27,3 % у 8 видов, наиболее часто - тростниковая камышевка); славки (16,2 %, у 13 видов, чаще других - садовая славка); трясогузки (10,7 %, 4 вида, белая трясогузка); завирушки (8,1 %, 3 вида, лесная завирушка); зарянка (7,2 %); горихвостки (5,1 %, 4 вида, обыкновенная горихвостка); коньки (7,3 %, 6 видов, луговой конек); сорокопуть (4,8 %, 4 вида, обыкновенный жулан).

Наиболее широкое распространение имеют «универсальные» виды-воспитатели (белая трясогузка, зарянка). Для большинства других воспитателей четко выделяются определенные участки ареала кукушки в Европе, где они являются основными хозяевами.

Список видов, в гнездах которых обнаружены яйца или птенцы обыкновенной кукушки во всей азиатской части ареала, насчитывает более 220 видов, однако, если исключить виды, у которых отмечено менее десяти находок яиц кукушки, то список сокращается до 58. Основными хозяевами кукушки являются 3 вида славковых: веерохвостая цистикола (11,1 %), черногорлая (5,6 %) и горная (4,5 %) принии. Среди 10 видов коньков основным воспитателем является степной конек (9,5 %). Среди камышевок как основные воспитатели отмечены дроздовидная и туркестанская камышевки (3,7%

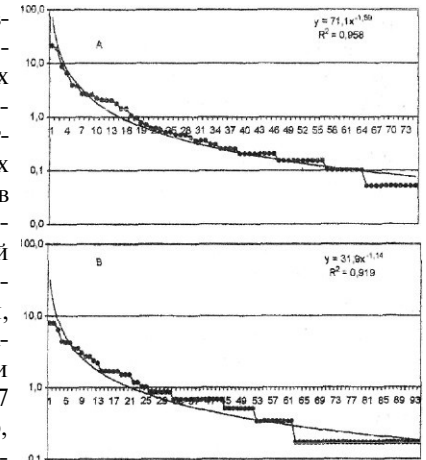


Рис. 2. Распределение количества находок яиц и птенцов кукушки в гнездах различных видов на территории Восточной Европы (А) и Азиатской (В) части ареала (в границах бывшего СССР).

зарегистрированных случаев паразитизма). Основными хозяевами кукушки являются также черный и черноголовый чеканы (суммарно - 5,9 %), длиннохвостый и сибирский сорокопуть (5,1 %), небесно-синья мухоловка и краснобрюхая нильтава (4,8 %).

Таким образом, западная (европейская) часть ареала кукушки характеризуется выраженным доминированием небольшого числа основных видов-воспитателей. Здесь 8-9 экологических рас кукушки имеют очень высокую численность и широкое распространение. Численность кукушек других рас существенно (на порядок) ниже. В восточной (азиатской) части ареала явного доминирования отдельных хозяев не наблюдается, но общее видовое разнообразие воспитателей выше.

Общее число видов, в гнездах которых находили яйца или птенцов кукушки по всему ареалу, составляет около трехсот, 27 семейств воробьинообразных, но основных воспитателей, у которых зарегистрировано 90 % случаев паразитизма кукушки, около 50. Они относятся к 10 семействам, суммарное количество зарегистрированных случаев паразитизма у которых составляет 99 %: славковые (64 вида, 43,2 % всех находок), трясогузковые (21 вид, 18,2 %), дроздовые (55 видов, 15,9 %), завирушковые (6 видов, 6,8 %), сорокопутьевые (8 видов, 4,7 %), вьюрковые (19 видов, 2,9 %), крапивниковые (1 вид, 2,5 %), овсянковые (19 видов, 2,4 %), мухоловковые (19 видов, 1,9 %) и тимелиевые (35 видов, 1,3 %).

Основные виды-воспитатели обладают комплексом общих особенностей, определяющих их статус как хозяев кукушки: доступными для подкладки яиц гнездами; относительно высокой численностью (хотя бы в оптимальных местообитаниях); растянутым периодом размножения, совпадающим по срокам и, как правило, перекрывающим период размножения кукушки; способностью принимать и насиживать яйца кукушки не только мимикрирующей окраски; выкармливать птенцов насекомыми (или преимущественно насекомыми). Среди них - зарянка, лесная завирушка и белая трясогузка являются универсальными воспитателями по всей территории своего ареала, совпадающего с областью распространения кукушки. Их универсальность заключается в способности принимать яйца кукушки любой окраски и с высокой успешностью выкармливать кукушат. У видов, отвечающих всем перечисленным условиям, ко дискриминирующим непохожие яйца, эволюция паразитизма кукушки шла по пути отбора сходно окрашенных яиц. Когда появлялся вариант окраски яйца, принимаемый хозяином, он закреплялся отбором. В результате у многих основных открытогнездящихся видов-воспитателей яйца кукушки имеют сходную окраску, в некоторых случаях - с высоким уровнем мимикрии. Такими видами являются камышевки, славки, сорокопуть, овсянки, коньки и ряд других.

В каждом конкретном местообитании основным (доминирующим) видом-воспитателем кукушки оказывается обычно только один вид. Другого, обладающего всеми свойствами основного воспитателя в данном месте, как правило, нет.

На своем участке самка кукушки подкладывает яйца не только в гнезда основного вида-воспитателя, но и в среднем 5,2 случайным видам. Такое поведе-

ние самок обыкновенной кукушки способствует расширению связей с видами-воспитателями и обеспечивает дополнительные «страховочные» возможности, которые могут быть использованы кукушкой в процессе эволюции паразитизма.

Доля пораженных гнезд основных видов-воспитателей зависит от размеров обследованных территорий. На локальных участках размножения отдельных самок кукушки уровень паразитирования может достигать 85-92 % гнезд. Для территорий крупных регионов - единицы или доли процентов (рис. 3). Средние уровни паразитизма кукушки в гнездах основных воспитателей для территорий различного размера составили: $28,3 \pm 5,52\%$ ($<10 \text{ км}^2$), $12,7 \pm 1,99\%$ ($<100 \text{ км}^2$) и для территорий более 1000 км^2 - $2,8 \pm 0,45\%$. То есть оценки, полученные для конкретного участка, маленького района, региона или ареала в целом, могут различаться в десятки раз. Соответственно, показатели, полученные для одной популяции, нельзя переносить на другие популяции и тем более распространять на вид в целом.

Из-за разорения кладок кукушкой и паразитизма может погибать значительное число яиц и птенцов хозяев.

В то же время гибель яиц или птенцов происходит и по другим причинам. Кукушка может быть только одной из них, поэтому степень воздействия кукушки на популяцию (или ее часть) вида-воспитателя правильнее оценивать как долю среди всех других причин гибели. При таком подходе лучше проявляется роль каждого фактора. Кроме того, как и при рассмотрении интенсивности паразитизма, в оценках влияния кукушки на успешность размножения хозяев определяющее значение имеет размер рассматриваемой территории.

Наиболее изученным в настоящее время является воздействие паразитизма кукушки на успешность размножения отдельных популяций видов-воспитателей. Например, в Австрии при интенсивности паразитирования гнезд тростниковой камышевки 3,6 % гибель от него потомства камышевки составляла 8,6 %. Среди шести других причин наиболее существенной была гибель от хищников - 66,8 % (Erlinger, 1986). Гибель потомства болотной камышевки в Сумской области от кукушки составила 25,7 %, а от хищников - 44,6 % и 29,7 % по другим причинам (Кныш, 1999, 2000). По нашим наблюдениям, средняя частота паразитизма кукушки в гнездах белой трясогузки составила в 1970-1983 гг. - 27,8 %, по годам от 4,4 % до 42,4 %. Доля гибели потомства трясогузки из-за паразитизма кукушки - от 8,4 % до 32,4 %, в среднем - $22,58 \pm 2,15\%$. То есть, несмотря на относительно высокий уровень паразитизма, доля гибели от кукушки не является главной и более 77 % случаев гибели яиц или птенцов объясняются другими причинами. парази-

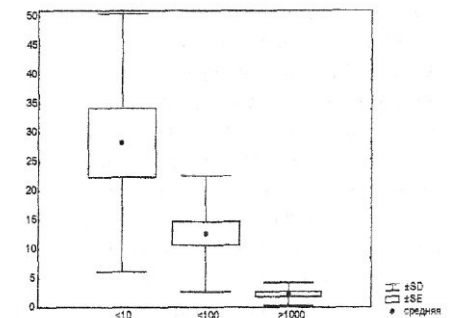


Рис. 3. Средние уровни паразитизма кукушки в гнездах основных видов-воспитателей в зависимости от площади обследуемой территории.

тизм кукушки как фактор гибели потомства белой трясогузки наиболее существенно влияет на успешность размножения поздно (или повторно) гнездящихся особей и долю слетков вторых кладок. Сходная ситуация наблюдается и с другими видами-воспитателями - луговым коньком (Constant, Eybert, 1980; Rose, 1982), тростниковой камышевкой (Gehring, 1979), серым сорокопутом (Cladon, цит. по W. Makatsch, 1971).

Рядом исследований, основанных на наблюдениях за мечеными особями, показана неравнозначная роль первых и вторых (ранних и поздних) выводков в воспроизводстве потомства и, возможно, последующей **выживаемости** слетков (Соколов, 1975; Паевский 1976, 1981, 1985; Нумеров, 1987, 1988, и другие). На основании наших наблюдений и анализа литературы отметим два важных момента для обсуждаемого нами вопроса. Первые и ранние кладки белой трясогузки в районе Окского заповедника имеют достоверно большую успешность вылета птенцов по сравнению со вторыми и поздними (Нумеров, 1978; Нумеров и др., 1995), Население гнездящихся трясогузок ежегодно формируется в основном из птиц не местного происхождения. Из 548 окольцованных в 1976-1980 гг. особей в последующие годы на месте кольцевания в период размножения встречена лишь одна птица. Подобная ситуация отмечена В.А. Паевским (1981) для белых трясогузок Куршской косы. Таким образом, несмотря на общую высокую интенсивность паразитизма кукушки в гнездах белой трясогузки, основная нагрузка приходится на вторые и поздние кладки. Эти кладки принадлежат, как мы предполагаем, птицам, потерявшим первые кладки и молодым особям. **Наиболее же «жизнеспособное»** потомство дают взрослые птицы, выведшие потомство в начале гнездового сезона. Общая доля гибели потомства трясогузки из-за паразитизма кукушки составляет менее четверти **всех** других причин. Кроме того, формирование населения гнездящихся трясогузок происходит в значительной степени за счет птиц, родившихся и гнездившихся в других районах. То есть совокупность перечисленных факторов указывает на абсолютно несущественное воздействие кукушки на динамику популяции белой трясогузки.

Вероятно, и с большинством других видов-воспитателей взаимоотношения кукушки имеют сходный характер. Если же перейти от **популяционного** уровня рассмотрения на видовой, то возможное влияние кукушки на численность воспитателей еще более минимизируется. Даже на уровне группы популяций оно уже ничтожно мало. Например, в Германии в 1964-1979 гг. окольцовано 442 нелетных птенца кукушки у 20 различных видов-воспитателей и за этот же период окольцовано 88074 их собственных птенца. В пересчете на одного птенца кукушки приходилось в среднем 200 птенцов хозяев (Benecke, 1982).

ГЛАВА 4. ВНУТРИВИДОВОЙ ГНЕЗДОВОЙ ПАЗАРИТИЗМ У ПТИЦ (РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА ЯВЛЕНИЯ)

Размер кладки у различных видов птиц величина относительно постоянная и эволюционно обусловленная. Существует множество общих обзоров, в которых описаны факторы, определяющие величину кладки у птиц (Wynne-Edwards, 1963; Loman, 1982; Паевский, 1985; Зимин, 1988, и др.), но в связи

с гнездовым паразитизмом этот вопрос не рассматривался.

Факты обнаружения кладок с яйцами, подложенными **конспецифичными** самками, давно известны для многих видов и чаще всего описывались как случайные и аномальные. Первой попыткой обобщения этих разрозненных фактов была работа Y. Yom-Tov (1980), в которой упомянуто 55 видов птиц. В последующих обобщающих исследованиях количество видов возросло и достигло, по данным R.B. MacWhirter (1989), 79 видов, а по данным F.C. Rohwer, S. Freeman (1989) - 141 вида. В последней опубликованной сводке были упомянуты уже 236 видов, у которых зарегистрирован внутривидовой паразитизм (Yom-Tov, 2001). Оригинальные наблюдения, анализ отечественных публикаций и материалов зарубежных работ позволил дополнить этот список и увеличить количество видов до 303 (Нумеров, 2003).

Общая динамика накопления знаний о внутривидовом паразитизме у различных видов птиц свидетельствует, с одной стороны, о неослабевающем интересе к явлению, с другой - о совершенствовании методов идентификации паразитических яиц. В работе подробно рассматриваются достоинства и недостатки всех известных полевых и лабораторных методов исследования внутривидового паразитизма. При анализе собственного материала мы использовали прямые наблюдения за ходом откладки яиц и насиживания. Основными критериями наличия внутривидового паразитирования являются: появление двух и более яиц в день; появление новых яиц после завершения кладки; особо асинхронное **вылупление** птенцов; случаи **сверхувеличенных** размеров кладок.

Считать априорно все кладки с «повышенным» количеством яиц случаями внутривидового паразитизма нельзя. Они требуют **специального** рассмотрения, так как могут содержать яйца нескольких самок. Например, многие исследователи, изучавшие экологию гусеобразных, считают, что максимальный размер кладки у уток и нырков, как правило, не превышает 12 яиц (Дементьев и др., 1952; Немцев, 1956; Скрябин, 1967; Дебело, 1977; Иванов, 1980; Яновский, 1991; Jansen, Bollinger, 1998. Михантьев, Селиванова, 2001, и др.). В то же время по всему ареалу у этих уток зарегистрированы кладки, превышающие максимальный размер в 1,5-3 раза, что связывают с внутривидовым паразитизмом. Включение таких кладок в анализ приводит к характерному удлинению правой части распределения и, соответственно, отклонению от нормального распределения, а при малой выборке искажают и саму среднюю. Нами это проверено по материалам оригинальных наблюдений и пересчетам данных по кладкам гоголя (Немцев, 1956) и красноголового нырка (Иванов, 1980).

Учитывая, что вариабельность яиц внутри кладки (отложенных одной самкой) ниже, чем между кладками (Мянд, 1988; Нумеров и др., 1995; Климов, 1997; Венгеров, 2001, и др.), мы попытались оценить уровни изменчивости яиц нырка в кладках 7-12 яиц и более 12 яиц. Для анализа внутрикладковой вариабельности яиц был использован такой критерий, как максимальная дистанция Евклида (**MED**), применяемая в кластерном анализе. Последний показатель был с успехом применен для идентификации кладок нескольких самок исландского и обыкновенного гоголя в Канаде и Финляндии (Eadie, 1989, цит. по Pöysä et al., 2001).

По нашим наблюдениям на ю.-в. Мещерской низменности и Воронежской области, среди 22 измеренных кладок красноголового нырка более 12 яиц содержали 3 кладки (13,6 %). Некоторые яйца в этих кладках выделялись размерами и степенью насиженности. Кроме того, эти кладки выделялись и повышенным уровнем варибельности яиц. Средние значения дистанции MED для кладок красноголового нырка, содержащих 7-12 яиц, составило $4,22 \pm 0,24$, тогда как для кладок с 13-ю и более яйцами - $7,96 \pm 1,06$, то есть в 1,9 раза больше ($p < 0,01$) (рис. 4).

Варибельность яиц озёрной чайки в кладках из 3 яиц была повышенной в годы высокой численности (1995, 1997) по сравнению с 1994 г. (низкая численность), но самой значительной была в кладках из 4 яиц (рис. 5). Доля кладок, содержащих более 3 яиц, колеблется от 1,3 % до 3,6 % в различных точках ареала озёрной чайки, составляя в среднем 2,52 % ($n=1388$, Самородов, 1985; Нумеров и др., 1995; Климов и др., 1998).

По материалам наблюдений в Верхнем Подоярье (наши данные по Воронежской области и Липецкой области из С.М. Климова и др. (1998)), мы провели анализ варибельности нормальных и кладок с увеличенным числом яиц чомги, лысухи и камышницы. У всех видов значения показателя MED длины и диаметра яиц в больших кладках были выше, чем в нормальных. У чомги - $6,54 \pm 0,92$ и $3,52 \pm 0,27$, соответственно, ($p < 0,01$). У лысухи достоверно отличался уровень вариации яиц в кладках с 5-6 яйцами и более крупными

Мосейкин, 2001, и др.). Объяснения причин их появления, которые приводят авторы публикаций, различны, чаще всего комментарии отсутствуют. Не сомневаясь в целом в реальности подобного явления, считаем, что эти общеизвестные факты требуют дополнительной проверки на принадлежность всех яиц самке-хозяйке гнезда. Чаще всего чрезмерно крупные кладки возникают у большинства видов по причине внутривидовых подкладок яиц. Как следствие откладки яиц в завершённые и насиженные кладки, в таких гнездах наблюдается сверхасинхронное вылупление птенцов. Яйца таких кладок всегда обнаруживают повышенную варибельность и отклонения в нормальности распределения. Так же, как и уклоняющиеся в большую сторону (по количеству яиц), кладки, уклоняющиеся в меньшую, могут вызывать отклонения от нормального распределения, но «маленькие» кладки исследователи, как правило, не принимают в расчёт, считая их неполными. С крупными кладками почти всегда поступают менее осторожно, относятся такие случаи к фактам феноменальной плодовитости или уникальности данного местообитания.

Рис. 6. Средние значения показателя MED в кладках камышницы, чомги и лысухи, содержащих нормальное и увеличенное число яиц.

Мы считаем, что для популяционных анализов морфологических параметров яиц (внутрикладковой изменчивости) целесообразно использовать только яйца из кладок с модальными значениями по размеру, так как в кладках с большим числом яиц высока вероятность присутствия яиц более чем одной самки.

Особенности внутривидового паразитизма неворобьиных птиц. Среди неворобьиных птиц внутривидовой паразитизм зарегистрирован у 223 видов, относящихся к 39 семействам 16 отрядов. Наибольшее число видов этого списка относятся к гусеобразным - 88, или 39,5 %; к ржанкообразным - 45 (20,2 %) и к курообразным - 34 (15,2 %). В сумме виды этих трех отрядов составляют 74,9 % всех видов неворобьиных, у которых зарегистрированы случаи внутривидового паразитизма.

Внутривидовые подкладки яиц среди гусеобразных установлены в настоящее время для 55,0 % видов отряда. Вероятно, явление распространяется на все (или почти все) виды отряда, но пока не выявлено из-за относительно худшей изученности других видов. Среди видов гусеобразных, использующих одиночный способ размещения гнезд, у 49,3 % отмечен паразитизм. Среди колонияльно гнездящихся - у 85,7 %, среди использующих и тот и другой способы - у 91,7 % видов. По характеру размещения гнезд внутривидовой паразитизм отмечен у 54,3 % открытогнездящихся видов отряда, 63,3 % - у закрытогнездящихся и 70 % - у видов, гнезда которых находили и открыто,

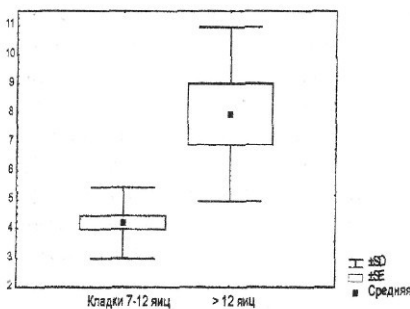
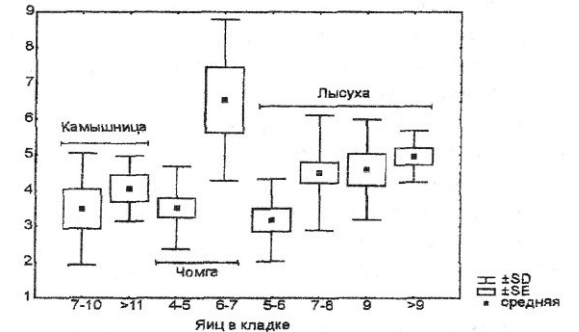


Рис. 4. Средние значения MED для изменчивости размеров яиц в кладках красноголового нырка различной величины.

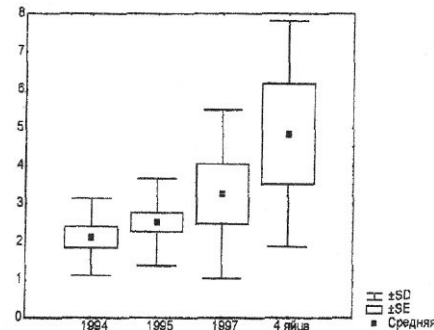


Рис. 5. Средние значения MED для изменчивости размеров яиц кладок озёрной чайки из 3 яиц в 1994, 1995 и 1997 годах и в кладках из 4 яиц.

($p < 0,01$). Варибельность яиц в кладках с 7-8, 9 и более яйцами достоверно не различалась, но наиболее крупные кладки имели и самые высокие значения MED (рис. 6). Сходная ситуация отмечена и в кладках камышницы.

В литературе описано множество случаев «задержки в откладке последнего яйца», а также встреч чрезмерно больших кладок у многих видов и в различных частях ареала (Луговой, 1963; Дьяконов, 1967; Дебело, 1977; Fleischer, 1982; Conover, 1984; Хохлов, Мельгунов, 1991; Ткаченко, 1998; Покуса, 1998;

и закрыто расположенными.

В большинстве проведенных исследований внутривидовой паразитизм связывается с плотностью гнездования изучаемых видов и дефицитом мест, пригодных для гнездования (Bezzel, 1961; Ардамацкая, 1991; Лысенко, 1991; Lokemoen, 1991; Robertson et al., 1992, и др.). Повышение плотности гнездования уток может происходить под воздействием климатических факторов (Скрябин, 1967; Сыроечковский, 1979; Гуртовая, 1985; Lank et al., 1989; Mehlum, 1991; Sørensen, 1993), при гнездовании уток в колониях чаек (Сагитов, 1981; Суханова, 1988; Sukhanova, 1996; Väänänen, 2000; Fournier, 2000, и др.). Похожий эффект может возникать при воздействии факторов антропогенного происхождения, включая мероприятия по привлечению птиц с помощью искусственных гнездовий. В случае близкого размещения этих гнездовых увеличивается плотность гнездящихся птиц и уровень внутривидового паразитизма. В некоторых случаях создаются условия для колониального гнездования типично одиночно размножающихся видов. Например, у осенней утки уровень паразитизма достигал 74-91 % (Delnicki, 1973; цит. по Eadie et al., 1998).

Суммарный статистический анализ данных по уровню внутривидовых подкладок яиц в различных группах гусеобразных показал, что у открытогнездящихся неколониальных видов он существенно ниже, чем у закрытогнездящихся колониальных или полуколониальных видов (рис. 7). И колониальные (31,7±5,34 %) и закрытогнездящиеся (41,0±3,35 %) виды достоверно отличаются более высоким уровнем внутривидовых подкладок яиц от одиночно и открытогнездящихся видов (9,3±0,93 %). Данная ситуация подтверждает приведенные выше рассуждения о значении факторов, приводящих к переуплотнению популяций.

То есть дефицит мест гнездования у гусеобразных, вызванный популяционными циклами численности, природно-климатическими или антропогенными факторами, - одна из важных причин, определяющих частоту внутривидовых подкладок яиц. В то же время в ряде исследований внутривидовой паразитизм наблюдали и при отсутствии дефицита гнездопригодных территорий или невысокой плотности размножения (Semel, Sherman, Byers, 1988, 1990; Чернов, 1990; Saylor, 1992; Semel, Sherman, 1995; Сыроечковский, 2001), что свидетельствует о наличии других факторов, влияющих на внутривидовые подкладки яиц. В целом широкое распространение и высокие уровни внутривидового паразитизма у гусеобразных обуславливаются сочетанием множества факторов. Среди них наиболее существенными являются: биоэкологические особенности группы

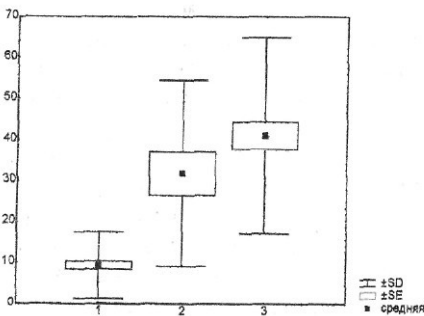


Рис. 7. Уровни внутривидового гнездового паразитизма в различных экологических группах гусеобразных. 1 - одиночные, открытогнездящиеся виды; 2 - колониальные; 3 - закрытогнездящиеся виды.

(большие размеры кладок, агрегированное гнездование, использование для устройства гнезд закрытых или полузакрытых полостей и дупел); факторы среды и видовые (популяционные) особенности, которые обуславливают плотность гнездования того или иного вида в данный момент времени; слабое давление отбора против паразитизма, проявляющееся в отсутствии каких-либо выраженных «антипаразитарных» стратегий у хозяев; возможность повышения общей эффективности размножения популяции.

Внутривидовой паразитизм у остальных видов неворобьиных чаще всего регистрировали у других водных или околоводных птиц (поганкообразные, баклановые, аистообразные, пастушковые и ржанкообразные). В работе проводится детальное описание и анализ случаев внутривидового паразитизма у видов перечисленных групп. Наиболее высокие уровни внутривидовых подкладок яиц отмечены у поганок - 1,7-15 % (Moskal, Marszalek, 1986; Hill et al., 1997; Flug, 1998; Косенчук, 1998; Кошелев и др., 1998; наши данные), пастушковых: камышницы - 21-25 % (Gibbons, 1986; McRae, 1995, 1997; наши данные), камышницы-крошки - 21-36 %, хохлатой лысухи - 43 % (Jamieson et al., 2000) и у американской лысухи - 21-46 % (Lyon, 1991, 1992), а также у белолобой шурки - 7-17 % (Emlen, Demong, 1984). У всех других видов неворобьиных частота внутривидового паразитизма не превышает 10 %.

Внутривидовой паразитизм у воробьинообразных зарегистрирован к настоящему времени у 80 видов 22 семейств, что составляет пока всего 1,5 % от списочного состава отряда (Нумеров, 2003). Наиболее высокие уровни внутривидовых подкладок яиц (20-45 %) отмечены в местах с высокой плотностью гнездования и у условно колониальных или типично колониальных видов (Dhindsa, 1983; Brown, 1984; Moller, 1987; Brown, Bomberger Brown, 1988; 1989; 1990; Birkhead et al., 1990; McKittrick, 1990; Morton et al., 1990; Zilberman et al., 1992; Verheyen, 1994; Yamaguchi, 1997; Calvo et al., 2000, и др.). У большинства открытогнездящихся видов уровни внутривидовых подкладок яиц составляют менее 10 % обследованных гнезд.

Модельным видом, на примере которого детально обсуждаются вопросы внутривидового паразитизма у воробьинообразных, рассматривается обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*). Первые сведения о случаях подкладки яиц одними самками скворца в гнезда других самок рассматривались как случайные или аномальные (Kessel, 1957; Yom-Tov et al., 1974; Нумеров, 1978). Последующими исследованиями показано, что такая подкладка яиц имеет регулярный характер (Yom-Tov, 1980; Rohwer F.C., Freeman S., 1989; Romagnano et al., 1989, 1990; Нумеров, 1991, и др.). В то же время ряд исследователей до настоящего времени расценивает факты внутривидовых подкладок яиц как случайную аномалию (MacWhirter, 1989; Gintautas, 1994; Slagsvold, 1998).

Случаи внутривидового гнездового паразитизма в двух изучаемых популяциях обыкновенного скворца (Окского заповедника и Усманского бора - с.-з. Воронежской области) регистрировали ежегодно. По годам доля гнезд с подложенными яйцами составляла от 7,14 % (1983) до 62,5 % (1992). Всего выявлено 48 кладок с яйцами двух и более самок, в среднем - 16,38 % от общего числа гнезд, за которыми вели наблюдения.

Средний размер кладок скворца с яйцами двух и более самок ежегодно оказывался достоверно выше такового одной самки. Распределение кладок с различным числом яиц в гнездах скворца в районе Окского заповедника и Уманском бору оказалось сходным. Кладки, содержащие паразитические яйца, на 1,77 и 0,91 яйца (Окский заповедник и Воронеж, соответственно) превышают нормальные ($p < 0,001$).

В случае, когда «паразитическое» яйцо появлялось в гнезде с 1-3 яйцами хозяина, размер кладки, как правило, не увеличивался (табл.). Когда же яйцо подкладывалось в гнездо с 4 и более яйцами хозяина, величина кладки возрастала иногда до 8-10 яиц. В подавляющем большинстве случаев (81,3 %) в гнездо было подложено одно яйцо, в 14,6 % - два и в 2-х (4,1 %) - три чужих яйца, в среднем на одно гнездо - 1,23 яйца.

Таблица

Стадии подкладки паразитических яиц и итоговый средний размер кладки			
Количество яиц в кладке (в момент подкладки чужого)	Количество случаев	Итоговый размер кладки	CV %
0	1	6,0	-
1	8	4,43±0,20	12,07
2	9	4,67±0,24	15,15
3	11	4,67±0,17	10,71
4	3	6,00±0,58	16,67
6	8	6,88±0,35	14,42
6	6	8,00±0,45	12,5

Несмотря на относительно большой размер кладок с подложенными яйцами, увеличения размеров выводков и итоговой успешности размножения в таких гнездах не отмечено. Наблюдения за судьбой 2272 яиц из 496 кладок, среди которых 43 кладки (250 яиц) содержали яйца 2-х и более самок показали, что основная гибель (в гнездах обоих типов) происходит на стадиях откладки яиц и насиживания (42,5 % и 50,8 %, соответственно). Неоплодотворенные и яйца с неразвившимися эмбрионами встречаются в обоих типах кладок в среднем в 8,2-8,8 %. Успешность выкармливания птенцов, по многолетним средним данным, несколько выше в нормальных кладках. В целом из гнезд благополучно вылетает 45,3 - 41,2 % слетков в расчете от количества отложенных яиц. То есть, в гнездах скворца с паразитическими яйцами наблюдается более высокая гибель гнезд (яиц) на стадии кладки и в среднем на 4,1 % пониженная общая успешность размножения.

Подложенные яйца, по нашим наблюдениям, отличались от других интенсивностью окраски и структурой скорлупы (46 % случаев), формой (14 %) и размерами. Для анализа мы использовали стандартные промеры (длина и диаметр) 912-ти яиц 191 кладки за 1990-1999 годы. Общее распределение длины и диаметра яиц всех кладок (исключая подложенные яйца) не отличается от нормального. В распределении этих же параметров яиц паразитических самок наблюдаются существенные отклонения, особенно в распределении диаметра. Для них характерна увеличенная доля яиц с меньшими абсолютными

значениями. Кроме того, все кладки с паразитическими яйцами имели повышенную вариабельность (рис. 8). Для кладок из 4-х и 5-ти яиц это увеличение составило 1,7 и 1,9 раза, соответственно ($p < 0,05$). Для кладок из 6-ти яиц значения *MED* выше в 1,4 раза ($p > 0,05$). В целом максимальная дистанция Евклида превышающая для кладки значение 2,4, может свидетельствовать о наличии в этой кладке обыкновенного скворца яиц 2-х или более самок ($p < 0,05$).

Большая часть случаев подкладки яиц паразитическими самками скворца происходила в гнезда с незавершенной кладкой хозяина, чаще всего до появления 4-го яйца (64,4 %). По времени суток - в основном с 14 до 16 часов, то есть в период, когда встреча с самкой-хозяйкой гнезда наименее вероятна. В этом тактика паразитических самок скворца очень напоминает поведение самки обыкновенной кукушки при подкладке своего яйца.

Часть подкладываемых яиц (35,6 %) попадает в завершенные или насиженные кладки, что не только увеличивает ее размер, но и усиливает асинхронность вылупления птенцов. Биологическое значение асинхронности вылупления и развития птенцов трактуется неоднозначно (Stouffer, Power, 1990; Лебедева, 1990). Внутривидовой гнездовой паразитизм способствует увеличению доли асинхронных выводков и тем самым повышает роль естественного отбора.

Случаи внутривидового паразитизма распространены повсеместно, где гнездится скворец, и в зависимости от особенностей этих популяций носят более или менее массовый характер - 5-55,6 % гнезд (Davis, 1958; Сема, 1978; Нумеров, 1978; Romagnano et al., 1989, 1990; Power et al., 1989; Kennedy et al., 1989; Lombardo et al., 1989; Pinxten et al., 1990; Feare, 1991), в среднем - 25,4 %. Приведенные цифры следует считать минимальными, так как часть подложенных яиц могла быть пропущена. Мы произвели расчет вероятности содержания подложенных яиц в кладках скворца различной величины по фактическим данным и с учетом поправок на возможные пропуски. На основании полученных результатов можно заключить, что все кладки, содержащие 8 и более яиц, включают яйца нескольких самок. Кладки из 7 яиц также имеют очень высокую вероятность наличия подложенных яиц (78,5 %).

Специальными расчетами ранее нами было показано, что для популяции скворцов Окского заповедника наиболее оптимальным является размер кладки в пять яиц. Количество кладок, содержащих 5 яиц ежегодно, преобладает, в среднем составляя 55,4 %, и птенцы в них вырастают успешнее - 60,4 % (Нумеров, 1984). Но это касается только гнездового периода, а значительно

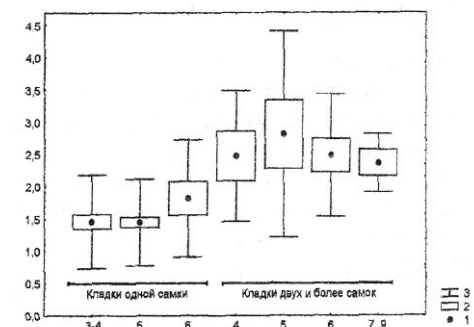


Рис. 8. Средние (1) значения показателя МЕЮ, ошибка (2) и среднее квадратичное отклонение (3) в кладках скворца различной величины, отложенных одной или несколькими самками.

более важным является выживаемость птенцов из выводков различной величины в дальнейшем. Анализ сведений о 18230 околовыводковых скворца с известным числом птенцов и данных о находках (возвратах) 363 особей позволил установить, что имеется тенденция лучшей выживаемости отдельных птенцов из крупных выводков (7-9 птенцов), чем птенцов из более мелких (фактическое количество выживших превышало теоретическое в 1,6 раза). Учитывая, что средний размер выводка равен или (что более обычно) меньше размера кладки на 0,5-0,7 единицы, часть кладок, из которых произошли рассматриваемые выводки, были еще крупнее. То есть отбор способствует лучшему выживанию отдельных птенцов из крупных выводков по сравнению с маленькими. Напомним, что, по данным наблюдений и расчетов, все кладки скворца, содержащие 8 и более яиц, являются кладками двух и более самок. То есть, вышеприведенные рассуждения о выживаемости птенцов скворца относятся к кладкам с паразитическими яйцами.

Внепарные копуляции у птиц как форма репродуктивного поведения и репродуктивная тактика самцов. Включение данного вопроса в исследование продиктовано сутью определения гнездового паразитизма (см. выше). В настоящее время репродуктивное поведение птиц рассматривают как социально-биологическое явление. Наряду с общепринятыми формами взаимоотношений полов (моногамия, полигиния, полиандрия, промискуитет) у некоторых видов дополнительно описаны факультативные и последовательные формы полигинии и полиандрии, коммунальная полиандрия, а также их сочетания (Cowley, 1983; Biddau, Mingozzi, Fedrighini, 1995; Kotaka, 1998; Saurola, 1998, и другие). В то же время некоторые из них могут трактоваться и как внепарные копуляции. Все это свидетельствует о большом разнообразии и сложности форм репродуктивного поведения птиц.

В контексте рассмотрения явления гнездового паразитизма мы анализировали только случаи внепарных копуляций в периоды перед или во время откладки яиц. Именно такие спаривания имеют потенциальную вероятность оплодотворения одного или нескольких яиц самцами, не входящими в состав пары. Составленный нами список видов, у которых зарегистрированы внепарные копуляции, включает 120 видов 42 семейств, 14 отрядов (Нумеров, 2003). Более половины из них (65 видов, или 54 %) - воробьинообразные. У 45 (37,5 %) видов списка зарегистрированы также и внутривидовые подкладки яиц, но последних отмечено в 2,5 раза больше (303 вида), что, по нашему мнению, отражает различную степень изученности явлений.

Частота внепарных копуляций у различных видов колеблется очень сильно: от 0,1-6 % у скопы, чеглока Элеоноре, лысого ибиса, коноплянки (Birkhead, Lessells, 1988; цит. по Birkhead, Møller, 1992; Koper, 1998; Bonlokke-Pedersen et al., 2002) до 70-86 % у пурпурной лесной ласточки, прекрасного расписного малюра, камышевой овсянки, золотистого маскового певуна (Harvey, 1985; Morton, Forman, Braul, 1990; Dixon, 1992; Green et al., 1995). Однако с позиции вклада в потомство значение могут иметь только копуляции, осуществляемые в фертильный период. И, как показывает анализ, в подавляющем большинстве случаев они происходят именно в это время, то есть они явно

неслучайны. Например, у белого ибиса частота внепарных копуляций составляет 5,6 %, но из них 91,5 % приходится на фертильный период самки (Frederick, 1987), у колпицы - 89,7 % (Aguilera, Alvarez, 1989), а у скопы из 1610 наблюдавшихся копуляций только две (0,1 %) были внепарными, но обе в период откладки яиц (Birkhead, Lessells, 1988; цит. по Birkhead, Møller, 1992). К этому же периоду относятся 82,4 % внепарных копуляций у грача (Røskaff, 1983; цит. по Birkhead, Møller, 1992), насильственные внепарные копуляции у балтийского цветного и красноплечевого черного трупиалов (Edinger, 1988; Gray, 1997). И все же главным итоговим показателем успешности такого репродуктивного поведения самцов является реальная доля его генетических потомков в выводках чужих самок. Эта доля может быть низкой - от 2-5 % (белый гусь, гусь Росса, степная пустельга, перепончатопалый галстучник, морской зуёк, морской песочник, сизая чайка, восточная сивалгия, буроголовая гаичка) или относительно невысокой (до 10 %) у тонкоклювой кайры, перепончатопалого песочника, белолобой шурки, дроздовидной камышевки, манорины-колокольчика, домового воробья, галки (Gowaty, Karlin, 1983; Emlen, Wrege, 1986; Wrege, Emlen, 1987; Karlin et al., 1990; Negro et al., 1996; Bukacinska et al., 1998; Conrad et al., 1998; Liebers, Peter, 1998; Pierce, Lifjeld, 1998; Dunn et al., 1999; Leisler et al., 2000; Veiga, Boto, 2000; Zharikov, Nol, 2000; Birkhead et al., 2001; Blomqvist et al., 2002). В гнездах длинноносого баклана (Graves, Ruano, 1992; Graves, Ruano, Slater, 1993), белой и белохвостой куропаток (Rorvik, 1989; Benson, 2001), перевозчика (Blomqvist et al., 2002), белокрылой американской ласточки (Moore, Stutchbury, 1999), восточного феба (Conrad et al., 1998), американского чижа (Gissing et al., 1998), лазоревки (Kempenaers, Dlohdt, 1991; Kempenaers, 1993, 1994) и обыкновенного скворца (Smith, Schants, 1993) в 10-30 % выводков хотя бы один птенец происходил от внепарных копуляций. Уровень внепарных происхождений части птенцов в 30-50 % гнезд отмечен в популяциях древесной американской, береговой и городской ласточек (Lifjeld et al., 1993; Riley et al., 1995; Alves, Bryant, 1998), палестинской нектарницы (Zilberman et al., 1992), варакушки (Krokene et al., 1996), пеночки-веснички (Bjornstad, Lifjeld, 1997), мухоловки-белошейки (Sheldon et al., 1997; Sheldon, 1998; Sheldon, Ellegren, 1999), гаички (Otter, Ratcliffe, Boag, 1994), индигового овсянкового кардинала (Westneat, 1988; 1990) и капюшонной вильсонии (Stutchbury, Ogden, 1996; Stutchbury, 1998). А у таких видов, как пурпурная лесная ласточка (Morton et al., 1990), королевский тиранин (Rowe et al., 2001), золотистый лесной (Yezerinac, 1997; Yezerinac, Weatherhead, 1997) и золотистый масковый певуны (Harvey, 1985), московка (Lubjuhn et al., 1999), камышовая (Dixon, 1992) и саванная овсянки (Freeman-Gallant, 1997), доля выводков с птенцами от внепарных копуляций доходила до 70-86 %.

В целом и самцы и самки извлекают выгоду от внепарных копуляций, так как увеличивают свой репродуктивный успех, но в то же время существуют и негативные моменты. Среди возможных выгод основными являются: страхование плодовитости (копуляции с несколькими самцами дают дополнительные гарантии оплодотворенности яиц); стимулирование конкуренции спер-

матозоидов различных самцов (наиболее конкурентоспособные сперматозоиды отражают лучшие наследственные черты и кондиции самцов, потомство от которых будет лучшим); увеличение генетического разнообразия потомства; получение дополнительного ухода за птенцами со стороны самцов, участвовавших в копуляциях (Birkhead, Møller, 1992; Rowley, Russell, 1990; Bowen et al., 1995; Catry, Furness, 1997). К негативным последствиям внепарных копуляций относят: чрезмерное преследование самок чужими самцами; снижение степени заботы о птенцах самца из пары, что может быть связано с неуверенностью в отцовстве; увеличенных рисках заболеваний и хищничества (Birkhead, Møller, 1992; Davies, 1992; Soukup, Thompson, 1997).

В популяциях большинства видов птиц имеется определенный резерв самцов, не имеющих территорий и не участвующих в размножении по тем или иным причинам. Поведенческой стратегией таких самцов в расширении своего репродуктивного успеха могут быть копуляции с фертильными самками. Такие копуляции, как и подкладка яиц самками в гнезда конспецифических особей, могут приводить к росту генетического вклада в потомство без размножения в традиционном понимании.

ГЛАВА 5. ФАКУЛЬТАТИВНЫЙ МЕЖВИДОВОЙ ГНЕЗДОВОЙ ПАЗАРИТИЗМ

В главе приводится эколого-систематический обзор видов, у которых зарегистрированы случаи межвидовых подкладок яиц. В результате анализа установлено, что факты факультативного межвидового паразитизма зарегистрированы у 268 видов. Если считать только виды-доноры (подкладывающие яйца), то это количество оказывается несколько меньше - 84 вида, 31 семейства, 10 отрядов (Нумеров, 2003). Среди последних явно преобладали неворобьиные - 62 вида, или 73,8 %.

Основные предпосылки, определяющие частоту межвидовых подкладок яиц, те же, что и при внутривидовых. Это биологические особенности гнездования отдельных групп, видов и популяций, прямое и опосредованное воздействие факторов среды, а также захват и использование гнезд других видов. Более половины всех видов списка (58 %) гнездятся колонially или размножаются в колониях других видов. Последнее особенно характерно для гусеобразных, а смешанные многовидовые колонии - для ржанкообразных. Вследствие этого межвидовые подкладки яиц происходят чаще всего в гнезда соседствующих близкородственных видов или видов со сходными типами гнезд.

Сходны, но еще более усугубляются видовой спецификой причины гибели подкладываемых яиц. Главными причинами снижения успешности вылупления птенцов в паразитических кладках являются: сверхвысокая асинхронность развития эмбрионов, несоответствие режимов инкубации яиц хозяина и паразита, более высокая частота дискриминации подложенных яиц хозяевами.

Вероятно, межвидовой паразитизм является видоизмененной репродуктивной тактикой самок, осуществляющих внутривидовые подкладки яиц. При этом в качестве «акцептора» яиц вида-паразита выступает не конспецифический (он может отсутствовать поблизости), а другой, гнездящийся по сосед-

ству вид. Об этом свидетельствует и тот факт, что 71,4 % видов из списков межвидового паразитизма и внутривидового паразитизма совпадают. Более высокая частота и интенсивность внутривидового паразитизма свидетельствует о его древности и первичности.

ГЛАВА 6. ГНЕЗДОВОЙ ПАЗАРИТИЗМ И ВЗАИМОСВЯЗАННЫЕ С НИМ ЯВЛЕНИЯ

Явление помощничества у птиц и его связь с гнездовым паразитизмом. Различные исследователи рассматривают явление помощничества как особую форму поведения, возникшую в результате отбора, либо как фенотипическую модификацию поведения в определенных условиях среды (Панов, 1983). Помощниками самостоятельно размножающихся пар могут быть как родственные, так и неродственные особи. Наряду с положительным эффектом размножения с участием помощников имеются многочисленные факты и негативных последствий (Brown, 1978, 1987; Ligon, 1999). Поведение птиц в кооперативных социальных системах имеет высокую сложность внутривидовых отношений и еще далеко до полного понимания.

Чаще всего в роли помощников выступают самцы, и в ряде случаев их поведение нельзя назвать «альтруистическим», поскольку они выкармливают (кроме птенцов хозяина гнезда) и своих детей. В настоящее время генетическими методами доказаны случаи кормления самцами - «помощниками» (генетическими отцами) птенцов у белолобой шурки (Emlen, Demong, 1984; Emlen, Wrege, 1988), прекрасного расписного малюра (Green et al., 1995); галки (Liebers, Peter, 1998), манорины-колокольчика (Conrad et al., 1998), желтолобой яканы (Emlen et al., 1999), ушастой совы (Marks et al., 2002). При полиандрии у лесной завирушки второй самец участвует в выкармливании выводка лишь в том случае, если он является отцом части птенцов. При этом самец не различает своих и чужих птенцов, а проявляет свою активность в выкармливании в зависимости от частоты копуляций с самкой в фертильный период (Hanotte, 1989).

То есть в отмеченных случаях поведение «помощничества» может объясняться прямыми выгодами самцов, осуществляющих дополнительный вклад в потомство через внепарные копуляции. Однако в такой ситуации эти случаи уже нельзя относить к категории «помощничества», так как, по определению Дж. Брауна (Brown, 1978, 1987), это все формы родительского поведения, адресуемые помощником другим индивидам, не являющимся его детьми.

По данным Брауна, список видов для которых известны различные формы поведения «помощничества», насчитывает 222 вида (Brown, 1987). По нашим подсчетам, для 26-ти из них известны и факты внепарных копуляций (Нумеров, 2003). Относительно невысокая доля совпадений, как нам кажется, объясняется слабой изученностью многих видов, в особенности - генетическими методами, которые и позволяют выявить внепарное отцовство.

Использование гнезд других видов для размножения. Особенности и последствия. Кроме облигатных гнездовых паразитов, значительное число видов птиц не строит собственных гнезд, а использует для размножения гнезда других видов птиц, хотя насиживают яйца и выкармливают птен-

цов они самостоятельно. В настоящей работе мы не стремились детально рассматривать само это явление, но считаем необходимым обратить внимание на некоторые особенности его проявления и возможные последствия.

По нашему мнению, случаи использования гнезд одних видов другими могут быть опосредованными и направленными. Для большинства видов, постоянно занимающих гнезда других видов для размножения, использование старых гнездовых построек следует рассматривать как опосредованное. То есть эти виды используют их не столько как «собственно гнезда» (в большинстве случаев они старые и уже частично разрушены), сколько как удобное основание или удобную нишу (дупло, полость, нору) для нового гнезда. Вид-акцептор, как правило, достраивает или строит свое гнездо сверху (внутри) старого (соколообразные, совообразные, черныш, сизоворонки, клинтух, вертишейка, а также некоторые воробьинообразные).

В случаях насильственного захвата жилого гнезда хозяина другим видом или заселения гнезд с брошенными кладками (направленное использование) - вид-акцептор, как правило, не перестраивает гнездо. Самки могут сразу отложить свои яйца в захваченное гнездо, которое, в свою очередь, может уже содержать одно или несколько яиц бывшего хозяина. Это и приводит к образованию смешанных кладок. Дальнейшая судьба яиц вида-донора зависит от сходства (с видом-акцептором) сроков и особенностей инкубации кладки. А в случае успешного вылупления птенцов - еще от совпадения общего характера и сроков развития птенцов, а также совместимости пищи и способов кормления. При благоприятном стечении обстоятельств образуются смешанные выводки. Одним из возможных последствий воспитания птенцов одних видов другими может быть образование пар с особями вида-воспитателя.

Факультативный межвидовой паразитизм и гибридизация. Естественная гибридизация у птиц отмечена у 9,2-10 % видов мировой орнитофауны и распространена достаточно широко (Панов, 1989; Grant, Grant, 1992). Причем эти оценки частоты отдаленной гибридизации в природе, по мнению указанных авторов, видимо, занижены, что объясняется рядом объективных и субъективных причин. По обобщенным Е.Н. Пановым данным, доля видов, участвующих в гибридизации, среди неворобьиных несколько выше (12 %) по сравнению с воробьинообразными (8,7 %). В целом явление гибридизации у птиц считают одним из важных эволюционных факторов, в первую очередь, как источник генетического разнообразия и формообразования. Значит, и о причинах, приводящих к гибридизации, можно опосредованно говорить, как о составляющих этого эволюционного фактора. В качестве одной из таких причин в работе рассматривается факультативный межвидовой паразитизм.

Механизм взаимосвязи межвидового гнездового паразитизма и гибридизации можно представить как изменение видового стереотипа репродуктивного поведения в результате импринтинга воспитателя, при выкармливании одних видов другими. Такой сбой в видовом запечатлении полового партнера (переадресованный импринтинг) ведет в дальнейшем к стремлению этой особи образовать пару не с конспецифичным, а с воспитывавшим ее видом (Исаков, 1956; Вилке, 1965; Woodward, 1976; Sonnemann, Sjölander, 1977; Bishop, 1978;

Immelmann и др., 1978; Busse, Franck, 1988; Slagsvold, Hansen, 2001, и др.).

Наблюдения в природе показывают, что такое реально происходит и, как следствие, сначала образуются гибридные пары, а затем может появиться гибридное потомство. У многих видов птиц врожденные компоненты поведенческих реакций дополняются и изменяются приобретенными (на основе импринтинга) (Промптов, 1956; Симкин, 1973; Dyer, Gottlieb, 1990). Соответственно, последующая ориентация и поиск полового партнера по достижении половой зрелости может происходить не только среди конспецифичных особей, но и среди других видов, если данная особь воспитывалась в чужом гнезде. В природе последнее наиболее часто может происходить по причине межвидовых подкладок яиц. Е.Н. Панов (1989) к числу универсальных факторов, способствующих гибридизации, относит и внепарные копуляции и смешанные поливидовые кладки. Одной из первопричин гибридизации гусеобразных в природе считаются межвидовые подкладки яиц (Гаврилов, 1991; Grant, Grant, 1997; Randier, 2002).

Сопоставление зарегистрированных случаев гибридизации и фактов факультативного межвидового паразитизма в различных семействах позволяет сделать это более определенно. По списку Е.Н. Панова (1989) с нашими дополнениями из позднее опубликованных работ, гибридизация отмечена у 939 видов, что демонстрирует широкий размах этого явления. Наиболее частые случаи зарегистрированы среди видов гусеобразных, курообразных, ржанкообразных и воробьинообразных. Суммарно случаи гибридизации в указанных отрядах составляют 71,7 % от всех зарегистрированных видов. Соответственно, высокое число случаев факультативного гнездового паразитизма отмечено в этих же систематических группах - 62,2 % от всех, у которых отмечен межвидовой паразитизм. То есть наблюдается достаточно четкая взаимосвязь между случаями факультативного межвидового паразитизма у различных видов птиц и случаями гибридизации у этих видов ($r = 0,52$, $p < 0,001$).

Значение естественной гибридизации как эволюционного фактора еще не до конца оценено. В настоящее время накапливаются факты, позволяющие пересмотреть традиционный взгляд на пониженную жизнеспособность и стерильность гибридов (Grant, Grant, 1992; Pierotti, Annett, 1993; Ligon, 1999; Good et al., 2000). Таким образом, факультативный межвидовой гнездовой паразитизм, являясь одной из причин гибридизации птиц в природе, вносит свой вклад в эволюционный процесс.

ГЛАВА 7. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА ПТИЦ

7.1. Биологические основы и особенности взаимосвязей облигатных гнездовых паразитов с видами-воспитателями.

Синхронизация периодов размножения. Одним из важнейших факторов, определяющих успешную реализацию репродуктивного потенциала облигатных гнездовых паразитов, является соответствие их сроков размножения и гнездования видов-хозяев. Для черноголовой утки, трушиалов, ткачей, паразитирующих в гнездах близкородственных видов, в процессе эволюции не

потребовалось кардинальных перестроек репродуктивного поведения. Для большинства же видов кукушек синхронизация периодов размножения является примером сложного длительного взаимодействия гнездового паразита с видами-воспитателями. Все основные виды-воспитатели имеют растянутый период размножения, что может быть обусловлено одновременностью начала размножения у отдельных пар, повторными кладками или несколькими циклами гнездования в сезоне. Виды, для которых характерен короткий период размножения и одновременная откладка яиц всеми парами, практически никогда не бывают основными воспитателями птенцов кукушки.

Для выводковых птиц синхронизация откладки яиц паразитом и хозяином имеет еще большее значение, так как после вылупления птенцов самки прекращают насиживание, и выводок покидает гнездо. Это одна из главных причин гибели подложенных яиц при факультативных формах гнездового паразитизма у выводковых видов.

В условиях северных широт у видов - гнездовых паразитов и их хозяев есть и общий регулятор, синхронизирующий развитие гонад и в целом начало размножения, - длина дня. Этим осуществляется общая (грубая) «настойка», но для точного совпадения времени откладки яиц с определенным видом облигатные гнездовые паразиты используют дополнительно комплекс сложных поведенческих механизмов. Среди них и целенаправленные наблюдения за видами-хозяевами, и предварительные посещения их гнезд, и удаление части яиц за день или два до откладки собственного яйца. Основной биологический смысл таких действий - синхронизация и стимуляция откладки яиц. В тропиках и субтропиках, где длина дня не является общим механизмом и каждый вид реагирует на свой регулятор времени, синхронизация циклов размножения для гнездовых паразитов усложняется. Гнездовые паразиты и их хозяева придерживаются вне периода размножения различных территорий и подвергаются воздействию различных факторов внешней среды. Развитие гонад у видов облигатных гнездовых паразитов заканчивается раньше, чем у их хозяев. Они имеют «время для ожидания» с хорошо развитыми гонадами до начала гнездования их хозяина, и таким образом синхронизируют ранее различные влияния внешней среды. Стимулом к окончательному созреванию гонад и началу размножения является появление гнезд хозяев.

У всех видов облигатных гнездовых паразитов в процессе эволюции выработались различные поведенческие и другие механизмы, способствующие четкой синхронизации их периодов размножения со сроками гнездования основных видов-воспитателей.

Особенности репродуктивного поведения облигатных гнездовых паразитов, способствующие успешному паразитизму. В поведении поиска гнезд потенциальных хозяев и тактике подкладки яиц различными облигатными гнездовыми паразитами имеется много сходных черт. Все гнездовые паразиты ориентируются, в первую очередь, на внешний вид, голос, гнездовое поведение потенциального хозяина и характерный биотоп. Самка обыкновенной кукушки целенаправленно наблюдает за поведением одного (основного) вида-воспитателя, используя деревья в качестве укрытия. Распреде-

ние паразитированных гнезд хозяев (чем дальше от мест засидок на деревьях - тем меньше) хорошо иллюстрирует данную тактику (Erlinger, 1984; Alvarez, 1994; Oien et al., 1996; Clarke et al., 2001; Stokke et al., 2002; Røskaft et al., 2002). В открытой местности обыкновенная кукушка может применять другую тактику - медленный полет низко над землей, чем, по мнению одних, провоцирует агрессию хозяев, а по мнению других - «выпугивает» с гнезд (Ash, 1965; Furumaya, 1977; Мельников, 1991; Кныш, 2000). Отмечена определенная согласованность действий самца и самки гнездовых паразитов при поиске гнезд - для обыкновенной кукушки (Hejl, 1955; Paulussen, 1957; Gensbøl, 1962; Kuroda, 1966; Furumaya, 1977; Мельников, 1991), сорочьей хохлатой кукушки (Payne, 1973), хохлатой кукушки (Frisch, 1973), козля (Crouther, Crouther, 1984), черноголовой древесной утки (Rees, Hillgarth, 1984), буроголового коровьего трупиала (Strausberger, 1998).

Тактику скрытного наблюдения за потенциальными видами-хозяевами и контроль содержимого их гнезд используют большинство облигатных гнездовых паразитов, чему способствует криптическая окраска их оперения. Учитывая то, что другие близкородственные, но непаразитические виды часто окрашены значительно ярче, можно рассматривать такую незаметную окраску как приспособительную.

Подкладка яиц в гнезда хозяев происходит обычно в определенное время суток, которое варьирует у различных видов. Паразитические трупиалы подкладывают яйца ранним утром, обычно за 9-44 минуты до восхода солнца (Post, Wiley, 1977; Neudorf, Sealy, 1994; Sealy et al., 1995; Peer, Sealy, 1999; Strausberger, Burhaus, 2001), тогда как их виды-хозяева - после восхода (Scott, 1991). Раннеутренняя откладка яиц характерна для сорочьей хохлатой кукушки (Gaston, 1976), четырехкрылой кукушки (Haverschmidt, 1961), а также черноголовой древесной утки (Weller, 1968). Во всех случаях в это время хозяева отсутствуют возле гнезд. Для обыкновенной кукушки наиболее типичной является откладка яиц в послеполуденное время, опять же во время наиболее вероятного отсутствия хозяев (Chance, 1922; Wyllie, 1975; Furumaya, 1977; Нумеров, 1978; Davies, Brooke, 1988; Кныш, 2000; Moksnes et al., 2000, и другие). То есть для различных видов облигатных гнездовых паразитов характерна единая поведенческая тактика, направленная на выбор оптимального времени суток для подкладки своего яйца. Такая тактика представляется эффективной, так как влияет на вероятность приема яйца вида-паразита.

Анализ имеющихся наблюдений по способам подкладки яиц показывает, что почти все виды кукушек, медоуказчиков, трупиалов и ткачиковых откладывают свое яйцо непосредственно в гнездо вида-воспитателя. Среди сотен наблюдений лишь несколько описывают откладку яйца на землю и последующий перенос его в гнездо хозяина клювом. Для обыкновенной кукушки это наблюдения W. Lösch (1969) и R. Kareiva (1972), для малой кукушки - В.А. Нечаева (1972, 1993), красногрудой кукушки - Т. Oatley (1970). По нашему мнению, «подкладка с помощью клюва» требует дополнительных документальных подтверждений. В настоящее время откладку яйца непосредственно в гнездо хозяина следует считать наиболее типичной для всех видов облигат-

ных гнездовых паразитов.

Для многих видов облигатных гнездовых паразитов при подкладке яйца характерно поедание или выбрасывание одного (или нескольких) яиц хозяина. Такая тактика подкладки яйца «в обмен» облегчает прием паразитического яйца хозяином (Hamilton, Orians, 1965; Нумеров, 1978, 1993; Moksnes, Røskaft, 1987; Davies, Brooke, 1988).

Процесс откладки яйца облигатными гнездовыми паразитами в гнезда хозяев **минимизирован** во времени и составляет несколько секунд. Для обыкновенной кукушки зарегистрированное время откладки составляет от 2 до 15,8, в среднем - 13,2±4,3 секунды (вычислено нами по данным: Chance, 1922; Pike, 1959; Родионов, 1969; Шкатулова, 1970; Seel, 1973; Дерим-Оглу, Леонов, 1974; Wyllie, 1975; Furumaya, 1977; Мельников, 1991; Sealy et al., 1995; Moksnes et al., 2000), хохлатых кукушек - 5,8 секунды (от 3 до 10) (Sealy et al., 1995; Gaston, 1976), бронзовых кукушек - от 3 до 30, в среднем - 6,9 секунды (Macdonald, 1980; Jackson, 1992). Паразитические виды трупялов откладывают яйцо в 60 раз быстрее, чем это делают их хозяева. Им требуется для этого от 3 до 120, в среднем - 42,1 секунды (Earley, 1991; Sealy et al., 1995; Peer, Sealy, 1999). Таким образом, все облигатные гнездовые паразиты в момент подкладки яйца стремятся максимально сократить время пребывания у гнезда хозяина, что является важным элементом паразитического поведения, обеспечивающего успех в приеме яйца.

Территориальные и временные связи гнездовых паразитов и видов-воспитателей. Тесная связь облигатных гнездовых паразитов с видами-хозяевами в период размножения во многом предопределяет и общий характер их распространения. Расширение ареала гнездового паразита происходит через освоение новых видов-хозяев. Данная закономерность четко проявляется у всех видов облигатных гнездовых паразитов. Самыми большими по площади ареалами обладают виды, имеющие наибольшее число хозяев. То есть расширение ареала гнездовыми паразитами и освоение ими новых видов-воспитателей - динамические, взаимосвязанные процессы.

Для большинства облигатных гнездовых паразитов характерно значительное преобладание общего количества зарегистрированных видов-хозяев и основных воспитателей. Среднее соотношение основных и других категорий видов-хозяев для древесной черноголовой утки составляет 4,7. семейства кукушковых - 4,3, медуказчиковых и трупяловых - 3,7, ткачиловых - 4,6. Эта закономерность проявляется, несмотря на существенно более низкую успешность воспитания птенцов гнездовых паразитов случайными видами. Для благополучного существования и поддержания численности тех или иных видов гнездовых паразитов, как правило, достаточно связей с несколькими основными хозяевами. Расчеты показывают, что на 100 кукушат, выкормленных основными воспитателями, приходится только 3-4, выращенных случайными. Тем не менее, подкладка яиц в гнезда не только основного воспитателя, но и многих других видов, типична для гнездовых паразитов. Такое явление имеет определенный биологический смысл и может рассматриваться как общая стратегия размножения облигатных гнездовых паразитов. Именно она привела к появлению наи-

более совершенного поливидового паразитизма и гарантирует устойчивое состояние популяций гнездовых паразитов. Подобная стратегия позволяет динамично расширять ареал и круг хозяев, обеспечивая постоянный резерв видов-воспитателей и дополнительные «страховочные» возможности, которые могут быть использованы в процессе эволюции облигатного гнездового паразитизма.

Адаптивные свойства и эволюция яиц облигатных гнездовых паразитов. Среди облигатных гнездовых паразитов наиболее существенные преобразования в процессе эволюции претерпели размеры яиц кукушек. Обусловлено это особенностями основной группы воспитателей кукушек - воробьинообразных, размеры тела и яйца которых (за исключением нескольких видов) существенно меньше, чем у кукушек. Практически у всех других гнездовых паразитов (черноголовая утка, трупялы, медуказчики, ткачи) видами-хозяевами являются близкородственные виды, и сходство размеров (а зачастую и окраски яиц) определялось этим изначально. Однако объем и масса яиц этих групп гнездовых паразитов, как правило, больше (на 10-30 %), чем яиц их видов-хозяев.

В сравнении с самостоятельно гнездящимися видами кукушек размеры яиц обыкновенной кукушки значительно уменьшены (теоретически - 9,1 %, реально - 3,1 % от массы тела). То есть отбор шел на уменьшение размеров яиц, но полного соответствия размеров и массы обычно не наблюдается. Видимо, несколько большая (чаще всего, на 25-50 %) масса яиц кукушки (соответственно, и объем, и размеры) является наиболее оптимальной. Возможно, «узнаваемость» и последующая дискриминация хозяевами яиц кукушки по размеру не потребовали его точного копирования. В определенной степени это результат компромисса: с одной стороны - не вызвать реакции отторжения хозяевами, с другой - обеспечить хорошие стартовые кондиции птенца при вылуплении. Кроме того, немного большее по размеру яйцо (кукушки) в кладке, возможно, может иметь и большую привлекательность для птиц-хозяев (Alvarez et al., 1976). Для более крупного птенца кукушки это еще и очевидные преимущества, способствующие более легкому избавлению от яиц и птенцов хозяина. Кроме того, уменьшенные размеры яиц представляются выгодными для самок кукушек:

таких яиц можно снести больше (при равных энергетических затратах); маленькое яйцо не создает проблем при его нахождении в яйцеводово время поиска кукушкой подходящих гнезд видов-воспитателей;

- возможно облегчает процесс откладки, **минимизируя** необходимое для этого время;

маленькие яйца имеют меньший инкубационный период.

Практически для всех видов облигатных гнездовых паразитов характерна более округлая (укороченно-яйцевидная или укороченно-эллиптическая) форма яйца, чем у яиц хозяев. В ряде случаев (при сходстве окраски и размеров) чаще всего именно по форме можно отличить подложенное яйцо. Для анализа формы яиц мы вычислили индексы удлиненности (V, по Ю.В. Костину, 1977) яиц 26 видов гнездовых паразитов и яиц их видов-хозяев (рис. 9). Как видим, для яиц большинства видов гнездовых паразитов различных систематических групп индекс удлиненности имел меньшие значения, чем

у яиц хозяев (над условной линией). То есть более округлую форму яиц гнездовых паразитов можно считать общим правилом. С позиции безопасности (прочности) яйца это объективно оправдано, так как форма, близкая к шарообразной, наиболее устойчива к повреждениям при прочих равных условиях (толщина скорлупы, размер).

Повышенная прочность яиц у облигатных гнездовых паразитов имеет очевидные адаптивные защитные свойства. Прочность достигается, с одной стороны, утолщением скорлупы яиц, с другой - повышением ее плотности. Общеизвестной точкой зрения, объясняющей такие свойства яиц гнездовых паразитов, является препятствие расклёвыванию яиц хозяевами (Chance, 1922; Makatsch, 1955; Spaw, Rohwer, 1987; Picman, 1989; Picman, Pribil, 1997, и др.). Нам представляется, что не эта опасность является главной для яиц гнездовых паразитов. Из сотен различных видов-хозяев найдется не более 1-2 % видов (с очень маленькими клювами), неспособных расклевать подложенное яйцо. К тому же такое дискриминационное поведение не характерно для большинства видов-хозяев. Видимо, адаптивное увеличение толщины и плотности скорлупы яиц гнездовых паразитов (а также изменение формы яиц), в первую очередь, связано с повышением безопасности при манипуляциях, которым бывает подвержено яйцо в момент быстрой подкладки в гнездо хозяина.

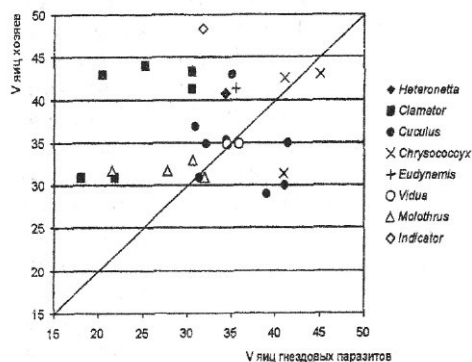


Рис. 9. Соотношение индексов формы (V) яиц различных видов гнездовых паразитов и яиц их видов-хозяев. Условная линия делит поле квадрата пополам.

дву (у наземных видов), «замуровывание» яйца в дно гнезда. Оставление гнезд видами-воспитателями при появлении постороннего яйца реализуется в среднем в 22,4 % случаев, а элиминация яйца кукушки - в 77,6 %, что представляется более прогрессивной и перспективной тактикой. Основным способом дискриминации яйца кукушки является его выбрасывание (выбрасывание+расклёвывание) или выкатывание. Расклёвывание в гнезде и «замуровывание» яиц кукушки встречается значительно реже. Способ, который используют потенциальные воспитатели, чтобы избежать паразитизм кукушки, может определяться видовыми, популяционными и индивидуальными особенностями.

Дискриминационное поведение хозяев - один из эволюционных ответов на

у видов-воспитателей отмечено два основных варианта дискриминационного поведения. Первый (общий и, вероятно, более древний) - для ухода и от паразитизма, и от хищничества, когда птицы оставляют кладку и возобновляют размножение в другом месте. Второй - дискриминация яйца гнездового паразита, для чего необходимо четко отличать его от собственных яиц. Дискриминация может осуществ-

ляться несколькими способами: расклёвывание яйца, выбрасывание (расклёвывание и выбрасывание), выкатывание яйца за пределы гнезда

гнездовой паразитизм и одновременно один из основных селективных механизмов эволюции мимикрии яиц. Для многих видов-воспитателей установлено, что молодые (впервые размножающиеся) особи с большей вероятностью могут принять отличающиеся яйца гнездового паразита, нежели более опытные взрослые. А значит, и уровни паразитизма могут меняться в зависимости от возрастного состава, средней продолжительности жизни и других популяционных демографических параметров того или иного вида. В этом случае явление «принятия-непринятия» яиц гнездового паразита хозяином следует расценивать как фенотипическую реакцию, а не эволюционное запаздывание. В ходе эволюции у птиц вырабатывалась способность опознавать свои собственные яйца, а не способность опознавать и отклонять яйца вида-паразита (Rothstein, 1982a; Moksnes, 1992). Мы считаем, что способность опознавать свои яйца - очень древнее свойство и сформировалось оно у ряда видов птиц еще до появления облигатного гнездового паразитизма. Одним из факторов, способствующих этому, мог быть эволюционно более древний - внутривидовой паразитизм. Ведь запоминание (импринтинг) окраски своих яиц характерно для многих видов птиц и не является только специфической реакцией видов-хозяев на подкладку яиц облигатными гнездовыми паразитами. Так, способность распознавать собственные яйца и выбрасывать яйца концептичных самок отмечена у африканского страуса (Bertram, 1979), кошачьего пересмешника, странствующего дрозда (Rothstein, 1975, 1982), кайры, серебристой чайки (Baerends, Rhijn, 1975), элегантной крачки (Schaffner, 1990), американской лысухи (Todd, 1987; Lyon, 1992), погоныша (Sorenson, 1995), большого маскового ткача (Victoria, 1972; Funmilayo, Akande, 1976; Lahti, Lahti, 2002; наши наблюдения), северного маскового ткача (Jackson, 1988, 1992) и других видов.

Наиболее примитивной и древней окраской, изначально белого птичьего яйца, видимо, была голубая. Из 84 облигатных гнездовых паразитов окраска яиц известна для 74 видов. 54 (73 %) из них откладывают чисто-белые или голубые яйца, причем у 29 (39 %) видов яиц какой-либо другой окраски не зарегистрировано. Как показывают новые исследования, в отличие от глаз человека, глаза птиц имеют особую специфическую форму, крупный хрусталик, склеротическое кольцо вокруг него, что обеспечивает необычайную остроту цветового зрения и высокие аккомодационные способности (Scheibner, 1999). Представители большинства отрядов ныне живущих птиц способны воспринимать ультрафиолетовую часть спектра света, что усиливает контраст изображения, способствует ориентации, поиску пищи, распознаванию птицами особей своего вида и определению их пола и возраста (Johnsen et al., 1998; Mettke-Hofmann, Hofmann, 1999; Sitariet al., 1999; Vitala et al., 1999; Koivula, 2000; Cherry, Bennett, 2001, и др.). Наши эксперименты с яйцами обыкновенной кукушки и ее хозяев показали, что в зависимости от спектра источника света меняется и общая тональность окраски. Так, при освещении УФ лампой кладок белой трясогузки с яйцами кукушки нескольких окрасочных морф цветовые различия нивелировались, хотя во всех случаях при естественном освещении яйца зримо отличались по окраске. При частотах спектра 290-320 нм яйца трясогузки и кукушки выглядели одинаково - зеленовато-голу-

боватыми, а при частотах около 375-400 нм - коричневатыми, но опять же одинаково. Эффект напоминал вирированную черно-белую фотографию (голубую, зеленую или коричневатую). Однако эти особенности выявляются при рассмотрении яиц в отсутствие значительной части спектра естественного освещения. То есть мы смотрим либо при естественном освещении, либо только в ультрафиолете, а в какой степени ультрафиолет влияет на общее восприятие цвета птицами при естественном освещении, пока не совсем ясно. Эти результаты демонстрируют тонкость и сложность механизма мимикрии яиц кукушек и их хозяев. Они позволяют объяснить давнишний парадокс, что некоторые виды хозяев принимают иначе окрашенные яйца кукушки. Отсутствие сходства (мимикрии) в данном случае определялось человеческим, а не «птичьим» глазом.

Таким образом, несмотря на множественность факторов, влияющих на прием или выбраковку яйца гнездового паразита видами-воспитателями, наиболее существенными представляются: сходство окраски и размеров яиц, откладка яиц «в обмен», способность опознавания своих яиц, статус вида как воспитателя, общий уровень паразитизма. Конечный результат определяется сочетанием, с одной стороны, филогенетических и эволюционно-экологических факторов, с другой - этологических - видовых и популяционных особенностей поведения хозяев и гнездовых паразитов.

А. Ньютон первым предположил, что кукушка (как вид) подразделяется на группы, паразитирующие на определенных видах и откладывающих определенный тип яиц (Newton, 1893; цит. по Southern, 1954). Он назвал их «gentes» (генты). В русскоязычной научной литературе обычно используется термин «биологические или экологические расы», реже - «биологические линии». Позднее в серии классических исследований мимикрии яиц кукушки было продемонстрировано, что процесс точной адаптации окраски яиц был достигнут медленным, но уверенным устранением отличающихся яиц видами-воспитателями. Растиражированные в научно-популярной литературе, серии документальных фильмов (Pike, 1959; Seel, 1973), прочно вошедшие в биологические учебники, мимикрия яиц кукушки под определенный вид-хозяина и понятие «биологическая раса» стали отождествляться. Однако в последующие годы специальные исследования, сбор и анализ оологических коллекций показали, что относительно хороший уровень сходства яиц кукушки и видов птиц ее воспитателей встречается не так часто. В среднем по Европе - в 30 % случаев, из них только 5 % имеют высокое сходство. Накопление новых фактов со временем потребовало уточнения или пересмотра выдвинутых ранее положений. К настоящему времени предложены следующие основные гипотезы, объясняющие механизмы поддержания рас у кукушки и мимикрию яиц.

Гипотеза предпочтения хозяина - одна из наиболее распространенных и обоснованных наблюдениями и экспериментами. Большая их часть была проведена с видами-воспитателями, у которых наблюдается хорошая мимикрия яиц кукушки, поэтому сходство окраски яиц напрямую связывалось со специализацией по хозяину (Gurney, 1899; цит. по Winfree, 1999; Chance, 1922, 1940; Baker, 1913, 1942; цит. по Davies, Brooke, 1988). Эта гипотеза была поддержана также результатами радиотелеметрии (Wyllie, 1975; Droscher,

Среди гипотез, объясняющих присутствие немимикрирующих яиц облигатных гнездовых паразитов в гнездах многих видов-хозяев, в том числе и основных воспитателей, наиболее распространенными являются две. Гипотеза «эволюционной задержки» подразумевает относительно недавнее паразитирование кукушки в гнездах какого-либо вида и поэтому совершенная мимикрия её яиц находится еще в стадии становления (Промптов, 1941; Beeer, 1972; Schönwetter, 1967; цит. по Gärtner, 1982; Rothstein, 1975, 1982; Rose, 1982; Lawes, Kirkman, 1996). В то же время не только длительность экспозиции паразитизма влияет на выработку способности дискриминировать несходные яйца гнездового паразита каким-либо видом-хозяином, таких факторов множество. С другой стороны, у целого ряда видов-воспитателей вообще не наблюдается направленной элиминации непохожих яиц гнездовых паразитов (лесная завирушка, зарянка и др.). Это одно из основных и существенных противоречий в представлении о подразделении кукушек на расы, основанные на окраске яйца. Отдельные случаи сходства окраски яиц гнездового паразита и указанных видов могут наблюдаться, но они являются результатом случайного совпадения при расселении самок кукушки, а не какого-либо направленного отбора. То есть рассуждения об эволюционно более (или менее) длительной временной связи кукушки с различными видами-воспитателями, базирующиеся на критерии «степень сходства яиц», не всегда справедливы. Кроме того, существуют определенные «универсальные» морфы яиц кукушки, которые сходны с окраской сразу нескольких видов-хозяев и могут быть приняты ими (например, «вьюрковая» и «славковоя»). По нашим данным, среди 75 яиц кукушки «вьюркового» типа из гнезд семи видов-воспитателей 94,7 % обнаружены в гнездах белой трясогузки, зарянки и лесной завирушки. В Чешской республике наиболее обычной морфой яиц кукушки является «славковоя», которая обнаружена в гнездах 20 видов-воспитателей из 24 известных в республике (Honza et al., 2001). По обобщенным данным из Западной Европы, 30,5 % всех осмотренных яиц кукушки (3625 из 11905) имели «славковую» окраску, но только 36,3 % этих яиц были найдены в гнездах 10 видов *Sylvia* (Moksnes, Røskaft, 1995). Всего в Зап. и Воет. Европе описано около 20 основных морф окраски яиц обыкновенной кукушки (Perrin de Brichambaut, 1993; Нумеров, 1993; Alvarez, 1994; Moksnes, Røskaft, 1995, и др.). Напомним, что на указанном участке ареала яйца кукушки обнаружены в гнездах 136 видов воробьинообразных. При исключении некоторых производных морф все их можно свести к 8-10 общим типам, называемым по характеру окраски (белый, голубой) или общему сходству с видами-воспитателями: «славковский», «камышевковый», «сорокопутовый», «заряночий», «трясогузковый», «вьюрковый», «коньковый» и «овсяночий».

Гипотеза «эволюционного равновесия» подразумевает определенный баланс системы «гнездовой паразит - хозяин», так как среди последних всегда есть особи-«акцепторы» и особи-«режекторы». Неспособность некоторых особей видов-хозяев уверенно различать яйца ведет к ошибкам в распознавании и выбраковыванию (повреждению) собственных яиц. При невысоких уровнях паразитизма «затраты» превышают «выгоды», поэтому отбор препятствует превра-

щению всех особей в популяции хозяина в «режекторов» (Jenner, 1788; цит. по Winfree, 1999; Lotem et al., 1991, 1992, 1995; Takasu et al, 1993, 1998).

Наше понимание основ взаимосвязей облигатных гнездовых паразитов с видами-хозяевами ближе к гипотезе «эволюционного равновесия», но механизмы этих взаимоотношений представляются несколько шире. Рассматривая вопросы, связанные с окраской яиц гнездовых паразитов, мы отмечали наличие определенных «универсальных» типов окраски. Для обыкновенной кукушки это «вьюрковый» и «славковский» типы. Беловатые с мелкими коричневыми крапинками яйца буроголового коровьего трупиала подходят на некое обобщенное яйцо североамериканских воробьиных (Rothstein, 1975, 1978). Такие яйца не выглядят, по оценкам человека, подражательными, но тем не менее принимаются хозяевами. Мы считаем, что существенную роль в становлении и распространении многовидового паразитизма играло сочетание «универсальные» типы яиц - «универсальные» воспитатели. Принимая данные рассуждения, можно объяснить факты, когда один и тот же вид является основным хозяином кукушки в географически отдаленных районах. Например, обыкновенная горихвостка — основной вид-воспитатель кукушек, откладывающих голубые яйца в локальных районах Голландии, Словакии, Латвии, Литвы, Ю.-З. Финляндии, Германии, с.-з. и центре России. Эти территории разделены сотнями и тысячами километров и только прямым расселением самок кукушки объяснить такую своеобразную географию сложно. Дисперсия молодых кукушек обычно ограничивается десятками, редко сотнями километров. Тем не менее, мы считаем оба варианта реальными в объяснении пятнистого распространения паразитизма кукушки у основных видов-воспитателей, но не главными. Наиболее существенную роль в расселении и освоении новых видов-воспитателей, по нашему мнению, играли «универсальные» воспитатели. Это широко распространенные виды, принимающие любые по окраске яйца кукушки и успешно воспитывающие ее птенцов повсеместно. К таким видам могут быть отнесены: лесная завирушка, зарянка, в некоторых районах - белая трясогузка, крапивник, черноголовый чекан. На территориях, где эти виды обладают высокой численностью, они являются основными воспитателями. На других - локальными или случайными, но во всех случаях «универсальными». Именно эти виды в силу указанных свойств способствовали широкому расселению кукушек, откладывающих различные по окраске яйца. Например, в гнездах серой и садовой славки, жулана отмечали сходные по окраске яйца кукушки на территории Германии, Бельгии, Чехии, Польши, Румынии, Украины, Молдавии, Прибалтики, лесостепной части ЕТР, Зап. Сибири и Средней Азии. Появление мимикрирующей окраски в результате самостоятельного отбора в каждой из этих точек представляется маловероятным. Более логичным объяснением может быть расселение кукушек, откладывающих такие типы яиц (вероятно, из Зап. Европы). Но опять же по причинам удаленности районов это происходило скорее всего не прямым расселением, а постепенно через «универсальные» виды на соседних территориях. Таким образом, окраска яйца не может быть главным признаком экологической расы гнездового паразита. Выделение экологических рас следует проводить по виду-воспитателю, так как именно с ним у гнездового паразита устанавливается временная связь через механизмы импринтинга. С этих позиций

можно объяснить присутствие в гнездах многих видов немимикрирующих яиц гнездовых паразитов, географическое распространение различных рас и механизмы их поддержания. Именно по «хозяину» принято выделять экологические расы у паразитических видов беспозвоночных.

Определенным элементом «эволюционного равновесия» можно считать также и различный уровень паразитизма в отдельных популяциях воспитателей. Нет ни одного вида-хозяина, у которого наблюдался бы интенсивный гнездовой паразитизм на всем пространстве его ареала. Всегда существуют популяции, практически не подверженные паразитизму или с очень низкой его степенью. Эволюция гнездового паразитизма в целом и приспособительной окраски яиц обыкновенной кукушки шла по пути сочетания универсализма и узкой специализации. Это выражается в окрасочном полиморфизме яиц различных самок кукушки и в то же время откладке каждой самкой яиц стабильной окраски и размеров в течение всей жизни; в огромном разнообразии окраски яиц и небольшом числе основных общих морф; специализации каждой самки на определенном хозяине, а кукушки в целом как вида - на широкий круг видов-воспитателей.

7.2. Общие закономерности распространения и эволюции гнездового паразитизма. Факультативный внутривидовой гнездовой паразитизм. В настоящее время внутривидовой паразитизм зарегистрирован у 303 видов, относящихся к 61 семейству 17 отрядов. Из них на долю неворобьиных птиц приходится 223 вида, или 73,6 %, воробьинообразных - 80 видов (26,4 %). Общее же соотношение количества современных видов птиц (по систематическому списку) обратное - доля воробьинообразных составляет 60 %.

Большинство исследователей отмечали случаи внутривидовых подкладок яиц при повышении плотности гнездящихся птиц, которая, в свою очередь, может возникать по различным причинам. Одной из таких причин являются популяционные циклы и общая динамика численности того или иного вида. Как правило, при повышении численности к размножению приступают не все половозрелые особи популяции. Часть, в основном, молодых самок по различным причинам самостоятельно не гнездится, но постоянно находится на территории и физиологически способна к размножению. Они могут замещать самок из пар, вышедших по причине гибели, участвовать в размножении в качестве помощников и подкладывать яйца в чужие гнезда. Последнее наблюдали у молодых самок белого гуся (Сыроечковский, 1979; Lank et al., 1989), гусенички (Сыроечковский, 2001), обыкновенного скворца (Нумеров, 1991; Sandell, Diemer, 1999). Паразитирующие самки обыкновенного гоголя были в среднем моложе ($1,9 \pm 0,3$ года), чем самки, в чьи гнезда они подкладывали яйца ($2,7 \pm 0,6$ года) (Åhlund, Andersson, 2001). Высокие уровни гнездового паразитизма часто являются результатом сочетания высокой плотности гнездования и неизбежной при этом гибели кладок. Взаимосвязь уровня хищничества и паразитизма показана для белого гуся (Сыроечковский, 1979), Каролинской утки (Semel, Sherman, Byers, 1988, 1990), американской лысухи (Lyon, 1991), камышницы (McRae, 1997), обыкновенного гоголя (Pöysä, 1999), шилоклювки (Hötter, 2000) и других видов. Таким образом, возникающий по тем или иным причинам дефицит гнездопригодных территорий повышает плотность гнездования, которая, в свою очередь, сказывается на

увеличении гибели кладок, блокировке размножения части молодых особей, что во многом и определяет частоту внутривидовых подкладок яиц (рис. 10).

В целом для большинства видов, у которых зарегистрированы случаи внутривидового паразитизма, характерно устройство открытых гнезд (73 %), а доля одиночногнездящихся видов (58,5 %) несколько выше, чем гнездящихся колониально (полуколониально) (41,5 %). Однако, если учитывать общее количество видов, использующих различные типы гнездования, то соотношение существенно меняется. Получается, что факультативный внутривидовой гнездовой паразитизм зарегистрирован у ~2 % одиночно гнездящихся, у ~3 % открытогнездящихся видов, у ~11 % размножающихся колониально (агрегированно) и у ~7 % закрытогнездящихся видов.

Считается, что внутривидовой паразитизм может быть успешной стратегией, если имеет минимальные затраты (или выгоден для хозяина) и существенно увеличивает продуктивность популяции (Zink, 2000). Проведенный нами анализ показывает, что эти условия далеко не всегда выполняются, и, тем не менее, внутривидовой гнездовой паразитизм ежегодно регистрируется у сотен видов. Видимо, для его существования достаточно определенного устойчивого равновесия. Для некоторых видов (каролинская утка) дестабилизирующий эффект в популяции проявлялся только при уровне паразитизма более 80 % (Eadie et al., 1998). Учитывая то, что демографические показатели специфичны, но в то же время сходны для видов систематически близких групп, указанный уровень паразитизма, на наш взгляд, демонстрирует широкие адаптивные возможности птиц в поддержании популяционного гомеостаза.

Формирование и эволюция внутривидового гнездового паразитизма неразрывно связаны с общей эволюцией репродуктивных стратегий птиц. Он имеет выраженную экологическую обусловленность. Естественными предпосылками проявления внутривидового паразитизма являются различные факторы среды, которые обуславливают плотность гнездования того или иного вида в данный момент времени; биоэкологические особенности видов (большие размеры кладок, агрегированное гнездование, использование для устройства гнезд закрытых или полужакрытых полостей и дупел); гибель кладок в результате беспокойства самок в период откладки яиц и разорения гнезд хищниками и ряд других. Эти предпосылки были, есть и будут всегда, а значит, будет существовать и внутривидовой гнездовой паразитизм как проявление общей стратегии размножения - стремления оставить больше потомков.

Некоторые самки используют внутривидовые подкладки яиц как альтернативу обычному репродуктивному поведению, другие - вынужденно. Итоговая успешность размножения у первой группы самок, как правило, выше, чем у второй. Наиболее же эффективной тактикой при внутривидовом паразитизме является сочетание подкладок яиц и собственного размножения. Такое поведение наблюдали у некоторых гусеобразных (Bezzel, 1961; Sørensen, 1991, 1993; Eadie et al., 1998) и ряда других видов (Gibbons, 1986; Møller 1987; Kendra et al., 1988; Lyon 1990). Самки обыкновенного гоголя, использующие двойную репродуктивную тактику, в итоге отложили в гнезда в 1,5 раза больше яиц, чем непаразитические, и в 2,1 раза больше, чем только паразитические самки

(Åhlund, Andersson, 2001). В целом такая тактика служила, с одной стороны, страховочным механизмом генетического вклада этих особей в популяцию, с другой - увеличивала их репродуктивный успех и общий репродуктивный успех вида.

Таким образом, внутривидовой гнездовой паразитизм может рассматриваться в качестве одной из адаптивных репродуктивных стратегий птиц. Он способствует повышению генетического разнообразия популяции за счет увеличения количества особей, осуществляющих вклад в потомство. Внутривидовой гнездовой паразитизм - ведущая эволюционная сила, определяющая сосуществование нескольких репродуктивных стратегий. В то же время для всех или большинства самок в популяции он никогда не может быть основной стратегией.

Облигатный гнездовой паразитизм у птиц характеризуется рядом общих черт, среди которых наиболее существенными являются: синхронизация периодов и стадий размножения вида-паразита и хозяина; особые формы поведения при поиске гнезд хозяев и подкладке в них яиц; морфологические преобразования яиц (окраска, форма, размеры, толщина скорлупы); укороченный инкубационный период; пищевая пластичность птенцов; дискриминационное поведение птенцов вида-паразита по отношению к птенцам хозяев; импринтинг местообитаний, внешнего вида, песни и гнезд вида-воспитателя при сохранении своего видового стереотипа. Последнее, по нашему мнению, является *ключевым моментом* при переходе от факультативных форм гнездового паразитизма к облигатным. Считалось, что в механизме опознавания конспецифичных особей у облигатных гнездовых паразитов главную роль играет наследственная основа (Tinbergen, 1951, цит. по Soler, Soler, 1999; Hamilton, Orrians, 1965). К настоящему времени у многих видов облигатных гнездовых паразитов обнаружены способы либо предотвращающие «неверный» импринтинг, либо активно поддерживающие конспецифичное запечатление.

У единственного выводкового вида среди облигатных гнездовых паразитов - черноголовой древесной утки - птенцы становятся самостоятельными через 24-36 часов после вылупления. Они не имеют врожденного инстинкта следо-

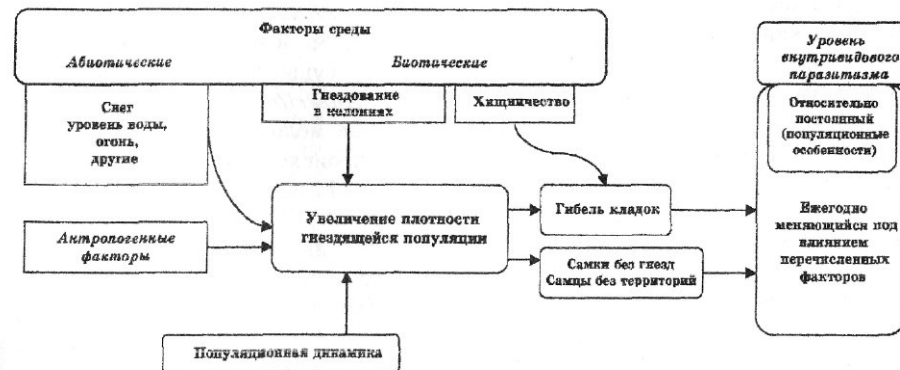


Рис. 10. Общая схема взаимосвязей различных факторов и уровня внутривидового паразитизма.

вания за самкой вида-хозяина и способны добывать корм независимо от выводка (Weller, 1967, 1968). Видимо, это и есть механизм, блокирующий переадресованный импринтинг, характерный для факультативного паразитизма уток.

Птенцы-слетки буроголового коровьего трупяла, становясь самостоятельными в возрасте одного месяца, образуют скопления, что свидетельствует об их способности распознавать конспецифичных особей к этому времени (Woodward, 1983; Ortega, 1998). Значит, у птенцов эта способность либо врожденная, либо приобретается в период нахождения в гнезде. В пользу последнего утверждения говорят факты посещения гнезд видов-воспитателей самками буроголового (Hahn, Fleischer, 1995, цит. по Hauber et al., 2000; Arcese, et al., 1996) и крикливого (Fraga, 1992, цит. по Soler, Soler, 1999) коровых трупялов, когда там уже находятся их подростки птенцы. Отмечены случаи кормления своих птенцов трупялами (Friedmann, 1963). То есть определенные голосовые сигналы, внешний вид и особое поведение самок могут способствовать их импринтингу птенцами при контакте. Для ряда видов кукушек также зарегистрированы отдельные случаи кормления своих птенцов и появлений в это время у гнезд видов-хозяев (Klein, 1911, цит. по Cramp, 1985; Worman, 1930, цит. по Промтову, 1941; Benson, Serventy, 1957; Disney, 1963; Mundy, Cook, 1977; Soler et al., 1994, 1995; 1999; Якименко, 2001; Нумеров, 2003).

Таким образом, у облигатных гнездовых паразитов имеется комплекс поведенческих реакций, способствующих выработке конспецифичного запечатления молодыми птицами. Это принципиально важный момент в эволюции облигатного гнездового паразитизма, без которого его развитие было бы невозможно. Благодаря импринтингу облигатные гнездовые паразиты получают точное знание об их виде-воспитателе, и эта информация затем откладывается как внутренний образ. Но в отличие от факультативного паразитизма она не является доминирующей, исходная видовая принадлежность сохраняется. То есть у облигатных гнездовых паразитов механизмы запечатления имеют свою специфику и играют важную роль в поддержании целостности вида и постоянства связей с основными видами-воспитателями.

Становление и эволюция облигатного гнездового паразитизма. Облигатный гнездовой паразитизм сформировался независимо в различных систематических группах птиц. Об этом свидетельствует существование гнездового паразитизма как среди видов древних групп (*Anseriformes*, *Cuculiformes*, *Piciformes*), так и среди видов эволюционно более молодого отряда *Passeriformes*. Генетическими методами показано, что происхождение паразитизма у кукушек Старого Света датируется периодом 65-144 млн. лет назад и имеет единое начало (Aragón et al., 1999; Joseph et al., 2002), у ткачиковых (*Anomalospiza* и *Vidua*)- периодом 20-30 млн. лет назад и также имеет общее происхождение, хотя расхождение родов от общего предка произошло почти сразу (Sorenson, Payne, 2001), у трупялов Нового Света (*Icteridae*) монофилетическое происхождение датируют временем 2,8-3,8 млн. лет (Lanyon, 1992).

Если рассматривать виды облигатных гнездовых паразитов по критерию «специализации по хозяину», то наиболее удачными вариантами следует признать специализацию самых древних групп. Так, у кукушек многовидо-

вой гнездовой паразитизм поддерживается высоким уровнем специализации каждой самки на конкретном хозяине, а всех самок вместе (в целом вида гнездового паразита) - на множестве видов-воспитателей. Наиболее уязвимым является вариант узкой специализации вдовушек, когда и отдельные самки и вид в целом (все самки) паразитируют на одном хозяине.

Неразрывно со специализацией по хозяину связаны особенности мимикрии яиц и птенцов, а также уровень агрессии птенцов гнездовых паразитов. Возможно, птенцовая агрессия способствовала переходу от факультативного гнездового паразитизма к облигатному, так как возрастание птенцовой агрессии повышало репродуктивный успех факультативного паразита в гнездах других видов птиц и уменьшало в его собственных (Roche, Glanz, 1998). За исключением черноголовой древесной утки, у всех птенцов облигатных паразитов проявляется агрессия. В случаях совместного воспитания с птенцами хозяина, как у кукушек родов *Clamator* и *Scythrops* и паразитических видов воробьинообразных (*Icteridae*, *Ploceidae*), агрессия условна и проявляется в перехватывании пищи, приносимой взрослыми птицами. Группируя виды облигатных гнездовых паразитов по признакам наличия или отсутствия мимикрии яиц, птенцов, степени агрессии птенцов и количеству подкладываемых яиц в гнездо хозяина, мы построили дендрограмму сходства (рис. 11). Как видим, особенности эколого-морфологических и поведенческих адаптаций облигатных гнездовых паразитов сходны у систематически близких групп, а общий характер объединения кластеров демонстрирует множественность происхождения и основные этапы становления гнездового паразитизма у птиц.

В настоящее время не существует общепризнанной теории, объясняющей происхождение облигатного гнездового паразитизма у птиц. Вместе с тем большинство исследователей сходятся во мнении, что гнездовой паразитизм - это альтернативная стратегия размножения, возникавшая в различных группах птиц многократно в процессе эволюции. Этот факт, однако, не подразумевает, что это лучшая или более эффективная стратегия. Некоторые исследователи напрямую связывают происхождение облигатного паразитизма с факультативными формами (внутри- и межвидовой) (Davis, 1942, цит. по Hamilton, Orians, 1965; Payne, 1977; Yamauchi, 1995, и др.). Нам представляется это не совсем верным, хотя характер распространения, биологические особенности и эволюционная динамика гнездового паразитизма, безусловно, свидетельствуют о первичности и древности внутривидового паразитизма. Прямым следствием внутривидового является факультативный межвидовой паразитизм, но дальнейшего эволюционного продолжения эта цепочка не имеет, так как ведет к гибридизации из-за переадресованного импринтинга (рис. 12). То есть четко усматривается историчность явлений, а не их преемственность. Факультативные формы паразитизма следует рассматривать как альтернативное репродуктивное поведение, позволяющее отдельным особям обходить экологические или социальные ограничения на воспроизводство. Вполне возможно, что у типичных гнездовых паразитов до перехода к облигатному паразитизму проявлялись внутривидовые и межвидовые подкладки яиц, но не они послужили прямой причиной появления новой репродуктивной стратегии. Учитывая

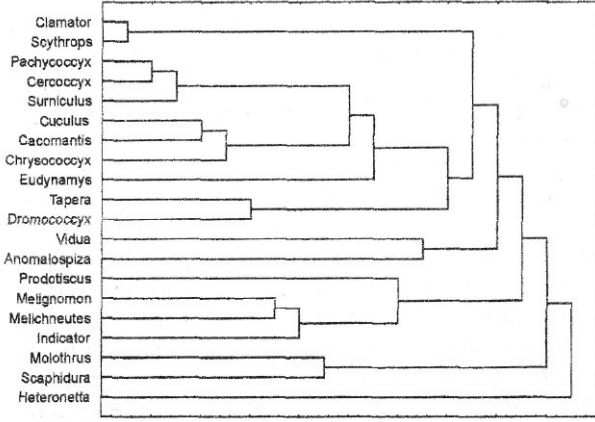


Рис. 11. Дендрограмма сходства облигатных гнездовых паразитов, построенная по признакам, характеризующим степень и формы проявления агрессии птенцов, мимикрии яиц (птенцов).

на сегодня фактов можно было бы его удовлетворительно объяснить.

Тем не менее, установлен ряд общебиологических свойств птиц, которые можно рассматривать в качестве предпосылок, способствовавших становлению облигатного гнездового паразитизма. Одна из них - утрата территориальной защиты, что, возможно, привело к потере инстинкта гнездостроения, а затем и типичному гнездовому паразитизму трупиалов (Friedmann, 1963). Ослабление территориальной охраны или, по крайней мере, ее невыраженность известны и для других облигатных паразитов. В связи с этим интересно отметить еще одну общую особенность гнездовых паразитов - специфику их питания. Как известно, охрана участков у большинства птиц тесно связана с количеством и распределением основного корма. По мнению У. Гамильтона и Г. Орианса, облигатный гнездовой паразитизм наиболее вероятно развивался у видов с необычным составом корма, который к тому же оказывался неподходящим для птенцов (Hamilton, Orians, 1965). Действительно, у взрослых кукушек основу питания составляют личинки бабочек, в том числе покрытые волосками гусеницы непарного и кольчатого шелкопрядов, хотя общий список содержит представителей более 60 семейств беспозвоночных (Нумеров, 1993). Такая пища не только не подходит для выкармливания птенцов, но и взрослые особи большинства других видов птиц не поедают волосатых гусениц. Основу питания медуоказчиков составляют пчелиный воск, взрослые пчелы, термиты (Friedmann, 1955; цит. по Short, Home, 1988), что также не очень подходит для выкармливания маленьких птенцов. В то же время однозначного ответа на вопрос, является это причиной или следствием паразитизма, нет. По нашему мнению, это скорее следствие гнездового паразитизма, но сыравшее свою роль в становлении облигатного паразитизма. Среди других предпосылок развития облигатного паразитизма отмечают сбой в размножении, происходящие, например, в результате гибели гнезд, первоначально случайную от-

значительные различия во времени происхождения, территориям и биоэкологическим особенностям облигатных гнездовых паразитов, можно предполагать и различие причин появления гнездового паразитизма. Вполне вероятно, что в каждом случае таких причин было несколько. Кроме того, факторы, повлиявшие на переход отдельных видов к облигатному гнездовому паразитизму, в настоящее время скорее всего отсутствуют. Вопрос слишком сложен, чтобы на основе всех известных

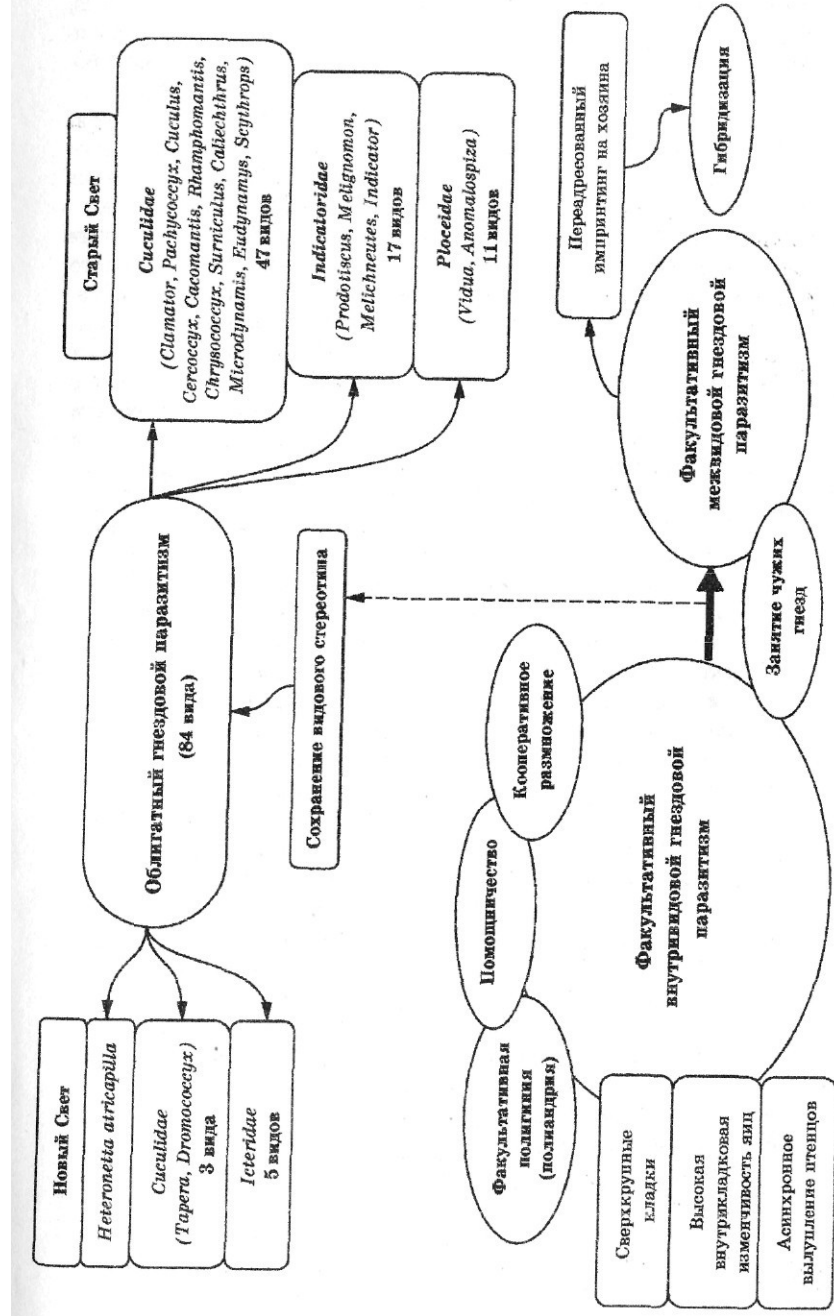


Рис. 12. Общая схема взаимосвязей факультативного и облигатного паразитизма с другими явлениями и некоторые их последствия.

кладку яиц другим видам и использование (захват) чужих гнезд (Hamilton, Orians, 1965). По мнению Т. Слагсвольда, паразитизм мог стать успешным, если особи крупного вида с коротким инкубационным периодом подкладывали яйца особям более мелкого вида с длинным инкубационным периодом (Slagsvold, 1998).

Все это демонстрирует широкий спектр вопросов экологического, эволюционного и эволюционного характера, которые затрагивает явление гнездового паразитизма у птиц. Облигатный гнездовой паразитизм как фактор гибели потомства для большинства основных видов-воспитателей не является ведущим. Возможно, поэтому эволюция **антипаразитарного** поведения хозяев не достигает абсолютного совершенства. В то же время в процессе длительного взаимодействия с гнездовыми паразитами виды-воспитатели выработали целый ряд защитных приспособлений, что свидетельствует о наличии эволюционных последствий паразитизма. Одной из таких эффективных защитных стратегий следует признать агрессивное поведение хозяев. В данном случае мы имеем в виду все проявления агрессии как по отношению к взрослым особям, так и по отношению к подложенным яйцам, а иногда и к птенцам гнездовых паразитов. Эффективность таких форм защиты показана для многих видов-хозяев (Folkers, 1982; Brooke, Davies, 1988; Gowaty, Wagner, 1988; Davies, Brooke, 1988, 1989; Brown et al., 1990; Palomino et al., 1998, и др.). А. Мокснесом и Е. Роскафтом с коллегами выявлены изменения в уровне внутрикладковой изменчивости яиц хозяина, что, по их мнению, является ответной реакцией на гнездовой паразитизм (Moksnes, Røskaft, 1992; Oien et al., 1995; Moksnes et al., 2000; Stokke et al., 1999, 2002; Røskaft et al., 2002).

Взаимосвязи облигатных гнездовых паразитов и их хозяев на популяционно-видовом уровне находятся в состоянии баланса, который обеспечивается процессами коэволюции и саморегуляции. Прогресс одной из взаимодействующих сторон проявляет эффект «эволюционного запаздывания», ответная реакция другой стороны возвращает систему в состояние относительного равновесия. В целом взаимоотношения облигатных гнездовых паразитов и их хозяев не могут быть отнесены ни к одному типу отношений в традиционной экологической классификации. Если гнездовой паразитизм черноголовой древесной утки можно считать наиболее «щадящим» и он близок к комменсализму, то у других видов облигатных гнездовых паразитов птиц эксплуатация родительской заботы видов-воспитателей может снижать репродуктивный успех последних. Нам представляется, что облигатный гнездовой паразитизм птиц может рассматриваться в экологической классификации как отдельное явление и понятие, определяющее специфическую форму межвидовых взаимоотношений в биоценозах.

В свете сказанного оценку биологической значимости явления следует давать, учитывая все взаимодействующие с гнездовыми паразитами виды. Если облигатный и факультативный гнездовой паразитизм зарегистрирован более чем у четырехсот видов, то с учетом взаимодействующих с ними видов-хозяев их **наблюдается** более двух тысяч. Таким образом, гнездовой паразитизм - один из важных эволюционных факторов, определяющих сосуществование нескольких репродуктивных стратегий и затрагивающих биологию значительного числа современных видов птиц.

ВЫВОДЫ

1. Особенности эколого-морфологических адаптации различных групп видов облигатных гнездовых паразитов демонстрируют основные пути становления и эволюции гнездового паразитизма у птиц.

2. Облигатный гнездовой паразитизм сформировался независимо в различных систематических группах птиц и проявляется в следующих формах: (а) отсутствие выраженной специализации по хозяину, при которой яйца подкладываются всем подходящим видам гнездящимся совместно (трупялы); (б) специализация на близкородственные виды при отсутствии мимикрии яиц и агрессии птенцов (черноголовая утка); (в) узкая специализация на близкородственные виды, с мимикрией яиц и птенцов, совместном развитии с птенцами хозяина, специализацией и самок и вида-паразита в целом, на одного хозяина (вдовушки); (д) специализация на близкородственные виды с отсутствием мимикрии яиц, но дискриминацией птенцов хозяина (медоуказчики); (е) высокий уровень специализации самок гнездового паразита на конкретного хозяина и всех самок (в целом вида гнездового паразита) на множество видов-воспитателей (кукушки).

3. Облигатный гнездовой паразитизм птиц характеризуется рядом общих черт, среди которых наиболее существенными являются: (а) синхронизация периодов и стадий размножения вида-паразита и хозяина; (б) особые формы поведения при поиске гнезд хозяев и подкладке в них яиц; (в) морфологические преобразования яиц (окраска, форма, размеры, толщина скорлупы); (г) укороченный инкубационный период; (д) пищевая пластичность птенцов; (е) дискриминационное поведение птенцов вида-паразита по отношению к птенцам хозяев; (ж) импринтинг местообитаний, внешнего вида, песни и гнезд вида-воспитателя при сохранении своего видового стереотипа.

4. Взаимосвязи облигатных гнездовых паразитов и их хозяев на популяционно-видовом уровне находятся в состоянии баланса, который обеспечивается процессами коэволюции и саморегуляции.

5. Эволюция облигатного гнездового паразитизма в целом и приспособительной окраски яиц обыкновенной кукушки шла по пути сочетания узкой специализации и универсализма, что оказалось наиболее оптимальной стратегией.

6. В экологической классификации взаимоотношений видов в биоценозах целесообразно выделить облигатный гнездовой паразитизм у птиц как отдельное явление и понятие.

7. Факультативный внутривидовой паразитизм был исторически первичной формой гнездового паразитизма у птиц.

8. Факультативный внутривидовой и межвидовой гнездовой паразитизм имеет выраженную экологическую обусловленность. Его уровень тесно связан с конкретными абиотическими и биотическими условиями существования популяции.

9. Сверхкрупные кладки у птиц, появление яиц после начала насиживания

вания, повышенная внутривидовая изменчивость яиц, высокая асинхронность вылупления птенцов в подавляющем большинстве случаев связаны с внутривидовым паразитизмом.

10. Внутривидовой гнездовой паразитизм является одной из адаптивных репродуктивных стратегий птиц. Он способствует повышению общей продуктивности размножения и генетического разнообразия популяции за счет увеличения количества особей, осуществляющих вклад в потомство.

11. Изучение факультативного гнездового паразитизма позволяет глубже понять причинно-следственные связи таких сложных биологических явлений у птиц, как межвидовая гибридизация, помощничество и использование чужих гнезд.

12. Гнездовой паразитизм - важный биологический и эволюционный фактор, затрагивающий жизненные циклы значительного числа современных видов птиц, способствующий увеличению разнообразия репродуктивных стратегий и формированию многочисленных морфофизиологических, поведенческих и экологических адаптаций.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монография

1. Нумеров А.Д. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. - Воронеж: ФГУП Воронеж. - 2003. - 517 с.

Главы в коллективных монографиях:

2. Нумеров А.Д. Отряд *Cuculiformes*- Кукушкообразные. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. М.: Наука. - 1993. - С. 182-183.

3. Нумеров А.Д. Обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus*). Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. М.: Наука. - 1993. - С. 193-225.

4. Нумеров А.Д. Глухая кукушка (*Cuculus saturatus*). Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. М.: Наука. - 1993. - С. 225-236.

5. Нумеров А.Д. Хохлатая кукушка (*Clamator glandarius*). Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. М.: Наука. - 1993. - С. 244-248.

6. Кладки и размеры яиц птиц юго-востока Мещерской низменности / Нумеров А.Д. Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Котюков Ю.В., Кашенцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. // Труды Окского биосферного заповедника, вып. 18. М.: ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников. - 1995. - 168 с.

7. Нумеров А.Д. Класс Птицы *Aves* // Природные ресурсы Воронежской области. Позвоночные животные. Кадастр. - Воронеж, 1996. - С. 48-159.

8. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона / Климов С.М., Сарычев В.С., Недосекин В.Ю., Абрамов А.В., Землянухин А.И., Венгеров П.Д., Нумеров А.Д., Мельников М.В., Ситников В.В., Шубина Ю.Э. при участии А.А. Мосалова и В.В. Петрова. - Липецк: ЛГПИ. - 1998. - 120 с.

Научные статьи, тезисы докладов:

9. Нумеров А.Д. Экология гнездования белой трясогузки и ее связь с обыкновенной кукушкой // Матер. VI Всес. орнитол. конф. - М.: МГУ. - 1974. - Ч. II. - С. 95-96.

10. Нумеров А.Д., Приклонский С.Г. Кольцевание птиц Центральной орнитологической станцией (Окский заповедник) в 1960-1975 гг. // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского госуд. заповедника. - Рязань. - 1978. - Вып. XIV. - С. 26-49.

11. Нумеров А.Д. Биология и взаимоотношения белой трясогузки и обыкновенной кукушки в Окском заповеднике // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского госуд. заповедника. - Рязань. - 1978. - Вып. XIV. - С. 144-171.

12. Нумеров А.Д. О развитии птенцов обыкновенной кукушки // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского госуд. заповедника. - Рязань. - 1978. - Вып. XIV. - С. 172-185.

13. Нумеров А.Д. Материалы по численности и продуктивности большой синицы в Окском заповеднике // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского госуд. заповедника. - Рязань. - 1978. - Вып. XIV. - С. 352-357.

14. Нумеров А.Д. Случаи аномальной откладки яиц у обыкновенного скворца // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского госуд. заповедника. - Рязань. - 1978. - Вып. XIV. С. 361-362.

15. Нумеров А.Д. Значение концентрации гнезд вида-воспитателя для обыкновенной кукушки // Биологические основы рационального использования животного и растительного мира, - Рига.: Зинатне. - 1978. - С. 172-173.

16. Нумеров А.Д. Продолжительность жизни и смертность скворца по данным кольцевания // Тезисы второй всесоюзной конференции по миграциям птиц. Алма-Ата: Наука Казахской ССР. - 1978. - Ч.2. - С. 118-119.

17. Нумеров А.Д. Миграционные связи скворцов Окского заповедника // Тезисы второй всесоюзной конференции по миграциям птиц. Алма-Ата: Наука Казахской ССР. - 1978. - Ч.2. - С. 119-120.

18. Нумеров А.Д. О миграциях обыкновенного скворца по результатам кольцевания в Сибири в 1967-1977 гг. // Миграции и экология птиц Сибири: Тезисы докладов орнитологической конференции. - Якутск. - 1979. - С. 35-37.

19. Нумеров А.Д. О характере взаимоотношений обыкновенной кукушки с различными видами птиц на территории Азиатской части СССР // Экология птиц и методы ее изучения: Тез. Всес. конф. молодых ученых. Самарканд. - 1979. - С. 157-158.

20. Нумеров А.Д. Значение некоторых видов птиц, как воспитателей обыкновенной кукушки на территории Европейской части СССР // Тезисы докладов УП Всес. зоогеографической конф. - М.: Наука. - 1979. - С. 250-251.

21. Мальчевский А.С., Нумеров А.Д. Взаимоотношения кукушки с ее воспитателями на территории СССР // Экология и охрана птиц: Тезисы докладов УП Всес. орнитол. конф. - Кишинев. - 1981. - С. 146-147.

22. Нумеров А.Д. Взаимосвязь сроков и интенсивности размножения обыкновенной кукушки и белой трясогузки // Гнездовая жизнь птиц. - Пермь. - 1982. - С. 51-56.

23. Мальчевский А.С., Нумеров А.Д. **Взаимоотношения** между обыкновенной кукушкой и ее воспитателями на территории СССР // Тезисы докладов XVIII Международного орнитологического конгресса. - М.: Наука. - 1982. - С. 79-80.

24. Нумеров А.Д. Кольцевание птиц Центральной орнитологической станцией (Окский заповедник) в 1976- 1980 гг. // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского госуд. заповедника. - Рязань. - 1984. - Вып. 15. - С. 10-35.

25. Нумеров А.Д. Взаимосвязь числа яиц в кладке и других показателей успешности размножения обыкновенного скворца // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского госуд. заповедника. - Рязань. - 1984. - Вып. 15. - С. 229-231.

26. Нумеров А.Д. Успешность размножения обыкновенного скворца в зависимости от возраста партнеров // Материалы 4-го Всесоюзного совещания «Вид и его продуктивность в ареале» 3-7 апреля 1984. - Свердловск. - 1984. - С. 73.

27. Нумеров А.Д. Возрастные особенности размножения обыкновенного скворца в районе Окского заповедника // Вестник зоологии. - 1985. - № 2. - С. 46-51.

28. Malchevsky A.S., Numerov A.D. **Interrelations** between the common cuckoo and its Hosts in the territory of the USSR // Acta XVIII Congr. Inter. Ornithol., Vol. II, M.: Nauka. - 1985. - P. 1289.

29. Нумеров А.Д. **Популяционная** экология большой синицы в Окском заповеднике // Орнитология. - М.: МГУ. - 1987. - Вып. 22. - С. 3-21.

30. Нумеров А.Д. Формирование пар у обыкновенного скворца // Экология птиц **Волжско-Уральского** региона. - Свердловск. - 1988. - С. 71-74.

31. Нумеров А.Д. К изучению **популяционной** экологии деревенского ткачика *Ploceus cucullatus* (Müller) в Гвинейской республике // Бюлл. МОИП, отд. биологический. - 1989. - Т. 94. - Вып. 4. - С. 34-41.

32. Нумеров А.Д. Избирательность искусственных гнездовых у обыкновенного скворца // Проблемы кадастра, экологии и охраны животного мира России. Тезисы Всероссийской научной конференции. - 1990. - Воронеж. - С. 108-109.

33. Нумеров А.Д. Конспецифичный паразитизм у обыкновенного скворца // Матер. 10 Всесоюзной орнитологической конференции. **Ч. I. Пленарные** доклады и сообщения на симпозиумах. - Минск: Наука техника. - 1991. - С. 116-117.

34. Нумеров А.Д. К экологии птиц, населяющих искусственные гнездовья в районе биостанции ВГУ (Усманский бор) // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Сб. научных трудов. - Воронеж. - 1992. - Вып. 1. - С. 65-71.

35. Нумеров А.Д., Венгеров П.Д. Ооморфологические особенности разных видов крачек родов *Sterna* и *Chlidonias* Воронежского водохранилища // Современные проблемы оологии. Матер. I международного совещания. - Липецк. - 1993. - С. 107-109.

36. Нумеров А.Д. Значение возраста и длины крыла самцов и самок обыкновенного скворца в образовании пар // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Тр. биол. учеб. науч. базы ВГУ: Вып. 3. - Воронеж. - 1993. - С. 23-29.

37. Нумеров А.Д. Популяционная экология мухоловки-пеструшки на территории Окского заповедника // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского госуд. заповедника. - Рязань. - 1996 - Вып. 19. - С. 76-100.

38. Нумеров А.Д. Размещение, численность и особенности гнездования серой, рыжей и большой белой цапель в Воронежской области // Фауна Центрального Черноземья и формирование экологической культуры. Материалы Первой региональной конференции 23-26 октября 1996 г. 4.1. - Липецк. - 1996. - С. 75-77.

39. Нумеров А.Д., Венгеров П.Д. Опыт сравнительного изучения популяционных характеристик птиц на территориях с различной степенью антропогенной нагрузки // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях. Тр. Воронежского Биосферного зап-ка, вып. XXIII. - Воронеж. - 1997. - С. 138-161.

40. Нумеров А.Д., Иванчев В.П., Котлюков Ю.В., Кашенцева Т.А. Гнездование ржанкообразных в смешанных колониях в среднем течении р. Оки // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. - Москва. - 1998. - С. 236-240.

41. Numerov A.D., Vengerov P.D. The experience of using morphological and populational descriptions of birds to value the condition of the environment in Voronezh city (Black Soil Region, Russia) // The Ring. - 1999. - Vol. 21, № 1. - P. 145.

42. Нумеров А.Д. Вариабельность яиц в кладках и внутривидовой паразитизм у птиц // Роль особо охраняемых территорий Центрального Черноземья в сохранении и изучении биоразнообразия лесостепи: Матер., научно-практ. конф. посв. 75-летию Воронежского госуд. заповед. Воронеж. - 2002. - С. 162-177.

Подписано в печать 15.09.2003 Объем 2,2 п.л. Заказ № 336

Тираж 100 экз.

Типография МПГУ